



Universidad Autónoma de Baja California
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS

**FAMILIA KENTRIODONTIDAE (CETÁCEA:
DELPHINOIDEA) DE LA COSTA NORORIENTAL
DEL PACÍFICO. ASPECTOS
PALEOECOLÓGICOS, BIOGEOGRÁFICOS Y
EVOLUTIVOS**

TESIS

**Que para obtener el grado de
DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA
COSTERA**

Presenta

FERNANDO MANUEL SALINAS MÁRQUEZ

Ensenada B. C. México, Abril de 2016



Universidad Autónoma de Baja California

**Facultad de Ciencias Marinas Instituto de
Investigaciones Oceanográficas**



Doctorado en Ciencias en Oceanografía Costera

**“Familia Kentriodontidae (Cetácea: Delphinoidea) De La Costa
Nororiental Del Pacífico. Aspectos Paleoecológicos,
Biogeográficos Y Evolutivos”**

TESIS

Que para obtener el grado de

DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

Presenta

Fernando Manuel Salinas Márquez

APROBADA POR:

Dr. Francisco Javier Aranda Manteca
Director de tesis

Dr. Lawrence G. Barnes
Codirector de tesis

Dr. Juan Gabriel Flores Trujillo
Sinodal

Dr. Javier Helenes Escamilla
Sinodal

Dr. Miguel Agustín Téllez Duarte
Sinodal

Dr. Hector Bustos Serrano
Sinodal

RESUMEN

La familia Kentriodontidae incluye a los equivalentes miocénicos de los delfines oceánicos actuales. Esta familia ha sido utilizada como “bote de basura”, se agrupan a todos los odontocetos miocénicos sin conocer mucho de las relaciones filogenéticas. Se describieron cuatro nuevos especímenes que estaban albergados en la Colección de Paleontología del Museo del Historia Natural del Condado de Los Ángeles. Estas pertenecen a dos nuevos géneros y tres nuevas especies. Además de estas nuevas especies se encuentra el cráneo perteneciente a *Liolithax kernensis*, una especie de California que solo era conocida por huesos perióticos únicamente. El cráneo fue encontrado en Baja California y se realizó un estudio de las diatomeas del afloramiento de Baja California que permite la relación cronológica con Sharktooth Hill, el afloramiento de donde se había reportado *L. kernensis* originalmente. Se realizó un análisis filogenético de la familia Kentriodontidae y se encontró que las tres nuevas especies así como *L. kernensis* pertenecen a la subfamilia Kentriodontinae, además de esto, se obtuvo que todos los miembros de la familia analizados forman un grupo monofilético. Finalmente, se realizó un análisis de las condiciones oceanográficas existentes durante el Oligoceno y Mioceno para encontrar una posible ruta de la dispersión de la familia desde el Pacífico sur en el Oligoceno tardío hasta su distribución cosmopolita en el Mioceno Medio.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis padres Eduardo y Ana María, porque con su amor, dedicación y apoyo incondicional he podido llegar hasta donde estoy ahora. No hay manera en que les pueda pagar todo lo que han hecho por mi, y sólo quiero que sepan que los amo y les estaré por siempre agradecido. Todos los logros que he conseguido son gracias a ustedes. También a mi familia, todos y cada uno han aportado tiempo y cariño para mi crecimiento emocional y profesional.

A mi hija Jimena, mi princesa, mi muelas de coyote, has sido el motor que me impulsa a seguirme superando y poderte dar todo lo que te mereces y pagarte los sacrificios de tiempo y distancia que has hecho para que yo pueda superarme profesionalmente. Hija, te amo.

Al amor de mi vida Ana Haro, has sido todo y más de lo que pudiera pedir en una pareja, me has apoyado en todo y me has hecho más fuerte de lo que jamás creí poder ser. Juntos para siempre mi amor, gracias por aguantarme estos 2 años de mucho trabajo y desvelos. Te amo.

A mi tutor Francisco Aranda, más que un tutor fuiste un guía y un amigo, tanto en lo profesional como en lo personal. Me viste en mis altas y mis bajas y siempre estabas ahí con un consejo oportuno y mucha camaradería. Como dije y seguiré diciendo, el mejor tutor del mundo. Gracias por todo.

A todos mis amigos, demasiados para nombrarlos a todos, pero siempre estaban ahí para reír y compartir las amenidades de la vida. Sin ustedes, esta tesis hubiera sido terminada mucho más rápido - jajaja. Un abrazo para todos.

A CONACyT por darme la beca para que pudiera realizar este posgrado y cumplir con todas mis labores académicas.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS.....	I
LISTA DE TABLAS.....	VI
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
INTRODUCCIÓN SOBRE CETÁCEA	2
DISTRIBUCIÓN GEOCRONOLÓGICA DE KENTRIODONTIDAE.....	4
ANTECEDENTES EN EL ESTUDIO DE KENTRIODONTIDAE	5
CAPÍTULO UNO: AVANCES EN EL CONOCIMIENTO TAXONÓMICO.....	11
Metodología.....	11
Kentriodontidae de la Formación Nye Mudstone.....	12
Kentriodontidae de la Formación Astoria.....	26
Kentriodontidae de la Formación Astoria.....	28
Segundo Espécimen de la Formación Astoria	39
Kentriodontidae De La Formación Monterey	48
Conclusiones	61
CAPÍTULO DOS: PALEOECOLOGÍA Y CRONOESTRATIGRAFÍA DE LAS DIATOMEAS DEL MIEMBRO LOS INDIOS EN LA MESA LA MISIÓN, DEL MIOCENO DE BAJA CALIFORNIA, MÉXICO.	63
Área De Estudio.....	65
Metodología.....	68
Resultados	71
Discusión	77
Conclusiones	84
Anexo 1	86

CAPÍTULO TRES: EL ODONTOCETO KENTRIODONTIDAE <i>LIOLITHAX</i> KELLOGG, 1931, DE LA COSTA NORESTE DEL PACÍFICO.....	87
Reseña de los taxa basados en perióicos de Sharktooth Hill	88
Reseña de los odontocetos en la fauna Local la Misión	93
Resultados	94
Discusión	104
Conclusiones	109
CAPÍTULO CUATRO: SISTEMÁTICA Y FILOGENIA DE LOS KENTRIODONTES DE LA COSTA NORORIENTAL DEL PACÍFICO.....	110
Antecedentes	111
Metodología.....	114
Resultados	118
Discusión	119
Conclusiones	125
Anexo 2.....	127
Anexo 3.....	157
CAPÍTULO CINCO: CONSIDERACIONES PALEOBIOGEOGRÁFICAS Y PALEOECOLÓGICAS DE LA FAMILIA KENTRIODONTIDAE.....	161
Condiciones oceanográficas del Oligoceno.....	162
Condiciones oceanográficas del Mioceno	164
Dispersión y radiación de la familia Kentriodontidae.....	167
Paleoecología de Kentriodontidae.....	175
Conclusiones	176
CONCLUSIONES FINALES.....	178
BIBLIOGRAFÍA	179

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Algunas de las especies de la familia Kentriodontidae. a) *Kentriodon pernix*, b) *Kentriodon hobetsu*, c) *Kentriodon obscurus*, d) *Tagicetus joneti*, e) *Kentriodon schnerreidi*, f) *Kentriodon diusinus*, g) *Macrokentriodon morani*, h) *Atocetus nasalis*, i) *Hadrodelphis calvertense*, j) *Lophocetus pappus*, k) *Lophocetus repenningi*. Subfamilia Kentriodontinae (a-g), Subfamilia Pithanodelphinae (h), Subfamilia Lophocetinae (j-k). Las imágenes no están a escala. (Barnes & Mitchell, 1984; Barnes, 1978, 1988; Dawson, 1996a, 1996b; Ichishima, 1994; Kellogg, 1927, 1955; Lambert, Estevens, & Smith, 2005; Salinas-Márquez, Barnes, Flores-Trujillo, & Aranda-Manteca, 2014; Whitmore & Kaltenbach, 2008).

Figura 2. Mapa de la Formación Nye y La Formación Astoria en Lincoln, Óregon, Estados Unidos. Modificado de Lund, 1974.

Figura 3. LACM 157327 de la Formación Nye. Vista dorsal (a), vista ventral (b) y vista lateral (c). Barra de escala 10 cm.

Figura 4. LACM 157324 de la Formación Nye con delineado de los huesos. Vista dorsal (a), vista ventral (b) y vista lateral (c). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

Figura 5. Delineado de los huesos de LACM 157327 de la Formación Nye. Vista dorsal (a), vista ventral (b) y vista lateral (c). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

Figura 6. LACM 123789 de la Formación Astoria. Vista dorsal (a), vista ventral (b), vista lateral (c) y vista frontal (d). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

Figura 7. LACM 123789 de la Formación Astoria con delineado de los huesos. Vista dorsal (a), vista ventral (b), vista lateral (c) y vista frontal (d). Barra de escala 10 cm.

Figura 8. Delineado de los huesos de LACM 123789 de la Formación Astoria. Vista dorsal (a), vista ventral (b), vista lateral (c) y vista frontal (d). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

Figura 9. LACM 151871 de la Formación Astoria. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Barra de escala 10 cm.

Figura 10. LACM 151871 de la Formación Astoria con delineado de los huesos. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

Figura 11. Delineado de los huesos de LACM 151871 de la Formación. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

Figura 12. Mapa de la Formación Monterey en Salinas Valley en California, Estados Unidos. Modificado de Durham, 1974.

Figura 13. LACM 123543 de la Formación Monterey. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Barra de escala 10 cm.

Figura 14. LACM 123543 de la Formación Monterey con delineado de los huesos. Ver abreviaturas en la sección de metodología. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Barra de escala 10 cm.

Figura 15. Delineado de los huesos de LACM 123543 de la Formación Monterey. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

Figura 16. Mapa de La Mesa La Misión y la sección tipo del Miembro Los Indios, en La Mesa Los Indios, Baja California, México. Modificado de INEGI.

Figura 17. Descripción de las capas del Miembro Los Indios de la formación Rosarito Beach en La Mesa La Misión, Baja California. Modificado de Aranda-Manteca 2001.

Figura 18. Diatomeas de la Mesa La Misión del Miembro Los Indios de La Formación Rosarito Beach. 1) *Actinocyclus ingens* var. *nodus*, 2) *Actinocyclus octonarius*, 3) *Actinoptychus senairius*, 4) *Azpeitia vetustissima* var. *voluta*, 5) *Amphora* sp., 6) *Cosinodiscus marginatus*, 7) *Thalassiosira eccentrica*, 8) *Diploneis taschenbergeri*, 9) *Lyrella clavata*, 10) *Lyrella lyra*, 11) *Paralia sulcata*, 12) *Pinnularia ruttneri*, 13) *Rhaphoneis* sp., 14) *Pleurosigma* sp., 15) *Triceratium condecorum*.

Figura 19. Mapa de la Formación Round Mountain Silt en el condado Kern, California, Estados Unidos. El área sombreada representa el afloramiento. Modificado de Spencer et al., 2008.

Figura 20. Morfología de los perióticos de *Liolithax*. Vista dorsal (A, B), vista lateral (C, D), vista ventral (E, F), y vista medial (G, H). Abreviaturas: **ap**, proceso anterior; **avs**, espina anteroventral; **ctp**, proceso timpánico caudal; **dva**, área dorsal vestibular; **ef**, foramen endolinfático; **eph**, hiatus epitimpánico; **fc**, canal facial; **fcr**, cresta facial; del periótico; **fe**, fovea epitubaria; **fo**, fenestra ovale (ventana vestibular); **fr**, fenestra rotunda (ventana coclear); **fs**, surco facial; **iam**, foramen acústico interno; **if**, fosa incudis; **mf**, fosa malear; **pbf**, faceta bular posterior; **pc**, pars coclearis; **pf**, foramen perilinfático; **pp**, proceso posterior; **sf**, fosa para el músculo estapedial; **tc**, cresta transversal; **tt**, tegmen

timpánico; **vtl**, tuberosidad ventrolateral.

Figura 21. Morfología de los timpánicos de *Liolithax*. Vista ventral (A, B), vista dorsal (C, D), y vista medial (E, F). Abreviaturas: **adc**, cresta anterodorsal; **ao**, osículo accesorio; **cfe**, área de contacto para la fóvea epitubaria del timpánico; **cp**, proceso cónico; **ef**, foramen elíptico; **gfn**, surco para el nervio facial; **in**, involucrum; **ipp**, prominencia interna posterior; **lf**, surco lateral; **mr**, cresta malear; **opp**, prominencia posterior externa; **pp**, proceso posterior; **sct**, surco para la corda tympani; **sp**, proceso sigmoideo; **tc**, cavidad timpánica.

Figura 22. Muestra expandida de la muestra de perióticos de *Liolithax kernensis*, de Sharktooth Hill y La Misión, en vista dorsal. LACM 39689 (a), LACM 41462 (b), LACM 55252 (c), LACM 47770 (d), LACM 34865 (e), LACM 55341 (f), LACM 55251 (g), LACM 47769 (h), LACM 30161 (i), LACM 55253 (j), LACM 53931 (k), LACM 44657 (l), LACM 98784 (m), LACM 131922 (n), LACM 72783 (o), LACM 41525 (p), LACM 119477 (q), LACM 157323 (r), LACM 44639 (s), LACM 41463 (t), LACM 73049 (u), LACM 44637 (v), LACM 41461 (w). Barra de escala 30 mm.

Figura 23. Muestra expandida de la muestra de perióticos de *Liolithax kernensis*, de Sharktooth Hill y La Misión, en vista ventral. LACM 39689 (a), LACM 41462 (b), LACM 55252 (c), LACM 47770 (d), LACM 34865 (e), LACM 55341 (f), LACM 55251 (g), LACM 47769 (h), LACM 30161 (i), LACM 55253 (j), LACM 53931 (k), LACM 44657 (l), LACM 98784 (m), LACM 131922 (n), LACM 72783 (o), LACM 41525 (p), LACM 119477 (q), LACM 157323 (r), LACM 44639 (s), LACM 41463 (t), LACM 73049 (u), LACM 44637 (v), LACM 41461 (w). Barra de escala 30 mm.

Figura 24. FCMM 2386 de la Mesa La Misión en Baja California, México. Cráneo en vista dorsal (a), vista ventral (b), vista lateral (c); mandíbula en vista dorsal (d), y vista lateral (e).

Barra de escala 10 cm.

Figura 25. FCMM 2386 con delineado de los huesos de la Mesa La Misión en Baja California, México. Cráneo en vista dorsal (a), vista ventral (b), vista lateral (c); mandíbula en vista dorsal (d), y vista lateral (e). Barra de escala 10 cm.

Figura 26. Delineado de los huesos de FCMM 2386 de la Mesa La Misión en Baja California, México. Cráneo en vista dorsal (a), vista ventral (b), vista lateral (c); mandíbula en vista dorsal (d), y vista lateral (e). Barra de escala 10 cm.

Figura 27. Análisis de clúster de las medidas de la muestra de perióticos. En rojo el holotipo y en azul el periótico de Baja California, México.

Figura 28. Árbol filogenético obtenido del análisis filogenético. Se muestran los caracteres y estados de caracteres que agrupan a las diferentes especies dentro de Kentriodontidae y a Kentriodontidae.

Figura 29. Condiciones oceanográficas durante el Oligoceno y Mioceno para estés por viento (a y b), flujo horizontal (c y d), y temperatura oceánica superficial (e, f, y g). Tomado de Heydt y Dijkstra (2006).

Figura 30. Posible ruta de dispersión y colonización de la familia Kentriodontidae. Las siluetas de delfín indican sitios donde se han encontrado especies de Kentriodontidae y las líneas indican la ruta que pudieron haber seguido siguiendo las corrientes. Los mapas están asociados a la edad y la temperatura de los distintos periodos. Modificado de Heydt y Dijkstra (2006) y Zachos et al., (2005).

Figura 31. Árbol filogenético de las especies de Kentriodontidae de las costas oeste y este de Norteamérica y la edad de cada una de estas especies.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Medidas craneales de los especímenes analizados en este trabajo.

Tabla 2. Edades y zonaciones para el Mioceno y comparación de las Formaciones de edades cercanas de la región de México y Estados Unidos.

Tabla 3. Listado de número de individuos y abundancias relativas de las especies en cada una de las capas del Miembro Los Indios de la formación rosarito Beach en la Mesa La Misión, Baja California. + Especies bentónicas, * Especies pelágicas.

Tabla 4. Índices ecológicos de las diatomeas del Miembro Los Indios de la formación Rosarito Beach en la Mesa la Misión, por capas.

Tabla 5. Índice de Similitud de Morisita de las diatomeas del Miembro Los Indios de la formación Rosarito Beach en la Mesa la Misión, Baja California.

Tabla 6. Temperaturas de las especies de diatomeas presentes en los sedimentos del Miembro Los Indios de la formación Rosarito Beach en la Mesa la Misión, Baja California. Tomado de Cupp (1943), Wornardt (1967) y Koizumi (1973).

Tabla 7. Clasificación de Kentriodontidae y familias dentro de Delphinoidea. Modificado de Aguirre-Fernández (2013).

Tabla 8. Especies de Kentriodontidae reportadas en las diferentes partes del mundo y las edades de cada una de ellas.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La familia Kentriodontidae incluye a los equivalentes miocénicos de los delfines oceánicos actuales en su morfología, ecología y distribución geográfica (Ichishima et al., 1995). Se ha propuesto que los miembros fósiles de Delphinidae y sus parientes actuales, las marsopas (Phocoenidae), los narwhales y belugas (Monodontidae), se originaron de y remplazaron a los kentriodontidos (Barnes, 1978, LeDuc, 2002, Geisler *et al.*, 2012). Las primeras especies de la familia aparecieron a finales del Oligoceno y llegan a su máxima diversificación durante el Mioceno Medio. En la costa este del Pacífico se han encontrado varias especies de Kentriodontidae, lo que sugiere que podría estar relacionado con el proceso de radiación y diversificación del grupo (Ichishima et al., 1995). Esta familia ha sido utilizada como “bote de basura”, lo que significa que en ésta se agrupan a todos los odontocetos miocénicos y a pesar de que se sabe mucho sobre estas especies, se conoce poco de las relaciones entre ellas o sus relaciones filogenéticas (Barnes et al., 2007). El propósito de esta tesis es ahondar en el conocimiento taxonómico, filogenético y paleobiogeográfico de la familia Kentriodontidae.

Esta tesis se divide en cinco capítulos, el primero analizará la taxonomía, con el estudio de cuatro especímenes que se encuentran albergados en el Museo de Historia Natural de Los Ángeles y que fueron colectados en los estados de Óregon y California en formaciones del Mioceno temprano al Mioceno Medio. El segundo capítulo consiste en un estudio de las diatomeas de un afloramiento de la Formación Rosarito Beach y lo relaciona con Round

Mountain Silt. Este análisis sirve de precedente para el capítulo tres, que relaciona un espécimen fósil de Baja California con una de Sharktooth Hill. El capítulo cuatro se enfoca en el análisis filogenético de la familia, haciendo especial énfasis en las especies de Norteamérica para tratar de aclarar las relaciones entre las especies que se describen aquí, además de algunas de las especies que han sido reportadas para ambas costas de Norteamérica. Para este análisis se utiliza parte de una supermatriz que Aguirre-Fernández (2013) modifica de Geisler *et al.*, (2011) para Kentriodontidae. El quinto y último capítulo es un análisis de las condiciones paleoceanográficas de finales del Oligoceno al Mioceno. Por este motivo, es importante estudiar estas relaciones y definir correctamente la taxonomía y filogenia de la familia, para después proponer hipótesis de dispersión y radiación de Kentriodontidae a lo largo de ambas costas de Estados Unidos, México, Nueva Zelanda, Patagonia, Perú, Japón Portugal, Rumania y Hungría.

INTRODUCCIÓN SOBRE CETÁCEA

La mayoría de los mamíferos marinos pertenecen al orden Cetácea, que en la actualidad incluye a las ballenas, delfines y marsopas. Existen dos grandes grupos: los Mysticeti o ballenas barbadas y los Odontoceti o ballenas dentadas. Las ballenas y los sirenios son los únicos mamíferos que viven su vida entera en el agua, están cubiertos de una gran capa de grasa que provee aislamiento, en lugar de cabellos o pelaje, los miembros posteriores se han perdido y usan una aleta horizontal en la cola para la propulsión. La dirección y el mantenimiento de la estabilidad se logran con un par de aletas anteriores en forma de remos (Fajardo-Mellor *et al.*, 2006).

El 84% de las especies de cetáceos (72 de las 85 especies de cetáceos) pertenecen al suborden Odontoceti, la gran mayoría son delfines y marsopas relativamente pequeños de

menos de 4.5 metros. Usualmente, los odontocetos presentan dientes, todos parecidos, con solo una raíz y les duran toda la vida (este tipo de dentición se denomina: monophylodonta) (MacDonald, 2006). El rostro tiene bordes laterales gruesos, los maxilares no se proyectan por debajo de las órbitas de la misma forma que en los misticetos (algunos odontocetos primitivos poseen la placa infraorbital pero no tan desarrollada como en Mysticeti) y no se interconectan con los frontales en sentido dorsal, pero se extienden hacia afuera por encima de los procesos supraorbitales. La región facial está ocupada siempre por un órgano graso, el melón y las narinas externas forman una sola apertura. El foramen mandibular posterior es alargado y está relleno de tejido adiposo, pero con una pared lateral delgada. Todos los huesos hioideos están separados (Barnes, 1990; Jefferson *et al.*, 1994).

Los odontocetos se subdividen en cinco grandes agrupaciones evolutivas, usualmente reconocidas como las superfamilias Squalodontoidea (solo fósiles, totalmente extinta), Platanistoidea, que incluye a los delfines de río, Ziphioidea (ballenas con pico), Physteroidea a la cual pertenecen los cachalotes y los cachalotes enanos y la Delphinoidea (Barnes, 1990) que incluye a tres familias recientes, Monodontidae, Phocoenidae y Delphinidae, y a dos extintas, las familias Albireodontidae y Kentriodontidae.

Todos los cetáceos fósiles y actuales comparten el siguiente conjunto único de caracteres osteológicos derivados (apomorfías): 1) forámenes anteriores del palatino ausentes; 2) procesos falcados del basioccipital largos; 3) senos aéreos peribulares y pterigoides presentes como divertículos en los huesos del cráneo; 4) bula timpánica involucionada e inflada; 5) procesos supraorbitales del frontal largos y tabulares; 6) foramen del hipogloso en el basioccipital localizado en el ápice de la muesca yugular o dentro de ella; 7) foramen mandibular grande; 8) escápula con la fosa supraespinal reducida y procesos coracoideo y acromion paralelos y dirigidos anteriormente (Barnes, 1990).

DISTRIBUCIÓN GEOCRONOLÓGICA DE KENTRIODONTIDAE

El primer registro de Kentriodontidae pertenecía a *Oligodelphis* sp., en el Medio Oriente durante el Oligoceno tardío (Ichishima *et al.*, 1995). Sin embargo, trabajos posteriores lo excluyen de la familia (de Muizon, 1994; Uhen, 2008), aunque Fordyce (2006) menciona aún así que la aparición de Kentriodontidae es a finales del Oligoceno basándose en especímenes que ha encontrado en rocas de esta edad.

Durante el Mioceno temprano, los kentriodontes se encuentran en la costa oeste del Océano Pacífico en el Hemisferio sur (Aguirre-Fernández, 2013) y en la costa este del Pacífico norte (ver capítulo siguiente). Durante este periodo comienzan su dispersión en los demás océanos con gran rapidez. Para el Mioceno medio temprano (Langiano) los fósiles de estos animales pueden encontrarse en ambas costas del Pacífico, el Atlántico, y el mediterráneo. Los restos de *Kentriodon* encontrados en los océanos Pacífico y Atlántico implican una distribución genérica de pantropical a templada, parecida a la distribución de *Stenella* (pero posiblemente mejor adaptado a aguas cálidas que *Stenella*) al menos durante el Burdigaliano hasta el Langiano. A pesar de la inferencia de hábitos pelágicos, es decir, que viven fuera de la plataforma continental, todos los fósiles han sido hallados en estratos de plataforma (Ichishima *et al.*, 1995).

Los kentriodontidos se extinguieron en el Mioceno tardío y dieron paso a los delfínidos modernos. Esta extinción gradual aparente es parcialmente debida a la taxonomía. Algunas especies de la familia Kentriodontidae (particularmente las formas parecidas a *Kentriodon*) probablemente fueron ancestros de las especies más antiguas de Delphinidae que se conocen desde el Mioceno Tardío (Ichishima *et al.*, 1995).

ANTECEDENTES EN EL ESTUDIO DE KENTRIODONTIDAE

En 1927, se describe a *Kentriodon pernix*, la especie tipo de la familia Kentriodontidae basándose en dos cráneos, uno de los cuales fue colectado con los huesos del oído y un esqueleto parcialmente articulado (holotipo), que fueron encontrados en la Formación Calvert, en Maryland y asigna el género de *Kentriodon* a la familia Delphinidae (Kellogg, 1927). Después Slijper (1936) propone la subfamilia Kentriodontinae dentro de la familia Delphinidae para incluir a *Kentriodon* y así como a *Delphinodon dividum*, (True, 1912); otro delfín del Mioceno. En 1978 se altera el contexto y rango de la subfamilia Kentriodontinae de Slijper para proponer a la familia Kentriodontidae e incluirla dentro de la Superfamilia Delphinoidea. Dentro de esta familia reconoce a tres subfamilias (Kampholophinae, Kentriodontinae y Lophocetinae) (Figura 1; Barnes, 1978). Las especies asignadas a esta familia, *Aff. Delphinodon dividum*, *Atocetus iquensis*, *Atocetus nasalis*, *Belonodelphis peruanus*, *Cf. Kentriodon sp.*, *Delphinodon dividum*, *Kentriodon hobetsu*, *Hadrodelphis calvertense*, *Hadrodelphis Poseidon*, *Hadrodelphis sp.*, *Incacetus broggii*, *Kampholophos serrulus*, *Kentriodon ? sp.*, *Kentriodon obscurus*, *Kentriodon pernix*, *Kentriodon sp.*, *Leptodelphis stravopolitanus*, *Liolithax kernensis*, *Liolithax pappus*, *Liolithax sp.*, *Lophocetus repenningi*, *Macrokentriodon morani*, *Microphocaena podolica*, *Pithanodelphis cornutus* y *Sarmatodelphis moldavicus* (Ichishima *et al.*, 1995), provienen de fósiles colectados en Europa, Japón, Nueva Zelanda y ambas costas de América (Barnes y Mitchell, 1984).

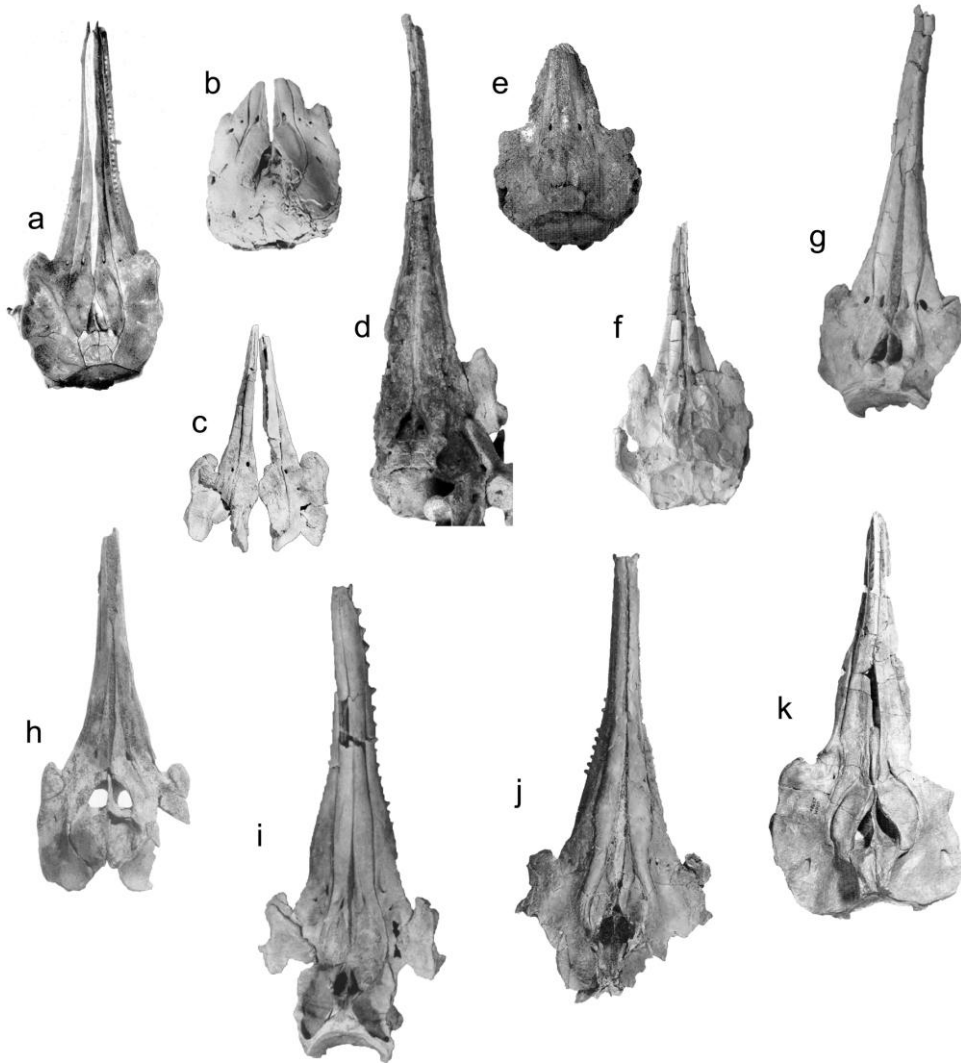


Figura 1. Algunas de las especies de la familia Kentriodontidae. a) *Kentriodon pernix*, b) *Kentriodon hobetsu*, c) *Kentriodon obscurus*, d) *Tagicetus joneti*, e) *Kentriodon schneri*, f) *Kentriodon diusinus*, g) *Macrokentriodon morani*, h) *Atocetus nasalis*, i) *Hadrodelphis calvertense*, j) *Lophocetus pappus*, k) *Lophocetus repenningi*. Subfamilia Kentriodontinae (a-g), Subfamilia Pithanodelphinae (h), Subfamilia Lophocetinae (j-k). Las imágenes no están a escala. (Barnes y Mitchell, 1984; Barnes, 1978, 1988; Dawson, 1996a, 1996b; Ichishima, 1995; Kellogg, 1927, 1955; Lambert et al., 2005; Salinas-Márquez *et al.*, 2014; Whitmore y Kaltenbach, 2008).

En 1931, se describe a las especies de *Gryptolithax obscura*, *Gryptolithax pavid*a, *Lamproolithax annectens*, *Lamproolithax simulans*, *Liolithax kernensis*, *Loxolithax sinuosa*, *Nannolithax gracilis*, *Oedolithax mira*, *Platylithax robusta* y *Squalodon errabundus* basándose solamente en los huesos petrosos del oído (Kellogg, 1931).

En 1944, Colbert describe a un Ziphido de Perú, *Incacetus broggi*, el cuál sería catalogado posteriormente como Kentriodontidae por Fordyce y de Muizon (Fordyce y de Muizon, 2001).

En 1977, se describen los afloramientos de cetáceos fósiles a lo largo de la costa de California. Dentro de los kentriodontidos menciona la presencia de *Liolithax*, *Lophocetus* y *Kampholophos*, junto con una gran diversidad de otras familias de cetáceos como *Platanistidae*, *Physeteridae* *Monodontidae*, entre otros (Barnes, 1977).

Barnes y Mitchell (1984) concluyen que las especies de *Grypholithax pavid*a y *Grypholithax obscura* anteriormente descritas con huesos perióticos aislados encontrados en la Capa de Huesos de Sharktooth Hill en California, son la misma especie y pertenecen al género *Kentriodon* por lo que el binomio correcto para esta especie es *Kentriodon obscurus*.

Barnes reconoció el género de *Pithanodelphis* Abel, 1905, en la Formación Monterrey en el sur de California, un género de Kentriodonte que se distribuyó significativamente en ambos océanos, Pacífico y Atlántico, y clasificó el género dentro de los Kentriodontidos en la subfamilia *Kentriodontinae*. La única especie reportada de este género, *P. cornutus*, du Bus, 1872; se encontró en la cuenca de Antweep en Bélgica (Barnes *et al.*, 1985).

Se publica el trabajo de los vertebrados fósiles de la formación Pisco de Perú. En este trabajo se reporta a *Belonodelphis peruanus*, el segundo kentriodontido para esta formación y este país (de Muizon, 1988).

Ichishima y colaboradores, en 1995, hacen una revisión de la sistemática de la familia Kentriodontidae así como de su distribución geológica y geográfica donde concluye que la diversidad, morfologías y distribuciones de las especies del Mioceno de Kentriodontinae parecen ser paralelas a la mayoría de las especies actuales de delfines pelágicos en la subfamilia Delphinidae, y que el grupo fósil pudo haber sido una contraparte de los siguientes en comportamiento o función. Ese mismo año, Ichishima (1995) reporta un kentriodontido para la Formación Hokkaido, en Japón. Este espécimen se relaciona con el género *Kentriodon*, ya que presenta muchas similitudes con *K. pernix* y *K. obscurus* en Norteamérica.

Aranda-Manteca (2001), enumera las localidades fósiles que presenta el estado de Baja California y reporta que la localidad de La Misión de la Formación Rosarito Beach perteneciente al Mioceno Medio y se encuentran ejemplares de la familia Kentriodontidae.

En 2005, Kochhar y colaboradores encuentra el primer registro de *Kentriodon* en Corea de Sur en la Formación Duho del Mioceno, con un fragmento de maxilar que tiene mucha semejanza a *K. pernix* pero diferente en su tamaño y dientes más grandes.

También en 2005, Lambert y colaboradores encuentra una espécimen de Kentriodontidae en la cuenca baja de Tagus, en Portugal, al cual le asigna un nuevo género y especie *Tagicetus joneti*, lo que constituye el primer registro de la subfamilia (Kentriodontinae) en la costa este del norte del océano Atlántico basado en un cráneo casi completo; y considera que los kentriodontinos pudieron haber constituido uno de los grupos dominantes en los océanos del Mioceno, esto debido a su diversidad morfológica y su amplio rango geográfico (Lambert, *et al.*, 2005).

En (2007) Barnes *et al.*, expone la diversidad evolutiva y la polaridad de los caracteres en los Kentriodontidae donde explican que los kentriodontidos más evolucionados poseen uno

o más de los siguientes caracteres derivados: aumento en el tamaño corporal, depresión de las márgenes medias de los huesos nasales, convexidad de los huesos nasales, crecimiento de los anterorbitales, crecimiento y cambio en forma de las fosas de los senos pterigoides en la parte posterior del palatino, expansión de otras fosas de los senos pterigoides en el basicráneo, alargamiento y de la sínfisis mandibular, fusión de la sínfisis mandibular, incremento en el número y tamaño de los dientes, reducción de los incisivos superiores que se proyectaban anteriormente, reducción de las narinas y cúspides accesorias en las coronas de los dientes posteriores.

La localidad de Sharktooth Hill es reconocida internacionalmente por su acumulación de restos de especies marinas en un horizonte que llega a tener hasta 200 huesos por metro cuadrado. En 2009, se explican las causas que llevaron a la acumulación de tal cantidad de elementos óseos (Pyenson et al., 2009).

Un par de años después Geisler y colaboradores (2011) realizan un gran avance en la sistemática de cetáceos al generar una súper matriz que incluye datos genómicos, morfológicos y paleontológicos. Este trabajo refuerza las familias que ya se habían creado para los diferentes grupos de cetáceos así como propone algunas nuevas basados en los resultados que obtiene de su análisis. Solamente incluye a un miembro de Kentriodontidae en su matriz, *K. pernix*, pero posteriormente, Aguirre-Fernández (2013) modifica la matriz de Geisler para ajustarla a la familia Kentriodontidae para el análisis de los especímenes de Nueva Zelanda. El capítulo de filogenia del presente trabajo utiliza la matriz modificada de Aguirre-Fernández (2013).

Finalmente en 2014, se hace la descripción formal de la primer especie de Kentriodontidae en Baja California, México. El espécimen había sido mencionado por diversos autores con anterioridad (Aranda-Manteca, 1990; 1994, 2001; Barnes, 1998 Barnes, 1998; Barnes,

2002; Flores-Trujillo, 2002) pero no había sido descrita o nombrada (*Salinas-Márquez et al.*, 2014).

CAPÍTULO UNO: AVANCES EN EL CONOCIMIENTO TAXONÓMICO

El origen de todos los Delphinoidea modernos (Monodontidae, Phocoenidae y Delphinidae) está probablemente en la familia Kentriodontidae (Barnes, 1978; LeDuc, 2002), y para tratar de entender mejor la evolución y diversificación de la familia es necesario conocer lo más posible sobre las diferentes formas que existieron, comenzando por el origen, por lo que a continuación se presentan las descripciones de tres nuevas especies pertenecientes a la subfamilia Kentriodontidae, ordenados en orden cronológico, comenzando por el más antiguo. El material fue colectado de diversas localidades en la costa oeste de Estados Unidos, en los estados de Óregon y California. En la costa este del Pacífico Norte, el Kentriodontidae más antiguo es del Mioceno temprano de La Formación Nye en Óregon, Estados Unidos.

Metodología

Abreviaturas: CAS, Academia de Ciencias de California, San Francisco, California, E.U.A.; FCMM, Colección Paleontológica del Estado de Baja California en la Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada Baja California, México; LACM, Departamento de Paleontología de Vertebrados, Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles, California, E.U.A.; UCMP, Museo de Paleontología, Universidad de California, Berkeley, California, E.U.A.; USNM, Departamento de Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural de los Estados Unidos, Washington, D.C., E.U.A.

En este trabajo se estudiaron cuatro especímenes de Kentriodontidae? que se encontraban albergadas en la Colección de Paleontología del Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles. Tres de estos cuatro especímenes ya se encontraban preparados, mientras que el cuarto (perteneciente a la Formación Monterey) se encontraba preparado en un 50%, sin embargo, la mayoría de las características importantes se encontraban visibles y fue posible hacer un estudio del mismo.

Se tomaron medidas morfológicas de los tres individuos que estaban preparados (Tabla 1) y se analizaron sus características morfológicas para hacer comparaciones con otras especies de Kentriodontidae y posteriormente codificarlas para el análisis filogenético que se discute en el siguiente capítulo.

Kentriodontidae de la Formación Nye Mudstone

Contexto geológico

El holotipo es derivado de la formación Nye Mudstone, y la edad es del Mioceno Temprano, está descrita por Snavely *et al.*, (1964) como una “... una mezcla variada de arcillas, limos, y arenas finas; la designación litológica varía entre los diferentes afloramientos, pero comúnmente es lutita y limolita, y menos comúnmente arenisca de grano fino.” La Formación Nye aflora en los cantiles en Newport debajo de la Formación Astoria y está expuesta en contacto con ésta en Jumpoff Joe, a 1.4 km al norte de la Bahía de Yakima (Figura 2). La formación no aflora en la costa al norte de Yakina Head pero está debajo de la terraza al sur de Gleneden Beach.

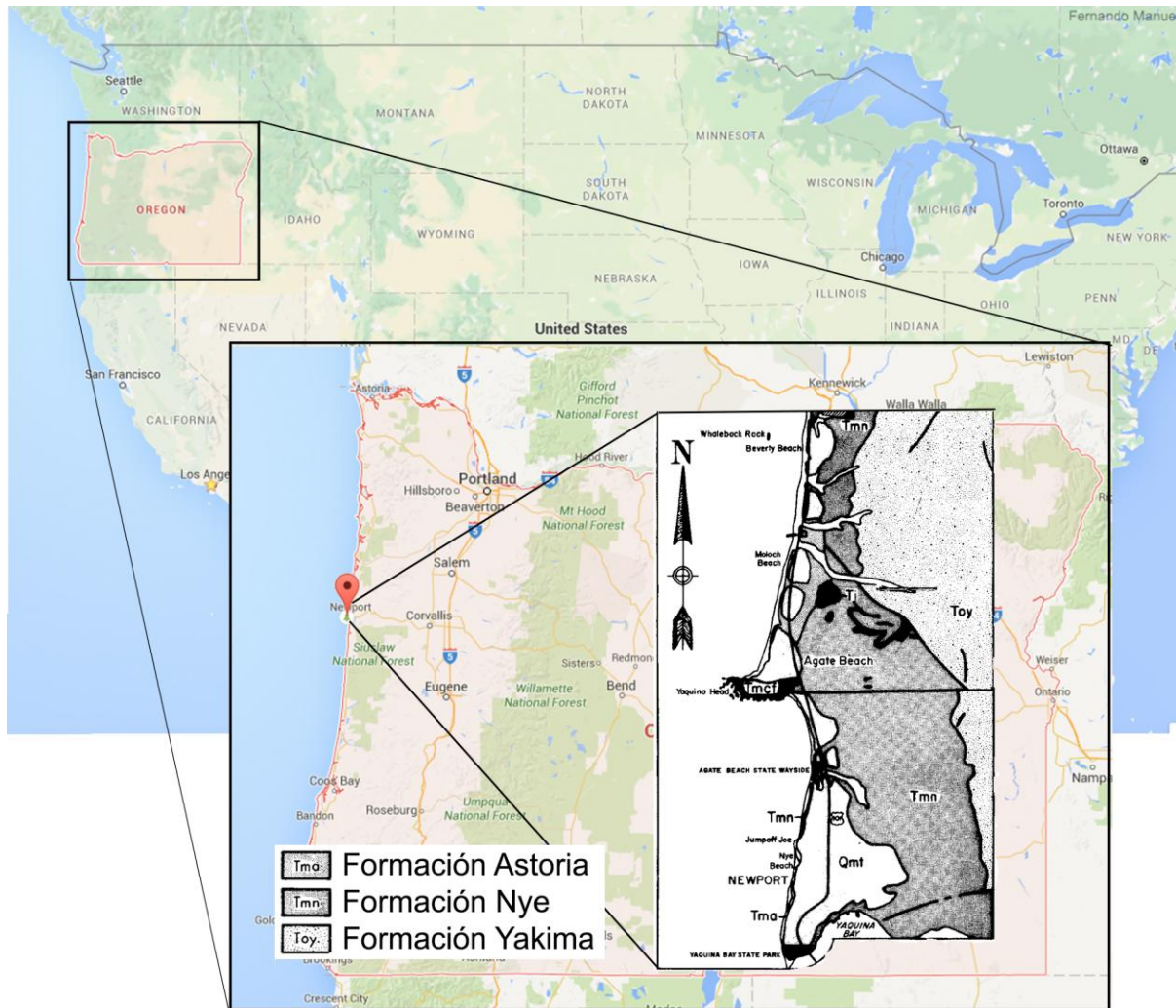


Figura 2. Mapa de la Formación Nye y La Formación Astoria en Lincoln, Óregon, Estados Unidos. Modificado de Lund, 1974.

Los afloramientos de la Formación Nye tienen un alto contenido de arcillas por lo que su fuerza de corte es baja, especialmente cuando está mojada; áreas sobreyacentes por esta Formación están sujetas a deslaves en cantiles y terrenos empinados. A lo largo de la costa entre la Bahía Yakina y Yakina Head, las capas tienen una inclinación hacia el océano de casi 30°, lo que incrementa el riesgo de deslaves de esta formación. Mucha de la inclinación a lo largo de la costa es atribuido a que las capas más débiles ceden a lo largo del plano inclinado, y forman varios sumideros. El sumidero más grande está en la localidad de Jumpoff Joe en Newport; y son aproximadamente 15 acres a lo largo de 400 metros de la costa (Lund, 1974).

Sistemática

MAMMALIA Linnaeus, 1758

CETACEA Brisson, 1762

ODONTOCETI Flower, 1867

DELPHINIDA Muizon, 1984

KENTRIODONTIDAE Slijper, 1936, *sensu* Barnes, 1978

KENTRIODONTINAE Slijper, 1936

Nuevo género y nueva especie

Holotipo: LACM 157324, cráneo casi completo, colectado en 1985 por Guy E. Pierson en Beaver Creek North, con localidad número: LACM 7944 (Figuras 3, 4 y 5).

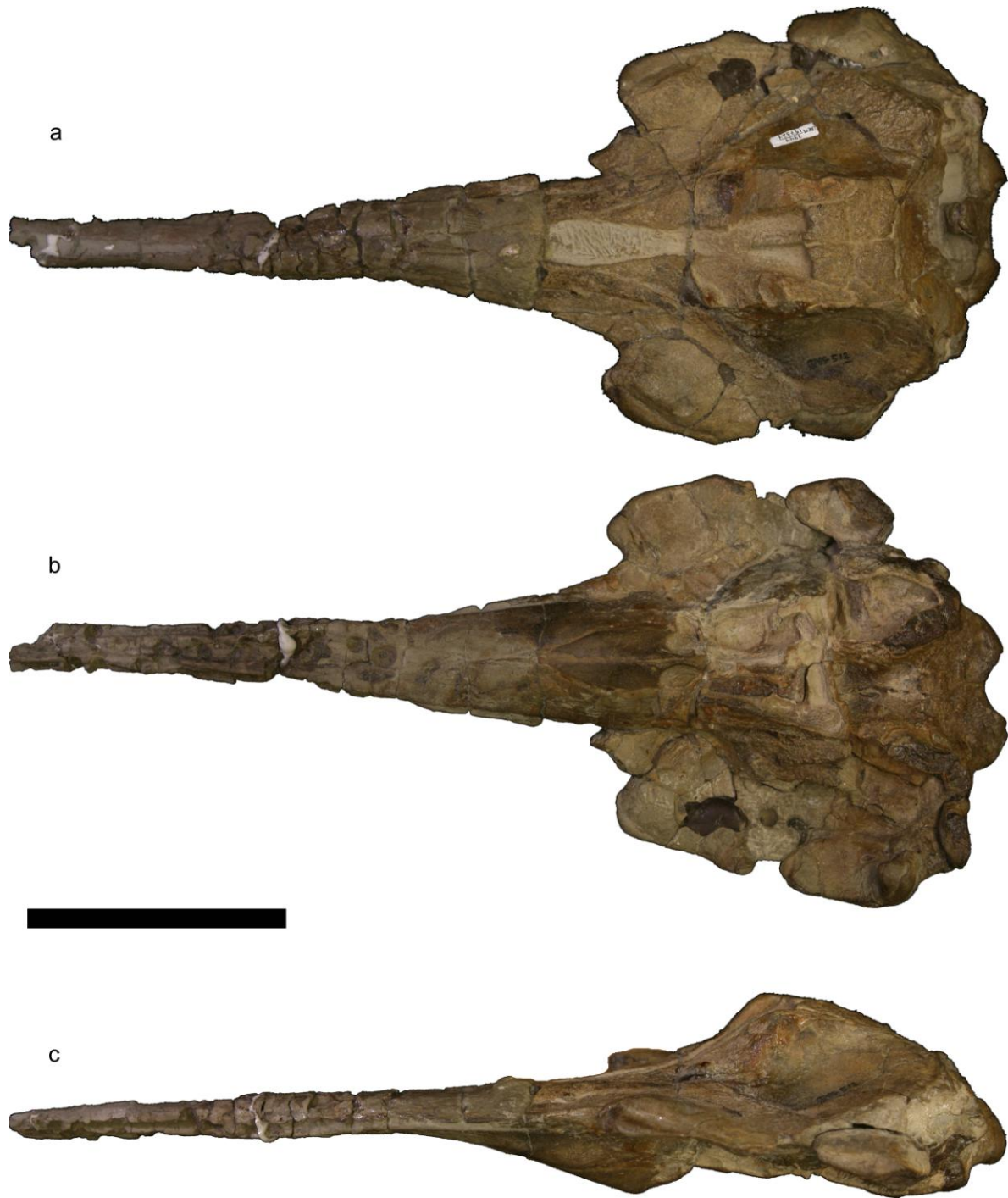


Figura 3. LACM 157327 de la Formación Nye. Vista dorsal (a), vista ventral (b) y vista lateral (c). Barra de escala 10 cm.



Figura 4. LACM 157324 de la Formación Nye con delineado de los huesos. Vista dorsal (a), vista ventral (b) y vista lateral (c). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

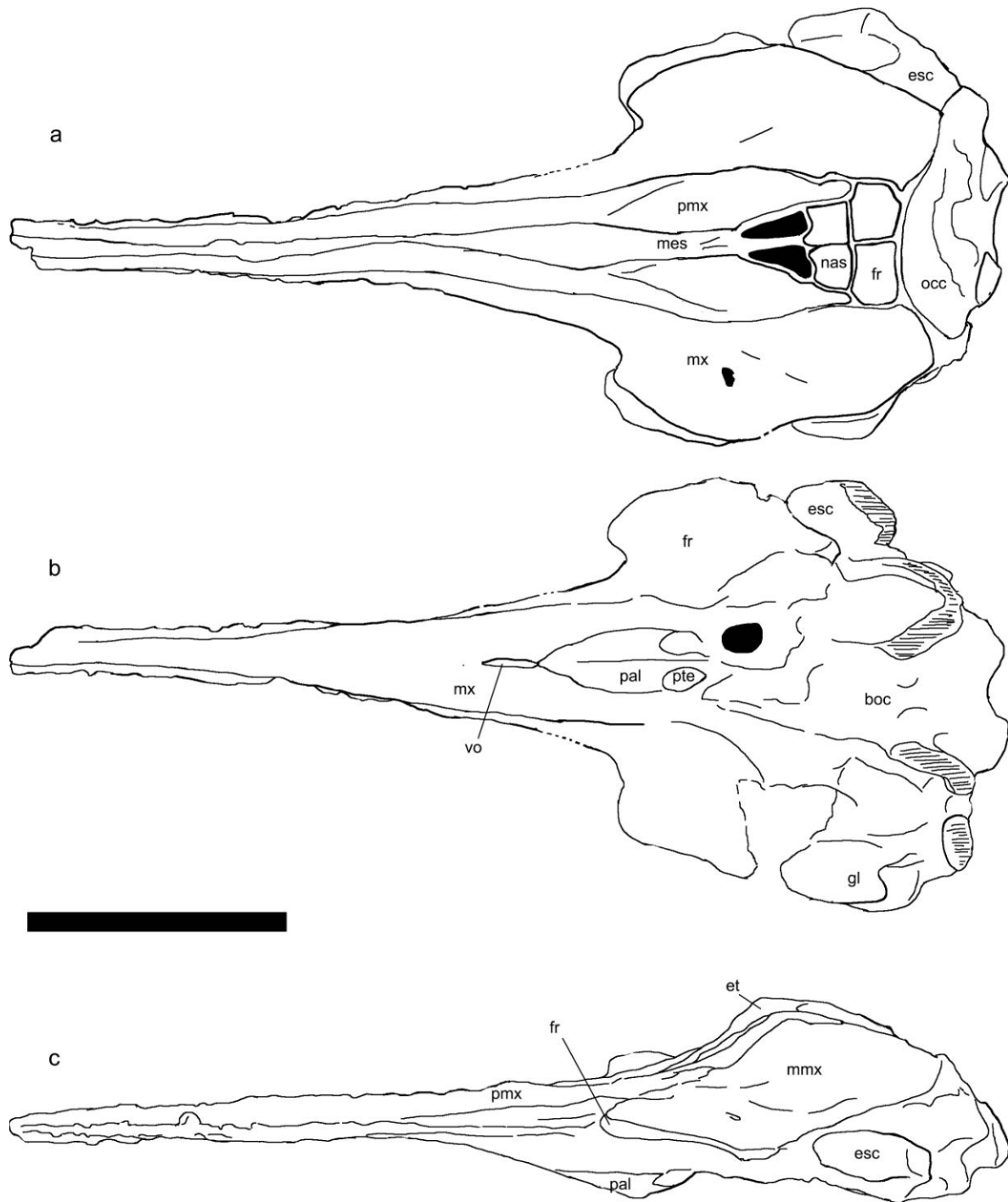


Figura 5. Delineado de los huesos de LACM 157327 de la Formación Nye. Vista dorsal (a), vista ventral (b) y vista lateral (c). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

Formación: Formación Nye Mudstone, localidad LACM 7944, en Beaver Creek North Lincoln Co. Óregon, Estados Unidos. Tiene una edad de Aquitaniano (Mioceno temprano).

Comentarios: Se considera que esta especie es un miembro de la familia Kentriodontidae debido a las siguientes características: cráneo con simetría craneal, vértice craneal aplanado dorsoventralmente; rostrum angosto, alargado y de forma triangular; región facial aplanada; y la región anterior del escudo occipital tiene un borde angular. Además, se ha asignado a la subfamilia Kentriodontinae debido a que: el vértice craneal el aplanado; los nasales no son inflados; el canal mesorostral se abre distal y proximalmente; la forma angular del escudo occipital; y la asimetría de las hendiduras anterorbitales. Tafonomía: Hay evidencias de organismos perforadores en la parte anterior del rostrum, pero estas perforaciones fueron hechas mucho después del proceso de fosilización. Esto es evidente debido a que las perforaciones también están presentes en la matriz circundante. La presencia de perforaciones en la parte anterior del rostrum solamente sugería que el organismo estuvo enterrado parcialmente dejando expuesta esta parte, lo que permitió así el asentamiento de estos organismos, y era congruente con el grado de preservación diferencial entre el rostrum y el basicráneo, el cual está en mejores condiciones. Un análisis más detallado reveló que las perforaciones y la preservación diferencial fueron procesos diagenéticos que ocurrieron posterior a la fosilización del espécimen.

Descripción: El holotipo consiste en un cráneo casi completo, ligeramente fragmentado. Se ha perdido los primeros 3 mm del rostro aproximadamente. Presenta orificios hechos por organismos perforadores en la parte anterior del rostrum. Esta ligeramente deformado por procesos geológicos. Los procesos cigomáticos dl escamoso se han movido de su posición original y se encuentran a la altura del proceso supraorbital del frontal. Algunas partes del supraorbital han sido rellenadas con resina para mantener la integridad general del espécimen. Es

un individuo adulto ya que presenta alveolos dentales completamente formados, las crestas lambdoidales son prominentes, la mayoría de las suturas están cerradas, y la superficie de los huesos es poco porosa.

Este es un espécimen de una especie relativamente grande de la subfamilia Kentriodontidae, aunque hay especies más grandes en la familia Kentriodontidae, por ejemplo, *Kampholophos serrulus*, *Lophocetus pappus*, *Hadrodelphis calvertense*, y *Macrokentriodon morani*. Es, sin embargo, más grande que *Delphinodon dividum*, y que cualquier otra especie del género *Kentriodon*, con la excepción de *Kentriodon schneideri* (Whitmore y Kaltenbach, 2008).

A pesar de que el cráneo es grande, no es particularmente masivo, como el cráneo de *Kampholophos serrulus* o *Macrokentriodon morani*, que tienen huesos más gruesos y crestas y procesos más grandes. El rostro de LACM 157324 es más largo que las especies de *Kentriodon*. La proporción de la relación rostro-cráneo es más parecida a *Macrokentriodon morani* que a *Hadrodelphis calvertense*. El rostrum es recto desde la base hasta la parte más distal. En la parte anterior del rostrum, la premaxila se inclina medioventralmente abriendo el canal mesorostral.

Premaxila: La superficie dorsal de la premaxila en la parte anterior del rostrum es suave y delgada mediolateralmente; se inclina dorsomedialmente a lo largo del rostrum hasta la base, en donde está en posición horizontal. En la región facial, la premaxila mantiene su posición horizontal hasta el punto donde comienzan las narinas, en donde la premaxila se eleva hasta alcanzar el vértice craneal a la altura de los nasales y frontales. Hay un foramen premaxilar en cada una de las premaxilas, como es típico de la mayoría de las especies de odontocetos. La punta anterior de las premaxilas se ha perdido, pero solo una parte pequeña ya que es posible ver los alveolos de los incisivos anteriores. Por lo tanto, el rostro no debe ser más de 2 mm más largo de lo preservado. Debido a las perforaciones hechas por organismos perforadores, no es posible

identificar si existen o no alveolos dentales premaxilares. Los márgenes mediales de las premaxilas se unen a mitad del rostro, por lo que la hendidura mesorostral solo está abierta en la parte anterior y posterior. En contraste, la hendidura mesorostral de *D. dividum* y *H. calvertense* se mantiene unida por casi todo el largo del rostrum, y por lo tanto, la hendidura mesorostral de estas especies está cerrada dorsalmente. La superficie dorsal de la premaxila se aplanan en la parte posterior entre las hendiduras antorbitales. Hay un gran foramen premaxilar en cada una de las premaxilas en la parte anterior a la abertura nasal. Como es típico en especies de Delphinoidea, de cada foramen premaxilar surgen tres surcos (ver Barnes 1978; Mead y Fordyce, 2009). El surco anteromedial delinea el área subtriangular en la superficie dorsal de la premaxila, en donde en vida se hubiera unido el musculo para el tapón nasal. Este es el más largo y profundo de los tres surcos. El surco posterolateral es casi tan largo que el anterior, pero es más angosto y menos profundo; se extiende hacia el borde lateral de la maxila y fluye dorsolateralmente con el borde de este hueso. Finalmente, el surco posteromedial corre desde el foramen premaxilar hacia el canal mesorostral, y es muy corto y somero, al punto de ser casi irreconocible.

A cada lado de la abertura nasal, la superficie de la premaxila es plana y ancha. Estas áreas, las fosas de los sacos premaxilares, en donde estarían los sacos premaxilares en vida (ver Au: 2002). La fosa para los sacos premaxilares tiene una forma triangular bien delimitada, son casi planos y se inclinan ligeramente lateralmente. En LACM 157324 la premaxila es plana y suave, y en el borde lateral está un poco más elevada que la maxila adyacente. El borde posterior de la premaxila es angosto y se leva al lado de cada nasal, llega a tocar el frontal y juntos forman el vértice craneal. EL proceso nasal de la premaxila es prominente, se proyecta posteriormente aproximadamente 1.5 cm entre el nasal y la maxila y llega hasta el borde anterior del frontales de manera asimétrica; del lado derecho el proceso se proyecta más posteriormente que el izquierdo

y forma una muesca más grande en la exposición dorsal del frontal. Este proceso comprime ligeramente el nasal y lo deja de forma cuadrangular en lugar de pentagonal como es el caso de otros *Kentriodontinae*.

Maxila: Las puntas distales de las maxilas no están conservadas, y pareciera que fueron 2 o 3 mm más largas anteriormente en vida. En la mitad distal del rostrum, el borde lateral de la maxila está orientado ventrolateralmente, exponiendo los alveolos dentales en vista lateral. Hacia la parte proximal, la maxila se vuelve dorsoventralmente más gruesa y se expande más lateralmente. En el cuarto más proximal del rostro, el borde maxilar es más prominente que en especies de *Kentriodon* o en *D. dividum*. Es más ensanchada a medida que se acerca a la hendidura anterorbital. En la región facial del cráneo, el proceso ascendente de la maxila se ensancha lateralmente sobre la superficie dorsal del proceso supraorbital del frontal. La maxila también se expande anterolateralmente para cubrir la mayoría de la superficie dorsal del lagrimal. Esto ocurre generalmente en varias especies de Delphinoidea. La esquina anterolateral del proceso supraorbital y del lagrimal se extienden hacia fuera más allá de la cobertura de la maxila, más que en especies de *Kentriodon* o *D. dividum*, y esto va acorde con el proceso anterorbital más grande de LACM 157324. El proceso anterorbital de LACM 157324, formado por una combinación del frontal, lagrimal y maxila, es prominente, alrededor de 1.5 cm de grueso dorsoventralmente, y se proyecta anterolateralmente. El proceso anterorbital es proporcionalmente más grande pero no más grueso que en otras especies de kentriodontidos. La hendidura anterorbital de LACM 157324 es en forma de “U”; muy similar a *Kentriodon*. El proceso anterorbital está proyectado anteriormente más que anterolateralmente. El proceso anterorbital derecho e izquierdo son asimétricos, el proceso derecho es más ancho y achatado, mientras que el izquierdo es más puntiagudo y angosto. Medial a cada uno de estos procesos, las

hendiduras anteorbitales también son asimétricas. La hendidura anteorbital izquierda tiene una forma de “U” y es más angosta que la derecha, mientras que la hendidura derecha es mucho más amplia y muy poco profunda. La asimetría en las hendiduras anteorbitales es visible en la mayoría de las especies de Kentriodontinae, pero la forma general es una hendidura con forma de “U” y otra más angosta en forma de “V”, sin embargo, en ningún caso es una hendidura anteorbital tan somera y amplia como en el caso de LACM 157324. La maxila se ensancha posterolateralmente sobre el frontal y llega al borde de la fosa temporal, y en esta parte tiene un margen ligeramente curvo que se extiende desde el proceso postorbital hasta la cresta nugal. El borde posterior de la maxila está ligeramente elevado en donde contacta con la cresta nugal y el borde lateral del vértice craneal. Esta elevación de los márgenes de la maxila crea una fosa posteromedial en cada maxila. Hay dos forámenes maxilares en la superficie dorsal entre la hendidura anteorbital y la premaxila. Parece haber un foramen maxilar posterior, como es típico en odontocetos, localizado en la parte posterior de la región facial de cada lado de la abertura nasal, pero en este caso no se puede distinguir con claridad.

Lagrimal: El lagrimal se ha perdido en ambos lados, pero en el lado derecho es posible distinguir la posición y contorno que tenía. Al parecer por el borde, el lagrimal tiene la forma general de Kentriodontinae, un contorno rectangular que va desde el proceso anteorbital proyectado posteromedialmente hasta la base de las narinas internas.

Nasal: Los huesos nasales son anteroposteriormente cortos, casi cúbicos, y ambos de aproximadamente el mismo tamaño (12.4 mm de ancho por 18.7 mm de largo). En vista dorsal, cada nasal tiene una forma cuadrangular, a diferencia de la forma típica pentagonal de la subfamilia Kentriodontinae (Barnes et al., 2007). Son planos dorsalmente, como en *K. pernix*. Los nasales están deprimidos en la parte medial donde contactan entre ellos (fosa internasal de

Muizon, 1988), pero aparte de eso son lisos dorsalmente. Como es característico en especies de Kentriodontinae, cada hueso nasal tiene un surco en la parte anterior. Este surco se inclina hacia las narinas externas y se posiciona en la pared posterior de cada narina. Las suturas entre los frontales y nasales son aparentes, y se distinguen fácilmente. La sutura nasal/frontal es horizontal transversalmente y forma un surco somero. Entre las narinas y las premaxilas se forma un surco paralelo a la línea media que es ligeramente más profundo que el formado por el contacto con el frontal.

Frontal: En vista dorsal, el borde lateral de la órbita forma una curva uniforme como en *K. pernix*. Además, el tamaño de la órbita debajo del proceso supraorbital de LACM 157324 es relativamente pequeño para el tamaño del cráneo. El proceso postorbital izquierdo está incompleto, pero el derecho sí y muestra que es triangular en vista lateral, y no está alargado como en *K. pernix*. La posición de la órbita ósea del proceso supraorbital está marcada ventralmente por un arco anteroposterior casi plano, y la superficie dorsal de la órbita no está muy arqueada. El surco frontal, que es el tracto para el nervio óptico, es muy somero, se distingue poco y está marcado anteriormente por una ligera elevación. El tracto del nervio óptico entra a la caja craneana posteromedialmente con un ángulo de 45° con el plano sagital. Debido a que el tracto óptico en el supraorbital es angosto, podemos suponer que el tracto óptico tuvo un diámetro pequeño, el remanente del foramen óptico derecho muestra que fue de aproximadamente 5 mm, y el foramen entra en la pared de la caja craneana inmediatamente lateral a la parte media de las narinas internas. En el lado derecho es posible ver la fosa para el seno anterior. La fosa para el seno pterigoideo es muy pequeña y de forma ovalada.

En el vértice craneal, la exposición del frontal tiene una forma subcuadrangular, delimitada anteriormente por la premaxila y el nasal, lateralmente por la maxila y posteriormente por el

supraoccipital. Hay cierta asimetría en los frontales debido a la proyección de la premaxila (como se explicó anteriormente) y cada frontal tiene una muesca anterolateral, siendo la derecha más marcada que la izquierda. Dorsalmente, el frontal es aplanado y está a la misma altura que los nasales. El vértice craneal de LACM 157324 es muy parecido al de *K. pernix*.

Mesetmoide: El mesetmoide es grueso y ancho. El mesetmoide sigue el ascenso de la premaxila y no se eleva más que ésta. El borde posterior del mesetmoide toca el nasal derecho, que es ligeramente más ancho que el izquierdo. Las narinas externas tienen una forma ovalada vistas dorsalmente, y se angostan ligeramente en su parte anterior. Parece haber una ligera asimetría producto de una deformación geológica, porque las narinas en Kentriodontidae son típicamente simétricas (Barnes, 1978). El mesetmoide forma un septo que separa la narina externa de la derecha; es muy delgada, mide 2 mm transversalmente. El mesetmoide está ligeramente inclinado a la derecha y toca el borde medial del nasal derecho.

Supraoccipital, exoccipital y basioccipital.—El escudo occipital tiene una superficie plana sin crestas. El contacto entre el escudo occipital y el parietal está roto debido a la compactación del cráneo. A pesar de que está rota, es posible ver el borde posterior de la cresta lambdoidal. Esta cresta no es muy prominente y se extiende más allá de los cóndilos occipitales. El proceso cigomático es grueso y masivo comparado con otras especies de Kentriodon. Debido a la compactación de cráneo, ambos procesos cigomáticos se han inclinado y están pegados a la maxila. el proceso cigomático derecho se ha desplazado hacia fuera del cráneo y el izquierdo está metido debajo del borde posterolateral de la maxila. El borde anterior del proceso cigomático es ligeramente cuadrangular, con el borde dorsal proyectándose más anterior que el ventral, a diferencia de *K. pernix* en donde el cigomático es casi rectangular en vista lateral. La fosa glenoide es muy grande. Entre el proceso cigomático y el paraoccipital, que es grueso, la

hendidura yugular es amplia. Las crestas del basioccipital son gruesas también y se extienden paralelamente a la línea media. El basioccipital es plano y angosto y solo se curva ligeramente en su borde posterior cerca de los cóndilos occipitales.

Parietal: Ambas fosas temporales están aplastadas dorsoventralmente, sin embargo la derecha no lo está tanto y los márgenes son distinguibles. El parietal es ligeramente más grande que en otras especies de *Kentriodon*. Es ligeramente cóncavo en su parte media. El borde posterior de la fosa temporal tiene un perfil muy angular, con crestas lambdoidales ángulosas y bien definidas. El contacto del escamoso con el parietal está obscurecido por sedimento del lado izquierdo, pero del lado derecho se observa que el contacto es suave y continuo y desciende verticalmente sin entrar demasiado en la fosa temporal.

Pterigoide: El pterigoide en este organismo es muy corto en relación a su tamaño, la forma es casi redonda o lanceolada, con los bordes anteriores proyectados anterolateralmente dejando un espacio en la línea media sobre el palatino. En otras especies de Kentriodontinae, los pterigoides pueden ser alargados y angostos o cortos y redondeados, pero en ninguno de esos casos se inclinan anterolateralmente.

Palatino: El palatino forma el punto más ventral del rostrum, que es este organismo s extremadamente convexo, a diferencia de la mayoría de Kentriodontes que tienen un rostrum aplanado ventralmente. El palatino tiene una forma triangular con un ápice que se extiende más de 2 cm anterior a la hendidura anterorbital. Anterior al borde anterior del palatino se observa una pequeña porción del vómer, 1.5 cm aproximadamente. Los palatinos no son muy anchos y su borde lateral coincide con el borde lateral de la fosa del pterigoide.

Kentriodontidae de la Formación Astoria

De la Formación Astoria se recuperaron 2 especímenes de Kentriodontidae que presentan una gran cantidad de semejanzas. En este trabajo se consideró que ambos individuos pertenecen a la misma especie, y a pesar de que se describen por separado, para el análisis filogenético (ver más adelante) se combinaron sus características para crear un solo taxón. A pesar de haber sido obtenidos de la misma formación, se obtuvieron de diferentes lugares, el primero se excavó del sedimento por lo que su procedencia no está en duda, pero el segundo se obtuvo de una concreción que se encontraba en la playa a las faldas del afloramiento. Lo más probable es que provenga de la misma formación pero existe la posibilidad de que se trate de hecho de dos especies diferentes. El primero de ellos tiene un mejor estado de preservación y se describe a continuación.

Contexto geológico

La Formación Astoria es un depósito marino somero, cerca de costa de edad Miocénica que aflora a lo largo de la costa de Óregon (Figura 2). Se han reconocido tres cuencas estructurales a lo largo de la costa. Estas van de sur a norte, Astoria, Tillamook y Newport (Snively y Wagner, 1963; Snively *et al.*, 1964; Cooper, 1981; Parker, 1990). La formación Astoria fue nombrada originalmente por las rocas del Mioceno temprano en la cuenca Astoria, que aflora al lado sur del Río Columbia, cerca de Astoria en el condado Clatsop en Óregon (Addicott, 1976; Parker, 1990).

El nombre de esta formación se aplicó posteriormente a los estratos en la cuenca de Newport. La Formación Astoria en la cuenca de Newport (que forma la base para el “Pacific Northwest Newportian Provisional Stage” de Addicott) es correlativo con la parte más reciente de la

localidad tipo de la Formación Astoria en la cuenca Astoria (Parker, 1990). La parte más antigua de la Formación Astoria representa el antiguo estado Pillariano (Wolfe y McKee, 1972; Addicott, 1976; Smith, 1991).

La sección de la cuenca Newport de la Formación Astoria comprende más de 700 m de areniscas, silicatos carbonatados oliváceos de tamaño fino a mediano, que representan ambientes cerca de costa, someros, de plataforma de edad Miocénica (Howe, 1926; Snavely y Wagner, 1963; Snavely *et al.*, 1964; Ray, 1977; Colbath, 1985; Addicott, 1976; Moore *et al.*, 2001). La formación incluye capas de tobas finas (Snavely *et al.*, 1964). En general, la parte inferior tiene sedimentos más gruesos y es más fosilífera que la parte superior (Snavely *et al.*, 1964). Se han propuesto miembros para las diferentes secciones de la Formación Astoria en las cuencas de Tillamook y Astoria (Snavely y Wagner, 1963; Parker, 1990).

Los fósiles de la Formación Astoria fueron los primeros descritos para el Cenozoico en la costa oeste de Norteamérica (Prothero, 2001). Toda la columna en la cuenca de Newport fue utilizada por Addicott para definir y caracterizar el Estado Provincial de Moluscos Newportianos del Pacífico Noreste (Addicott, 1976). Addicott correlaciona el Estado Newportiano con el Estado Provisional “Temblor de megainvertebrados, el cual había caracterizado con anterioridad (Addicott, 1972) utilizando fósiles de California. El Estado Newportiano también ha sido correlacionado con el Estado Saucésiano de foraminíferos (Addicott, 1976; Moore, 1964).

Tanto la Formación Astoria en la cuenca de Newport y el estado Newportiano, ahora se considera que son más antiguos que la edad de Mioceno Medio que les asignó Addicott (1976; Berta, 1991), o la edad de Mioceno temprano tardío a Mioceno Medio temprano que mencionó Barnes (1987, 1989, 1990, 1992; Berta, 1994; Deméré y Berta, 2002).

Kentriodontidae de la Formación Astoria

Sistemática

MAMMALIA Linnaeus, 1758

CETACEA Brisson, 1762

ODONTOCETI Flower, 1867

DELPHINIDA Muizon, 1984

KENTRIODONTIDAE Slijper, 1936, *sensu* Barnes, 1978

KENTRIODONTINAE Slijper, 1936

Kentriodon Kellogg, 1927

*Nueva especie*²

Holotipo: LACM 123789, cráneo casi completo al que solo le falta el rostrum, y tiene un muy buen estado de preservación (Figuras 6, 7 y 8).

Formación: Formación Astoria. Localidad LACM 4948, Schooner point, Lincoln, Óregon, Estados Unidos. Edad Aquitiano, Mioceno Temprano.

Tafonomía: El espécimen está en un excelente estado de preservación, debido a lo fino del sedimento y a un enterramiento rápido. La pérdida de la parte distal del rostrum es diagenética y sucedió después de la fosilización. El deposito debió ser una zona en la que la energía era poca y que el aporte de sedimento desde el continente era lo suficientemente abundante para enterrar rápidamente los restos sin que estos fueran comidos o colonizados por organismos epibiontes. El aporte de sedimento a su vez, sugiere que el sitio no pudo haber estado muy lejos de la costa.



Figura 6. LACM 123789 de la Formación Astoria. Vista dorsal (a), vista ventral (b), vista lateral (c) y vista frontal (d). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

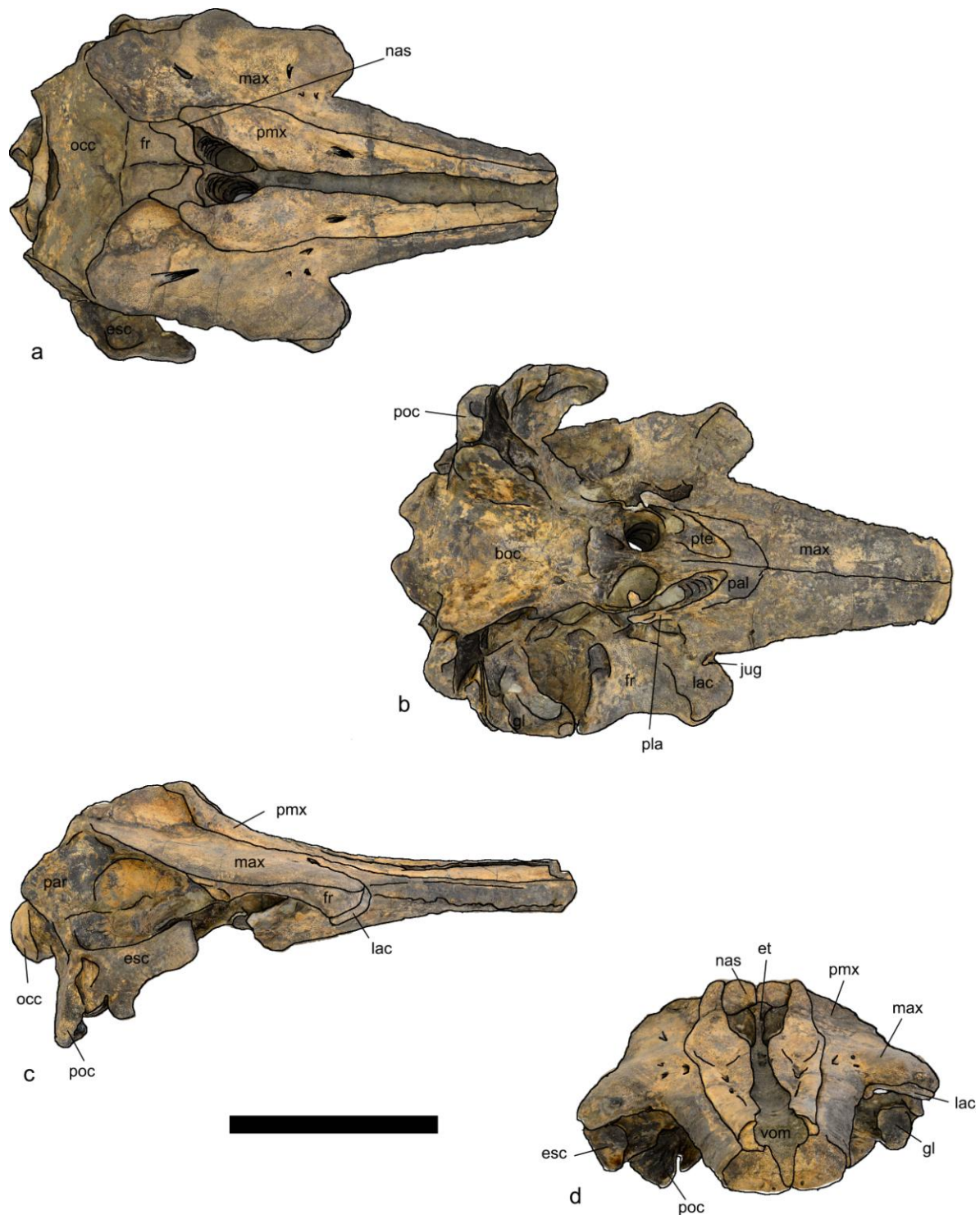


Figura 7. LACM 123789 de la Formación Astoria con delineado de los huesos. Vista dorsal (a), vista ventral (b), vista lateral (c) y vista frontal (d). Barra de escala 10 cm.

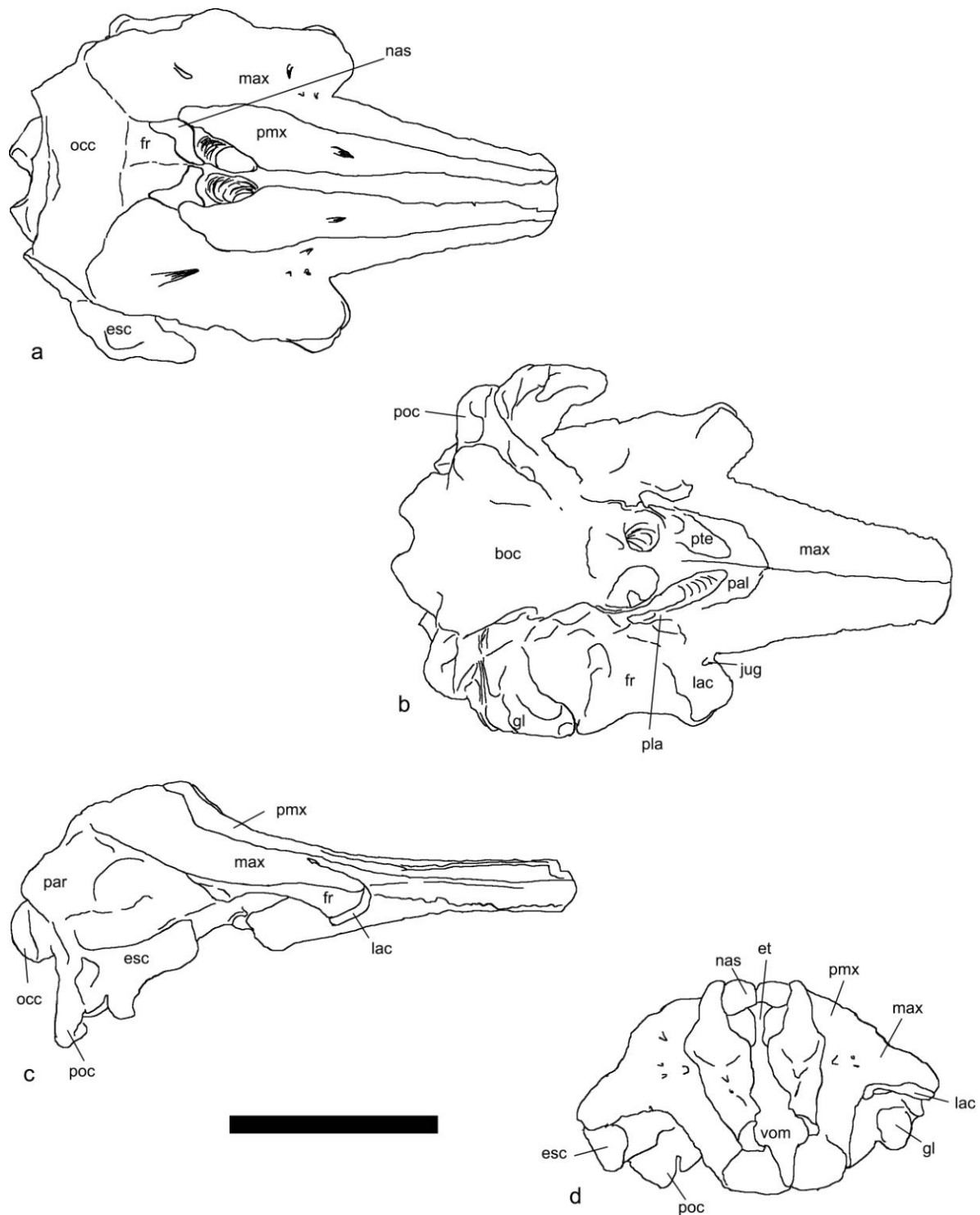


Figura 8. Delineado de los huesos de LACM 123789 de la Formación Astoria. Vista dorsal (a), vista ventral (b), vista lateral (c) y vista frontal (d). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

Comentarios: Basado en otros cráneos completos de Kentriodontidae, se estima que el rostrum de este espécimen se rompió aproximadamente a la mitad. Por lo tanto, la longitud del rostro, la longitud condilobasal y las medidas transversales se estimaron con la confianza de que están muy cerca de las medidas reales del cráneo completo. El cráneo está comprimido dorsoventralmente alrededor de 10 mm. Ésta compresión se estima por la distancia de desplazamiento de la punta anterodorsal del cigomático con respecto a su posición original, que debió haber estado a 1 mm por debajo de la punta del proceso postorbital del frontal.

Descripción general: El espécimen consiste en un cráneo casi completo. Le falta la parte anterior del rostrum, pero el basicráneo está completo y tiene una muy buena preservación. Parece haber sido de un organismo adulto, porque las suturas están bien cerradas, los alveolos dentales están bien formados, los anillos alveolares y los septos interalveolares están completos y la superficie del hueso es muy poco porosa. Posiblemente en vida habría tenido 2 metros de longitud, similar al tamaño de *Sotalia*. La sutura del basioccipital y basiesfenoide está abierta, como es típico en adultos delfinoideos actuales, y se fusiona muy tarde en el desarrollo. La falta de fusión en LACM 123789 permitió la compresión de esta parte del cráneo.

El cráneo es simétrico con ligeramente elevado. El rostrum es ligeramente ancho en su base, un canal mesorostral abierto y hendiduras anterorbitales en forma de “V”, forma típica en *Kentriodon*. Las fosas de los sacos premaxilares son someras y se proyectan anteriormente en el rostrum. Los alveolos dentales muestran solo dientes de raíz sencilla, pero no hay dientes presentes. El vértice craneal está formado por los frontales y nasales; los nasales son de tamaño mediano y en forma de cuña y los frontales se proyectan anteriormente entre los nasales con una forma subrectangular. Los parietales están boqueados en vista dorsal por el frontal y la maxila, y las cretas lambdoidales se proyecta posteriormente más allá del escudo occipital. El proceso

cigomático del escamoso se proyecta anteriormente y tiene una forma subrectangular en vista lateral. En el basicráneo se observan claramente las fosas para los senos aéreos. El cráneo está muy ligeramente comprimido, y en general se mantiene la forma en vida.

Premaxila: La premaxila se extiende desde el extremo anterior del rostrum hasta el contacto con los nasales, llegando hasta el vértice del cráneo. En el rostrum la premaxila es delgada con una inclinación dorsolateral. Ambas premaxilas están separadas dejando el canal mesorostral abierto. La premaxila se conecta con la maxila sin estar completamente fusionada, dejando una sutura delgada. Hay un foramen premaxilar grande, con una abertura dorsal de forma elíptica, que se encuentra a la altura de la hendidura anterorbital. El surco anteromedial de la premaxila es somero y se extiende anteriormente desde el foramen premaxilar hasta un cuarto del largo original del rostrum. Al igual que el anteromedial, el surco posterolateral también se extiende desde el foramen premaxilar es somero y llega hasta el punto de inflexión de la premaxila, y rodea el margen lateral de la fosa para el saco premaxilar hasta la parte posterodorsal de los nasales. También hay un surco posteromedial, que se extiende desde el foramen premaxilar hasta la parte posterodorsal de los nasales hacia el borde medial de la premaxila anterior al borde dorsal de los nasales. La fosa para los senos premaxilares es claramente plana y no deprimida. El zona más ancha de la premaxila se encuentra a la altura del centro de la órbita y posteriormente vuelve a adelgazarse. La elevación de la parte posterior de la premaxila es suave y el borde posterior termina con una orientación posterodorsal.

Maxila: En el rostrum cada maxila es ancha y se extiende a los lados de la premaxila. La maxila tiene una suave inclinación y con la premaxila tienen una apariencia triangular transversalmente. El borde posterior de la maxila en el rostrum se proyecta lateralmente con un borde cuadrangular en la parte anterior a las hendiduras anterorbitales. Este borde cuadrangular se extiende toda la

parte posterior del rostrum hasta la hendidura anterorbital., En vista ventral, la base de la maxila en el rostrum es convexa y el contacto con los palatinos está bien fusionado. Hay aproximadamente 11 alveolos dentales presentes en la maxila derecha y 12 en la izquierda. La superficie dorsal de la maxila tiene 3 forámenes maxilares anteriores (apertura dorsal del foramen infraorbital) en el lado derecho y, 4 en el lado izquierdo. Tiene un foramen maxilar posterior de cada lado y ambos abren en un pequeño surco que se proyecta posteriormente. Sobre el supraorbital la maxila es delgada y llega hasta el borde del proceso anterorbital, pero no llega hasta el borde de la órbita, por lo que el frontal queda expuesto. La maxila tiene un borde recto y alargado que cubre la abertura temporal en vista dorsal, y cubre la expansión lateral del frontal y el parietal. El borde posterior de la maxila se proyecta posteriormente hasta tocar el escudo occipital. Posteromedialmente tiene contacto con los frontales y nasales, y rodea alrededor del proceso posterior de la premaxila con una ligera depresión que termina en un borde orientado dorsalmente.

Lagrimal: El lagrimal está expuesto en la cara anterolateral del proceso anterorbital, y junto con el frontal forma una muesca triangular entre éste y el proceso supraorbital de la maxila. El lagrimal es delgado y se ve como un rectángulo plano que va desde el borde del proceso anterorbital hasta la base del foramen para el nervio óptico. En el proceso anterorbital el lagrimal hace contacto con la maxila para formar el borde anterolateral de éste proceso.

Jugal: El Jugal no está completo en ninguno de los dos lados. A juzgar por la base de donde se separa del lagrimal y el tubérculo en la esquina anterodorsal del proceso cigomático del escamoso, tenía la forma tubular alargada y curva que pasaba por debajo de la órbita. El jugal está firmemente fusionado al lagrimal, como es típico en especies de Delphinoidea. Su base está

expandida en una dirección anteromedial a posterolateral y está localizado en el borde posteromedial de la hendidura anterorbital, y se observa mejor en el lado izquierdo del holotipo.

Etmoide: El etmoide es delgado y sigue la línea media del cráneo. Sigue la misma inclinación que la premaxila adyacente pero no sobresale más que ésta. En el borde superior en donde el etmoide muy el mesetmoide se unen hay una pequeña protuberancia rectangular justo anterior a los nasales. El mesetmoide forma la pared posterior de la abertura nasal. En vista anterior el mesetmoide contacta a los nasales de forma semicircular.

Nasal: Los nasales son cuadrangulares, la cara anterior desciende hacia la pared posterior de las narinas, y son aplanados dorsalmente en el vértice craneal. Los nasales y los frontales juntos forman el vértice del cráneo, que es prácticamente, En vista dorsal los nasales tienen una forma de “L”, y al igual que otras especies de *Kentriodon*, éste espécimen tiene una muesca posteromedial en la cara anterior de los mismos. Los nasales tienen el mismo largo que ancho y están separados medialmente por un una muesca poco profunda.

Frontal: En el vértice lo frontales están bien separados por un surco medial y dorsalmente tienen una forma rectangular. Se contactan con el escudo occipital en línea recta, transversal a la línea media del cráneo. En el proceso supraorbital, el frontal es delgado dorsoventralmente, y en vista dorsal la órbita tiene un borde cóncavo. El frontal se engrosa para formar el proceso anterorbital y el proceso postorbital, el cual es delgado anteroposteriormente y se proyecta ventralmente. en vista ventral, el proceso anterorbital del frontal está cubierto por el hueso lagrimal. Ventralmente, el foramen infraorbital es de gran tamaño. El proceso supraorbital tiene una suave concavidad, posteromedialmente, junto a la cresta subtemporal hay dos excavaciones.

Supraoccipital, exoccipital y basioccipital: El supraoccipital tiene una forma pentagonal en vista posterior, y está bien expuesto en vista dorsal. El contacto con ambas maxilas y con los parietales es recto y forma ligeras crestas en las uniones. Posteromedialmente, el escudo occipital tiene una ligera depresión. El Escudo occipital presenta una fractura longitudinal, justo sobre el foramen magnum y los cóndilos que sumen este hueso ligeramente dentro de la cavidad cerebral. El foramen mágnum es amplio, más ancho que alto, y los cóndilos están muy separados y la fosa dorsal del cóndilo es poco profunda. La distancia entre la parte dorsal de los cóndilos es mayor que la parte ventral. El paraoccipital se extiende con una inclinación posteroventral, los bordes laterales son angulares y el ápice termina en una punta redondeada. La hendidura yugular es angosta y no muy profunda. La cresta del basioccipital tiene una inclinación lateromedial, no es muy pronunciada y diverge posteriormente. Se extiende hasta contactar con la lámina lateral del pterigoides. El basioccipital es ligeramente cóncavo y está fracturado en el punto de contacto con el septo nasal.

Parietal: En vista dorsal el hueso parietal está casi completamente oculto por la maxila, solo se puede observar una muy pequeña porción en el borde posterolateral del cráneo en las crestas lambdoidales. Lateralmente, el parietal está ligeramente fracturado pero conserva su posición relativamente bien. El parietal se extiende posteriormente para formar una cresta lambdoidal con un perfil triangular que no alcanza el nivel del borde posterior de los cóndilos. La fosa temporal tiene una apariencia subromboidal del parietal.

Escamoso: El escamoso está expuesto dorsalmente. el lado derecho está fracturado y se ha desplazado lateralmente, sin embargo, el lado izquierdo conserva su posición original, a la misma altura que el proceso postorbital del frontal. La apariencia dorsal del escamoso es muy angular en su parte posterior, con bordes laterales planos y un ápice ligeramente redondeado. El

piso para la fosa temporal tiene una depresión somera pero amplia en la parte posterior del escamoso. Lateralmente, el escamoso tiene un borde dorsal recto y cóncavo ventral. El borde anterior del proceso cigomático tiene una forma cuadrangular con la parte inferior algo redondeada. El proceso glenoide es grueso y redondeado, posterior éste se encuentra el meato externo auditivo que es angosto y poco profundo. La cresta supramastoidea es poco elevada, se proyecta posterodorsalmente hasta unirse con el paraoccipital. La parte posterior del escamoso es bastante aplanada. Ventralmente, la fosa glenoide se extiende a lo largo del cigomático, se ensancha en la parte media y se angosta anteriormente. La fosa para el seno medio está bien desarrollada a lo largo de todo el zigomático y también llega hasta la parte anterior del proceso. El proceso falciforme es plano y pequeño en el lado derecho, en el lado izquierdo se ha perdido. El proceso postglenoide es abultado, pero no sobresale más que el proceso glenoide.

Pterigoide y fosa del seno pterigoide: Ventralmente, el pterigoide está bien fusionado a los palatinos, debido a la madurez del individuo, por lo que la sutura no es visible. La preservación en este espécimen es muy buena y se ha conservado la lámina lateral del pterigoide. Ésta lámina presenta un foramen de cada lado, a la misma altura que el foramen infraorbital central. La lámina lateral se extiende posteriormente en forma de lengüeta con extremo redondeado que comienza en la parte medial de la órbita, y se extiende hasta su parte posterior. La fosa para el seno pterigoide es amplia, tiene una forma ovalada y en la parte anterior se inclinan hacia la línea media. La fosa media para el seno pterigoide está bien desarrollada, al igual que la fosa postorbital del seno pterigoide, mientras que la fosa anterior no está presente en este espécimen.

Aliesfenoide, basiesfenoide y orbitoesfenoide: El aliesfenoide y el orbitoesfenoide están fusionados al escamoso y al frontal respectivamente y las suturas no se observan con claridad. El orbitoesfenoide está limitado anteriormente por el foramen rotundum y el aliesfenoide está

limitado posteriormente por el foramen ovale. El canal para el nervio óptico en el orbitoesfenoide es amplio y poco profundo. Anteriormente, lo delimita una cresta delgada que corre anterolateralmente, mientras que posteriormente es solamente una suave elevación. El aliesfenoide está ligeramente deprimido para acomodar el seno pterigoide medio, y termina posteriormente con un ligero engrosamiento que rodea la parte anterior del foramen ovale. Anteriormente el aliesfenoide forma el borde posterior de la fisura óptica con un borde aparentemente liso, pero debido a que la cavidad está llena de sedimento, es difícil saberlo con certeza. El basiesfenoide está completamente fusionado al occipital y la sutura ya no es visible.

Palatino: En este espécimen la sutura entre la maxila y el palatino no es visible debido a la edad ontogenética del individuo, sin embargo, al seguir la línea de la lámina lateral del pterigoide se puede asumir que el palatino se extiende anteriormente más allá de la hendidura anterorbital por al menos un cm.

Segundo Espécimen de la Formación Astoria

Paratipo: LACM 151871, cráneo completo, con muy buen estado de preservación

Formación: Formación Astoria, localidad LACM 4948, Schooner point, Lincoln, Óregon, Estados Unidos (Figuras 9, 10 y 11).

Descripción: El espécimen consiste en un cráneo casi completo, el vértice y la parte posterior del basicráneo se han erosionado. Se trata de un organismo adulto porque los alveolos dentales están completamente formados, la mayoría de las suturas están cerradas y la superficie del huso es muy poco porosa.

Este organismo es más grande que la mayoría de los miembros de la familia Kentriodontidae, aunque hay otras especies de mayor tamaño, por ejemplo *Kampholophos serrulus*, *Lophocetus pappus*, *Hadrodelphis calvertense*, and *Macrokentriodon morani*. Sin embargo, es más grande que *Kentriodon pernix* y *Kentriodon diusinus*.

Cráneo: El cráneo de LACM 151871 es relativamente grande, pero no necesariamente masivo, por ejemplo el cráneo de *Kampholophos serrulus* y *Macrokentriodon morani*, tienen huesos gruesos y crestas y procesos más prominentes. El rostrum de LACM 151871 es de 14 cm, más largo que *K. pernix* por dos cm. La relación de rostrum-basicráneo es similar a la de Kentriodontinae. El rostrum está ligeramente inclinado en la parte distal, la premaxila se inclina medioventralmente, abriendo el canal mesorostral como sucede en especies de *Kentriodon*.



Figura 9. LACM 151871 de la Formación Astoria. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Barra de escala 10 cm.

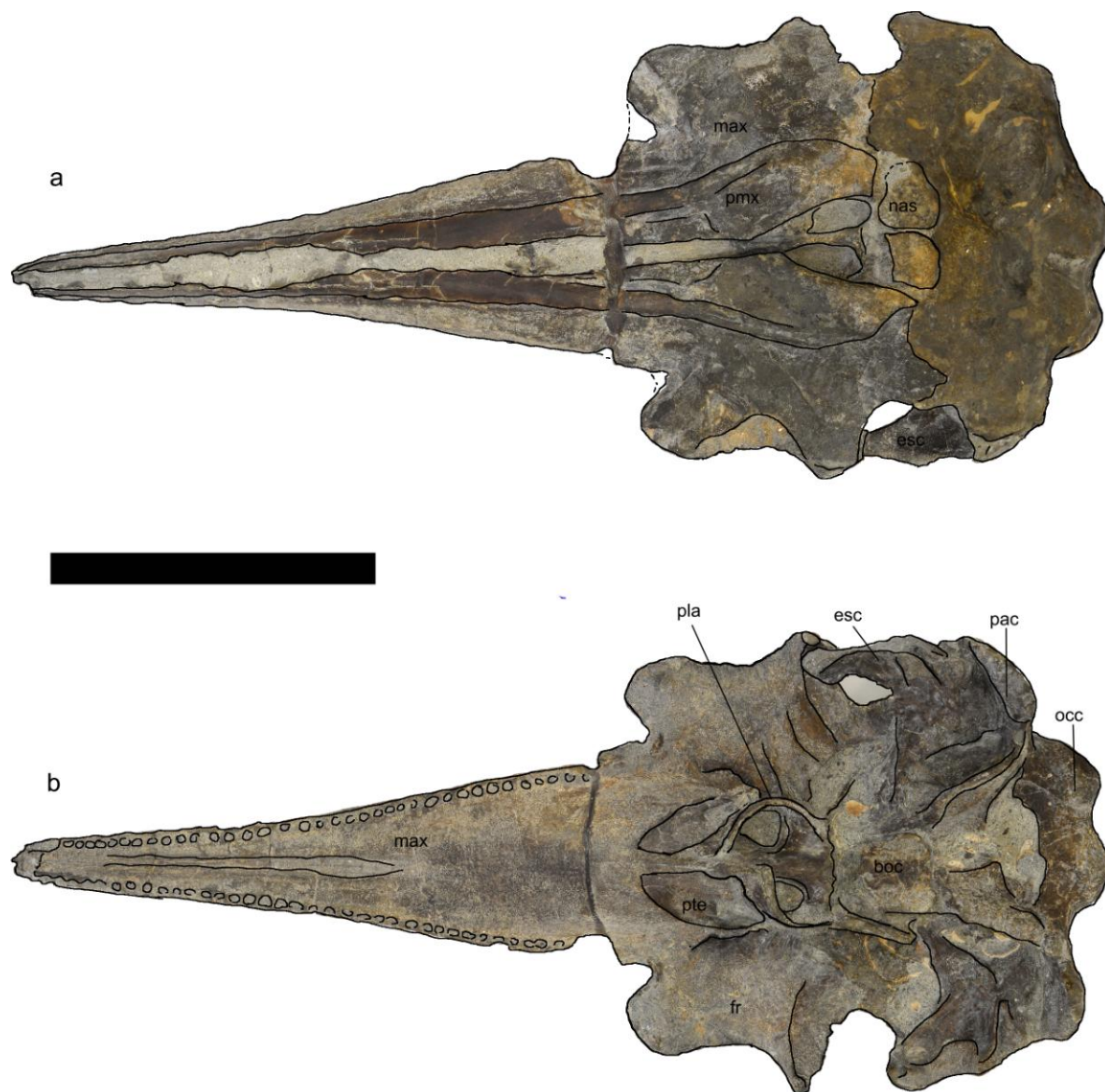


Figura 10. LACM 151871 de la Formación Astoria con delineado de los huesos. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

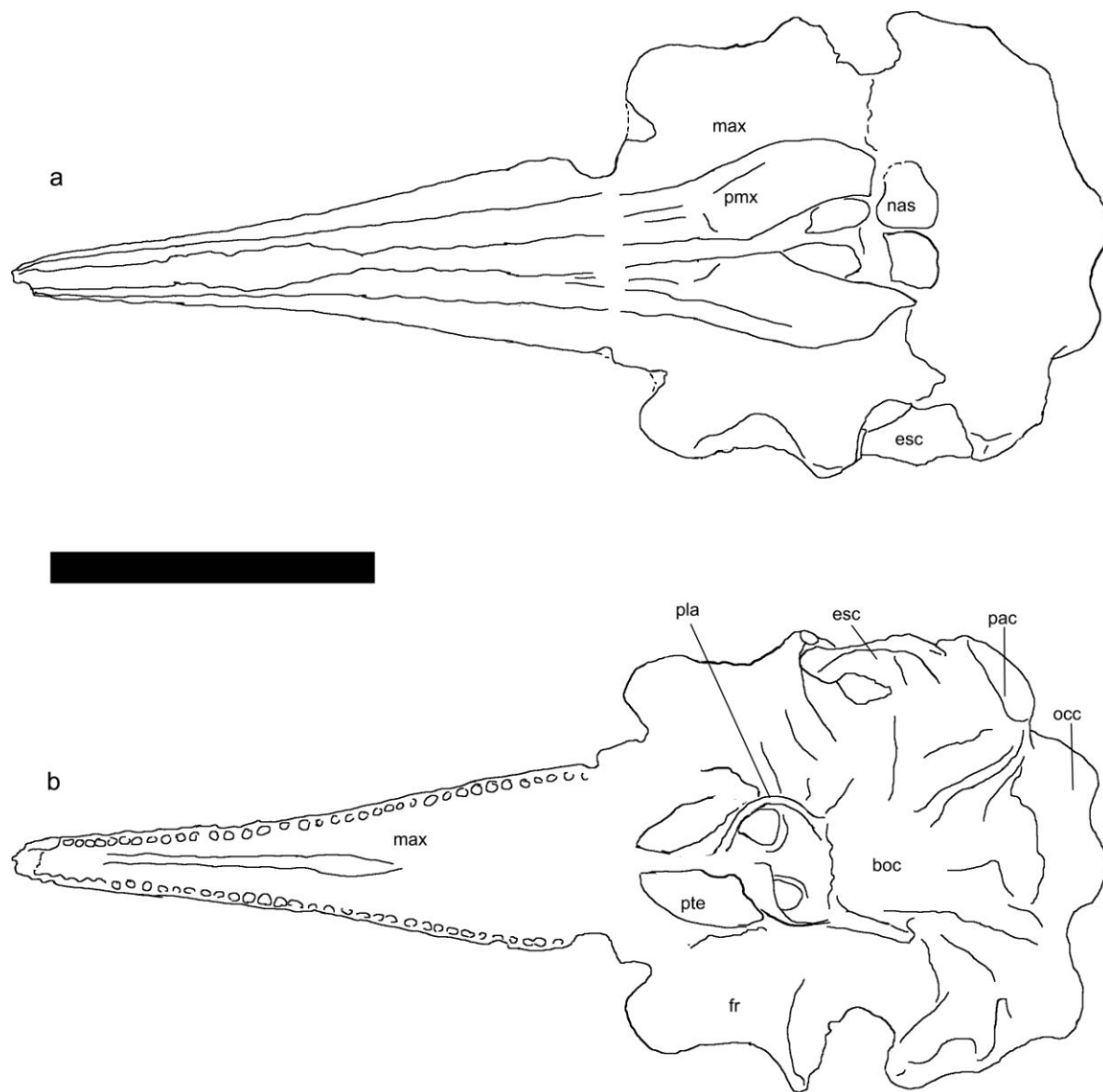


Figura 11. Delineado de los huesos de LACM 151871 de la Formación. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

Premaxila: La superficie dorsal rostral de la premaxila es suave y más delgada mediolateralmente en la parte distal del rostrum. Hay un foramen premaxilar en cada premaxila, como es típico en Odontoceti. A pesar de que el borde distal de la premaxila se ha roto, solo es una pequeña porción, esto es evidente basado en el angostamiento de la premaxila y el hecho de que los alveolos de los incisivos anteriores están preservados. Por lo tanto, el rostrum debió haber sido no más de dos mm de largo de lo que está preservado.

En LACM 151871 los márgenes mediales de la premaxila se acercan en la mitad del rostro por un largo de 3.1 cm por el canal mesorostral está expuesto dorsalmente a lo largo de todo el rostrum. Esta abertura se debe al rompimiento de los bordes mediales de las premaxilas a lo largo del rostrum. En otras especies, como *K. pernix* y *M. morani*, la premaxila cubre el canal mesorostral en la parte media del rostrum y es posible que esta sea la misma condición que hubiera tenido LACM 151871. En contraste, en *H. calvertense* y *D. dividum*, las premaxilas se tocan a lo largo de todo el rostrum, por lo que el canal mesorostral en estas especies está cerrado dorsalmente.

La superficie dorsal de la premaxila se aplanan a medida que se extiende posteriormente hacia la hendidura anteorbital. Hay un gran foramen en cada premaxila situado anterior a la abertura nasal. De cada foramen premaxilar emanan 3 surcos (Barnes, 1978), como es típico en Delphinoidea. El surco anteromedial delinea una área subtriangular en la superficie dorsal de la premaxila en donde en vida se hubiera unido el musculo retractor del tapón nasal. El surco posteromedial se extiende posteriormente hacia el margen anterior del pasaje nasal, y define el margen posterior del área de sujeción del tapón nasal. El surco posterolateral se extiende hacia el margen lateral de la premaxila y continua por el borde de ésta.

A cada lado de la abertura nasal, la superficie de la premaxila es plana y ancha. Estas áreas son las fosas para los sacos premaxilares, en donde estos sacos estarían en vida (Au, 2002). En LACM 151871 la premaxila es plana y lisa, y los bordes laterales están ligeramente más elevados que la superficie de la maxila adyacente. Como en las especies de *Kentriodon*, la terminación posterior de cada premaxila se extiende y se eleva a los lados del hueso nasal correspondiente, en este caso los nasales no están y la premaxila se extiende hasta el frontal. El borde posterior de la premaxila es angosto y el ápice se inserta entre la maxila y el frontal. Este borde está ligeramente elevado a la altura de los nasales, y junto con estos y los frontales forman el vértice craneal. En el caso de este espécimen, el vértice está erosionado y algunas de las características son difíciles de observar.

Maxila: El borde distal de ambas maxilas está incompleto, y parece ser que hubieran sido 2 o 3 mm más largos en vida. En la parte distal del rostrum, el borde lateral de la maxila está orientado ventralmente, con los alveolos dentales en posición ventral. Hacia la parte posterior la parte lateral de la maxila se vuelve dorsoventralmente y mediolateralmente más gruesa. En el cuarto posterior de la maxila, el borde lateral es menos prominente que en otras especies de *Kentriodon* o en *D. dividum*, y se proyecta ligeramente hacia la parte de las hendiduras anterorbitales. O cada lado del rostrum hay 38 alveolos dentales, de los cuales los que están en la parte más anterior se proyectan anteriormente como en *K. pernix*.

En la región facial del cráneo, el proceso ascendente de la maxila se extiende lateralmente hasta el margen de la órbita en el proceso supraorbital del frontal, pero la erosión del hueso no permite distinguir con claridad el punto de contacto entre ambos huesos. La maxila también se extiende anterolateralmente y cubre la mayor parte de la superficie dorsal del lacrimal, así como pasa en la mayoría de las especies de Delphinoidea. La esquina anterolateral del proceso supraorbital del

frontal está cubierta dorsalmente por la maxila y esta se extiende más allá del frontal hasta su contacto con el lacrimal. El proceso anterorbital de LACM 151871, está formado por una combinación del frontal, lacrimal y maxila; es prominente, de aproximadamente 1.9 cm de grueso dorsoventralmente y se proyecta anterolateralmente. Este proceso es proporcionalmente más largo, pero no más grueso que otras especies descritas de kentriodontidos.

La maxila se extiende posterolateralmente sobre el frontal hasta el margen de la cresta temporal, y en esta área tiene un margen ligeramente curvo que va desde el proceso postorbital del frontal hasta el vértice craneal. Los márgenes posteriores de la maxila están ligeramente elevados dorsomedialmente hacia el contacto con el borde posterior del borde de la premaxila y el frontal. Hay tres forámenes maxilares en la superficie dorsal de cada maxila, entre la hendidura anterorbital y la premaxila. También, hay un foramen maxilar posterior, como es típico de los odontocetos, y está localizado en la región facial a la altura de la abertura nasal, típico de delfinoideos. La hendidura anterorbital de LACM 151871 tiene una forma de “U”, muy similar a la mayoría de Kentriodontidae.

Etmoide y mesetmoide: El mesetmoide forma un septo de aproximadamente 2 mm que separa la narina izquierda y derecha. El etmoide no se ve con claridad en este individuo ya que las narinas externas están parcialmente erosionadas y la cavidad está llena de sedimento. Las narinas externas tienen una forma ovalada en vista dorsal, y se angostan ligeramente en su parte anterior y posterolateral.

Nasales: Los huesos nasales se han perdido, solo se puede asumir su forma basándose en el espacio que habrían ocupado en el cráneo. Es razonable asumir que los nasales tenían la misma forma pentagonal que se presenta en la mayoría de los kentriodontes, con el surco anterolateral que los caracteriza (Barnes et al., 2007).

Frontal: En vista dorsal, el borde lateral de la órbita forma una curva uniforme como en *K. pernix*. Además, el tamaño de la Cuenca del ojo debajo del proceso supraorbital es del mismo tamaño que en *K. pernix* (ambos miden 4 cm), por lo que la órbita de LACM 151871 es pequeña para el tamaño relativo del cráneo. El proceso postorbital izquierdo está incompleto, pero el proceso postorbital derecho muestra que tenía un perfil triangular en vista lateral, y es alargado como en *K. pernix*.

La posición de la órbita está marcada en la superficie ventral del supraorbital por un arco muy suave, y la superficie dorsal de la órbita es ligeramente convexa. El tracto para el nervio óptico es muy somero y apenas se distingue en el lado derecho del cráneo, del lado izquierdo, sin embargo, este mismo tracto está bien marcado y definido por una elevación anterior y posterior. El tracto para el nervio óptico entra a la cavidad cerebral a un ángulo de aproximadamente 30° del plano sagital. La fosa para el seno anterior está bien excavada y definida. La fosa para el seno pterigoide es grande y ancha con una forma elíptica. Detrás de esta fosa, las aperturas nasales son casi del mismo tamaño.

La exposición dorsal de cada frontal en el vértice craneal parece ser cuadrangular, con los bordes anteromediales proyectados ligeramente más anteromedialmente. El margen anterolateral del frontal contacta el borde posterior de la premaxila. No es posible ver el resto del contacto lateral del frontal ya que ha sido erosionado. La superficie dorsal del frontal detrás de los nasales es plana, forma el vértice craneal y se une a la cresta nugal en una línea casi recta. Toda el área del vértice craneal de LACM 151871 es muy similar a la de *Kentriodon pernix*.

Supraoccipital, exoccipital y basioccipital: El occipital está erosionado casi por completo y no es posible definir su forma o los contactos que tiene con los demás huesos del cráneo. Las crestas

paraoccipitales no son muy gruesas y están proyectadas casi ventralmente. Las crestas del basioccipital son gruesas y divergen posteriormente. La hendidura yugular es amplia entre el paraoccipital y las crestas paraoccipitales.

Parietal: El parietal y la fosa temporal están aplastadas dorsoventralmente y muy erosionadas, pero la izquierda tiene un mejor estado de preservación. En su estado actual, la fosa temporal es pequeña anteroposteriormente y dorsoventralmente.

Escamoso: El proceso cigomático del escamoso es casi idéntico a *K. pernix*, tiene una forma rectangular en vista lateral, es corto, con un margen ventral marcadamente cóncavo. Debido a la compactación del cráneo, los procesos de ambos lados han sido empujados dorsalmente, lo que los posiciona más arriba de lo que habrían estado en vida. El proceso cigomático derecho ha perdido la superficie dorsal, y el izquierdo quedó situado medialmente del proceso postorbital. En vista lateral, el proceso se ve casi recto, con una fosa glenoide bien definida. El proceso postglenoide es delgado anteroposteriormente, y detrás de este, la hendidura postglenoide es muy angosta. El proceso retrotimpánico es anguloso y cuadrangular y la hendidura timpanoescamosa es muy angosta.

Kentriodontidae De La Formación Monterey

Contexto geológico

La Formación Monterey en Salinas Valley es la unidad marina más amplia y conspicua de toda el área (Figura 12). El nombre de la Formación se origina por los afloramientos cerca del poblado de Monterey que William P. Blake visitó en 1854 y que posteriormente describió informalmente (Blake, 1855, 1856, 1857) y que posteriormente fue descrita formalmente por Antisell (1947). La Formación Monterey consta de tres miembros, Sandholt en la base, Hames en la parte de en medio, y Buttle en la parte superior. El Miembro Sandholt consiste principalmente de lutitas calcáreas y calizas, asociadas a porcelanitas, areniscas y dolomitas. El Miembro Hames está formado por lutitas silíceas, porcelanitas, chert y dolomitas. Finalmente, el Miembro Buttle consiste de rocas diatomáceas en la parte superior de la Formación. La posición estratigráfica y los fósiles de la Formación Monterey establecen una edad de Mioceno. El Miembro Sandholt representa a los estados de Sauciano, Reliziano y Luisiano de Kleinpell (1938); la presencia de moluscos lo relaciona con el “estado Temblor” de la secuencia de megainvertebrados de la Costa del Pacífico (Weaver *et al.*, 1944). Los fósiles de los Miembros Hames y Buttle tienen poca relevancia para determinar la edad de estos miembros, pero la edad Pliocénica de la Formación Pancho Rico que se encuentra encima sugiere que en estas rocas fueron depositadas entre el Mioceno medio y Tardío. La presencia de fósiles marinos a lo largo de la Formación proporciona evidencia del origen del depósito. La fauna de foraminíferos del Miembro Sandholt sugiere una profundidad batial o abisal, sin embargo, hacia la parte superior

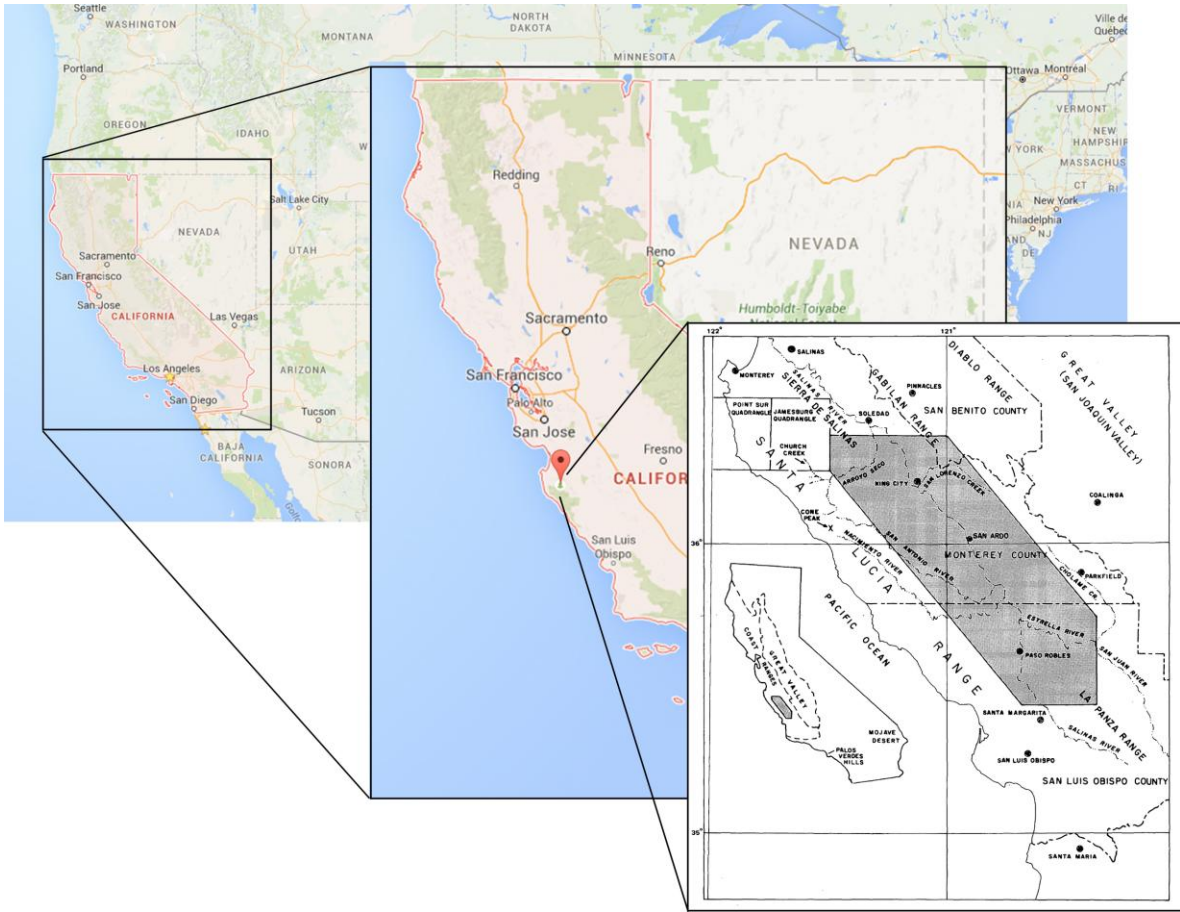


Figura 12. Mapa de la Formación Monterey en Salinas Valley en California, Estados Unidos.

Modificado de Durham, 1974.

de la sección se observa un descenso en la profundidad hasta aproximadamente 91.4 m (Durham, 1974).

Sistemática

MAMMALIA Linnaeus, 1758

CETACEA Brisson, 1762

ODONTOCETI Flower, 1867

DELPHINIDA Muizon, 1984

KENTRIODONTIDAE Slijper, 1936, *sensu* Barnes, 1978

KENTRIODONTINAE Slijper, 1936

*Nuevo género, nueva especie*³

Holotipo: LACM 123543, cráneo con perióticos izquierdo y derecho, ambas bulas timpánicas, parte posterior de ambos dentarios, dientes maxilares atlas, partes de tres vertebras, posiblemente cervicales y parte de una costilla (Figura 13, 14 y 15). Colectado por Robert S. Varish en 1999.

Formación y edad: Formación Monterey, edad Langiano, Mioceno medio.

Tafonomía: Este espécimen fue enterrado al poco tiempo de haber muerto. Las evidencias del rápido enterramiento son: la excelente preservación del cráneo, la presencia del complejo tímpano-periótico en su posición original, la presencia de la mandíbula y la falta de daños por organismos perforadores. Schafer (1972) menciona que en los delfines el primer elemento en perderse es la mandibular, por lo que el hecho que ésta asociada al cráneo es un indicativo que el organismo no estuvo en superficie el suficiente tiempo como para que esta estructura se perdiera.



Figura 13. LACM 123543 de la Formación Monterey. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Barra de escala 10 cm.

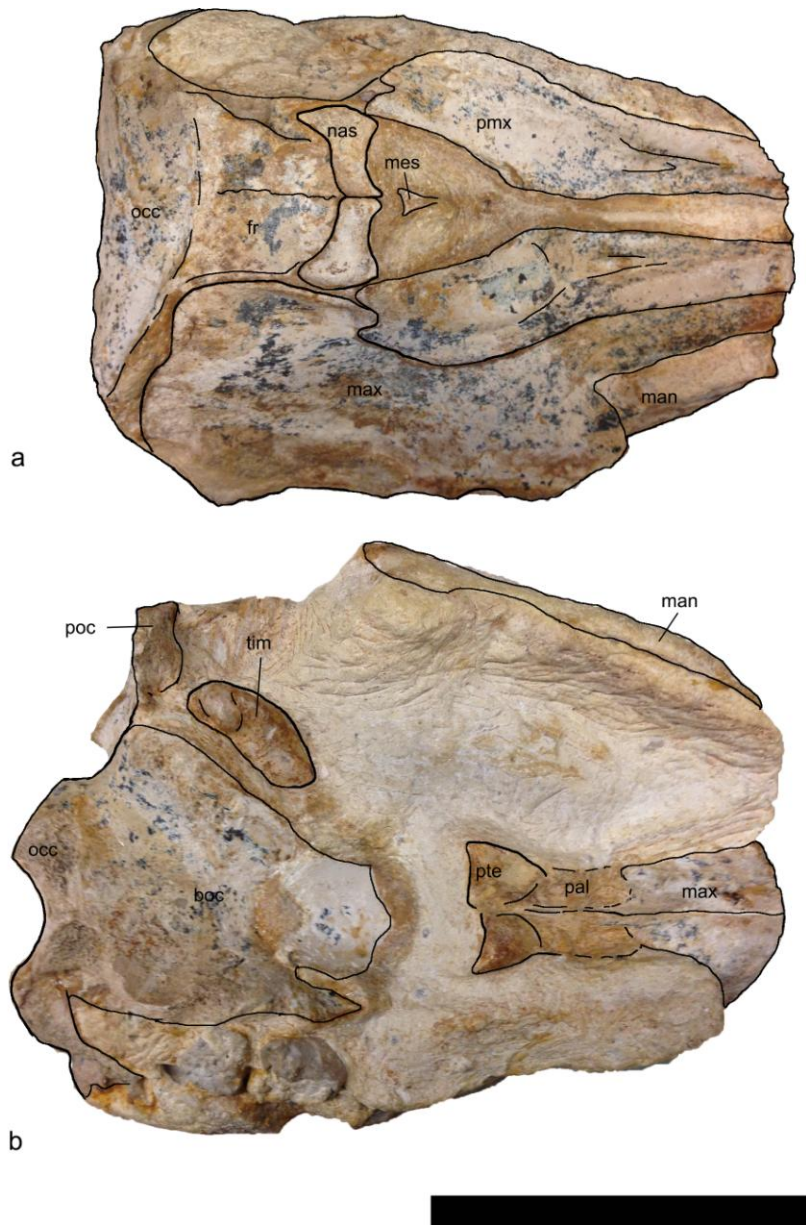


Figura 14. LACM 123543 de la Formación Monterey con delineado de los huesos. Ver abreviaturas en la sección de metodología. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Barra de escala 10 cm.

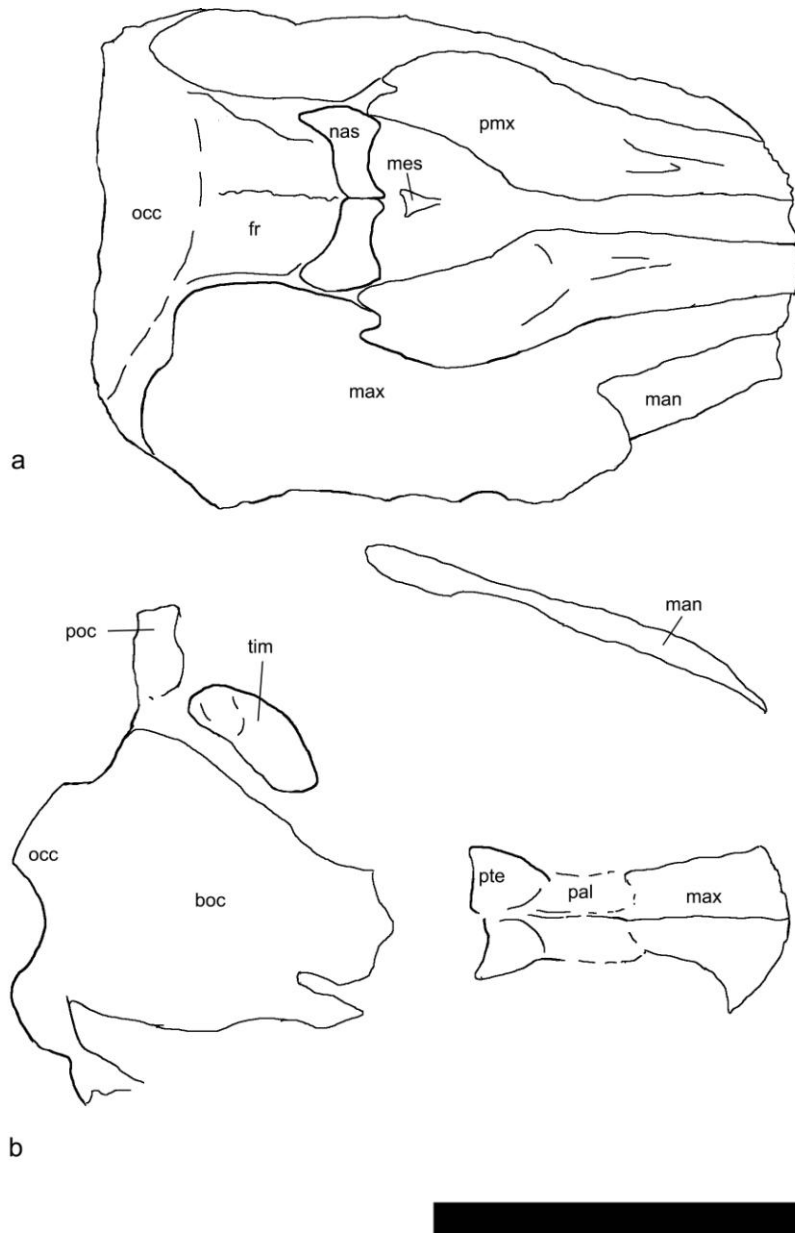


Figura 15. Delineado de los huesos de LACM 123543 de la Formación Monterey. Vista dorsal (a) y vista ventral (b). Ver abreviaturas en la sección de metodología. Barra de escala 10 cm.

El grano fino del sedimento sugiere que el organismo fue enterrado en un lugar relativamente lejos de la costa, posiblemente plataforma media o externa, donde la energía era baja pero todavía había aporte de sedimento desde el continente. Junto con el cráneo hay un fragmento de columna vertebral de tiburón, esto también apoya la idea de un entierro rápido.

La excelente preservación de esta localidad contrasta un poco con otras localidades, en donde el ambiente de depósito era más cercano a la costa y la cantidad de energía era mayor. El aumento en la energía de los depósitos ocasiona que los elementos esqueléticos se separen con mayor facilidad antes de su enterramiento y que los elementos que se encuentran estén aislados. Esto a su vez, ocasiona que se encuentren cráneos sin los perióticos o mandíbulas, como sucede con los organismos obtenidos de la Formación Nye o Astoria; ó perióticos sin un cráneo asociado, como sucede con *Liolithax kernensis* de Sharktooth Hill.

Descripción general. Un Kentriodonte relativamente pequeño, cráneo con proporciones pedomórficas, como un cráneo redondeado, crestas lambdoidales y proceso supraorbital relativamente pequeños. Se asemeja al holotipo de *Kentriodon hobetsu*, con la diferencia que *K. hobetsu* es juvenil/subadulto y este es un individuo adulto ya que las suturas craneales están bien fusionadas, las crestas lambdoidales están presentes, las epífisis están fusionadas a los centros vertebrales y el diente ya terminó de erupcionar de la maxila.

El cráneo está fracturado, solo se conserva la parte derecha del basicráneo hasta la premaxila izquierda, el rostrum está roto y solo se preserva la parte más proximal, alrededor de 3 cm anteriores a la hendidura preorbital. El rostrum es recto y se eleva suavemente 15 mm posterior a la hendidura anterorbital, siendo el punto más alto del cráneo los frontales. Tampoco se ha preservado el borde anterior del proceso preorbital. El rostrum a pesar de estar incompleto parece

ancho. A la altura de la hendidura preorbital, la premaxila está en posición horizontal y aplanada dorsoventralmente.

Premaxila: Las dos premaxilas están incompletas, se conservan las partes de la región facial. En el rostrum, las premaxilas están lisas y separadas medialmente, dejando abierto el surco mesorostral. La abertura del canal mesorostral es más amplia que en *Kentriodon pernix* y *D. dividum*, en que el canal mesorostral está cerrado anterior a la abertura nasal, sin embargo, no es tan abierto como en los especímenes de la Formación Astoria. Los forámenes premaxilares izquierdo y derecho son asimétricos, el derecho es pequeño y posterior a la hendidura anterorbital y el izquierdo es más grande y se encuentra a la altura de éstas hendiduras. De cada uno de estos forámenes se desprenden los 3 surcos típicos. El surco anteromedial es relativamente profundo, y se extiende del foramen hasta el borde medial de la maxila por 30 mm, en donde colinda con el triángulo prenarinal, que es rugoso y donde se une el ligamento para el tapón nasal. En ambos forámenes hay tres surcos; uno anteromedial, que es profundo y se extiende anteriormente en diagonal hasta llegar al surco mesorostral; uno posteromedial, que va hacia el borde medial de la premaxila anterior a la abertura nasal; y uno posterolateral, que va desde el foramen premaxilar hacia el borde lateral de cada premaxila con una ligera curva. La parte posterior de la premaxila está expandida transversalmente y bifurcada posteriormente. Otras especies de *Kentriodon* no tienen ni la expansión ni la bifurcación en la premaxila. El proceso posterior premaxilar tiene una angosta expansión posterior que hace contacto con los nasales y se inserta entre el borde lateral del nasal y el borde medial de la premaxila, ésta es una condición primitiva (ver Fordyce, 1993). El borde plano de la parte posterior de la premaxila (la ausencia del tubérculo elevado) es una característica primitiva, así como lo es el angosto proceso posterior. La expansión transversal de la premaxila, contrariamente, es derivada.

Maxila: La maxila izquierda se ha perdido casi por completo. La maxila derecha está mejor preservada. En el rostrum, la maxila tiene casi el mismo ancho que la premaxila. Tiene un pequeño foramen maxilar a la altura de la hendidura anterorbital. El proceso anterorbital izquierdo está roto y no es posible distinguir la forma que tenía. La hendidura preorbital derecha es angosta con una forma en “V” bien marcada. El proceso se proyecta más anteriormente que anterolateralmente. Sobre el proceso anterorbital la maxila forma una pequeña protuberancia. Sobre el proceso supraorbital la maxila tiene una forma convexa que disminuye hacia el borde lateral de la órbita. La maxila se extiende lateroposteriormente sobre la órbita temporal con un borde convexo, a diferencia del borde recto en *Kentriodon* y el borde cóncavo en kentriodontes más primitivos como *Kampholophos*. El borde posterior de la maxila se extiende en su parte posterior hasta el escudo occipital formando una cresta nucal prominente. La parte posterior de la maxila a la altura del vértice craneal toca medialmente con el borde posterolateral del nasal y el borde lateral del frontal. Ventralmente, la unión de las maxilas forma un surco somero. Debido a la abrasión y a la fragmentación de las maxilas no es posible determinar el número exacto de alveolos dentales, y solo se observa un diente en la maxila derecha.

Nasales: Los nasales son pequeños, el borde anterior es ligeramente cóncavo, el borde lateral es alargado y forma una proyección posterior. Medialmente, el frontal se adentra entre los nasales lo que hace que los lados mediales de cada nasal sean la parte más corta. El borde dorsal de los nasales es ligeramente convexo, deprimido medialmente. Cada nasal parece tener un suco anterolateral, una característica diagnóstica de la subfamilia Kentriodontinae, pero se requiere mayor preparación del espécimen para revelar esta característica. La abertura nasal tiene una forma de “V”, la parte anterior es redondeada pero angosta y el borde posterior es más amplio, con un borde posterior casi recto.

Frontal: La exposición de los frontales en el vértice craneal tiene una forma cuadrangular y la parte anteromedial se extiende entre los nasales. Lateralmente los frontales están delimitados por la maxila y posteriormente por el supraoccipital con un contacto casi recto. Los frontales están deprimidos en la parte anteromedial. Las esquinas posterolaterales de la exposición del frontal forman una muesca entre la maxila y el supraoccipital. El borde lateral del proceso supraorbital es cóncavo y forma una cresta que se proyecta dorsolateralmente. Esta cresta del supraorbital no se presenta en ninguna otra especie de Kentriodontidae. El proceso anterorbital es grueso en su base y se vuelve más delgado dorsoventralmente en el extremo anterior. El proceso posterorbital es relativamente pequeño, grueso, triangular, y la punta termina en un ligero rectángulo en una posición más vertical que inclinada. No es alargado y curvado como en otros kentriodontes más primitivos. La forma de la órbita es marcadamente cóncava, que contrasta con otros miembros del género *Kentriodon*, que tienen una suave concavidad. Esta concavidad es similar a la que encontramos en miembros actuales de Delphinidae que también presentan una órbita cóncava.

Supraoccipital, exoccipital y basioccipital: El escudo occipital no está completamente expuesto, pero se observa que tiene una forma semicircular con la parte anteromedial prolongada ligeramente anteriormente. Lateralmente, tiene una forma ligeramente recurvada, al igual que *Kentriodon pernix*. El paraoccipital tiene un borde posterior deprimido y forma una cresta lateral que parece continuar de la unión del parietal en la órbita temporal. El proceso paraoccipital es delgado y plano anteroposteriormente, con un ápice redondeado proyectado ventralmente. Los cóndilos occipitales son anchos, ligeramente convexos, no muy prominentes y se proyectan posteriormente hasta el borde de las crestas lambdoidales. El basioccipital es amplio y relativamente plano, con dos ligeras depresiones anteriores a los cóndilos occipitales y con unas crestas faríngeas poco altas y muy gruesas.

Parietal: La fosa temporal es ovalada, con el borde anterior más angosto. Como en otros miembros de *Kentriodon*, las crestas lambdoidales están presentes, pero no son prominentes como en *Lophocetus*. La condición ancestral son crestas lambdoidales prominentes, lo que significa que este espécimen es relativamente derivado en este respecto.

Escamoso: El proceso zigomático está expandido dorsoventralmente y tiene una forma subrectangular. El borde dorsal de este proceso es recto y el ventral es cóncavo, al igual que otras especies de *Kentriodon*. Debido a la compactación el proceso postorbital sobrelapa al proceso cigomático. El proceso glenoide es prominente. La cresta supramastoidea es prominente, similar a la de LACM 123789 y LACM 151781. El proceso retro timpánico parece ser grueso y contactar con el proceso paraoccipital.

Pterigoide y fosa del seno pterigoide: El proceso hamular del pterigoide raramente se preserva en los fósiles de especímenes de Kentriodontidae. Este proceso tiene una forma triangular con una superficie cóncava. El borde posterior tiene una ligera concavidad en cada lado. Los senos pterigoide están rellenos de sedimento. La forma es alargada y ligeramente ensanchada en la parte posterior, muy similar a los pterigoide de *K. pernix*.

Aliesfenoide, basiesfenoide y orbitoesfenoide: El aliesfenoide y orbitoesfenoide no están visibles, pero se puede observar parte del basiesfenoide. El basiesfenoide tiene una superficie lisa, no se observan los forámenes carótidas ventrales. La parte anterior del basiesfenoide está parcialmente cubierta ventralmente por el vómer.

Palatinos: El borde de los palatinos termina dos cm anterior al borde anterior de la fosa de seno pterigoide. Hay una sutura curva en el paladar que parece delimitar el borde anterior del palatino, pero no está claro si existe otra de estas marcas más cercano a la línea media del paladar.

Vómer: El vómer forma un septo corto y muy angosto (menos de un mm de ancho) entre la parte anterior de ambos senos pterigoides, pero en la parte posterior los senos pterigoides cubren el vómer completamente. Posterior a los senos pterigoides, el vómer cubre centralmente la parte anterior del basiesfenoide. En este espécimen, el vómer es grueso, de más de 1 mm, mientras que en *Delphinus delphis* es muy delgado.

Periótico: El periótico izquierdo es visible, en la parte posterior del hiato craneal aún cubierto por sedimento, y esta cerca de la posición que hubiera tenido en vida, la silueta expuesta de este hueso muestra que el hueso es pequeño, con un proceso anterior muy corto y una cóclea grande y redondeada. Se asume que el periótico derecho sigue en su posición original, dorsal a la bula timpánica derecha.

Bula timpánica: Ambas bulas están presentes, la bula izquierda se ha movido y se ha fragmentado, pero la bula derecha todavía conserva su posición original. La prominencia posterior es redondeada y bien definida. La hendidura interprominencial está bien marcada y el labio externo de la placa timpánica es liso y ligeramente recurvado.

Diente: El diente que se conserva en la maxila derecha se proyecta lateroventralmente y la corona es recurvada en la dirección medial dejando el ápice en una posición ventral. El diente mide 7 mm de largo y tiene una corona angosta de aproximadamente dos mm. El esmalte es liso y sin estriaciones. La forma y el tamaño del diente son similares a las de kentriontes pequeños y se puede suponer que la raíz (raíz sencilla) tiene el mismo tamaño que la corona. La corona tiene un esmalte liso, sin estrías o cúspides. El número de dientes en organismos que tienen dientes como este oscilan entre los 28 y 25 dientes en cada maxila, y posiblemente es la cantidad que este organismo tuvo.

Atlas: El atlas está incompleto, le falta la mayoría de la mitad derecha y está comprimido anteroposteriormente. Tiene aproximadamente 42 mm de alto, 59 de ancho (distancia estimada duplicando la medición de la mitad del atlas, 29.5 mm x 2) y 13 mm de grosor. Las facetas anteriores tienen una forma semiovalada, son relativamente pequeñas y sus bordes están poco delimitados. El proceso odontoide es corto, robusto y se proyecta posteroventralmente. El arco neural es ligeramente más delgado que el resto del atlas y la cresta neural está muy poco desarrollada. El canal neural que se forma en el centro del atlas tiene una forma circular amplia.

Otras vértebras cervicales: Se conservan dos vértebras cervicales claramente visibles, posiblemente C3 y C4 debido a su cercanía con el atlas, y hay al menos dos más cubiertas parcialmente por sedimento, que por la forma de las partes expuestas pudieran ser el axis y una cervical posterior, posiblemente como C7. Es posible distinguir cual de las dos es anterior a la otra ya que hay una diferencia de grosor, como sucede en otros cetáceos en donde hay un engrosamiento de las vértebras posteriores a medida que se avanza en la columna. Estas dos vértebras, C3 y C4, están firmemente articuladas, mantienen su secuencia anatómica, son delgadas, tienen 40 mm de largo y 7 mm y 10 mm de grosor respectivamente. Las epífisis están fusionadas a los centros vertebrales, lo que a pesar de su pequeño tamaño habla de la madurez de este individuo. Los procesos transversales inferiores son aplanados y orientados ventrolateralmente. La presencia de estos procesos posteriores indica una condición primitiva, ya que en delfines modernos esta característica se ha perdido. *Inia geoffrensis*, (por ejemplo, LACM 19591) a diferencia de otros odontocetos, conserva características primitivas que incluyen la presencia de estos procesos transversales inferiores. El proceso transversal superior está orientado dorsalmente y tiene una pequeña prominencia para la articulación con el axis.

Conclusiones

Los especímenes descritos muestran características diagnósticas que los incluyen dentro de la subfamilia Kentriodontinae. Dentro de estas características destacan la forma general del cráneo, la forma de los huesos nasales, el tamaño de los senos pterigoides y la forma de las hendiduras anteorbitales.

El espécimen LACM 157324 pertenece a un nuevo género que se diferencia de *Kentriodon* por la forma y tamaño de los senos pterigoides, la exposición del vómer anterior a los palatinos en la parte ventral del rostrum, la proyección posterior del borde posterior de las premaxilas, la forma recurvada de proceso cigomático del escamoso, la forma circular del borde anterior del escudo occipital y el grosor del proceso paraoccipital.

Los especímenes LACM 123789 y LACM 151871 se asemejan mucho a otras especies de *Kentriodon*, por lo que se le asigna este género. Se diferencia de otras especies de *Kentriodon* por la forma de los nasales y la proyección anterior del frontal entre los nasales. Ambos especímenes fueron recolectados de la misma formación y su morfología es lo bastante similar para considerarlos miembros de la misma especie.

El espécimen LACM 123543 también presenta diferencias que lo diferencian de *Kentriodon*, como la forma redondeada de la caja craneana, la doble proyección posterior del borde posterior de la premaxila y la forma alargada de los frontales en el vértice craneal. Es interesante resaltar que en este espécimen se conservan los huesos pterigoides, una estructura que normalmente se pierde debido a que se trata de una lámina muy delgada. Además de estos huesos se puede observar que el hueso timpánico se encuentra en su posición anatómica correcta. El estado de preservación de este organismo sugiere un enterramiento rápido y al terminar de prepararlo

seguramente mostrará una gran cantidad de detalles que por el momento se encuentran ocultos y permitirá entender mejor la morfología de los huesos más frágiles en Kentriodontidae.

CAPÍTULO DOS: PALEOECOLOGÍA Y CRONOESTRATIGRAFÍA DE LAS DIATOMEAS DEL MIEMBRO LOS INDIOS EN LA MESA LA MISIÓN, DE EDAD MIOCENO EN BAJA CALIFORNIA, MÉXICO.

El Miembro Los Indios es una secuencia piroclástica rica en fósiles que se depositó en una plataforma basáltica amplia, con condiciones predominantes de poca energía en una secuencia transgresiva que va de transicional a nerítico (Minch et al, 1970; Minch *et al.*, 1984; Ashby, 1989).

Un análisis de los microfósiles silíceos del Miembro Los Indios, indica la presencia y abundancias relativas de los mismos, así como una interpretación paleoambiental y correlaciones estratigráficas con otras formaciones en California, E. U. (Deméré *et al.*, 1984).

Los basaltos subyacentes al Miembro Los Indios han sido fechados en 16.1+2.1 millones de años (m.a.), con el método de fechado radiométrico (Gastil *et al.*, 1975). Mientras que a los sobreyacentes, se les ha asignado una edad de 14.3+2.6 Ma (Hawkins, 1970).

Al sur de la localidad tipo, llamada Mesa Los Indios, se encuentra otro afloramiento del miembro, conocido como Mesa La Misión. En este afloramiento se observa una secuencia transgresiva (Aranda-Manteca, 1990, 1994, 2001), y debido a que ya no hay acceso a la localidad tipo del Miembro Los Indios, los estudios sobre esta secuencia se han estado realizando en la Mesa La Misión. En esta unidad se han descrito vertebrados que incluyen peces óseos y cartilagosos, aves marinas, cetáceos, tortugas, pinnípedos, sirenios y desmostilios, microfósiles de invertebrados marinos y microfósiles silíceos (Aranda-Manteca, 1990, 1994, 2001, 2005; Aranda-Manteca y Barnes, 1998; Aranda-Manteca *et al.*, 1994; Deméré *et al.*, 1984; Gascón-Romero y Aranda-Manteca, 1992; Gascón-Romero *et al.*, 1994; González-Barba, 1990; Sánchez-Gutiérrez, 2003; Salinas-Márquez *et al.*, 2014). Debido a su buena preservación, así como a su diversidad y gran abundancia, a este conjunto fósil se le ha denominado como Fauna Local La Misión. Diversos autores, han usado a los vertebrados del Miembro Los Indios, para relacionarlo con la formación Round Mountain Silt (Sharktooth Hill), y las formaciones Monterey, Topanga, Calvert y Choptank en los Estados Unidos (Tabla 2), y con formaciones de otras partes del mundo como la Formación Montpelier en Francia, Formación Gatun en Panamá y Grupo Mizumani en Japón (Minch *et al.*, 1970, 1984; Deméré *et al.*, 1984; Barnes, 1998; Barrios-Rivera, 1985; Aranda-Manteca, 1990, 1994, 2001, 2005; Aranda-Manteca y Barnes, 1998, 2002; Aranda-Manteca *et al.*, 1994; González-Barba, 1990; Flores-Trujillo, 2002; Gascón-Romero y Aranda-Manteca, 1992; Gascón-Romero *et al.*, 1994; Sánchez-Gutiérrez, 2003). Sin embargo, las diatomeas en la Mesa La Misión son pobremente conocidas, por lo que en el presente trabajo, se describen y analizan paleoecológicamente, con el fin de compararlas con las reportadas previamente en la localidad tipo en La Mesa Los Indios por Deméré *et al.*, (1984).

Área De Estudio

La Formación Rosarito Beach, del Mioceno medio, aflora principalmente en el área comprendida entre las poblaciones de Tijuana y Ensenada en Baja California, México. La secuencia de rocas la conforman basaltos alternados con tobas y se divide en dos secciones, la norte (Minch, 1967) y la sur (Minch *et al.*, 1970). La sección sur (Mesa Los Indios), se subdivide en el Miembro La Misión principalmente basáltico y el Miembro Los Indios predominantemente sedimentario (Minch *et al.*, 1984).

A la localidad tipo del Miembro Los Indios, en la Mesa del mismo nombre, Ashby (1989) no le asignó un número de localidad, sin embargo, se ubica en el área descrita por Minch *et al.*, (1984) y Deméré *et al.*, (1984) como L-452 por la UCMP Berkeley, sin hacer una denominación formal como localidad tipo. Posteriormente, Ashby (1989) refiriéndose a la misma localidad, la considera localidad tipo y desde entonces, ha sido considerada como tal, ubicándola en un afloramiento de cantera abandonada.

El área de estudio se localiza entre las latitudes 32°01' y 32°06' de latitud N, y longitudes 116°48' y 116°52' de longitud W, sobre el km 65 de la carretera libre Tijuana-Ensenada en el Estado de Baja California, México y se le conoce como La Mesa La Misión. Debido a la presencia de fallas en la zona, las nueve capas distinguibles que conforman al Miembro Los Indios (Aranda-Manteca, 1994), afloran discontinuamente, por lo que se construyó una columna estratigráfica compuesta de la secuencia sedimentaria (Figura 16 y 17).

Los sedimentos piroclásticos, son el producto de vulcanismo explosivo tipo riolítico. Los análisis petrológicos, muestran que los sedimentos están constituidos por tobas cristalinas de composición félsica, con cristales subhedrales a anhedrales de cuarzo (80%), feldespatos (15%)

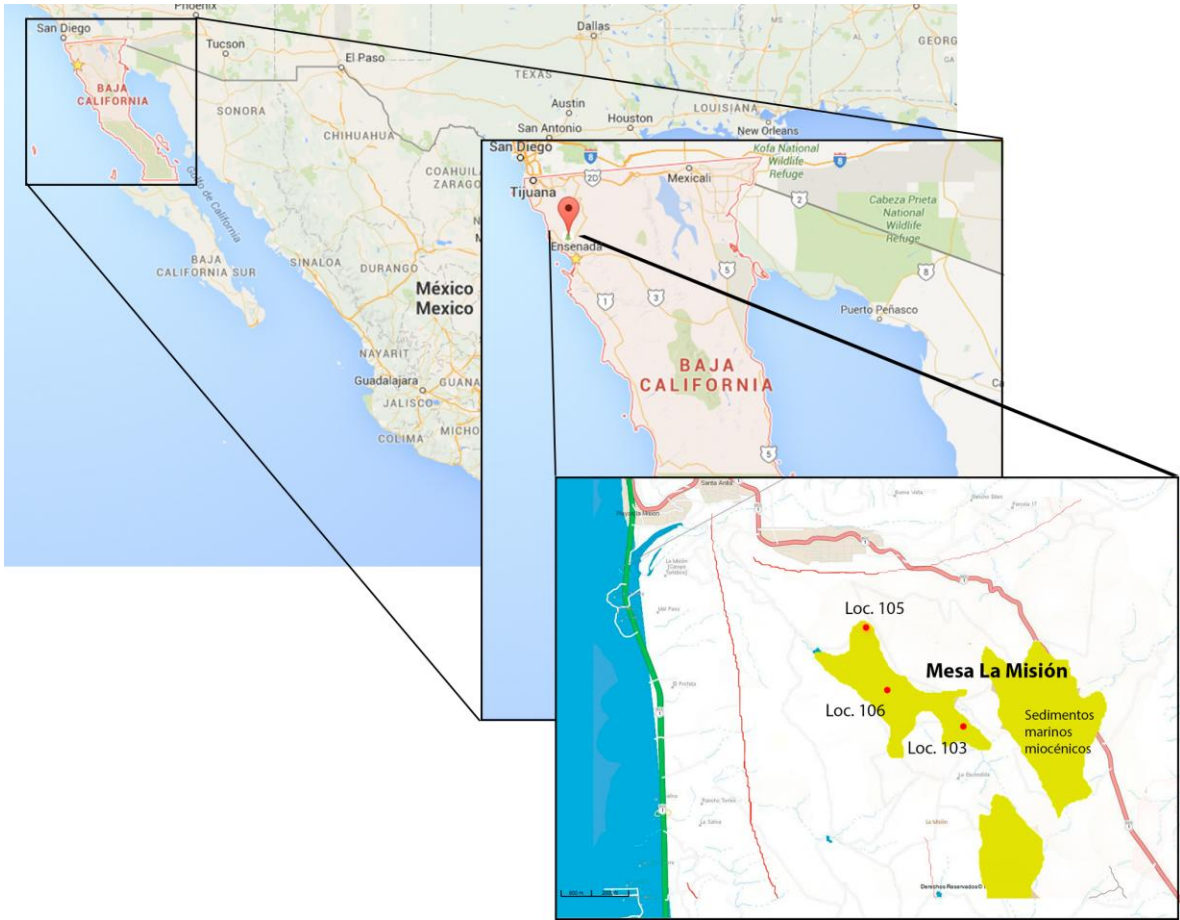


Figura 16. Mapa de La Mesa La Misión y la sección tipo del Miembro Los Indios, en La Mesa Los Indios, Baja California, México. Modificado de INEGI.

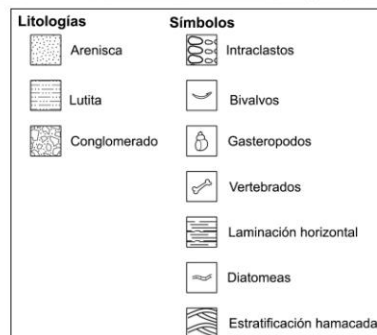
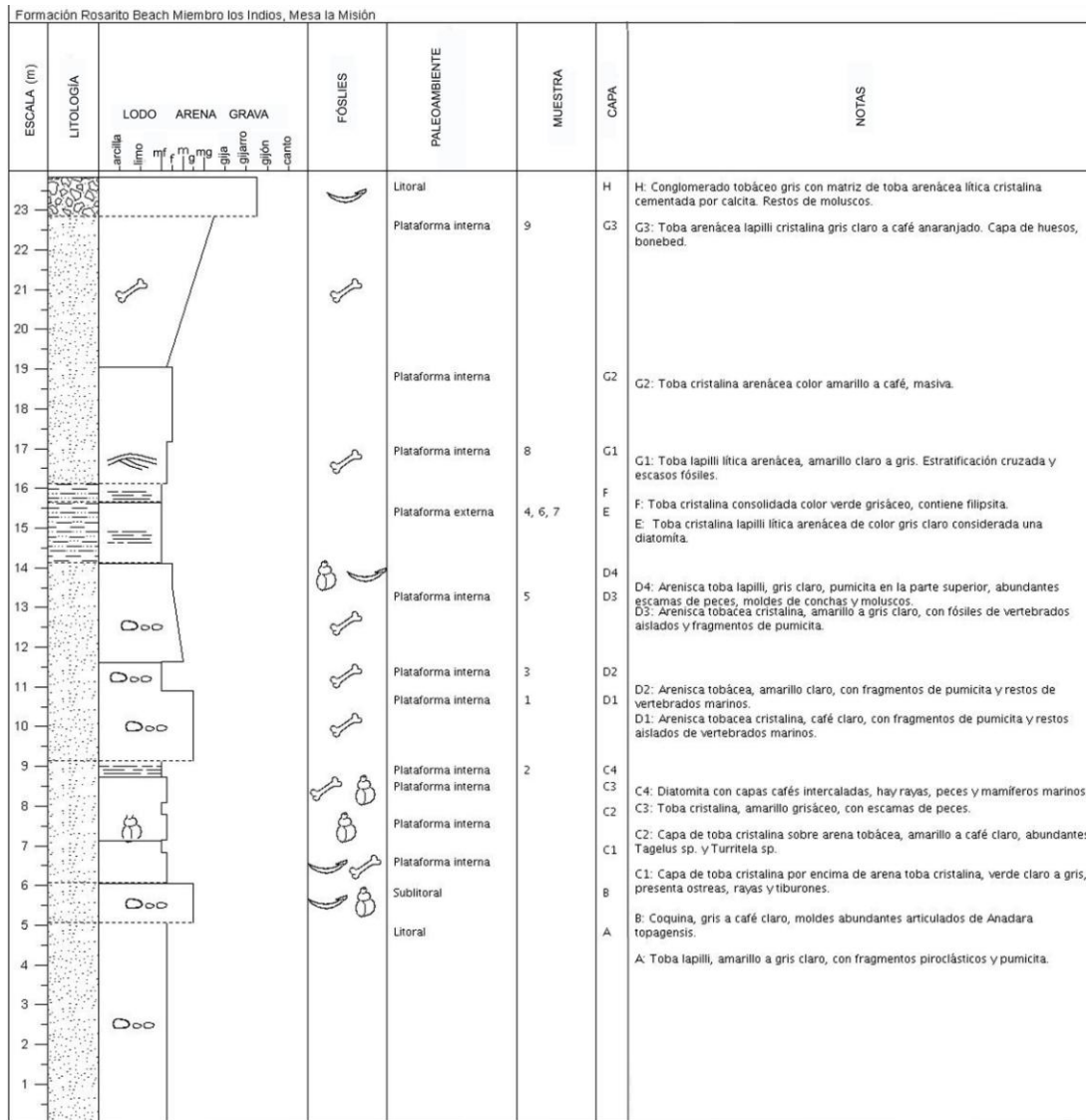


Figura 17. Descripción de las capas del Miembro Los Indios de la formación Rosarito Beach en La Mesa La Misión, Baja California. Modificado de Aranda-Manteca 2001.

y hornblenda (3%). Se encontraron también algunos vidrios volcánicos (2%) con remanentes de rotura y corrosión, producto de eyecciones violentas y enfriamiento rápido. La coquina, corresponde a una roca con matriz tobácea de composición similar a la toba descrita anteriormente con abundantes moldes de moluscos. El conglomerado, es una capa constituida por clastos de 4 a 6 cm de diámetro, subredondeados, de origen ígneo, los cuales se encuentran contenidos en una matriz tobácea, con mala clasificación y sin imbricación. La diatomita, es un sedimento de origen biogénico, mezclada con abundantes cristales subhedrales de cuarzo, feldespatos y hornblenda (Ledesma y Kásper, 1989).

Metodología

De acuerdo con Aranda-Manteca (2001), se tomaron como referencia las capas nombradas previamente por Deméré *et al.*, (1984) en la Mesa Los Indios y su correlación con la Mesa La Misión (Figura 17). Se tomaron muestras de sedimentos finos, en donde la probabilidad de contener microfósiles de diatomeas es más alta. La muestra 1, se tomó de la capa D en la localidad 105, en la localidad 106, se tomó la muestra 2 de la capa C, la muestra 3 de la capa D y la muestra 4 de la capa E. En la localidad 103, se tomó la muestra 5 de la capa D, la 6 y 7 de la capa E y la 8 y 9 de la capa G. Se muestreó por debajo y por encima de las capas de porcelanita . Se siguió la metodología de Ruhland *et al.* (1999), para el procesamiento del sedimento, pero sin agregar ácido clorhídrico y peróxido de hidrógeno para eliminar los foraminíferos y materia orgánica respectivamente. Debido a que Minch (1970) y Deméré *et al.*, (1984), solo reportan radiolarios en una de las localidades y solamente una especie de dinoflagelado estos pasos no se hicieron. Se procedió a hacer montajes (de las muestras), en portaobjetos de 2.5 x 7.5 cm y cubreobjetos de 2.5 x 2.5 cm utilizando resina óptica.

Los montajes se revisaron realizando recorridos totales en un microscopio marca Olympus BX51 con aumentos de 400 y 800. Se fotografiaron las diferentes especies con una cámara marca Olympus Q Color 5 empotrada al microscopio. La identificación de las especies se realizó utilizando la metodología de Cupp (1943), Wornardt (1967) y Koizumi (1973). Durante los recorridos, se seleccionaron 300 especímenes, considerando que es el tamaño mínimo de muestra para tener un estudio estadísticamente significativo (Dryden, 1931; Lipps *et al.*, 1979). En muestras con un número inferior, se montó una segunda lámina para obtener el número mínimo de fósiles observados y cuantificados.

Con los resultados obtenidos de la observación previa, se procedió a analizar su contenido de fósiles para hallar significancia estadística, utilizando el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001). Para estimar la riqueza de la paleocomunidad, las abundancias de sus especies y que tan numéricamente equitativas eran, se utilizaron los índices ecológicos, tales como, la diversidad de Shannon (Shannon, 1948), de Simpson y la equitatividad de Pielou (1984). . Por último, se realizó también el índice de similitud de Morisita (Morisita, 1959), para cuantificar el solapamiento de las diferentes muestras.

Las formulas empleadas de estos índices, se listan a continuación:

La fórmula del índice de Shannon:

$$J' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$$

Donde:

S: número de especies (la riqueza de especies)

p_i : proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos (es decir la abundancia relativa de la especie i): $\frac{n_i}{N}$

n_i : número de individuos de la especie i

N : número de todos los individuos de todas las especies

La fórmula del índice de Simpson:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^S n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

Donde:
S: es el número de especies

N : es el total de organismos presentes (o unidades cuadradas)

n : es el número de ejemplares por especie

La fórmula del índice de equitatividad:

$$J = \frac{J'}{\log S}$$

Donde:

J' : Corresponde a los valores de diversidad obtenidos.

S : Número de especies recolectadas.

La fórmula del Índice de Morisita es:

$$I_M = \frac{2 \sum x_i y_i}{(D_1 + D_2) N_1 N_2}$$

Donde:

x_i : número de individuos en la especie i en la comunidad 1

N_1 : número total de individuos en la comunidad 1

y_i : número de individuos en la especie i en la comunidad 2

N_2 : número total de individuos en la comunidad 2

D_1 : Valor de dominancia de la comunidad 1

D_2 : Valor de dominancia de la comunidad

Resultados

En la Mesa La Misión, se identificaron 15 especies de diatomeas, de 13 géneros pertenecientes a 12 familias diferentes (los nombres de las especies utilizadas están en el Anexo 1; Tabla 3). Cinco de estas formas, no aparecen en el listado de Deméré *et al.*, (1984), una fue reportada en un trabajo subsecuente (Ledesma y Kásper, 1989): *Paralia sulcata*, en la misma área (Figura 18: 11); y las otras, *Amphora sp.*, *Azpeitia vetustissima var. voluta*, *Pleurosigma sp.*, *Thalassiosira eccentrica*, son reportadas por primera vez para esta localidad (Figura 18: 4).

De las 15 especies encontradas, 73% son pelágicas y 27% son bentónicas. De las pelágicas, *Actinocyclus ingens var. nodus*, *Actinocyclus senarius*, *Azpeitia vetustissima var. voluta* y *Pleurosigma sp.* son especies neríticas; *Coscinodiscus marginatus* y *Thalassiosira eccentrica* son especies oceánicas (Cupp, 1943; Koizumi, 1973; Barron, 1975; Baldauf y Barron, 1980; Figura 18).

Para la Mesa Los Indios, Deméré *et al.*, (1984), reportó 20 especies de diatomeas. En la Mesa la Misión, solo se encontraron 15 de ellas, 5 de las cuales no han sido descritas para la Mesa Los Indios, lo que aumenta el número de especies de diatomeas para el Miembro los Indios a 25.

Las especies bentónicas, *Rhaphoneis ampiceros*, *Triceratium condecorum*, *Diploneis taschenbergi*, *Amphora sp.* y *P. sulcata* son especies bentónicas y ticopelágicas; *Actinocyclus octonarius* es bentoplanctónica y mesopelágica, y *Lyrella lyra* y *L. clavata* son bentónicas.

Tabla 3. Listado de número de individuos y abundancias relativas de las especies en cada una de las capas del Miembro Los Indios de la Formación Rosarito Beach en la Mesa La Misión, Baja California. + Especies bentónicas, * Especies pelágicas.

Capa	Numero de individuos/Abundancia Relativa (%)							
	C		D		E		G	
<i>Actinocyclus ingens var. nodus</i> *	2	25.00	21	3.66	195	25.16	114	28.64
<i>Actinocyclus octonarius</i> +	0	0.00	50	8.71	5	0.65	4	1.01
<i>Actinoptychus senarius</i> +	1	12.50	51	8.89	24	3.10	6	1.51
<i>Amphora sp.</i> +	1	12.50	1	0.17	2	0.26	0	0.00
<i>Azpeitia vetustissima var. voluta</i> *	1	12.50	100	17.42	232	29.94	154	38.69
<i>Cosinodiscus marginatus</i> *	0	0.00	9	1.57	114	14.71	102	25.63
<i>Diploneis taschenbergeri</i> +	1	12.50	13	2.26	1	0.13	1	0.25
<i>Navicula clavata</i> +	0	0.00	3	0.52	1	0.13	0	0.00
<i>Navicula lyra</i> +	0	0.00	25	4.36	13	1.68	2	0.50
<i>Paralia sulcata</i> +	2	25.00	225	39.20	163	21.03	1	0.25
<i>Pinularia ruttneri</i> +	0	0.00	3	0.52	0	0.00	0	0.00
<i>Pleurosigma sp.</i> *	0	0.00	25	4.36	14	1.81	5	1.26
<i>Rhaphoneis sp.</i> +	0	0.00	5	0.87	2	0.26	0	0.00
<i>Thalassiosira eccentrica</i> *	0	0.00	37	6.45	8	1.03	9	2.26
<i>Triceratium condecorum</i> +	0	0.00	6	1.05	1	0.13	0	0.00

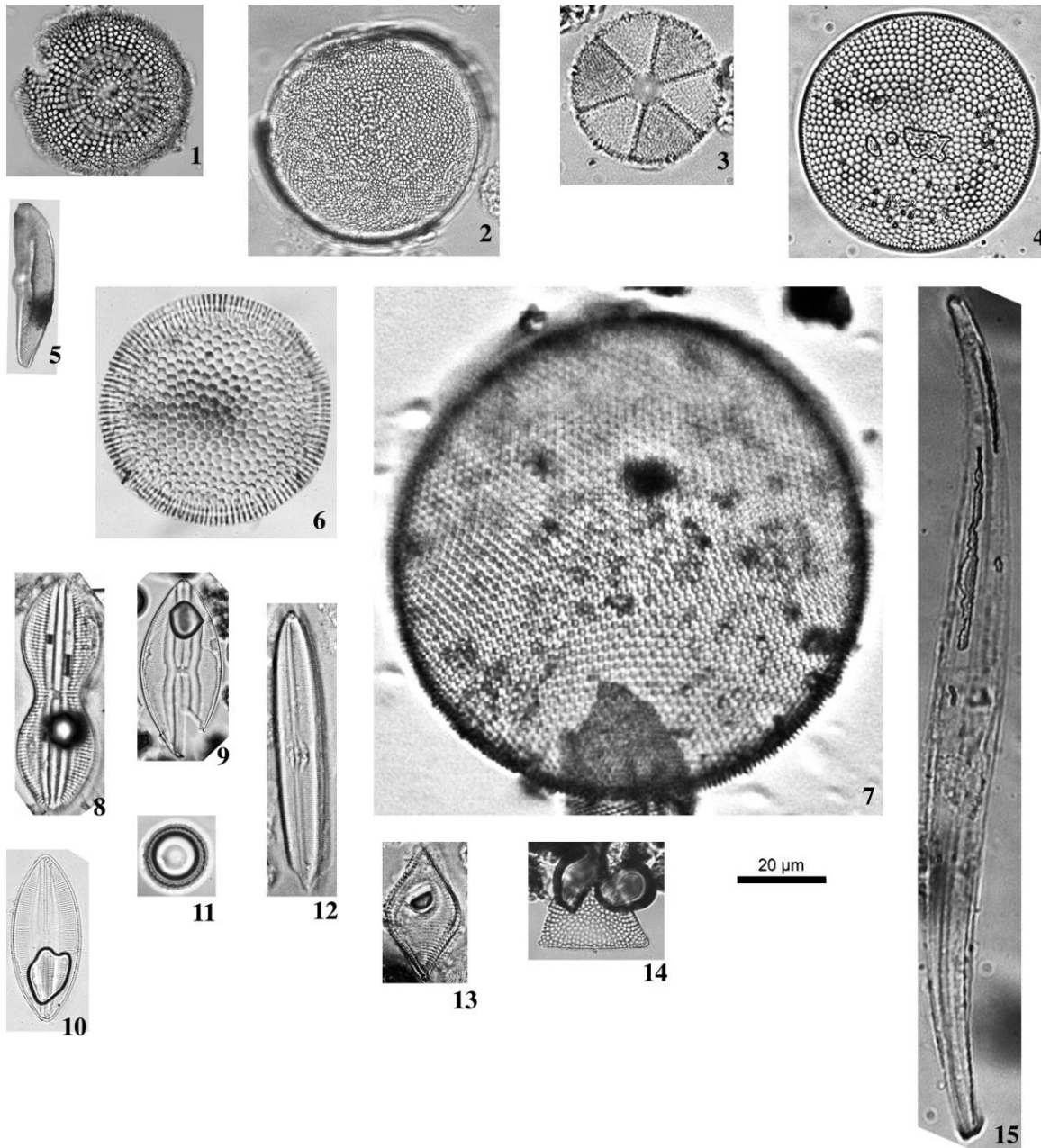


Figura 18. Diatomeas de la Mesa La Misión del Miembro Los Indios de La Formación Rosarito Beach. 1) *Actinocyclus ingens* var. *nodus*, 2) *Actinocyclus octonarius*, 3) *Actinoptychus senairius*, 4) *Azpeitia vetustissima* var. *voluta*, 5) *Amphora* sp., 6) *Cosinodiscus marginatus*, 7) *Thalassiosira eccentrica*, 8) *Diploneis taschenbergeri*, 9) *Lyrella clavata*, 10) *Lyrella lyra*, 11) *Paralia sulcata*, 12) *Pinnularia ruttneri*, 13) *Rhaphoneis* sp., 14) *Pleurosigma* sp., 15) *Triceratium condecorum*. (Cupp, 1943; Koizumi, 1973).

La capa D es la que contiene una mayor abundancia de taxa bentónicos (58%) y el número disminuye en las capas superiores, hasta 24% en la capa E y solo 2% en la capa G. La única anomalía por la escasa recuperación de diatomeas, fue la capa C, en la que solo se obtuvieron 8 individuos, lo que impide usarla en los análisis estadísticos (Tabla 3 y 4).

Las especies más abundantes son *A. ingens* var. *nodus* y *P. sulcata* en la capa C con abundancias del 25%; en la capa D las más abundantes son *P. sulcata* y *C. curvatulus* con 39.20% y 17.42% respectivamente; en la capa E son *C. curvatulus*, *A. ingens* var. *nodus* y *P. sulcata* con 29.94%, 25.16% y 21.03%; finalmente, en la capa G, las especies que más abundan son *C. curvatulus*, *A. ingens* var. *nodus* y *C. marginatus* con 38.69%, 28.64% y 25.63% (Tabla 3; Figura 18). Estas especies conforman más del 80% de toda la muestra.

Análisis Estadísticos.

Las capas con una mayor riqueza de especies son las capas D y E, con 15 y 14 especies diferentes respectivamente. La capa con menor riqueza fue G con 12 especies. Las abundancias relativas de las diferentes especies varían mucho entre las capas. En la capa D, a pesar de que hay una gran dominancia de *P. sulcata*, también se presentan todas las especies de la muestra. En la capa E, la especie más dominante es *C. curvatulus*, y se observa que unas pocas especies oceánicas dominan y las demás especies disminuyen aún más en número o están completamente ausentes. En la capa G, la dominancia es aún mayor, solo tres especies oceánicas dominan toda la muestra con más del 90% (Tabla 4).

El índice de diversidad de Shannon estima la riqueza de especies de una comunidad con respecto a la distribución de los individuos de cada especie. Este índice se representa normalmente como J' y, se expresa, con un número positivo, que en la mayoría de los ecosistemas naturales varía entre 0.5 y 5, aunque su valor normal está entre 2 y 3.

Tabla 4. Índices ecológicos de las diatomeas del Miembro Los Indios de la formación Rosarito Beach en la Mesa la Misión, por capas.

Capa	D	E	G
Taxa	15	14	10
Individuos	574	775	398
Índice de Shannon (J')	1.98	1.70	1.38
Índice de Simpson ($1-D$)	0.79	0.78	0.70
Índice de Dominancia (D)	0.21	0.22	0.30
Índice de Equitatividad (J)	0.73	0.65	0.60

Tabla 5. Índice de Similitud de Morisita de las diatomeas del Miembro Los Indios de la formación Rosarito Beach en la Mesa la Misión, Baja California.

	D	E	G
D	1	0.70	0.34
E	0.70	1	0.88
G	0.34	0.88	1

Valores inferiores a 2, se consideran bajos y superiores a 3, son altos. Con base en lo anterior, en la Mesa la Misión, la diversidad de diatomeas es baja en todas las capas, dado que los valores son inferiores a 2. Además, la diversidad disminuye en las capas superiores, siendo la capa D la que tiene la mayor diversidad y la G la que tiene la menor (Tabla 4).

El índice de dominancia de Simpson, expresa la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra, sean de la misma especie, y está fuertemente influenciado por la importancia de las especies más abundantes (Simpson, 1960; Magurran, 1988; Peet, 1974). En todas las capas, este índice tiene valores superiores a 0.7, lo que indica unas pocas especies dominantes (Tabla 4).

La equitatividad (J) se refiere a que tan cercanos en número son las especies presentes de un ecosistema y varía de 0 a 1. Entre menos variable sean las especies de la comunidad, más alto será el valor de J . Los valores calculados para las capas arrojan valores de 0.60 para la capa D y van en aumento en las capas superiores. Las más cercanas a la base presentan mayor equitatividad (capa D) mientras que las superiores muestran valores más bajos (E y G). En la capa D hay una mayor cantidad de especies y las abundancias de esas especies son más cercanas entre ellas. Caso contrario son las capas E y G, en donde unas pocas especies son dominantes y la mayoría son escasas (Tabla 4).

El Índice de similitud de Morisita (presencia-ausencia y abundancia), se basa en el índice de dominancia de Simpson, y se refiere a la probabilidad de que individuos tomados al azar de dos comunidades, pertenezcan a la misma especie (Brower y Zar, 1977). Se compararon las diferentes capas muestreadas y se obtuvo que las capas más similares eran la D y la G, seguidas de E y G. La mayor diferencia, (valores más cercanos a 0 del índice de Morisita), se da entre las capas D y G, donde los valores están por debajo del 0.05. Los datos muestran que la mayor

cantidad de especies bentónicas se encuentran en la capa D, y una mayor cantidad de especies oceánicas se encuentran en E y G, lo que explica esta separación (Tabla 4).

Discusión

Se han encontrado nuevas especies de diatomeas en los sedimentos del Miembro Los Indios y es posible que muestreos subsecuentes aporten aún más especies. Es probable que no se hayan encontrado todas las especies de diatomeas conocidas para este Miembro, debido al método de procesamiento de las muestras, ya que el ojo de malla del tamiz, no fue suficientemente grande para el paso de las diatomeas de mayor tamaño.

Paleoambiente

Las reconstrucciones paleoecológicas basadas en asociaciones de diatomeas, proveen valiosa información sobre los ambientes sedimentarios costeros, debido a la sensibilidad de estas algas a los cambios ambientales (Téllez y Schillizzi, 2002). Los sedimentos del Miembro Los Indios, se han interpretado como depósitos en una amplia plataforma basáltica, originada por coladas de lava, producido por el vulcanismo derivado de un proceso de subducción tectónica (Minch, 1970; Minch *et al.*, 1984). Los sedimentos y la asociación de diatomeas, indican un ambiente costero de plataforma interna a externa, con una profundidad máxima de 200 m (Minch *et al.*, 1984; Deméré *et al.*, 1984), que fue influenciada por tormentas que retrabajaban y transportaban los sedimentos (Deméré *et al.*, 1984, Aranda-Manteca 1990, 1994, 2001).

Además, las especies de vertebrados en los sedimentos, representan un clima subtropical a templado, ya que tienen límites biogeográficos entre 30 y 40° de latitud (Aranda-Manteca, 2001), lo que indica una probable temperatura superficial del mar entre 18 y 20°C, de acuerdo con la posición de antiguas isothermas del océano Pacífico (Raup y Stanley, 1978). Esta interpretación,

coincide con las reconstrucciones paleoclimáticas de la costa de California, que sugieren condiciones tropicales-subtropicales a través de la mayor parte del Mioceno (Domning, 1978).

En el Pacífico Norte, la temperatura del agua superficial fue de 17.5 °C y la profunda de 5°C de acuerdo con estudios realizados por medio de isotopos de oxígeno (Habicht, 1979). Aranda-Manteca (2001), reconoce diferentes grupos dentro de la asociación de fósiles de tiburones en los sedimentos de la Misión. Este autor, reportó tiburones que habitaban a diferentes temperaturas y los relaciona con la mezcla de masas de agua. La dominancia de unas pocas especies de diatomeas y el hecho de que estas especies dominantes sean todas de aguas templadas, hace suponer que esta era la temperatura en esta zona.

La mayoría de las especies de diatomeas identificadas en esta investigación, habitaban en masas de agua templadas, y solo algunas son de aguas tropicales a templadas y son más abundante en la capa D. La diversidad ligeramente elevada de esta capa, puede relacionarse con la incursión de especies tropicales o subtropicales debida a una elevación de la temperatura en esta zona. A pesar de esta incursión de especies de aguas más cálidas, las especies dominantes templadas, se mantienen a lo largo de las diferentes capas.

La presencia de especies tropicales a templadas en asociaciones de latitudes medias, se ha interpretado como resultado de la incursión de masas de aguas tropicales a subtropicales durante periodos de calentamiento global (Keller, 1981). En la parte superior de la secuencia, la especie *C. marginatus*, está asociada a aguas frías y es abundante en las capas E y G. La aparición de esta especie y la disminución de las especies tropicales, evidencia la disminución de la temperatura del agua (Tabla 6).

La especie *A. ingens* var. *nodus* tiene una distribución estratigráfica muy limitada, pues incluye solamente la parte superior de la "Zona *Denticula lauta*" (Barron, 1985, 2003). El intervalo de esta

zona corresponde de 15.84 a 14.88 Ma, el cual sería el intervalo más conservador de *A. ingens* var. *nodus*. Considerando la distribución estratigráfica conocida de *A. ingens* var. *nodus* (ca. 15.6 – 13.0 Ma) y las edades radiométricas y bioestratigráficas estimadas por otros autores (Minch *et al.*, 1984; , Aranda-Manteca 1990, 1994, 2001; Gastil *et al.*, 1975; Hawkins, 1970), los sedimentos del Miembro Los Indios coinciden con el Óptimo Climático del Mioceno Medio (OCMM). Este periodo comienza durante el Mioceno medio (17 m.a.) y aumenta la temperatura global en 6°C y es seguido por un enfriamiento alrededor de los 14 m.a. (Zachos *et al.*, 2005). El efecto del OCMM puede observarse en el cambio de las especies de diatomeas mencionado anteriormente. Durante este periodo, se observa una flora de diatomeas compuesta principalmente por especies de masas de agua cálida, que son remplazadas posteriormente por especies transicionales de aguas tropicales-templadas, y finalmente especies de aguas frías. Un patrón similar se observa en el Pacífico ecuatorial (Barron, 1985); por lo tanto, un recambio a gran escala se da en la composición de las asociaciones de diatomeas. Este periodo corresponde con un gran enfriamiento debido a la formación de hielo de la Antártica, hace aproximadamente 13 m. a. (Koizumi, 2009). En Baja California Sur aflora la Formación Tortugas, ésta formación afloran sedimentos que se depositaron durante el Mioceno temprano hasta el Mioceno tardío. La secuencia de 400 metros está dividida en cuatro miembros, de los cuales el miembro 3 es contemporáneo al Miembro Los Indios. A pesar de que los ambientes depositacionales y la composición de especies son diferentes, las correlaciones bioestratigraficas sitúan a ambos en la zona de “*Denticula lauta*”. Un aspecto que es importante recalcar es que en ambas formaciones hay evidencias de una disminución del nivel del mar, durante el final del Mioceno medio y que se relaciona con la formación de la capa de hielo de la Antártica (Helenes, 1980).

Tabla 6. Temperaturas de las especies de diatomeas presentes en los sedimentos del Miembro Los Indios de la formación Rosarito Beach en la Mesa la Misión, Baja California. Tomado de Cupp (1943), Wornardt (1967) y Koizumi (1973).

Espece	Temperatura
<i>Actinocyclus ingens</i>	Templado
<i>Actinocyclus octonarius</i>	Templado
<i>Actinoptychus senarius</i>	Templado
<i>Amphora</i> sp.	Templado
<i>Azpeitia vetustissima</i> var. <i>voluta</i>	Templado
<i>Cosinodiscus marginatus</i>	Frío
<i>Diploneis taschenbergeri</i>	Templado
<i>Navicula clavata</i>	Tropical-templado
<i>Navicula lyra</i>	Tropical-templado
<i>Paralia sulcata</i>	Templado
<i>Pinularia ruttneri</i>	Tropical-templado
<i>Pleurosigma</i> sp.	Templado
<i>Rhaphoneis</i> sp.	Templado
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	Tropical-templado
<i>Triceratium condecorum</i>	Tropical-templado

Este cambio climático generó una variación del nivel medio del mar, que puede inferirse con la variación de la cantidad de diatomeas bentónicas y oceánicas en las diferentes capas de los sedimentos del Miembro Los Indios. En la capa inferior (D) las especies dominantes son bentónicas, y en las superiores (E y G) son oceánicas. El análisis de similitud de Morisita hace la distinción de estos dos grupos en las 3 capas. Aranda-Manteca (2001), también relaciona la disminución del tamaño de grano en los sedimentos, con una elevación del nivel del mar y por la distribución de grupos distintos de vertebrados en las diferentes capas. Ejemplo de esto, es la abundancia de dientes de batoideos (rayas) y tiburones subtropicales costeros y pinnípedos en las capas D y E, que se relaciona con una zona sublitoral costera y la presencia de peces óseos oceánicos (túnidos) y cetáceos (ballenas barbadas) en la capa G, que se relaciona con una zona de plataforma oceánica.

Según los datos obtenidos, las muestras con mayor abundancia y diversidad están en las capas D y E. Las capas A y B que están en la base, no tienen diatomeas o estas no han sido reportadas, esto se ha interpretado como un ambiente continental y las capas C, D y E muestran la presencia de moluscos sublitorales. La presencia de diatomeas bentónicas en la parte media inferior (C, D y E) de la secuencia y subsecuente disminución en las capas medias superiores (F y G) sugiere una elevación del nivel del mar, hasta la parte media y una regresión subsecuente (capa H; Figura 17) (Ashby, 1989; Aranda-Manteca, 1990; 1994; 2001).

Aranda-Manteca (2001), identifica un proceso progradacional en las capas C, D, E y F y uno retrogradacional en las capas G y H. Evidencia de lo anterior, es una disminución en el tamaño de grano de los sedimentos, de arenas gruesas en la base, hasta arenas finas y muy finas en las capas medias superiores. A su vez, relaciona las capas de arenas finas con sedimentos diatomáceos en una cuenca protegida y no muy profunda (Deméré *et al.*, 1984; Aranda-Manteca,

2001). La variación en la clase de sedimento observada en las capas inferiores puede asociarse con condiciones costeras; después, esta variación sedimentaria, estaría asociada con un ambiente marino sublitoral, plataforma somera y finalmente un ambiente marino costero nuevamente (Aranda-Manteca, 1994, 2001). Esto coincide con el aumento y la disminución progresiva en la abundancia de diatomeas bentónicas (300 en la capa D y solo 8 en la G). La superficie de profundización máxima (SPM) puede inferirse en las capas y es posible correlacionarla con la del ciclo global. Este proceso de elevación global aparentemente coincide con el ciclo global TM2.2 (Kennet, 1982) y relacionado con un proceso progradacional de hace 15 m.a.

En su estudio sobre los depósitos del Mioceno de California, al sureste de Caliente Range, Clifton (1981), observa que durante el Mioceno temprano, ocurrió un periodo de transgresión. Para el Mioceno medio, este autor identificó la presencia de varios episodios transgresivos-regresivos. En los sedimentos de la Mesa La Misión se observa uno de estos eventos de elevación está representado por el cambio de la proporción de diatomeas bentónicas y planctónicas. Estos eventos, son observables en la Mesa La Misión, tanto en la geología de los sedimentos del afloramiento, como en el cambio de la composición de la comunidad de diatomeas y de vertebrados. La presencia de estos eventos tanto en California como en Baja California, asociados al máximo climático de Mioceno medio, nos permite suponer que los cambios se estaban produciendo a una escala global o regional y no localmente.

Bioestratigrafía y Edad

Se completaron una variedad de estudios bioestratigráficos de diatomeas marinas de los últimos 18 m. a. del Pacífico Norte, Pacífico ecuatorial, y mares del Sur, resultando en una calibración más refinada de eventos (aparición y extinción), con la escala de tiempo paleomagnética (Barron, 2006). Sin embargo, estas zonaciones son solo aplicables a una escala

regional (Hilgen, *et al.*, 2012). Barron (1975) propuso una zonación para diatomeas para el Pacífico Norte modificada de Koizumi (1973), que permite una mejor resolución bioestratigráfica. Está basada en datums que correlacionan diferentes áreas geográficas de los depósitos silíceos de la costa de California, y las zonas del Pacífico Norte (Schrader, 1973), además con otros esquemas zonales Pan-Pacíficos (Rowell, 1981). Esta zonación, permite correlacionar los sedimentos diatomáceos del Miembro Los Indios, con las edades biocronológicas conocidas para la zona de California.

Los microfósiles silíceos en los sedimentos de la zona, se pueden relacionar con la zona de *Corbisema triacantha* del Mioceno medio temprano, definida por Burky (1975a), que a su vez, se correlaciona con la zonación de nanoplancton de Martini (1971), específicamente, con la zona de *Spenolithus heteromorphus*, que tiene una edad absoluta de 14 a 15 m.a. (Burky, 1973; 1975b). Estos fósiles permitieron la correlación entre la Formación Rosarito Beach y el estado de moluscos “Temblor” de Addicott (1972), la edad Hemingfordiana de mamíferos terrestres (Deméré, *et al.*, 1984) y periodo Langhiano de acuerdo a la escala de tiempo paleomagnética (Gradstein, 2012). Esto ubicaría la edad de los sedimentos con una edad ligeramente más antigua que Sharktooth Hill en California, pero la edad de 14 a 15.5 m.a. los ubica en la misma edad.. Sin embargo, los mamíferos terrestres de Sharktooth Hill son de edad Barstoviana.

La presencia de *Actinocyclus ingens* var. *nodus*, indica una edad de Mioceno medio temprano, en la zona de *Denticula lauta*, específicamente en el final de la subzona “a” y hasta el final de la subzona “b” (Kozumi, 1973; Baldauf y Barron, 1980). Y en el caso de la zonación de diatomeas del Pacífico Norte en la zona XXIII y hasta la zona XXI (Badulf y Barron, 1980). Por tanto, el Miembro Los Indios se sitúa entre los 14 y 15.5 ma., (lo que no es correlativo del Hemingfordiano) corroborando la edad propuesta por Deméré *et al.*, (1984) y los fechados

radiométricas de Gastil *et al.*, (1975) y Hawkins (1970). Ledesma y Kásper (1989), mencionan la presencia de *Actinoptychus minutus*, una especie que aparece al final de la subzona “b” de *D. lauta* y, que acortaría el intervalo de los sedimentos a los 14 m.a. Sin embargo, dado que Ledesma y Kásper (1989) no muestran imágenes de las especies que identificaron y, que *A. minutus* es una especie muy rara en sus muestras, es muy posible que se confundió con *A. senarius*, una especie muy parecida y frecuente en el Miembro los Indios. La diferencia más evidente entre estas dos especies es el número de secciones en las que está dividida la valva; en el caso de *A. minutus* la valva está dividida en ocho secciones y en *A. senarius* son seis (Wornardt, 1967; Moreno *et al.*, 1996).

La distancia entre la zona de estudio y la localidad tipo es de aproximadamente 3 km y la estratigrafía de ambos sitios es muy similar. Además de la continuidad de las capas en la localidad tipo, no parece haber una diferencia notable entre los sitios. Paleoecológicamente, ambos parecen representar las mismas condiciones de plataforma con una alta productividad y diversidad. La zona de la Mesa la Misión es un excelente sitio para el estudio de los fósiles del Miembro Los Indios de la Formación Rosarito Beach.

Conclusiones

En la Mesa La Misión los sedimentos del Miembro Los Indios presentan una baja diversidad y alta dominancia de unas pocas especies de diatomeas.

La cuenca sedimentaria sugiere un aumento progresivo de la profundidad debido a la disminución en la abundancia de especies de diatomeas bentónicas y aumento de las planctónicas de las capas inferiores a las superiores en la columna estratigráfica.

La presencia de las especies *Thalassiosira eccentrica*, *Navicula clavata*, *Navicula lyra* y *Triceratium condecorum*, de aguas tropicales a templadas y *Cosinodiscus marginatus* de aguas

frías indican mezcla de masas de aguas en los mismos estratos, favoreciendo la gran diversidad de vertebrados en el Miembro Los Indios.

La presencia de *Actinocyclus ingens* var. *nodus* como fósil índice, ubica a los sedimentos del Miembro Los Indios en la zona de *Denticula lauta*, específicamente en el final de la subzona “a” y hasta el final de la subzona “b” (Kozumi, 1973; Baldauf y Barron, 1980), por lo tanto se encuentra en la zona XXIII y hasta la zona XXI de diatomeas del Pacífico Norte (Badulf y Barron, 1980). La edad de estas zonas ubica al Miembro Los Indios entre los 14 y 15.5 ma. Este resultado coincide con las edades radiométricas reportadas por otros autores para el Miembro Los Indios.

Anexo 1

Actinocyclus ingens var. *nodus* Baldauf

Actinocyclus octonarius Ehrenberg

Actinoptychus senarius Ehrenberg

Amphora sp. Ehrenberg ex Kützing

Azpeitia vetustissimus var. *voluta* Badulf y Barron

Cosinodiscus marginatus Ehrenberg

Denticula lauta Bailey

Diploneis taschenbergeri (Schmidt) Hustedt

Navicula clavata Gregory

Navicula lyra Ehrenbrg

Paralia sulcata (Ehrenberg) Cleve

Pinularia ruttneri Hustedt en Schmidt

Pleurosigma sp. Smith

Rhaphoneis sp. Ehrenberg

Thalassiosira eccentrica (Ehrenberg) Cleve

Triceratium condecorum Ehrenberg.

CAPÍTULO TRES: EL ODONTOCETO

KENTRIODONTIDAE *LIOLITHAX*

KELLOGG, 1931, DE LA COSTA

NORESTE DEL PACÍFICO

La familia Kentriodontidae es un grupo de odontocetos generalmente pequeños con una distribución cosmopolita (Barnes, 1978; Fordyce, 2009). Se reconocen tres subfamilias dentro de Kentriodontidae, Kentriodontinae, Pithanodelphinae y Lophocetinae (Barnes, 1978, 1985; Dawson 1996a), y miembros de estas subfamilias se conocen por fósiles encontrados en Europa, Japón, Corea, Perú, y ambas costas de Norteamérica (Kellogg, 1927, 1931, 1955; Rensberger, 1969; Barnes, 1977, 1978, 1985; Barnes and Mitchell, 1984; de Muizon, 1988; Aranda-Manteca, 1990; Ichishima, 1995; Ichishima et al., 1995; Kazár *et al.*, 2004; Kazár, 2005; Lambert et al., 2005; Lim 2005; Salinas-Márquez et al., 2014). Sin embargo, La composición taxonómica de estas subfamilias sigue sin probarse por análisis filogenéticos rigurosos, y solo unos cuantos taxa se han incluido en un par de análisis (ej. Geisler *et al.*, 2011; Murakami *et al.*, 2014). Algunos análisis filogenéticos recientes ubican a *K. pernix* dentro de Delphinida (Geisler *et al.*, 2011) con *Atocetus nasalis* Barnes, 1985, otro Kentriodontidae putativo, en la base de Delphinoidea; mientras que otros (Murakami *et al.*, 2012, 2014), muestran a Kentriodontidae como un grupo para filetico en la base de Delphinoidea, agrupando a *Hadrodelphis calvertense*, *Atocetus*

iquensis, and *Kentriodon pernix*. Además, aún no hay certeza en las relaciones de muchos de los especímenes de Sharktooth Hill que Kellogg (1931) nombró utilizando perióticos aislados, aunque algunos han sido considerados subsecuentemente como posibles kentriodontes (Barnes, 1978; Barnes y Mitchell, 1984). Debido a la posición de los kentriodontidos en la base de Delphinida o en la base de Delphinoidea, es importante resolver algunos de los problemas taxonómicos para poder así entender los orígenes de los delfínidos actuales (Murakami *et al.*, 2014).

Como un paso para resolver algunas de estas incertidumbres taxonómicas, aquí se redescrive al kentriodontido *Liolithax kernensis*. Este taxón fue originalmente descrito por Kellogg (1931) basado simplemente en perióticos aislados, y Barnes (1978) le refirió a esta especie perióticos adicionales. Se describirán más perióticos del horizonte tipo que muestran el intervalo de variabilidad morfológica del taxón. Además, se describe también parte de un cráneo y mandíbula que se encontraron asociados a un periótico que puede ser referido a *L. kernensis*, de la Formación Rosarito Beach del Mioceno de Baja California, México.

Reseña de los taxa basados en perióticos de Sharktooth Hill

La fauna local de Sharktooth Hill (Langiano) se deriva de un ensamblaje fósil de la cama de huesos “Sharktooth Hill (Barnes, 1977; Figura 19). Este estrato está localizado en la parte alta de Round Mountain Silt, la cual es un depósito de plataforma marino cerca de costa que aflora en las colinas al noreste de Bakersfield, en el condado Kern, en California, EE. UU. y tiene una edad aproximada de 14.5 y 16.1 m.a. La fauna Local de Sharktooth Hill es un estándar de comparación mundial para los vertebrados marinos de esa edad (Barnes, 1977; Barnes and Mitchell, 1984; Prothero *et al.*, 2008a, 2008b; Pyenson *et al.*, 2009), e incluye más de 120 especies de tiburones, rayas, peces óseos, tortugas, cocodrilos, aves y mamíferos.



Figura 19. Mapa de la Formación Round Mountain Silt en el condado Kern, California, Estados Unidos. El área sombreada representa el afloramiento. Modificado de Prothero *et al.*, 2008.

En su trabajo sobre la fauna marina de Sharktooth Hill, Kellogg (1931) reporta, además de un Physterido previamente nombrado (*Aulophyseter morricei* Kellogg, 1927), 10 odontocetos pequeños basándose solamente en perióticos aislados. En esa misma publicación también menciona 6 humeros de odontocetos, de los cuales solo ilustra 4 (Kellogg, 1931:figuras 95-100). Estos humeros, que hasta la fecha son imposibles de identificar taxonómicamente, corroboran la diversidad de odontocetos pequeños que Kellogg encontró en los perióticos.

El que Kellogg nombrara esos perióticos ha dado la idea errónea de que los perióticos son diagnósticos para estas especies. Kasuya (1973), en su estudio de los perióticos y timpánicos de odontocetos recientes, concluyó que los perióticos son útiles a nivel de género, pero una especie no puede ser identificada con seguridad usando este hueso únicamente.

Los perióticos y bulas timpánicas son comúnmente ilustrados y descritos en conjunto con especímenes más completos de cetáceos fósiles (Figura 20 y 21). La diversidad taxonómica de los odontocetos si puede determinarse, hasta cierto nivel taxonómico, por las colecciones de perióticos aislados. También, algunas especies de odontocetos tienen una morfología del periótico tan distintiva que si pueden ser usados para identificarlos en un ensamblaje fósil. Un ejemplo de los taxa de Kellogg en Sharktooth Hill es el periótico de *Zarhinocetus errabundus* (Kellogg, 1931), que se conocía solo por el periótico hasta que Barnes y Reynolds (2009) le asignaron un cráneo el cual presentaba un periótico con esa peculiar morfología. Aún así, cabe recalcar las precauciones mencionadas por Kasuya (1973).

Otra de las especies de odontoceto que fue nombrada por Kellogg (1931), *Grypolithax obscurus*, se identificó posteriormente por Barnes y Mitchell (1984) como un pequeño Kentriodontinae, y fue recombinado como *Kentriodon obscurus* (Kellogg, 1931). Barnes y Mitchell (1984) también sinonimizaron a *Grypolithax pavidus* Kellogg, 1931, con *Kentriodon obscurus*.

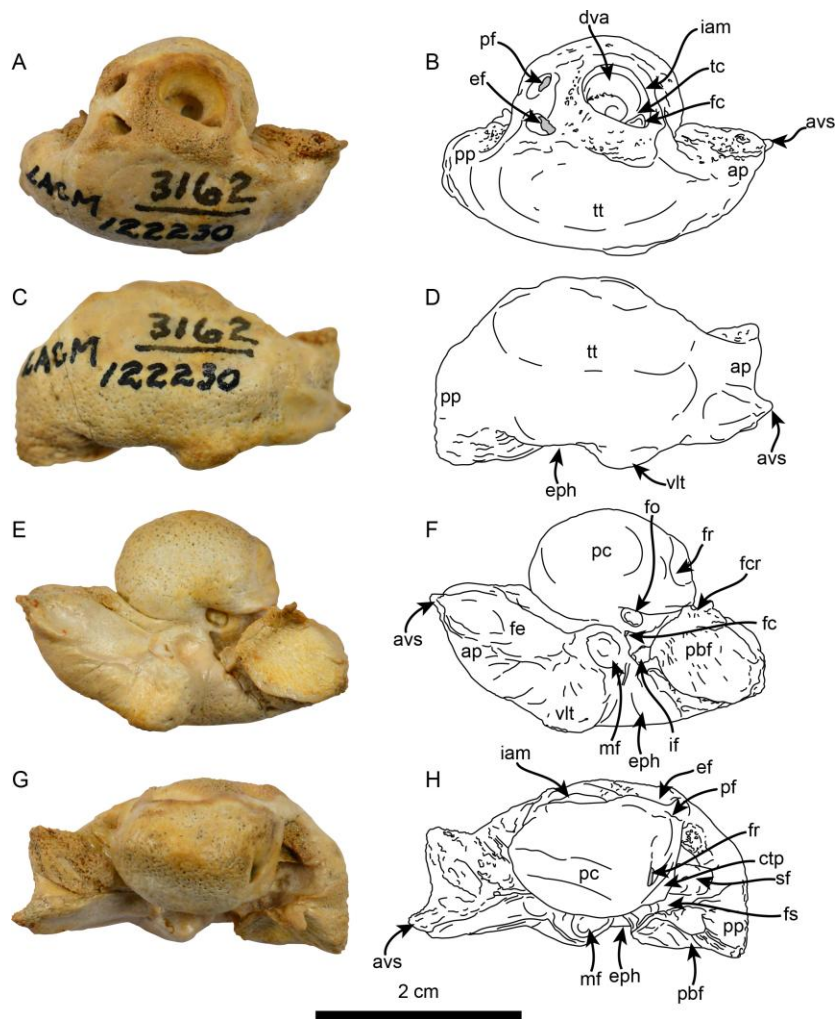


Figura 20. Morfología de los perióticos de *Liolithax*. Vista dorsal (A, B), vista lateral (C, D), vista ventral (E, F), y vista medial (G, H). Abreviaturas: **ap**, proceso anterior; **avs**, espina anteroventral; **ctp**, proceso timpánico caudal; **dva**, área dorsal vestibular; **ef**, foramen endolinfático; **eph**, hiatus epitimpánico; **fc**, canal facial; **fcr**, cresta facial; del periótico; **fe**, fóvea epitubaria; **fo**, fenestra ovale (ventana vestibular); **fr**, fenestra rotunda (ventana coclear); **fs**, surco facial; **iam**, foramen acústico interno; **if**, fosa incudis; **mf**, fosa malear; **pbf**, faceta bular posterior; **pc**, pars coclearis; **pf**, foramen perilinfático; **pp**, proceso posterior; **sf**, fosa para el músculo estapedial; **tc**, cresta transversal; **tt**, tegmen timpánico; **vlt**, tuberosidad ventrolateral.

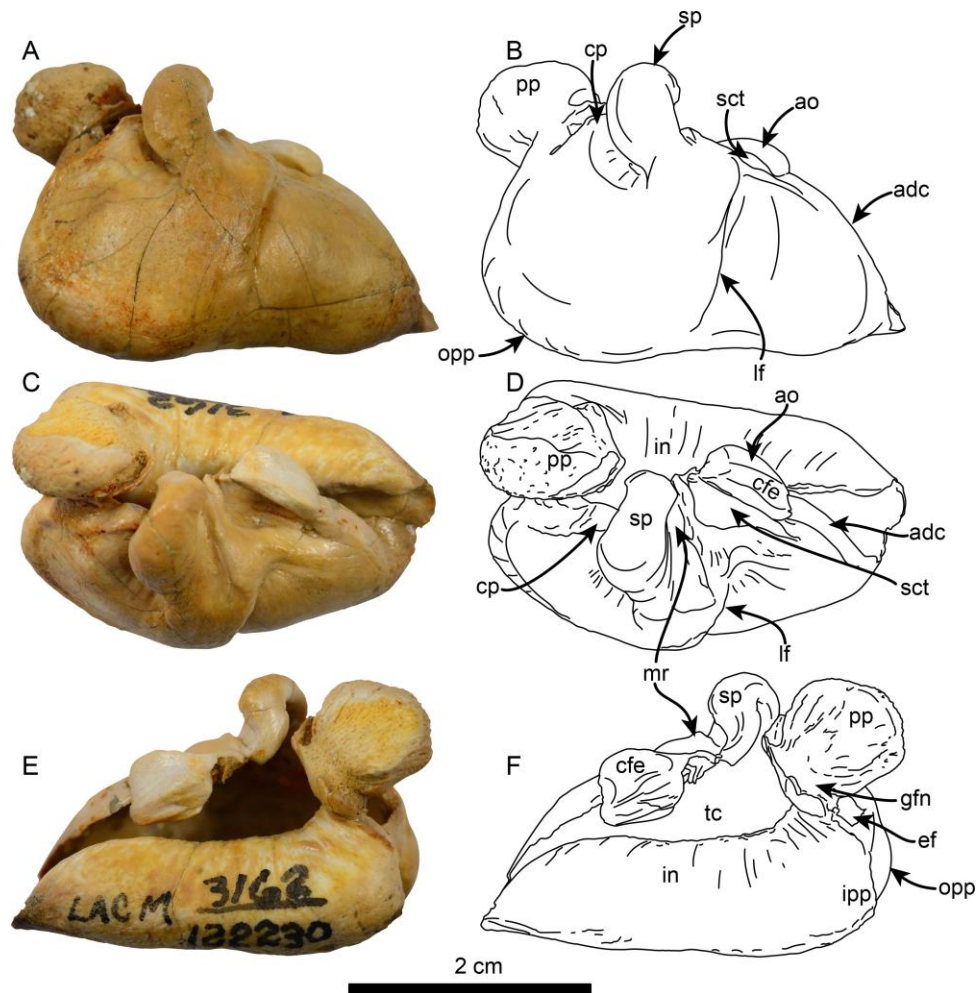


Figura 21. Morfología de los timpánicos de *Liolithax*. Vista ventral (A, B), vista dorsal (C, D), y vista medial (E, F). Abreviaturas: **adc**, cresta anterodorsal; **ao**, osículo accesorio; **cfe**, área de contacto para la fóvea epitubaria del timpánico; **cp**, proceso cónico; **ef**, foramen elíptico; **gfn**, surco para el nervio facial; **in**, involucrum; **ipp**, prominencia interna posterior; **lf**, surco lateral; **mr**, cresta mallear; **opp**, prominencia posterior externa; **pp**, proceso posterior; **sct**, surco para la corda tympani; **sp**, proceso sigmoideo; **tc**, cavidad timpánica.

Otra especie de la cama de huesos, *Loxolithax sinuosa* Kellogg, 1931, fue considerada posteriormente como un phocoenido, debido a su similitud con los perióticos de los phocoenidos fósiles *Salumiphocaena stocktoni* (Wilson, 1973) del Mioceno tardío de Palos Verdes, California y *Piscolithax tedfordi* Barnes, 1985, de la sección del Mioceno tardío de la Formación Almejas en Isla Cedros, Baja California Sur, México.

Las especies restantes de odontocetos nombrados por Kellogg (1931), de la cama de huesos de Sharktooth Hill, *Lamprolithax annectens*, *L. simulans*, *Platylithax robusta*, y *Nannolithax gracilis*, hasta la fecha se siguen considerando como Odontoceti incertae sedis (Barnes, 1977).

Reseña de los odontocetos en la fauna Local la Misión

En la Mesa La Misión está expuesto el Miembro Los Indios de la Formación Rosarito Beach, localizada a unos 45 km al norte de Ensenada Baja California, México (Minch *et al.*, 1984, Ashby, 1989). Los datos biocronológicos y radiométricos ubican los sedimentos entre 14 y 15.5 m.a. (Gastil *et al.*, 1975; Hawkins, 1970; Deméré *et al.*, 1984; Capítulo 2) El ensamblaje fósil de vertebrados en las arcillas diatomáceas y areniscas en la parte superior de la exposición ha sido nombrada como Fauna Local La Misión (Barnes, 1998, 2002).

A diferencia de Sharktooth Hill, solo se han encontrado pocos odontocetos en la Formación Rosarito Beach, pero si se ha mencionado la similitud entre ambos ensamblajes fósiles (Minch *et al.*, 1970, 1984; Deméré *et al.*, 1984; Barnes, 1998, 2002; Barrios-Rivera, 1985; Aranda-Manteca, 1990, 1994, 2001, 2005; Aranda-Manteca y Barnes, 1998; Aranda-Manteca *et al.*, 1994; González-Barba, 1990; Flores-Trujillo, 2002; Gascón-Romero y Aranda-Manteca, 1992; Gascón-Romero *et al.*, 1994; Sánchez-Gutiérrez, 2003).

Las colectas en la Mesa La Misión han extraído 111 elementos óseos que pueden representar odontocetos. La gran mayoría de estos (101) son elementos craneales indeterminados, incluyen

vertebras, costillas y huesos de apéndices (Salinas-Márquez, 2011). Hay 8 perióticos aislados, todos pueden ser asignados al género *Kentriodon*, con base en su morfología general. Solamente hay 2 cráneos casi completos. Uno de ellos es el holotipo de *Kentriodon diusinus* Salinas-Márquez et al., 2014, el cual tiene mucha similitud a *Kentriodon obscurus* (Salinas-Márquez et al., 2014).

El segundo espécimen el que se describe a continuación, y es referible a *Liolithax kernensis*. El propósito del presente trabajo es demostrar la variación morfológica de la muestra expandida de la localidad de Sharktooth Hill, demostrar que el periótico encontrado con el espécimen de la Mesa La Misión entra dentro del intervalo de variación de la especie, y analizar las relaciones de la especie.

Resultados

Sistemática

MAMMALIA Linnaeus, 1758

CETACEA Brisson, 1762

ODONTOCETI Flower, 1867

DELPHINIDA Muizon, 1984

KENTRIODONTIDAE Slijper, 1936, *sensu* Barnes, 1978

KENTRIODONTINAE Slijper, 1936

Liolithax Kellogg, 1931

Liolithax kernensis Kellogg, 1931

Holotipo: CAS 4340, periótico izquierdo aislado, colectado por Dallas Hanna y Charles Morrice en 1924 en la localidad CAS 905.

Especímenes referidos—45 especímenes que incluyen todos los referidos por Barnes (1978:5); los especímenes adicionales que se enumeran a continuación: LACM 73049, LACM 119477, LACM 122230, LACM 131922, LACM 157323, LACM 157325, LACM 157326, LACM 157327, LACM 157328, LACM 157329, LACM 157330, LACM 157331, LACM 157332, LACM 157333, LACM 157334, LACM 157335, LACM 157336, LACM 157337 y LACM 157338; además FCMM 2386 que incluye: un periótico, un cráneo incompleto, una mandíbula, 2 vértebras cervicales y algunos fragmentos indeterminados más (Figura 22 a 26).

Localidad tipo—Localidad CAS 905, Cama de Huesos Sharktooth Hill expuesta en la colina al oeste de Round Mountain, cerca de la latitud 35° 28' Norte y longitud 119° 27' Oeste, alrededor de 10.4 km al noreste de Bakersfield, 6.4 km al este de “Kern River Oil Field” y 0.8 km al norte del Río Kern, Condado Kern, California, E.U.A.

Edad y correlación de Sharktooth Hill: La Cama de Huesos de Sharktooth Hill es un horizonte delgado y distintivo localizado en la parte superior de Round Mountain Silt, la cuál es parte del Grupo Temblor, y aflora al noreste de Bakersfield, en California (Hanna, 1925; Pyenson et al., 2009). Los datos paleontológicos, paleomagnéticos e isotópicos ubican la depositación de Round Mountain Silt entre los 16 y los 14.5 m.a. (Langiano). Es correlacionable con la edad Barstoviana de Mamíferos Terrestres de Norteamérica, y el estado Temblor de Megainvertebrados de la Provincia del oeste de Norteamérica (Barnes, 1977; Pyenson *et al.*, 2009).

El extenso y diverso ensamblaje fósil de la localidad Sharktooth Hill se ha vuelto un estándar para la comparación de los ensamblajes fósiles de esta edad alrededor del Pacífico y del mundo

(Barnes, 1977; Fordyce, 2009; Pyenson *et al.*, 2009). Es una de las concentraciones de fósiles más densas de vertebrados marinos. Algunas ideas sobre su origen suponían una depositación catastrófica de ceniza volcánica (Anderson, 1911), depredación por tiburones gigantes (Hanna, 1925), oleaje intenso (Kellogg, 1931), y blooms tóxicos de plancton (Mitchell, 1966). Sin embargo, después se concluyó que este ensamblaje se formó a lo largo de un gran periodo de tiempo, que duró alrededor de 700,000 años, en la que la depositación fue mínima (Barnes, 1977; Pyenson *et al.*, 2009).

Edad y Formación de La Formación Rosarito Beach: El Miembro los Indios es un depósito marino Miocénico (Langiano) de la Formación Rosarito Beach (nombrado por Minch, 1967), aflora al sur de La Misión y al norte de Ensenada, en el norte de Baja California, México. Esta formación ha aportado un gran ensamblaje de invertebrados fósiles y vertebrados marinos y terrestres (Minch *et al.*, 1970, 1984; Deméré *et al.*, 1984; Aranda-Manteca, 1990; Barnes, 1998, 2002b; Salinas-Márquez *et al.*, 2014), que ha sido nombrado Fauna Local La Misión (Barnes 1998, 2002). Los sedimentos marinos del Miembro Los Indios sobreyacen basaltos que tienen una edad de 16.1 ± 2.1 m.a. (Gastil *et al.*, 1975; Minch *et al.*, 1984), mientras que los moluscos de la Formación Rosarito Beach indican una edad de Mioceno medio (Minch *et al.*, 1970; Aranda-Manteca, 1990). Minch *et al.*, (1970) sugirió que las especies de camellos que se encontraron ahí indican una tentativa correlación con la edad Hemingfordiana de Mamíferos Terrestres de Norteamérica (Mioceno medio temprano). Esta identificación fue tentativa, y puede no ser correcta. Esto puede ser cierto particularmente ya que la muestra de mamíferos terrestres en Sharktooth Hill, que es más diagnóstica, sugiere una edad geocronológica más temprana (Barstoviano).

Más recientemente, se encontró una especie de diatomea fósil, *Actinocyclus ingens var. nodus* (Baldauf y Barron, 1980), en la parte baja de los sedimentos del Miembro los Indios, que está debajo de la capa del cual proviene la Fauna Local La Misión (incluyendo a *Liolithax kernensis*), que le da a los sedimentos una edad de Mioceno Medio temprano, entre 15.5 y 14 m.a. (Capítulo 2). Muchas de las otras especies de La Misión son muy similares pero no idénticas a las especies de la Fauna Local de Sharktooth Hill (Barnes, 1977, 1998, 2002; Aranda-Manteca, 1990).

Espécimen referido del la Formación Rosarito Beach—FCMM 2386

Descripción: FCMM 2386 comprende el rostro completo hasta la región supraorbital izquierda y la hendidura anterorbital derecha; la mandíbula, a la cuál le falta la parte posterior de la rama derecha; otros fragmentos craneales que incluyen partes del vómer o el pterigoide, parte del escudo supraoccipital y el arco cigomático; el periótico derecho y parte de la bula timpánica; un fragmento del atlas; parte de otra vértebra cervical de la que no se sabe la posición con certeza; fragmentos de vertebras lumbares y caudales; y cuatro fragmentos de costillas.

Premaxila: La superficie lateral de cada premaxila está casi en una orientación vertical hacia la parte distal del rostrum. La premaxila izquierda y derecha se tocan en la línea media del rostrum por aproximadamente 2 cm en el centro del rostrum, pero en ambos extremos las premaxilas no se tocan y la hendidura mesorostral se mantiene abierta. En el área posterior al punto de contacto, las premaxilas son delgadas lateromedialmente. La parte anterior del rostrum tiene una forma sinuosa n vista lateral, ni la maxila ni la premaxila son rectas. En la parte anterior del rostrum, la premaxila tiene una orientación vertical y se aplana posteriormente hasta una posición horizontal en la parte posterior del rostrum. Los forámenes premaxilares no se preservaron, pero como es

típico en Odontoceti, seguramente si estaban presentes. La hendidura mesorostral es amplia y profunda.

Maxila: En el rostrum, la maxila se ensancha lateromedialmente en la parte posterior, 5 cm antes de la hendidura anterorbital. La maxila tiene un surco medial ventral que empieza a los 2 cm de la punta anterior y recorre los dos primeros tercios del rostrum. Ventralmente, la base del rostrum es convexo, pero no se observa el contacto con los palatinos. Los alveolos dentales están generalmente orientados ventrolateralmente, pero en la parte central del rostrum son visibles, inclinados más lateralmente que ventralmente. La fila alveolar derecha tiene 38 alveolos preservados. Cada alveolo tiene un diámetro de entre 2 y 4 mm; y el septo interalveolar mide aproximadamente 1 mm en la parte anterior de la fila dental, y llega hasta los 3 mm en la parte posterior. Hay un diente presente en la parte posterior del lado derecho. El diente está orientado anterolateralmente, y su corona mide 4.6 mm de alto con un ápice recurvado posteriormente. En el lado izquierdo del rostrum los alveolos están cubiertos por sedimento. La hendidura anterorbital es relativamente amplia, en forma de “U”, y la abertura se dirige anteriormente. Entre los kentriodontinos, las aberturas anterorbitales son asimétricas, la derecha siendo más angosta y en forma de “V”, mientras que la izquierda es amplia y en forma de “U”. La condición de la hendidura anterorbital izquierda de FCMM 2386 parece conformar con este patrón. La maxila cubre completamente el proceso anterorbital del frontal. Hay dos forámenes maxilares preservados en el lado izquierdo, localizados posteriores a la hendidura anterorbital; en la parte preservada de la maxila derecha solo hay un foramen. El contacto entre maxila y frontal en el proceso anterorbital se ha erosionado por lo que no es posible discernir con claridad que hueso es el que forma el borde anterior de este proceso, pero parece ser el frontal. La maxila cubre la parte dorsal del proceso supraorbital del frontal de una manera casi completamente plana; posterior al

proceso supraorbital, la maxila se inclina hacia el vértice craneal con un ángulo de aproximadamente 30°.

Lagrimal: El lagrimal es masivo y grueso dorsoventralmente y forma la mayor parte del proceso anterorbital. Hacia la parte posteromedial se ha erosionado y parece ir disminuyendo su grosor. El lagrimal está fusionado al jugal a la altura de la hendidura anterorbital.

Frontal: El frontal en el proceso supraorbital es dorsoventralmente delgado y plano. El borde lateral del proceso supraorbital es cóncavo anterior y lateralmente. El proceso postorbital es corto, tiene una forma triangular, terminando en un ápice aplanado, y se inclina posteroventralmente, casi perpendicular al proceso supraorbital.

No se observan alveolos dentales en la premaxila. Si es que no existieran alveolos premaxilares, entonces este seria el primer kentriodontido sin estos dientes, es decir, los incisivos. Los incisivos proyectados anteriormente y de mayor tamaño que los dientes posteriores, en forma de pequeños colmillos, son comunes en diversas especies de Kentriodontidae como *Hadrodelphis calvertense* (Dawson, 1996a).

El periótico tiene una forma semicircular, con el proceso posterior ligeramente más inclinado que el anterior.

Proceso anterior: el proceso anterior del periótico se inclina medialmente. El ápice tiene dos tuberosidades, una anterodorsal y otra anteroventral. La tuberosidad anterodorsal es corta, redondeada, ligeramente aplanada y proyectada dorsalmente; varía en longitud, ancho y tamaño. En algunos especímenes es alargado y angosto, en otros es ancho y corto, y en otros más es más redondeado y prominente. En la muestra de la Fauna Local de Sharktooth Hill (SHLF por sus siglas en inglés) algunos de los especímenes tienen una tuberosidad más conspicua que está proyectada más anterodorsalmente (ej.: LACM 41461). La tuberosidad anteroventral es cónica, y

más conspicua que la dorsal, y se proyecta anteriormente; esta protuberancia se extiende más allá del proceso anterior, y en algunos casos llega a proyectarse más allá de la punta del proceso y forma una punta afilada visible en vista dorsal (ej.: LACM 41525). Las dos tuberosidades forman un pequeño surco de profundidad variable en la cara anterior del proceso. En FCMM 2386 este surco es muy somero y se distingue de otros en la muestra de SHLF (ej.: LACM 44639) que tienen un surco profundo en forma de “V”. Una depresión en forma de “V” marca la separación entre el proceso anterior y la cóclea. En la muestra de SHLF la amplitud de esta hendidura es variable en forma y profundidad, y depende de la inclinación relativa entre el proceso anterior y la inclinación de la cóclea. Algunos especímenes tienen un proceso anterior poco inclinado y el surco es amplio y somero (ej.: LACM 28392). El proceso anterior de FCMM 2386 tiene una forma rectangular en vista lateral. La inclinación anteromedial varía en inclinación dependiendo del grado de proyección de la tuberosidad dorsal, por lo que, especímenes con una tuberosidad más conspicua parecen tener una menor inclinación que otros que tienen una tuberosidad más pequeña. La tuberosidad ventrolateral es generalmente angosta, y se proyecta posteroventralmente formando un pliegue posterior a esta (ej.: LACM 55251). En algunos casos la tuberosidad es más gruesa, o más inclinada ventralmente que dorsalmente (ej.: LACM 119477). La faceta bullar anterior es someramente cóncava con un perfil alargado que puede ser cóncavo (ej.: LACM 157331), a plano (ej.: . LACM 157336), a casi inexistente (ej.: LACM 157332). Posterior a esta faceta está la fóvea epitubaria, la cuál es grande, redondeada y ligeramente cóncava. El surco formado entre el proceso anterior y la cóclea es amplio y en forma de “V”.

Cóclea: la cóclea varía de forma, en algunos es más redondeado y en otros es aplanado dorsoventralmente. La cóclea tiene un perfil redondeado, está “inclinada” anteriormente en relación al resto del hueso y varía ligeramente en tamaño. Algunos tienen un meato auditivo muy amplio y redondeado (ej.: LACM 44657), y en otros el meato es pequeño y en forma de riñón (LACM 53931). La morfología más común es una forma elíptica con una muesca anterior. El fundus para el meato acústico tiene un borde elíptico y una forma de embudo. El tracto espiral cribiforme está separada del área cribosa por una pared baja y delgada. El área cribosa y el tracto tienen un perfil redondeado. La cresta transversa está generalmente, pero no siempre, muy al fondo dentro del meato. El foramen singular es pequeño (2 mm de diámetro), con un perfil redondeado y localizado en la cresta transversal, que se localiza más medialmente que el área cribosa y el tracto espiral dentro del meato acústico. La apertura para el acueducto coclear mide 1.5 mm de diámetro y está localizado posteromedial al fundus. La apertura proximal del canal facial está separada del área dorsal vestibular por una cresta transversal que se extiende hasta casi 1 mm del borde del meato acústico. Posterolateral al meato acústico interno está la abertura para el acueducto vestibular, que tiene un diámetro de 3 mm, es profundo y de forma triangular en la mayoría de la muestra (ej.: LACM 28392); en otros casos es menos triangular y más redondeado (LACM 131922); y en otros más es solo una abertura somera (ej.: LACM 157323). La fenestra rotunda varía de forma de amplia y circular (ej.: LACM 157325) a una forma alunada (ej.: LACM 157323), y está localizada en la parte posterior de la cóclea, y en vista ventral, se ve como una muesca angosta. La fosa para el músculo estapedial es profunda, y está conectada al surco para el nervio facial, el cuál varía ligeramente en anchura.

Cuerpo del periótico: el cuerpo del periótico es angosto en su parte anterior y se engrosa posteriormente. La fosa malear es amplia (4.6 mm de diámetro), redondeada, y está situada en el centro del cuerpo del periótico, medial a la tuberosidad ventrolateral. La fosa incudis es pequeña (1 mm de diámetro), profundo y redondeado, y localizado posterolateral a la fosa malear, medial a la faceta del proceso posterior. Medial a la fosa incudis está la abertura ventral del canal facial, es redondeado (1 mm de diámetro), orientado posteriormente y es de un diámetro más pequeño que la fenestra ovalis (2 mm de diámetro), continua como un surco somero medial a la base del proceso posterior. La fenestra ovalis es más o menos elíptica, y está parcialmente cubierto por la cóclea en la mayoría de los especímenes (ej.: LACM 44637). En otros especímenes, sin embargo, la cóclea no cubre parte de la fenestra ovalis (ej.: LACM 44639).

Proceso posterior: el proceso posterior se proyecta perpendicularmente en relación al cuerpo del periótico. Se observa una depresión prominente (3.7 mm de ancho y 2.5 mm de profundidad) en la unión entre la cóclea y el proceso posterior. El proceso posterior es corto y el ápice tiene una forma redondeada. El hiato epitimpánico forma un bulto que está delimitado por la tuberosidad ventrolateral y la parte anterior de la faceta timpánica posterior. La proyección de la faceta timpánica posterior tiene una inclinación más o menos ventral. El margen dorsal del proceso posterior forma un ángulo casi recto en algunos casos (ej.: LACM 41463), y una curva suave en otros (ej.: LACM 157330). La faceta bular posterior es transversalmente aplanada con una pequeña concavidad en la parte más anterior; su eje más largo está orientado posterolateralmente. La superficie de la faceta tiene ligeras estrías paralelas (ej.: LACM 157334), o ser completamente lisa (ej.: LACM 157335). La faceta tiene una forma pentagonal y puede ser más ancha que larga o más larga que ancha, y se extiende sobre la fosa para el musculo estapedial. El borde de la faceta que cubre la fosa para el musculo estapedial no es recta; tiene dos pequeñas

indentaciones que le dan una apariencia ondulada. La faceta no se proyecta más posterior del proceso posterior, o solo sobrepasa ligeramente, y tiene una pequeña quilla en la parte posterior del proceso.

Bula timpánica: la bula timpánica derecha está incompleta; solamente la mitad lateral y la parte anterior de la parte medial se conservan. El proceso posterior, proceso sigmoideo y el proceso tubario no se preservaron. En vista dorsal o ventral, la parte posterior es más ancha que la anterior. El lóbulo medial no se conserva por lo que es imposible saber que tanto se proyectaba posteriormente el lóbulo lateral. El involucrum es casi recto, con pequeñas hendiduras en su superficie dorsal, y el proceso cónico no es muy grande.

Mandíbula: la mandíbula incluye la rama mandibular izquierda completa, y la parte anterior de la rama derecha. La sínfisis mandibular es larga y fusionada a lo largo de casi la mitad de la mandíbula. La mandíbula se ha deformado, y está inclinada hacia la derecha, de tal modo que la parte dorsal de la rama mandibular izquierda está rotada medialmente en 45°. La parte distal de la mandíbula está incompleta, y es posible ver el canal mandibular del lado derecho. No se preservaron dientes, y los alveolos dentales están pobremente conservados. No es posible determinar el número exacto de dientes, sin embargo, probablemente había 38, el mismo número que en la maxila.

La parte ventral de la mandíbula tiene un contorno cóncavo en la parte anterior, a lo largo de la sínfisis mandibular. Lateralmente, el ramus mandibular es tres veces más grueso que el borde anterior de la mandíbula. El margen anterior de la fosa mandibular está aproximadamente 40 mm anterior al borde posterior de la parte preservada de la mandíbula.

Atlas: la única parte del atlas que se ha preservado es la inferior derecha, desde el proceso transversal al lado derecho del arco neural. El cóndilo anterior tiene una forma de gota invertida,

con la parte dorsal más ancha que la ventral. Los bordes de este cóndilo tienen márgenes bien definidos. El proceso transversal ventral es corto, con un ápice redondeado; y el proceso transversal dorsal es dorsoventralmente más ancho y anteroposteriormente delgado, con un pequeño ápice laterodorsal. El proceso hiapofisial se ha perdido (está roto) pero la base que queda no es muy ancha.

Vértebra cervical: Solo hay una vertebra cervical mas, de posición indeterminada. El centrum es anteroposteriormente corto. El proceso transversal es anteroposteriormente delgado, con una pequeña protuberancia circular en el ápice.

Discusión

Análisis estadístico

Se realizó un análisis de componente principal para determinar la fuente principal de variación de los perióticos. Los que estaban incompletos o les faltaban partes importantes, se excluyeron del análisis o si era posible se estimaron las medidas. Se encontró que el componente principal era la longitud total (anteroposterior) del periótico. Una vez que se determinó este componente principal, las medidas se transformaron en porcentaje de esta longitud. Al usar esta transformación se eliminó la posible exclusión debido al tamaño, y se pudo analizar la variación morfométrica exclusivamente. Posteriormente, se realizó un análisis tipo “clúster” de los datos transformados con un índice de similitud de Dice y el algoritmo UPGMA y se encontró que 33 de los perióticos compartían más de un 95% de similitud. De los 11 que quedaron excluidos, estaban agrupados en 6 nodos diferentes (Figura 27). El grupo de perióticos que incluye al holotipo del *Liolithax kernensis* (CAS 4340) de Sharktooth Hill, y el espécimen deferido (FCMM 2386) de Baja California, México, tienen 99% de similitud. Este resultado determina que estos

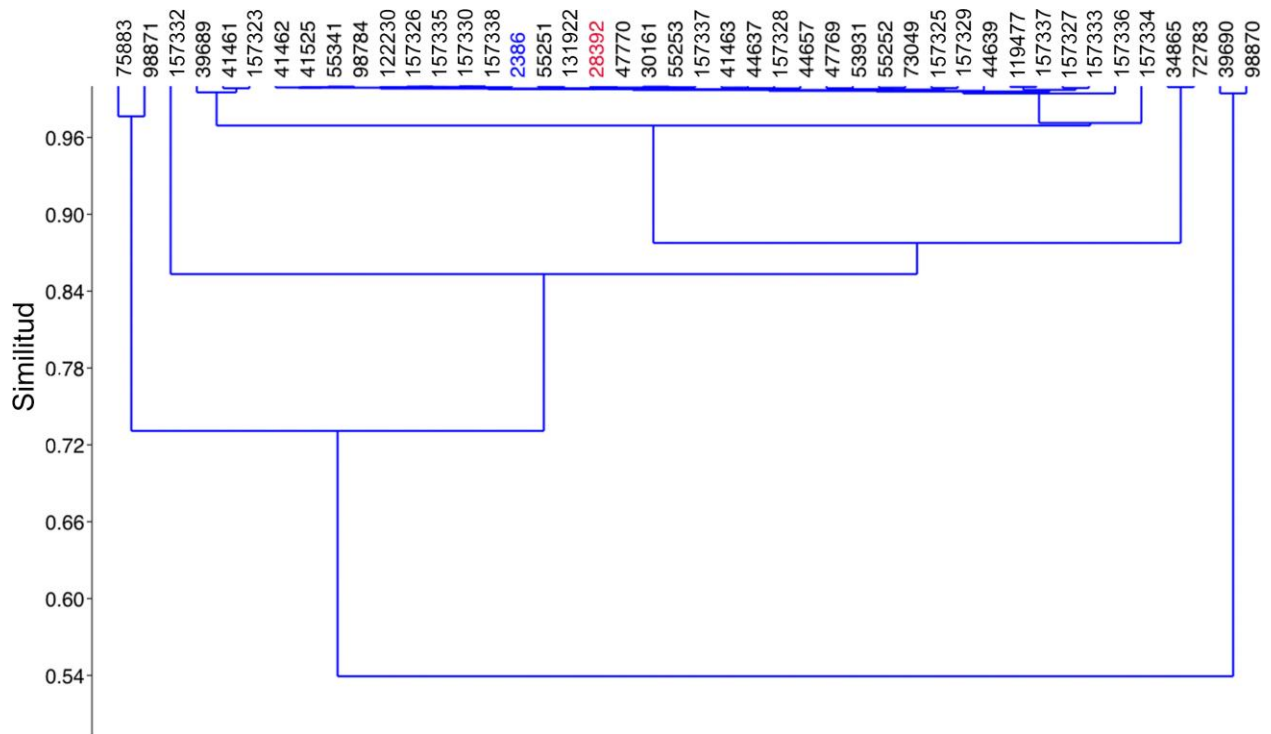


Figura 27. Análisis de clúster de las medidas de la muestra de perióticos. En rojo el holotipo y en azul el periótico de Baja California, México.

especímenes pertenecen a la especie *Liolithax kernensis*. El nodo que tiene menos del 60% de similitud, incluye a 2 perióticos, LACM 39690 y LACM 98870. Estos son menos gruesos que el holotipo, y a ambos les falta la cóclea. El siguiente nodo tiene un poco más del 85% de similitud, también incluye a dos perióticos, LACM 34865 y LACM 72783, ambos incompletos con alguna parte faltante del proceso anterior. Estos dos son mucho más gruesos en la parte del cuerpo del periótico, tienen una cóclea más grande, y la parte dorsal del proceso posterior es mucho más lisa. Los siguientes dos nodos, incluyen a un espécimen cada uno, con un 87% de similitud y el otro con más de 90% respectivamente. El primero, LACM 157332, le falta el proceso posterior, también es más robusto que el holotipo, tiene una cóclea más grande, y un proceso anterior más corto. Al segundo, le falta la tuberosidad ventrolateral, y está ligeramente erosionado en la parte ventral. La cóclea es más grande anterodorsalmente y más deprimida mediolateralmente. La faceta timpánica posterior es más alargada posteriormente. El siguiente nodo tiene una similitud debajo del 95%, e incluye a tres perióticos: LACM 39689, LACM 41462, y LACM 157 323. Al primero y al tercero les falta el proceso posterior, pero el segundo si lo tiene. Estos perióticos varían ligeramente del holotipo en el tamaño y forma del proceso anterior y la cóclea.

Morfometría

Como se mencionó anteriormente, es difícil y poco recomendable tratar de diferenciar a especies de odontocetos basándose únicamente en los huesos perióticos (Kasuya, 1976). Sin embargo, existen morfotipos bien definidos que se consolidan con una muestra grande de fósiles que permiten delimitar una forma particular. Esto, y la inclusión de otros huesos del esqueleto, principalmente el cráneo, permitirán la identificación correcta de estos elementos y poder clasificarlos correctamente como especie. En otras especies de odontocetos, la variación en el

hueso periótico es casi nula, como es el caso de la vaquita marina, *Phocoena sinus*, Norris y McFarland 1958, una especie endémica del Golfo de California (Flores-Trujillo, 2002). En el caso de la vaquita se encontró que no había variación en el hueso periótico, lo que puede deberse a que es una especie endémica y con una población de muy pocos individuos. Este resultado contrasta con la variación aquí presentada, sin embargo, la Familia Kentriodontidae, y en particular *L. kernensis*, era una especie que presentaba una mayor distribución, por lo que la variabilidad de su morfología es de esperarse. Con los resultados obtenidos en este trabajo se observa que si existe un morfotipo definido que ha sido usado con éxito para diferenciar a esta especie, y la evidencia es que la mayor parte de los perióticos referidos si son estadísticamente iguales. Tomando como base un una similitud del 95%, 37 de los 44 perióticos perteneces a esta especie.

Paleobiogeografía

La localidad de Sharktooth Hill y La Mesa La Misión se encuentran en lados opuestos de la falla de San Andrés. Esta falla separa a la placa de Norteamérica de la placa del Pacífico. Actualmente, la distancia lineal entre ambas localidades es de aproximadamente 400 km. Si tomamos en cuenta que la placa del Pacífico se ha desplazado hacia el norte en los últimos 12 m.a. a una velocidad promedio de 6.9 mm/a (Michaud *et al.*, 2005) entonces durante el Mioceno medio estos dos sitios se encontrabas separados por más de 480 km de distancia. La presencia de *Liolithax kernensis* en Baja California y California nos permite darnos una idea dl intervalo paleolatitudinal de esta especie a lo largo de la costa oeste de Norteamérica. Se ha manejado la idea de que los kentriodontes eran delfines costeros que preferían climas tropicales a subtropicales(Ichishima *et al.*, 1995), y durante el Mioceno medio el planeta era mucho más

cálido y el nivel del mar era más elevado (Zachos *et al.*, 2005). Estas condiciones generaron una gran cantidad de nichos que los kentriodontes pudieron colonizar con gran éxito.

Comparación entre *Liolithax kernensis* y *Lophocetus pappus*, Kellogg, 1955.

El rostrum de *L. pappus* es más largo, y ancho en la base que el de *Liolithax kernensis*. Las premaxilas convergen en el centro del rostrum en *L. kernensis* mientras que en *L. pappus* los márgenes mediales de las premaxilas son paralelas. La hendidura anterorbital es angosta en *L. pappus* y ancha en *L. kernensis*. El proceso preorbital es anguloso y proyectado más anteriormente en *L. kernensis* mientras que en *L. pappus* es redondeado y se proyecta anterolateralmente. Finalmente, el proceso supraorbital del frontal es más cóncavo y el proceso postorbital está más inclinado en *L. pappus*.

Comparación entre *Liolithax kernensis* and *Kentriodon pernix*

En *L. kernensis* el más largo y angosto que en *K. pernix*. La hendidura anterorbital en ambos especímenes tiene forma de “V” pero es más abierta en *K. pernix*. El proceso anterorbital en ambos tiene la misma forma e inclinación pero es más grande en *L. kernensis*. En este también, el margen del proceso supraorbital del frontal es más cóncavo; ventralmente, el surco entre las maxilas en el rostrum es más profundo y los senos pterigoides son más cortos; lateralmente, el rostro es recurvado a diferencia del rostrum recto de *K. pernix*; finalmente, el proceso anterorbital es más grueso, es supraorbital más aplanado y el proceso postorbital es más delgado en *L. kernensis*.

Conclusiones

El enigmático odontoceto *Liolithax kernensis*, de la localidad Miocénica de Sharktooth Hill, que había sido nombrado originalmente utilizando solo un hueso periótico, ahora puede ser identificado como un miembro de la Superfamilia Delphinoidea, Familia Kentriodontidae, subfamilia Kentriodontinae.

Lo que permitió esta nueva clasificación fue el descubrimiento de un cráneo y mandíbula asociado a un periótico que es morfológicamente y estadísticamente igual a la muestra de los perióticos de Sharktooth Hill, en la Formación Rosarito Beach, Miembro los Indios en la Mesa La Misión al norte de Ensenada, Baja California, México

Liolithax kernensis difiere de *Kentriodon pernix*, una especie estrechamente emparentada, al tener un rostrum más largo y angosto, carecer de los incisivos superiores, en particular los prominentes incisivos proyectados anteriormente que caracterizan a las especies de *Kentriodon*.

Algunos autores, por ejemplo Kasuya (1973) han concluido que no todas las especies de odontocetos actuales pueden ser diferenciadas basándose únicamente en la morfología del periótico. El análisis estadístico de la muestra de perióticos sugiere que el espécimen de Baja California, México, es coespecífico con la muestra de los perióticos de *L. kernensis* de la localidad Sharktooth Hill.

El análisis de clúster sugiere que la mayoría de los perióticos de Sharktooth Hill que habían sido referidos a *L. kernensis* en efecto pertenecen a esta especie, lo que indica que características morfológicas son diagnósticas de esta especie.

CAPÍTULO CUATRO: SISTEMÁTICA Y FILOGENIA DE LOS KENTRIODONTES DE LA COSTA ORIENTAL DEL PACÍFICO NORTE

La familia Kentriodontidae de odontocetos pequeños que vivió desde finales del Oligoceno hasta finales del Mioceno y sus restos han sido encontrados alrededor del mundo, principalmente en las costas del Pacífico (Estados Unidos, Japón, Corea, Nueva Zelanda, Perú y México), pero también en el Atlántico (Estados Unidos y Europa) (Aranda-Manteca, 1990, 2001; Aguirre-Fernández, 2013; Barnes, 1977, 1978, 1985, 1988, 1998, 2002; Barnes *et al.*, 1984, 1985, 1997; Berta *et al.*, 2006; Ichishima, 1995; Ichishima *et al.*, 1995: figura 1b; Kazár *et al.*, 2004; Kazár, 2005; Kellogg, 1927, 1931, 1955; Lambert *et al.*, 2005; Kochhar *et al.*, 2005; Rensberger, 1969). Esta familia sido acomodada en la base de Delphinoidea (de Muizon, 1988b; Barnes, 1990; de Muizon, 1994; Lambert *et al.*, 2005; Murakami *et al.*, 2012, Salinas-Márquez, 2014) o en la base de Delphinida (Fordyce *et al.*, 1994; Geisler y Sanders, 2000; Geisler *et al.*, 2011). Cuando los primeros kentriodontes se encontraron, se acomodaron sistemáticamente entre grupos de delfinoideos más recientes como Monodontidae, Phocoenidae y Delphinidae. En análisis filogenéticos anteriores solo se representa a esta familia con el género Kentriodon (Geisler *et al.*, 2011; Geisler, 2014), sin embargo, ha habido pocos estudios que traten de

dilucidar las relaciones interespecíficas entre los miembros de la familia (Aguirre-Fernández, 2013, Salinas-Márquez, 2011; Salinas-Márquez et al., 2014). El objetivo del presente trabajo es analizar las relaciones filogenéticas que existen entre los diferentes miembros de la Familia Kentriodontidae mediante el uso de análisis basados en parsimonia, haciendo énfasis en los especímenes de la costa oriental del Pacífico Norte.

Antecedentes

La familia Kentriodontidae incluye el equivalente Miocénico de los delfines oceánicos actuales (familia Delphinidae) en su forma general, ecología y distribución geográfica (Ichishima *et al.*, 1995). Diferentes autores han sugerido que la familia Delphinidae, Monodontidae y Phocoenidae surgieron a partir de ella y la remplazaron después de su extinción a finales del Mioceno (Barnes, 1978; LeDuc, 2002). Los resultados de Steeman *et al.*, (2009) soportan las sugerencias hechas por Fordyce (1980, 2003) de que los cambios que han impulsado la diversificación de los cetáceos son principalmente abióticos. Según Steeman *et al.* (2009), la diversificación de los delfínidos, zifidos y phocoenidos, así como la extinción de Kentriodontidae se debió posiblemente a una vicarianza de origen tectónico y a la adaptación a fuentes de alimento concentradas geográficamente.

A principios de los 1900's, la familia Delphinidae era usada en un contexto más amplio ya que incluía a las 'formas miocénicas' que ahora se conocen como kentriodontes (Slijper, 1936). Los primeros kentriodontes encontrados, *Delphinodon dividum* True, 1912, y *Kentriodon pernix* Kellogg, 1927, se describieron inicialmente como miembros de Delphinidae, y se compararon con los géneros actuales de *Steno* y *Sotalia*.

Slijper (1936) fue el primero que reconoció a *K. pernix* y *D. dividum* como un grupo diferente y los agrupo en la subfamilia Kentriodontinae. Posteriormente, Barnes (1978) hizo una revisión del grupo y lo elevó a familia Kentriodontidae. En esta nueva familia incluyó a las subfamilias Kentriodontinae, Kampholophinae y Lophocetinae. En 1985 Barnes agregó a la familia la subfamilia Pithanodelphininae. Barnes (1978) suponía que esta familia había surgido de Squalodontidae, pero posteriormente menciona que la familia es el grupo hermano de Albireonidae (Barnes, 1990).

La clasificación actual de Kentriodontidae (Tabla 7) incluye tres subfamilias (sensu de Muizon 1988; Dawson, 1996a): Kentriodontinae, Lophocetinae, Pithanodelphinae. Las características morfológicas fueron tomadas de Barnes (1978), de Muizon (1988), Ichishima *et al.* (1995) y Dawson (1996a). Las características que dividen a estas subfamilias se presentan a continuación:

Kentriodontinae (Figura 1a-g)

- Cráneo simétrico.
- La fosa temporal está oculta por el borde lateral de la maxila y el frontal.
- El vértice craneal es bajo, aplanado y la exposición del frontal tiene una forma con pentagonal.
- Los frontales se meten en el borde posteromedial de los nasales.
- Cada nasal tiene una hendidura pequeña en forma de 'V' en la parte anterior.
- Cráneo con una parte ancha en la superficie facial del proceso supraorbital.
- Margen lateral del frontal entre el supraorbital y la cresta lambdoidal es recto.
- Nasales grandes, pero no tanto como en Lophocetinae y Pithanodelphinae.
- No tiene tuberosidades el escudo occipital como Lophocetinae.
- El occipital y la cresta lambdoidal no son grandes.

- Difiere de Lophocetinae por tener periótico con un proceso anterior largo, globular y doblado medialmente.
- Proceso posterior del periótico grande, faceta articular es redondeada o cuadrada.
- El periótico tiene una cóclea relativamente pequeña y esta separada del proceso anterior por una fisura más profunda.

Lophocetinae (Figura 1h)

- La parte postorbital de la superficie facial ancha
- El vértice craneal es elevado, formado solamente por los frontales, y lateralmente comprimido.
- La maxila esta comprimida a los lados de los frontales en el vértice.
- El margen lateral del frontal entre el proceso supraorbital y la cresta lambdoidal es convexo.
- Tiene tuberosidades prominentes en la parte lateral del escudo occipital.
- Periótico con una cóclea grande y sin fisura que la separe del proceso anterior.
- Proceso anterior del periótico es corto y globular.

Pithanodelphinae (Figura 1j-k)

- Asimetría craneal hacia la derecha.
- La placa espiracular derecha es ligeramente más ancha que la izquierda.
- Los frontales están comprimidos fuertemente.
- La maxila se extiende hacia la línea media posterior a los nasales.
- La premaxila termina posteriormente entre el nasal y la maxila como una proyección angosta.
- Los nasales son más grandes y muy convexos.

- Fontanela olfatoria en la pared posterior de cada narina.
- No tiene el surco con orientación oblicua en la pared anterolateral de los nasales.

Metodología

Matriz de Datos

En el presente trabajo se utilizó una matriz de 184 caracteres, basada en la matriz utilizada por Aguirre-Fernández (2013) en su tesis doctoral sobre la familia Kentriodontidae. Así mismo, los caracteres que él utilizó se derivan del trabajo de Geisler (2012). Estos caracteres corresponden a características morfológicas craneales únicamente, ya que en la mayoría de los casos es el único elemento que se conserva. La lista de los caracteres utilizados se presenta en el anexo 2.

Selección de taxa y especímenes observados

Se utilizaron 30 taxa, de los cuales 7 fueron codificados para esta tesis y los demás tomados de trabajos anteriores. Los especímenes codificados para esta tesis fueron: el paratipo de *Kentriodon pernix*, *Kentriodon obscurus*, tres especímenes albergados en el Museo De Historia Natural De Los Angeles (LACM 151871, LACM 157324 y LACM 123543), y los dos paratipo de *Kentriodon pernix*, una réplica de *Delphinodon dividum*, el fósil original de *Atocetus nasalis*, *Lophocetus calvertense*, *Lophocetus repenningi* y el fósil de *Kentriodon obscurus*. En los casos que no se contaba con el espécimen o una replica del mismo se recurrió a observar la información publicada para corroborar las codificaciones. Un ejemplo de esto fue, el holotipo de *Kentriodon pernix* y *Kentriodon hobetsu*.

Tabla 7. Clasificación de Kentriodontidae y familias dentro de Delphinoidea. Modificado de Aguirre-Fernández (2013).

Odontoceti Flower, 1867
Delphinida Muizon, 1984
Lipotoidea Zhou, 1979
Iniioidea Zhou, 1979
Delphinoidea Gray, 1821
Delphinidae Gray, 1821
Phocoenidae Gray, 1825
Albireonidae Barnes, 1984
Monodontidae Gray, 1921
Odobenocetopsidae Muizon, 1993
Kentriodontidae Slijper, 1936
Kentriodontinae Slijper, 1936
<i>Kentriodon pernix</i> Kellogg, 1927
<i>Kentriodon obscurus</i> (Kellogg, 1931)
<i>Kentriodon hobetsu</i> Ichishima, 1995
<i>Kentriodon schneideri</i> Whitmore and Kaltenbach, 2008
<i>Kentriodon diusinus</i> Salinas-Márquez, Flors-Trujillo, Barnes, Aranda-Mantca, 2014)
<i>Kentriodon hoepfneri</i> Kazár y Hampe, 2014
<i>Delphinodon dividum</i> True, 1912
<i>Macrokentriodon morani</i> Dawson, 1996b

Tabla 7 (continuación). Clasificación de Kentriodontidae y familias dentro de Delphinoidea.

Tagicetus joneti Lambert et al., 2005

Rudicetus squalodontoides (Capellini, 1878)

Kampholophos serrulus Rensberger, 1969

Lophocetinae Barnes, 1978

Lophocetus calvertensis (Harlan, 1842)

Lophocetus pappus Kellogg, 1955

'*Lophocetus*' *repenningi* Barnes, 1978 (ver también Muizon, 1988)

Hadrodelfhis calvertense Kellogg, 1966

Liolithax kernensis Kellogg, 1931

Pithanodelphinae Barnes, 1985

Pithanodelphis cornutus du Bus, 1872

Atocetus nasalis (Barnes, 1985)

Atocetus iquensis de Muizon, 1988

Sarmatodelphis moldavicus Kirpichnikov, 1954

Sophianacetus commenticius (Kazár, 2005)

Kentriodontidae incertae sedis: *Belonodelphis peruanus* Muizon, 1988, *Incacetus broggii* Colbert, 1944, *Microphocaena podolica* Kudrin y Tatarinov, 1965.

especímenes de México que se encuentran en la Colección Paleontológica del Estado de Baja California (*Kentriodon diusinus* (FCMM 2387) y *Liolithax kernensis* (FCMM 2386)).

Los otros 26 taxa se tomaron del trabajo de Aguirre-Fernández y se escogieron por recomendación del Dr. Jorge Vélez-Juarbe del LACM, de tal manera que estuvieran presentes las diferentes familias de odontocetos actuales y extintas.

Los especímenes que se encontraban en el Museo de Historia Natural de Los Ángeles y que ya habían sido codificados por Aguirre-Fernández (2013) fueron revisados una vez más con el fin de asegurarse que todos los datos concordaran y fueran correctos.

Selección de caracteres

Debido a que Aguirre-Fernández (2013) ya realizó modificaciones a la matriz publicada por Geisler (2012) para ajustarla a la familia Kentriodontidae, y con el fin de proveer una homologación de la codificación de los caracteres y estados de carácter para que pueda ser utilizada para incluir nuevas especies en el futuro, no se realizaron cambios significativos a la matriz. La única excepción fue el carácter 52, al que se le agregó un estado más para incluir un tamaño de foramen premaxilar derecho más grande que el izquierdo.

En este trabajo se incluyeron solamente 184 de los 234 caracteres. Esto fue debido a que muchos de los caracteres propuestos incluían partes del esqueleto, elementos que en la mayoría de los casos están ausentes para los organismos estudiados y partes blandas que por obvias razones son imposibles de codificar.

Metodología de búsqueda

Los criterios de búsqueda se hicieron siguiendo la metodología expuesta por Aguirre-Fernández (2013). Se realizó un análisis de parsimonia con una búsqueda heurística con 10,000 réplicas utilizando el programa PAUP (Swofford, 2002) versión 4.0a146 para plataforma OSX. Todos los caracteres fueron tomados como desordenados y con un peso inferido de cuatro. Se tomó a *Zygorhiza kochii* como grupo externo por ser un delphinoideo con caracteres primitivos. En el análisis también se quitó la opción de ramas colapsadas para evitar politomías y escogió la opción de transformación acelerada para que los clados se generaran lo más cerca de la base del árbol. Los caracteres con más de un estado se tomaron como multiestados. El algoritmo de búsqueda utilizado fue el de disección y reconexión de árbol (TBR – tree bisection reconnection por sus siglas en ingles), con adición por pasos simple, un límite de reconexión de 8 y 10 árboles guardados por cada repetición.

El soporte de Bremer (Bremer, 1994) mide el numero de pasos entre el árbol (o arboles) más parsimonioso y el árbol más parsimonioso que no incluya un clado en particular. El uso del remuestreo simétrico (Goloboff *et al.*, 2003) se está volviendo generalizado en los análisis cladísticos, ya que evita las distorsiones posibles en las frecuencias al usar métodos de remuestreo como el bootstrap o jackknife cuando los caracteres tienen diferentes pesos o costos de transformación. En el presente trabajo sin embargo, no se utilizó ningún método de remuestreo por lo que no fue necesario utilizar el soporte de remuestreo simétrico.

Resultados

Con la selección de pesos escalados la búsqueda heurística obtuvo un solo árbol con una longitud de 2084 pasos (Figura 29). De los 184 caracteres utilizados, 19 no eran informativos para el análisis de parsimonia; de los informativos, 7 tuvieron peso 0, 22 caracteres tuvieron peso

1, 50 tuvieron peso 2, , 105 tuvieron peso 4, y 7 caracteres fueron constantes. El índice de consistencia es de 0.43, el de homoplasia es de 0.66 y el de retención es de 0.43.

Discusión

El primer elemento que resalta al observar el cladograma es que Kentriodontidae aparece como un grupo monofilético. Se ha mencionado por otros autores (Muizon, 1988) la posibilidad de que la variedad de formas en Kentriodontidae se debiera a que en no lo es, sin embargo, este análisis aparece lo contrario.

El clado con *Kentriodon pernix* en la base incluye a todos los miembros asignados a Kentriodontinae, incluyendo a las tres especies sin nombrar pertenecientes a diferentes formaciones de la costa de California (LACM 123543) y Óregon (LACM 157324, LACM 151871). A priori, los tres especímenes no nombrados se habían considerado como Kentriodontinae debido a su morfología general, y en el cladograma se observa que LACM 123543 y LACM 151871 se agrupan con algún otro taxa del género *Kentriodon*. La excepción es LACM 157324 que aparece como grupo hermano de *Kentriodon diusinus* y LACM 151871. En la base del cladograma encontramos a especies con características más primitivas (*Lophocetus repenningi*, *Atocetus nasalis* y *Kampholophos serrulus*) y al tope encontramos a los kentriodontes más derivados. La posición de *Kampholophos* es ambigua ya que se encuentra con miembros pertenecientes a Lophocetinae mientras que algunos autores (Dawson 1996b) lo ubican como miembro de Kentriodontinae.

Una excepción es LACM 157324 que tiene características primitivas para Kentriodontinae y sin embargo no se acomoda en la base del clado. Al igual que en el trabajo de Aguirre-Fernández (2013) también se obtuvo un clado formado por *Kentriodon hobetsu* y *Atocetus nasalis* y como se menciona en su trabajo, el hecho de que ambos especímenes estén incompletos (solo está el

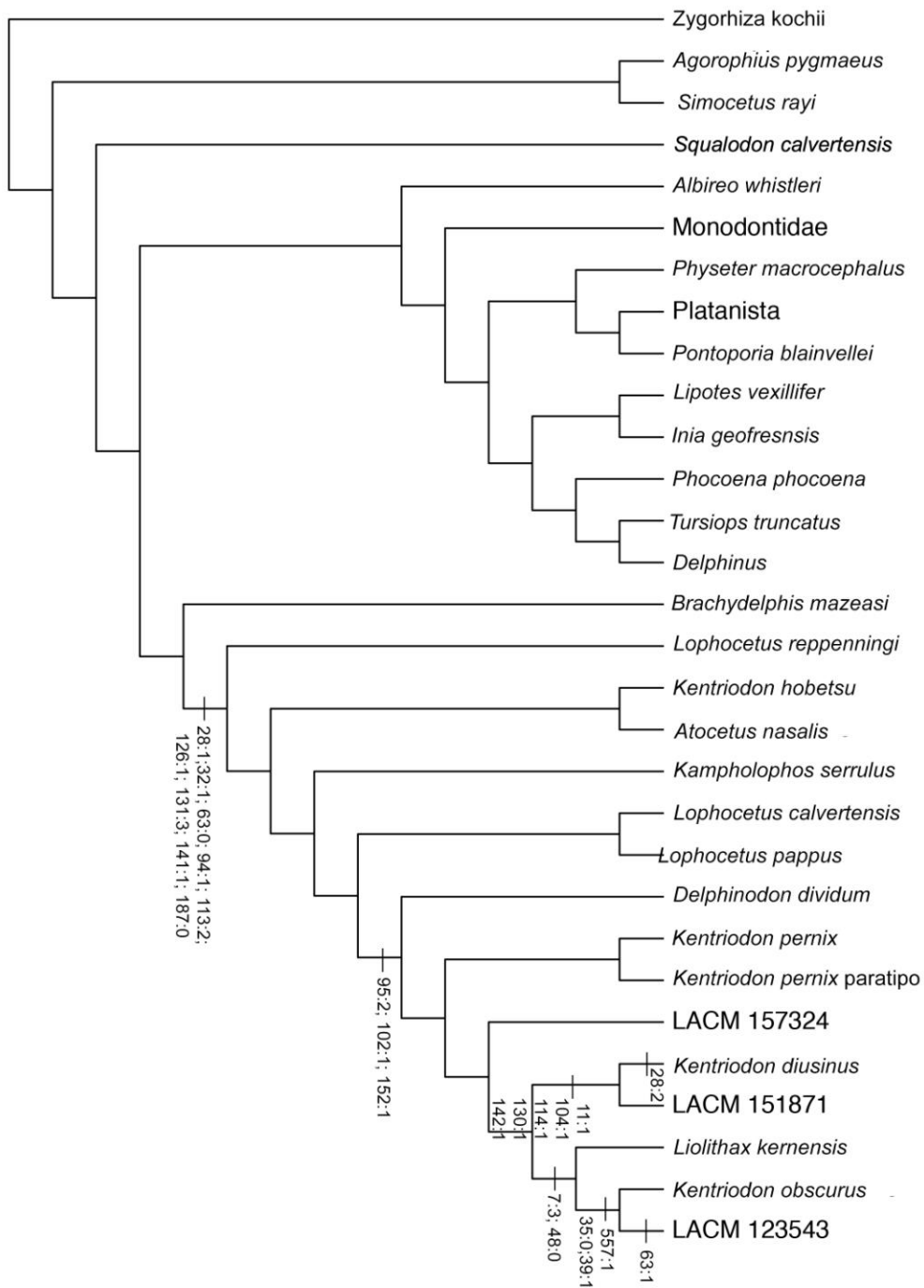


Figura 28. Árbol filogenético obtenido del análisis filogenético. Se muestran los caracteres y estados de caracteres que agrupan a las diferentes especies dentro de Kentriodontidae.

basicráneo) hace que su ubicación en el cladograma se tome con reservas. Es posible que Pithanodelphinae se mantenga como monofilético ya que a pesar de que queda agrupado en el árbol esta subfamilia incluye a varios taxa que no fueron contemplados para este estudio.

Ya que en este trabajo no se tuvo acceso directo a ninguno de estos dos especímenes, no fue posible mejorar la codificación de los mismos y coincidimos con la conclusión de Aguirre-Fernández (2013) en la que dice que es poco probable que sean congénéricos.

Los caracteres que separan al clado Kentriodontidae como grupo son: una sínfisis mandibular larga (28:1), aunque *L. kernensis* entra dentro de esta familia y tiene una sínfisis mandibular muy larga (28:2); la altura del cóndilo mandibular a la altura del resto de la mandíbula (32:1); una regresión del borde anterior de la abertura nasal (63:0), el carácter es derivado en delphinoideos actuales, *Albireo whistleri*, y *Brachydelphis mazeasi*, y vuelve a aparecer dentro del grupo en LACM 123543; la presencia de una fosa internasal (94:1); la ausencia de parietales en la parte superior del cráneo (113:2), a diferencia de delfinoideos más modernos en los que los parietales si son visibles en la parte dorsal del cráneo debido a una forma más neoténica que en Kentriodontidae y otras especies más primitivas; una fosa pequeña para el seno anterior (126:1); una fosa para el seno pterigoide extendido más anterior que el borde anterior de la órbita (131:3); una fosa para el lóbulo preorbital del pterigoides grande y forma una excavación anterior al foramen óptico (131:3); un borde rasgado del borde lateral del seno medio (145:1), aunque no se ha preservado en todos los especímenes dentro de Kentriodontidae, podemos suponer que está es una sinapomorfía ya que se presenta en todos los que tienen la estructura preservada. Las estructuras del periótico que separan la familia Kentriodontidae solo es una, la morfología de la abertura endocraneal para el nervio facial es continua y con una fisura anterior (187:0).

Aguirre-Fernández (2013) obtiene resultados similares a los obtenidos en este estudio. Los caracteres que se mantienen como sinapomorfías en ambos trabajos son el 28, el 32, 94, 113 y 187. Los caracteres que por otro lado difieren en ambos trabajos son el 63, 123, 126, 131, 145 que se presentan en este trabajo, y el 94, 99, 187 y 190 en el trabajo de Aguirre-Fernández (2013). Estas diferencias, a pesar de no ser demasiadas demuestran que todavía es necesario analizar más a fondo la morfología de esta familia para dilucidar que estructuras son verdaderamente sinapomorfías y cuales no lo son.

la agrupación de LACM 123543, *K. obscurus* y *L. kernensis* la definen los siguientes caracteres: la sutura entre la premaxila y maxila en el rostro no está fusionada y está marcada por un surco profundo (7:3); una distancia transversal pequeña entre las premaxilas a la altura de la hendidura anterorbital (48:0).

Dentro del clado Kentriodontidae, el nodo que agrupa a *K. obscurus* con LACM 123543 debe tomarse con reservas porque el holotipo de *K. obscurus* es muy fragmentario y solo incluye la parte facial de las premaxilas maxilas y frontales (Barnes, 1984) por lo que cualquier agrupación es meramente tentativa. Aunado a esto el espécimen LACM 123543 requiere una mejor preparación para que más de sus características sean observables. Dicho esto, la agrupación no es del todo descabellada si se toma en cuenta la procedencia del material. Ambos especímenes son de la misma región geográfica, California, y cronológicamente iguales (Mioceno Medio). Los caracteres observables que los agrupan son: un lagrimal engrosado en forma de tubular (35:0); una combinación grande del lagrimal y jugal debajo de la órbita (39:1) y un solo foramen infraorbital posterior (57:1). El fragmento craneal de *L. kernensis* solo incluye el rostrum y la parte derecha del proceso preorbital y la órbita del frontal, por lo que no hay muchos elementos diagnósticos para ubicarlo con certeza. De los elementos que se conservan, se pueden observar

las siguientes características que lo agrupan con *K. obscurus* y LACM 123543: la sutura entre el maxila y premaxila no están fusionadas y las marca un surco profundo (7:3) y la distancia transversal de las premaxilas a la altura de las hendiduras anterorbitales es pequeña. Ninguno de estos caracteres independientes se ha considerado como diagnóstico del género o la especie, sin embargo, el conjunto de similitudes resulta útil para la agrupación de las especies en este grupo.

Las similitudes morfológicas entre *K. diusinus* y LACM 151871 se reflejan en el nodo que los agrupa. Hay que recalcar que la codificación para LACM 151871 es una combinación junto con LACM 123789 ya que se tomaron como dos miembros de la misma especie (ver descripción).

Los caracteres que agrupan a estos dos especímenes exclusivamente incluyen: el palatino fusionado a la maxila (11:1); el borde dorsal del mesetmoide está más elevado que la premaxila adyacente (104:1); el punto más anterior del escudo occipital en vista dorsal se encuentra a la altura del proceso zigomático (114:1); la lámina lateral del palatino está fusionada a la maxila (130:1); y la fosa para el seno pterigoide en el aliesfenoide está presente. Es interesante que estas especies sean tan similares, ya que está separadas tanto geográficamente como cronológicamente, y parece que esto habla de la diversificación de este grupo durante el Mioceno.

A diferencia del trabajo de Aguirre-Fernández (2013), todos los miembros de Kentriodontinae se acomodaron en el mismo clado, lo que refuerza la validez de la subfamilia. Los caracteres que agrupan a Kentriodontinae son: el ancho transversal de los nasales es mayor que el de las narinas externas (95:2); el supraoccipital está a la altura de los nasales y frontales (102:1); y un meato auditivo externo angosto (152:1). De estas características, la que parece tener más relevancia filogenética es la del tamaño de los nasales. La variabilidad de estos huesos parece ser un punto importante al momento de la clasificación y es lo que separa a simple vista a las tres subfamilias.

Kentriodontinae tiene nasales aplanados y anchos con una muesca en la cara anterior, Pithanodelphinae tiene nasales bulbosos que forman la parte más alta del cráneo y Lophocetinae tiene nasales bulbosos al igual que Pithanodelphinae pero además están altamente comprimidos por la maxila (L. G. Barnes, com. pers., 2015). Esta diferencia entre los nasales no ha sido codificada dentro de la matriz, pero es un punto importante a considerar en futuros estudios. Otra característica que no se definió bien dentro de la matriz de datos pero que en los organismos observados presentaba gran variabilidad es la longitud de los senos pterigoideos (Barnes, comm pers. 2013). Se observo que organismos muy similares morfológicamente podían tener senos pterigoideos muy diferentes, como es el caso de *K. diusinus*, que tiene senos pterigoideos alargados y angostos, y *K. pernix*, que tiene unos cortos y redondeados. No es posible saber si esta variabilidad tiene una importancia filogenética pero debería ser considerada.

Aguirre-Fernández (2013) reporta un clado que incluye a *Kampholophos serrulus* y *Lophocetus pappus* junto con *Delphinodon dividum* y menciona la agrupación de los dos primeros como pertenecientes a la subfamilia Kampholophinae (Barnes, 1978). Aquí se muestra a *L. pappus* y *L. calvertensis* ambos pertenecientes a Lophocetinae como grupo hermano del clado que incluye a *D. dividum* y a otros Kentriodontinae, y a *K. serrulus* a su vez, como grupo hermano del clado formado por los antes mencionados. Es importante señalar que la otra especie perteneciente a Lophocetinae, *Lophocetus repenningi*, queda separado de sus congéneres y se acomoda en la base del clado como el miembro más primitivo. Esta separación puede deberse simplemente a la posición del nodo de *A. nasalis* y *K. hobetsu*, que como ya se mencionó anteriormente, no representan sus verdaderas afinidades filogenéticas. Otro motivo puede ser que dentro de los especímenes estudiados, *L. repenningi*, presenta la configuración más primitiva, con huesos grandes y gruesos, crestas prominentes, procesos anteorbitales pequeños, entre otras.

Conclusiones

Los resultados encontrados en los análisis de este trabajo son muy similares a los presentados por Aguirre-Fernández (2013) lo que reafirma los resultados presentados. Sin embargo, existen diferencias en el acomodo de los taxa fuera de la familia Kentriodontidae por lo que supongo que incluir más caracteres y más taxa podría mejorar la resolución en trabajos posteriores.

Los puntos más importantes que se rescatan de este trabajo son la monofilia de la familia Kentriodontidae, la separación de las subfamilias Lophocetinae y Kentriodontinae, la inclusión de tres nuevas especies en esta subfamilia, y la agrupación de *Liolithax kernensis* dentro de Kentriodontinae y no con Lophocetinae como se ha presentado anteriormente.

Un problema aparente con el análisis parece ser la parafilia aparente del género *Kentriodon*, el cuál tiene la mayor cantidad de especies de la subfamilia Kentriodontinae. Las especies descritas de *Kentriodon* tienen un conjunto de características craneales distintivas por lo que el género debería ser cohesivo. El hecho de que las especies se encuentren esparcidas puede sugerir que: existen convergencias, que no estamos reconociendo ciertas características o algunas especies no nombradas podrían resolver la paradoja, se este interpretando erróneamente la polaridad de algunos caracteres pertinentes al grupo o la más probable, que la elección de algunos caracteres utilizados en este análisis presenten estados poco relevantes. Por ejemplo, algunos de los caracteres de la matriz se escogieron por otros autores para analizar grupos diferentes a Kentriodontidae, como misticetos y cetáceos basales.

El trabajo aquí presentado es un acercamiento más para entender las relaciones que existen entre los diferentes miembros de la diversa familia Kentriodontidae. La variabilidad morfológica que presentan los organismos permite agruparlos de distintas maneras tomando como base diferentes

características. Futuros trabajos en el tema son necesarios para encontrar que características o conjunto de características son las más relevantes para esclarecer la evolución y diversificación de esta familia.

Anexo 2

Rostro, dientes y mandíbula

1. Largo de la porción rostral de la mandíbula.— Corta, la porción rostral de la maxila, excluyendo la premaxila, es <50% de la longitud condilobasal (0); intermedio, esta entre 51 y 75% (1); largo, más de 75% de la longitud condilobasal (2) (Aguirre-Fernández, 2013).
2. Surco mesorostral.— Abierto, el vómer se ve como un “V” o “U” en sección transversal (0); parcial o totalmente relleno de hueso (1) (Moore, 1968; Geisler et al., 2012:5).
3. Constricción rostral anterior a la hendidura anterorbital.—Ausente (0); presente (1) (Barnes, 1985; Geisler et al., 2012:6).
4. Ancho del rostro a la altura de la hendidura anterorbital.—Ancha, el ancho del rostro es 70% o más que el ancho a la mitad de las órbitas (0); angosto, menos del 70% del ancho entre las órbitas (1) (Geisler et al., 2012:7).
5. Premaxila en vista dorsal.—Porción adyacente y anterior a la abertura nasal es angosta o mantienen el mismo ancho que en la parte anterior (0); se ensancha en la parte anterior (1) (Geisler et al., 2012:8).
6. Premaxila en los dos tercios anteriores del rostro.—Con el cráneo en vista dorsal, hay contacto a lo largo de la línea media en la mayor parte (0); separado por una pequeña fisura a lo largo de la línea (1); separación clara, canal mesorostral abierto (2) (Aguirre-Fernández, 2013).
7. Sutura entre la maxila y la premaxila en el rostro.—La sutura no esta fusionada pero hay una articulación estrecha (0); el cuarto anterior está fusionado pero lo demás no (1);

- fusionado en su mayoría (2); la sutura no esta fusionada y está marcada por un surco profundo (3) (Aguirre-Fernández, 2013).
8. Hendidura anterorbital.—Ausente o inconspicua (0); angular (en forma de “V”) (1); abierta y redondeada (forma de “U”) (2); forman una hendidura angosta (3) (Geisler et al., 2012:11).
 9. Borde posterior de la hendidura anterorbital, en vista dorsal.—Formado por maxila (0); lacrimal y jugal (1)). (Geisler et al., 2012:15).
 10. Superficie palatal posterior del rostro en la sutura entre palatinos y maxila.—De cóncava a plana, profundidad del rostro, medida como la distancia dorsoventral del borde lateral del rostrum a la parte más ventral del rostro, es <8% del ancho del rostro en la hendidura anterorbital (0); convexo, la profundidad es entre 11 y 25% del ancho del rostro (1); altamente convexo, profundidad es de > 27% del ancho del rostro (2) (Barnes, 1985; Fordyce, 1994:52; Geisler *et al.*, 2012:18).
 11. Palatino.—Situado a la maxila con sutura visible (0); fusionado a la maxila (1) (Messenger and McGuire, 1998; Geisler et al., 2012: 19).
 12. Sutura Palatino/Maxila.—En vista ventral, la sutura entra ambos palatinos y ambas maxilas es recto transversalmente o arqueado anteriormente (0); la maxila tiene un proceso posterior que separa la parte anterior de los palatinos, la sutura en la línea media es en forma de “V” y apunta anteriormente (1) (Geisler et al., 2012: 20).
 13. Filas dentales.—Separadas y divergen posteriormente (0); el lado izquierdo y derecho están adyacentes a la línea media y paralelos o casi paralelos (1) Zhou, 1982; Geisler et al., 2012: 22).

14. Dientes con dos raíces en la maxila.—presente (0); ausente (1) (Muizon, 1987, 1991, 1994; Geisler et al., 2012: 23*).
15. Numero de dientes con alveolos completamente encerrados en maxila.—0 a 5 (0); 6 a 8 (1); 9 a 20 (2); más de 20 (3) (Aguirre-Fernández, 2013).
16. Diastema amplio entre los dientes posteriores.—ausente (0); presente (1) (Geisler et al., 2012: 25).

Morfología dental

17. Esmalte dental.—Tiene estrías reticuladas (0); liso (1); nodular (2) (Zhou, 1982; Geisler et al., 2012: 26).
18. Dientes mandibulares anteriores.—Cónicos (0); espatulados (1); comprimidos lateralmente (2) (Messenger and McGuire, 1998; Geisler et al., 2012: 27).
19. Dientes anteriores inferiores.—Enraizados fuertemente con la mitad del diente formado por raíz (0); no fuertemente enraizados (1) (Flower, 1872; Moore, 1968; Geisler et al., 2012: 28).
20. Borde accesorio en dientes posteriores.—Presente (0); ausente (1) (Flower, 1867; Messenger and McGuire, 1998; Geisler et al., 2012: 29).
21. Dientes posteriores.—forman un triángulo casi equilátero, la base de la corona es 41% y 150% del alto de la corona (0); con forma redondeada, la base de la corona es <40% dl alto de la corona (1); dientes anchos y cortos, la base de la corona es > 150% del alto de la corona (2) (Geisler et al., 2012: 30).
22. Ectocingulum de dientes posteriores.— presente (0); ausente (1) (Geisler et al., 2012: 31).
23. Endocingulum de dientes posteriores.— presente (0); ausente (1) (Geisler et al., 2012: 32).

24. Dientes posteriores.—Cúspides ausentes (0); con cúspides accesorias (1) (Kellogg, 1923b; Geisler et al., 2012: 33).

Mandíbula

25. Dientes mandibulares anteriores.—Orientados anteriormente (0); vertical (1); inclinados posteriormente (2) (Moore, 1968; Messenger and McGuire, 1998; Geisler et al., 2012: 35). Carácter transformacional.

26. Dientes mandibulares anteriores.—Más pequeños que los dientes posteriores (0); aproximadamente del mismo tamaño que los dientes posteriores (1); más grandes (2) (Aguirre-Fernández, 2013)

27. Numero de dientes en la mandibular.—0-5 (0); 6-9 (1); 10-27 (2); >27 (3) (Aguirre-Fernández, 2013). Carácter transformacional.

28. Longitud de sínfisis mandibular.—Corta, la sínfisis mandibular forma menos del 28% de la longitud mandibular total (0); larga, la longitud de la sínfisis esta entre 33% y 40% de la longitud mandibular total (1); muy larga, la sínfisis forma más del 48% del total de la mandibular (2) (Aguirre-Fernández, 2013).

29. Sínfisis mandibular.—suturada pero no fusionada (0); fusionada (1) (Fordyce, 1994:5; Barnes, 1990; Geisler et al., 2012: 40).

30. Surco longitudinal en la base de la mandibular.—Ausente (0); presente (1) (Miller, 1923; Geisler et al., 2012: 41).

31. Mandíbula.—Arqueada medialmente (0); recta (1)) (Miller, 1923; Sanders and Barnes, 2002; Geisler et al., 2012: 42).

32. Superficie dorsal del cóndilo mandibular.—Elevada sobre el borde dorsal del resto de la mandibular, sin contar el proceso coronoide (0); a la misma altura que el resto de la mandibular (1) (Sanders and Barnes, 2002; Geisler et al., 2012: 45).

Órbita

33. Proceso supraorbital del frontal.—Son horizontales o se inclinan gradualmente lateroventralmente hacia los lados del vértice (0); abruptamente deprimidos en la base a un nivel notablemente inferior debajo de la superficie dorsal de la región interorbital (1); se inclina laterodorsalmente alejándose del vértice (2) (Miller, 1923; Messenger and McGuire, 1998; Geisler et al., 2012: 46). Carácter transformacional.

34. Sutura maxila/frontal.—Con el cráneo en vista lateral, la sutura es casi horizontal, y lateral y la exposición del frontal sobre la órbita no se engrosa posteriormente (0); inclinado posterolateralmente a un ángulo entre 50° y 70° del eje del rostro, la exposición lateral del frontal se engrosa posteriormente (1) (Miller, 1923; Geisler et al., 2012: 48).

35. Lacrimal.—Engrosada posteromedial y anterolateralmente, Paralelo al borde anterior del supraorbital del frontal, en forma de una vara gruesa (0); forma un hueso pequeño en el borde anterior de la órbita con una pequeña porción orbital (1) (Geisler et al., 2012: 50).

36. Lacrimal.—Restringido a la parte debajo del proceso supraorbital del frontal (0); envuelve el borde anterior del proceso supraorbital del frontal (1); expandido posterodorsalmente y cubre mucho de la parte lateral del proceso supraorbital del frontal (2) (Aguirre-Fernández, 2013). Carácter transformacional.

37. Foramen o surco lacrimal.—Presente (0); ausente (1) (Geisler et al., 2012: 52).

38. Lacrimal y jugal.—Separados (0); fusionado (1) (Miller, 1923; Heyning, 1989; Geisler et al., 2012: 53).

39. Longitud combinada de la exposición del jugal y lacrimal posterior a la hendidura anterorbital.—Con el cráneo en vista ventral, la exposición es pequeña y la longitud combinada del jugal y lacrimal forma menos del 50% de la distancia de la hendidura anterorbital al cresta postorbital (0); la longitud combinada forma más del 50% de la distancia (1) (Geisler et al., 2012: 55*).
40. Jugal.—Grueso y denso (0); como una astilla delgada o incompleta o ausente (1) (Miller, 1923; Geisler et al., 2012: 56).
41. Borde dorsolateral del la abertura del foramen infraorbital.—formado por maxila (0); formado por maxila y lacrimal y/o jugal (1); formado por lacrimal y jugal (2); formado por frontal (3) (modificado de Miller, 1923; Geisler et al., 2012: 57). Carácter transformacional.
42. Borde ventromedial de la abertura del foramen infraorbital.—Formado por maxila (0); formado por la maxila y palatino y/o el pterigoide (1); formado por el palatino y/o el pterigoide (2) (Aguirre-Fernández, 2013). Carácter transformacional.
43. Placa infraorbital maxilar.—Ausente (0); presente (1) (Miller, 1923; Geisler et al., 2012: 59). La placa infraorbital maxilar es la parte posterior de la maxila debajo de la órbita.
44. Proceso postorbital.—Largo u se proyecta posterolateralmente y ligeramente ventral (0); corto y proyectado ventralmente (1) (Geisler et al., 2012: 60).
45. Cresta postorbital.—Presente, forma una cresta curvada definida en la parte posterior del surco para el nervio óptico (0); no está bien definida y la región es ligeramente convexa (1) (Geisler et al., 2012: 62).

Región facial

46. Foramen infraorbital rostral dorsal.—Uno (0); dos (1); tres o más (2) (Barnes, 1984; Geisler et al., 2012: 64). Usar el número máximo si son asimétricos. Carácter transformacional.
47. Cuenca rostral.—Pobremente de finida o ausente (0); presente, situada medial con respecto a la hendidura anterorbital y anterior al proceso supraorbital del frontal, más desarrollada medial y ventralmente donde el borde lateral de la maxila es muy delgado (1) (Geisler et al., 2012: 65).
48. Distancia transversal entre los bordes laterales de las premaxilas derecha e izquierda en la hendidura anterorbital.—Pequeña, la distancia es <50% del ancho del rostrum a la altura de la hendidura anterorbital (0); intermedia o amplia, 50% o más del ancho anterorbital (1) (Geisler et al., 2012: 66*).
49. Premaxila inmediatamente anterior a las narinas óseas externas.—ampliamente separadas con el cráneo en vista dorsal, el espacio entre los bordes mediales de la premaxila >63% del ancho máximo de las narinas externas (0); separación angosta, el espacio entre las premaxilas está entre 56% y 32% del ancho de las narinas externas (1); separación casi ausente o ausente, la separación s <28% del año de las narinas externas (2) (Geisler et al., 2012: 67). Carácter transformacional.
50. Premaxila anterior al pasaje nasal.—plano o cóncavo, forman un fosa para saco premaxilar (0); convexa transversalmente (1); forman 'eminencias premaxilares' con caras posteriores pronunciadas en los bordes anteriores de la abertura nasal (2) (Muizon, 1988a; Barnes, 1990; Geisler et al., 2012: 68). Carácter transformacional.

51. forámenes premaxilares.—Ausentes (0); presente y uno del lado derecho (1); dos en lado derecho (2); tres en el lado derecho (3) (Aguirre-Fernández, 2013). Carácter transformacional.
52. Tamaño de foramen premaxilar.—Derecho e izquierdo del mismo tamaño (0); izquierdo más grande que derecho (1); izquierdo mucho más grande que derecho (2); Derecho más grande que izquierdo (3) (Modificado de Aguirre-Fernández, 2013).
53. posición del foramen premaxilar más posterior.—anterior a la hendidura anterorbital y el borde anterior del proceso supraorbital (0); aproximadamente medial o posterior a la región de la hendidura anterorbital (1=) (Geisler et al., 2012: 71*).
54. Surco posterolateral del foramen premaxilar.—sin surco o surco corto (0); surco presente (1) Aguirre-Fernández, 2013).
55. Premaxila.—Restringido a la porción medial adyacente al canal mesorostral y la abertura nasal(0); extendido lateralmente, cubriendo la mayoría del proceso supraorbital (1) (Kellogg, 1923a; Geisler et al., 2012: 73).
56. Borde posterior del proceso ascendente de la premaxila.—Localizado justo anterior o transversalmente en línea con la parte anterior de la órbita (0); posterior a la mitad anterior de la órbita (1) (Geisler et al., 2012: 74*).
57. Foramen infraorbital dorsal posterior.—Ausente (0); uno presente, situado sobre el proceso supraorbital del frontal (1); dos (2) (Aguirre-Fernández, 2013).
58. Maxila.—Se apoya en el borde anterior de la órbita (0); cubre al menos parte de la órbita (1) (Miller, 1923; Fordyce, 1994: 3; Geisler et al., 2012: 76*).
59. Punto más posterior del proceso ascendente de la maxila en vista dorsal.—Anterior o en línea con el proceso postorbital (0); posterior a la órbita (1) (Geisler et al., 2012: 77*).

60. Esquina anterolateral de la maxila sobre el proceso supraorbital del frontal.—Delgado y de igual grosor que la parte posteromedial (0); engrosado y con la parte posteromedial delgada (1) (Geisler et al., 2012: 78).
61. Cresta maxilar (0); Ausente (0); presente (1); forma una cresta alta y transversalmente comprimida (2); la cresta se arquea y encierra la cavidad para el melón (3) (Aguirre-Fernández, 2013).
62. El borde anterior de los nasales.—Anterior o en línea con el borde anterior de la órbita (0); en línea con la órbita (1); posterior a la órbita (2) (Geisler et al., 2012: 80). Carácter transformacional.
63. El borde anterior de la abertura nasal.—en forma de “V”, la premaxila converge gradualmente en la parte anterior a la línea media (0); en forma de “U”, la premaxila converge abruptamente en la parte anterior a la línea media (1) (Muizon, 1988a; Geisler et al., 2012: 81).
64. Maxila.—En la región anterior a la abertura nasal, la maxila está expuesta en la parte lateral a la premaxila (0); la maxila está expuesta en la parte posterior del surco mesorostral y lo cubre ligeramente, medial a la premaxila (1); igual que en 1 excepto que la maxila también está expuesta en el borde anterior de la abertura nasal (2) (Muizon, 1988a; Geisler et al., 2012: 82).
65. Osículos.—ausente (0); presente, se presenta en el borde anteromedial de la abertura nasal, probablemente derivados de la maxila (1) (Muizon, 1988a; Geisler et al., 2012: 83).
66. Premaxila derecha.—El borde posterior alineado con el borde posterior de la premaxila izquierda (0); la maxila derecha se extiende más posterior que la derecha (1); la maxila

derecha se extiende mucho más posterior que la izquierda (2) (Aguirre-Fernández, 2013).
Carácter transformacional.

67. Ancho transversal de la premaxila derecha justo anterior a la abertura nasal.—Claramente más angosta que la premaxila izquierda (0); sublingual, el ancho de la premaxila derecha es más o menos 10% que la premaxila izquierda (1); la derecha es más ancha, el ancho es entre 130% y 145% el ancho de la izquierda (2); la derecha mucho más ancha que la izquierda, más del 167% del ancho de la izquierda (3) (Geisler et al., 2012: 85). Carácter transformacional.
68. Premaxila derecha.—La parte posterior a la abertura nasal es más ancha que la parte anterior a esta abertura, con el septo nasal inclinado anteriormente y a la derecha (0); la porción anterior es más ancha que la porción posterior, con el septo inclinado anteriormente y a la izquierda (1). No puede medirse en taxa que no tengan una extensión de la premaxila más allá de la abertura nasal o que no tengan un ensanchamiento asimétrico de la premaxila derecha (Geisler et al., 2012: 86).
69. Abertura ósea externa nasal.—Izquierda y derecha del mismo tamaño (0); izquierda es 2 o más veces el tamaño de la derecha (1) (Barnes, 1990; Geisler et al., 2012: 87).
70. Cuenca supracraneal.—Ausente (0); presente (1) (Heyning, 1989; Geisler et al., 2012: 88).
71. Borde posterior de la premaxila.—Borde posterior adyacente al borde lateral de abertura nasal (0); inclinado ligeramente hacia un lado resultando en la siguiente secuencia, de lateral a medial, in un plano transversal: premaxila, maxila borde anterior de los nasales o el mesetmoide (1) (Muizon, 1988a; Heyning, 1989; Geisler et al., 2012: 89).

72. Premaxila adyacente a la abertura nasal.—Delgada dorsoventralmente y porosa internamente (0); paquiostótica o osteoesclerótica (1) (Aguirre-Fernández, 2013).
73. Región etmoide proximal.—No esta visible en vista dorsal, cubierto por nasales (0); expuesto dorsalmente (1) (Miller, 1923; Geisler et al., 2012: 92).
74. Mesetmoide.—Forma un hueso en forma de “T” y el plano medio separa los pasajes nasales derecho e izquierdo, no toda la parte dorsal es separada por el plano medio (0); tiene una placa posterodorsal expandida que no está dividida por el plano medio, la parte medial esta situada más ventralmente (1) (Aguirre-Fernández, 2013).

Tejido facial suave

75. Forma del tejido suave de las narinas externas.—En forma de cuña con las puntas apuntando anteriormente (0); en forma de cuña con las puntas apuntando posteriormente, puede estar inclinado (1); rectangular (2); una abertura longitudinal, puede ser sigmoidal o angulada (3); en forma de “coma” (4) (Aguirre-Fernández, 2013).
76. Tejido suave del pasaje nasal distal a las narinas óseas externas.—Separado por dos tejidos suaves separados de las narinas externas (0); separado por la mayor parte pero unido cerca del espiráculo (1); continuo (2) (Heyning, 1989; Messenger and McGuire, 1998; Geisler et al., 2012: 95).
77. Orientación del pasaje nasal derecho.—Orientado anterodorsalmente (0); orientado dorsalmente (1) (Messenger and McGuire, 1998; Geisler et al., 2012: 96).
78. Bursa dorsal posterior derecha.—Pequeña (0); hipertrofiada para formar el órgano espermaceti (1) (Cranford *et al.*, 1996; Geisler *et al.*, 2012: 97).

79. Sacos distales.—Ausentes (0); presentes, situados inmediatamente distal al museau de sign (1) (Aguirre-Fernández, 2013). Los sacos vestibulares son considerados homólogos a los sacos distales del pasaje nasal derecho en physeteridos.
80. Sacos distales derechos e izquierdos.—Del mismo tamaño (0); el derecho más grande, incluye la condición de physeteridos donde no hay saco distal izquierdo (1) (Mead, 1975; Heyning, 1989; Geisler et al., 2012: 100).
81. Ligamento del espiráculo.—ausente (0); presente (1) (Heyning, 1989; Geisler et al., 2012: 101).
82. Saco nasal posterior derecho.—Presente y alongado, n algunos casos llega hasta el vértice seo (0); reducido y corto, nunca llega al vértice óseo (1); ausente (2). Es lo mismo que el saco frontal de los physeteridos (Geisler et al., 2012: 102).
83. Sacos nasofrontales.—Ausentes (0); porción presente posterior al pasaje nasal (1); lingual que el estado anterior pero los sacos se alongan anteriormente y rodean el espiráculo formando una herradura en vista dorsal (2) (Heyning, 1989; Geisler et al., 2012: 103).
84. Sacos premaxilares.—Ausentes (0); presentes, forman el divertículo más proximal dl pasaje nasal y se extienden anteriormente hasta la superficie dorsal de la premaxila (1) (Heyning, 1989; Geisler et al., 2012: 105).
85. Saco accesorio.—Ausente (0); presente, forma un pequeño divertículo n el vestíbulo inferior y se extiende anterolateralmente alrededor del punto de contacto del musculo dl espiráculo en la premaxila (1) (Mead, 1975; Geisler et al., 2012: 106).

Vértice zona adyacente a las narinas

86. Inflexión del proceso ascendente de la premaxila.—La premaxila tiene una inclinación gradual que va cambiando del plano horizontal al vertical (0); la premaxila se proyecta

abruptamente anterior a la punta de la maxila formando una placa posterolateral y una punta posteromedial (1). El punto de inflexión es el punto en donde la premaxila cambia de una posición horizontal, principalmente en el rostro, a una posición vertical en la parte posterior a la abertura nasal (derivado de Fordyce, 1994: 23 por Aguirre-Fernández, 2013; Geisler et al., 2012: 107).

87. Posición de la inflexión de la premaxila.—Anterior a, o en línea con el borde anterior de la órbita (0); in línea con la órbita (1); posterior a la órbita (Geisler et al., 2012: 108).
88. Hendidura premaxilar.—Ausente (0); presente, se origina en el borde posterior de la premaxila y continúa anteriormente dividiendo la premaxila en dos (1) (Geisler et al., 2012: 109).
89. Premaxila en la parte posterior adyacente a la abertura nasal.—No sobresale de la maxila claramente (0); la premaxila sobresale de la maxila (1) (Muizon, 1991; Geisler et al., 2012: 110).
90. Sutura entre nasales y sutura entre frontales.—Situada en la línea media (0); inclinada hacia la izquierda (1) (Barnes, 1985; Geisler et al., 2012: 114).
91. Grosor dorsoventral del borde anterior del nasal.—Delgado, el grosor del nasal es menos de 100% que el ancho anterior del nasal (0); grueso, el nasal es 100% o más grueso q el ancho del nasal (1) (Geisler et al., 2012: 115).
92. Ambos nasales en vista dorsal.—El borde anterior es recto en un plano transversal (0); con una punta medial y hendiduras laterales entre el nasal y la premaxila (1). (Moore, 1968; Geisler et al., 2012: 116). La forma de los nasales está basada en la superficie dorsal. En algunos casos los nasales pueden formar una punta en una posición más vertical cerca de la placa del mesetmoide (estado 0), (ej. *Inia* AMNH 93412).

93. Nasal.—Placa anteroposteriormente alargada o en bloque (0); comprimido anteroposteriormente hasta casi un plano vertical con una fosa ventrolateral para el saco nasal posterior (saco caudal de Cranford *et al.*, 1996) (1); fosa bien escavada con bocio delimitando el borde dorsal (2) (Aguirre-Fernández, 2013).
94. Fosa internasal.—Ausente (0); presente, la porción medial está deprimida formando un cuenco justo posterior a la abertura nasal (1) (Muizon, 1988a, 1991; Geisler *et al.*, 2012: 118).
95. Ancho transversal máximo de ambos nasales.—más angosto que el ancho máximo de las narinas óseas externas (0); aproximadamente del mismo tamaño (1); más ancho que el las narinas óseas externas (2) (Geisler *et al.*, 2012: 119).
96. Ancho posterior combinado de ambos nasales.—El ancho es más del 150% que el ancho de las narinas óseas externas (0); igual o casi que las narinas externas, entre el 85% y 135% del ancho de las narinas (1); angosto, entre el 79% y el 50% del ancho de las narinas (2); muy angosto, el ancho es entre 44% y 39% del ancho de las narinas (3); extremadamente angostas, el ancho es menos del 31% del ancho de las narinas (4). El ancho combinado solo puede ser medido cuando los nasales se tocan en el centro. En algunos casos la parte posterior de los nasales se ensancha, pero se debe a que están separados por los frontales (Geisler *et al.*, 2012: 120).
97. Proceso narinal.—Ausente, el contacto entre frontales y nasales es más bien recto transversalmente (0); presente, el frontal forma una punta que se proyecta anteriormente entre la parte posterior de los nasales (1) (Kellogg, 1936:21; Muizon, 1988a; Fordyce, 2002:199; Geisler *et al.*, 2012: 121).

98. Posición del borde más posterior de los nasales.—Justo anterior o en línea con el borde anterior de la órbita (0); en línea con la órbita (1); posterior a la órbita (2) (Geisler et al., 2012: 122). Carácter transformacional.
99. Frontales.—Más bajos que los nasales (0); a la misma altura que los nasales (1); más altos que los nasales (2) (Muizon, 1988a; Geisler et al., 2012: 124). Carácter transformacional.
100. Frontales entre la maxila y posteriores a los nasales.—Más anchos que el ancho máximo de los nasales (0); mismo ancho que los nasales (1); más angosto que los nasales, la maxila se expande medialmente en la parte posterior a los nasales (2) (Muizon, 1988a; Geisler et al., 2012: 125). No se puede medir en taxa cuya maxila no se expanda posterior a los nasales. Carácter transformacional.
101. Exposición dorsal de los frontales.—Aplanados con la unión entre frontales obscurecidas (0); frontales nodulares con un surco medial que los separa (1) (Fordyce, 1994: 65; Geisler et al., 2012: 126).
102. Supraoccipital.—Debajo de los frontales/nasales, el que sea el más alto (0); a la misma altura que los frontales/nasales (1); más elevado que los frontales/nasales (2) (Aguirre-Fernández, 2013). Carácter transformacional.
103. Superficie dorsal de la maxila.—No toca el supraoccipital posteriormente, la maxila está separada por el frontal o el parietal (0); contacto presente (1) (Muizon, 1991, 1994; Geisler et al., 2012: 129).
104. Margen dorsal del mesetmoide.—Debajo del nivel de la premaxila adyacente (0); en el mismo nivel que la premaxila (1); claramente sobre el nivel de la premaxila (2) (Geisler et al., 2012: 305). Carácter transformacional.

105. La distancia en línea recta entre el borde posterior de la premaxila derecha y el nasales derecho.—La premaxila derecha toca al nasal o hay una pequeña separación que es menos del 15% del ancho máximo de las narinas (0); separación intermedia, la distancia es entre 30 y 50% del ancho de las narinas (1); ancho, la distancia es más del 60% del ancho de las narinas (2) (Geisler et al., 2012: 306). Carácter transformacional.
106. Orientación medial de la maxila situada a ambos lados del vértice.—Orientado principalmente lateralmente (0); orientado principalmente dorsolateralmente (1); orientado principalmente dorsalmente (2) (Geisler et al., 2012: 307).
107. Cuña del supraoccipital entre los frontales en el vértice.—Ausente (0); presente (1) (Geisler et al., 2012: 308).
108. Margen lateral del surco posterolateral.—Bajo (0); principalmente anterodorsal (1); principalmente anteriormente (2) (Geisler et al., 2012: 309).
109. Cara más larga de los nasales.—Dorsal (0); principalmente anterodorsal (1); principalmente anterior (2) (Geisler et al., 2012: 311).

Fosa temporal, zigomático y occipital

110. Cresta orbitotemporal.—La superficie dorsal adyacente a la cresta esta casi horizontal, la cresta se inclina lateralmente (0); la superficie dorsal es cóncava y la superficie de la fosa temporal debajo de la cresta esta inclinada casi lateralmente, la cresta parece estar orientada dorsolateralmente (1) (Muizon, 1988a; Geisler et al., 2012: 130).
111. Cresta orbitotemporal.—En el borde posterior del proceso supraorbital del frontal (0); En posición posterior, el frontal cubre dorsalmente más de un tercio de la fosa temporal (1) (Aguirre-Fernández, 2013).

112. Techo de la fosa temporal.—Frontal (0); frontal con una gran abertura por donde se expone la maxila y/o premaxila; los márgenes de la ventana están formados por un anillo frontal (1). Este carácter solo puede calificarse n taxa en los que la cresta temporal tiene una posición posterior (Geisler et al., 2012: 132).
113. Parietales en vista dorsal.—Se tocan en la línea media o están separados por un interparietal (0); se ven en el dorso del cráneo como unos triángulos pequeños, separados por la constricción intertemporal, el supraoccipital se sobrelapa a los parietales y los oculta (1); ausentes del dorso del cráneo (2); visibles solos como triángulos en la parte dorsolateral del cráneo, el supraoccipital no los sobrelapa pero los separa y se une a ellos a través de una sutura irregular (3) (Whitmore and Sanders, 1977; Barnes 1990; Geisler et al., 2012: 134).
114. Punto más anterior del supraoccipital en vista dorsal.—En línea transversal con el espacio entre el borde posterior del cráneo y el borde anterior del piso de la fosa del escamoso (0); en línea con el espacio entre el piso de la fosa del escamoso y el borde del proceso zigomático del escamoso (1); en línea con el espacio entre el borde anterior del proceso zigomático del escamoso y el punto más anterior a lo largo del borde posterior del proceso supraorbital del frontal (2) (Aguirre-Fernández, 2013). Carácter transformacional.
115. Proceso zigomático del escamoso.—Orientado anteriormente (0); orientado anterolateralmente (1) (Sanders and Barnes, 2002; Geisler et al., 2012: 142).
116. Borde dorsal del proceso zigomático, cráneo en vista lateral.—Suavemente convexa dorsalmente (0); cerca del borde anterior hay una elongación característica o

- proceso, que generalmente se articula con el frontal (1); cóncava dorsalmente (2) (Geisler et al., 2012: 143).
117. Emarginación del borde posterior del proceso zigomático por la fosa del musculo esternomastoideo, cráneo en vista lateral.—Ausente, el borde posterior forma un ángulo casi recto con el borde dorsal del proceso zigomático (0); ligera emarginación (1); emarginación marcada o profunda (2) (Geisler et al., 2012: 144).
118. Borde ventral del proceso zigomático del escamoso.—Cóncavo ventralmente (0); recto (1); convexo ventralmente (2) (Geisler et al., 2012: 150).
119. Proceso postglenoide en vista lateral.—Se adelgaza hasta formar una punta (0); lados anterior y posterior son casi paralelos con un borde cuadrangular (1); igual que el 1 excepto que el diámetro es mucho más ancho (2) (Geisler et al., 2012: 151).
120. Borde anterior del supraoccipital en vista dorsoposterior.—Triangular, apuntando anteriormente (0); semicircular (1); rectangular (2) (Barnes, 1985; Geisler et al., 2012: 152).
121. Crestas lambdoidales del supraoccipital.—Horizontal y dirigidas lateralmente, sobresaliendo de la fosa temporal (0); dirigidas dorsolateralmente, casi sin sobresalir de la fosa temporal (1); muy bajas sin apuntar a ningún lado (2) (Geisler et al., 2012: 153).
122. Pared posteromedial d la fosa temporal.—Visible en vista dorsal (0); oculta en vista dorsal por los bordes laterales del supraoccipital (1). No se pude medir en taxa en los que el punto más anterior del supraoccipital está posterior al borde anterior de la base de la fosa del escamoso (Geisler et al., 2012: 154).
123. Cresta sagital.—Ausente (0); presente (1) (Sanders and Barnes, 2002; Geisler et al., 2012: 155).

124. Fosa dorsal del cóndilo.—Ausente (0); presente situada anterodorsal al borde dorsal del cóndilo (1) (Sanders and Barnes, 2002; Geisler et al., 2012: 156).
125. Surco sagital profundo en el medio del occipital.—Ausente (0); presente (1) (Geisler et al., 2012: 310).
126. Fosa para el seno anterior.—Ausente (0); presente y corta (1); alongada con depresión en la maxila (2) (Fraser y Purves, 1960; Geisler et al., 2012: 157). *Inia* tiene una fosa para el seno anterior alongada, pero sin la depresión en la maxila. Todos los demás taxa con una fosa alongada tienen la depresión en la maxila.
127. Palatino.—Relativamente delgado, forma la base en la parte posterior de la cavidad nasal (0); gruesa, forma parte de la pared anterior de la cavidad nasal (1) (Miller, 1923; Geisler et al., 2012: 158).
128. Palatinos.—Expuestos ventralmente (0); parcial o completamente cubiertos por el pterigoides (1) (Miller, 1923; Muizon, 1987; Geisler et al., 2012: 159).
129. Palatino.—Superficie ventral plana o convexa (0); presenta una fosa para la parte anterior del seno pterigoide (1); fosa bien desarrollada, divide el palatino en láminas mediales y laterales (2) (Muizon, 1988a, 1991; Geisler et al., 2012: 160).
130. Lámina lateral del palatino.—libre o suturado a la maxila (0); fusionado a la maxila (1) (Muizon, 1988a; Geisler et al., 2012: 161).
131. Fosa del seno pterigoide.—Ausente o no puede ser distinguido de la parte anterior de la fosa para el cavum timpani (0); presente, la parte anterior está aproximadamente a la altura del borde del foramen ovale (1); presente y extendido más anterior que el foramen ovale (2); extendido más anterior que el borde anterior de la órbita (3) (Aguirre-Fernández, 2013). Carácter transformacional.

132. Lámina lateral (placa externa o duplicado externo) del pterigoide.—Presente (0); parcial, restringida a la región lateral del proceso hamular (1); ausente (2) (Miller, 1923; Fraser and Purves 1960; Geisler et al., 2012: 164).
133. Cresta subtemporal.—Presente en el aliesfenoide y/o pterigoide, marca el borde lateral de la fosa del pterigoide (0); ausente, la fosa del pterigoide se extiende lateralmente a la región d la órbita (1) (derivado de Fordyce, 1994 por Aguirre-Fernández, 2013; Geisler et al., 2012: 165).
134. Lámina superior del pterigoide.—presente y cubre la mayoría de la exposición ventral del aliesfenoide (0); ausente de la región esfenoideal pero presente en la región orbital (1); parcialmente ausente de la región orbital (2); completamente ausente de la región orbital (3) (Miller, 1923; Fraser and Purves, 1960; Geisler et al., 2012: 167).
135. Fosa para la parte posterior de la fosa del seno pterigoide, región inmediatamente anterior a la salida de la rama mandibular del nervio trigeminal.—Una sola fosa (0); dividio por una cresta en una parte posterior poco profunda y una parte anterior más grande y profunda (1) (Geisler et al., 2012: 168).
136. Fosa para el lobulo anterior del seno pterigoide.—Ausente (0); presente y pequeña (1); presente y grande (2); grande y forma una excavación anterior al foramen óptico (3); grande y se extiende posterodorsalmente sobre los frontales para ser cubierto por la maxila (4) (Fraser and Purves, 1960; Geisler et al., 2012: 169).
137. Fosa para el lóbulo postorbital del seno pterigoide.—Ausente (0); presente y pequeña (1); presente y grande (2); grande y forma una fosa prominente posterior a la cresta postorbital del frontal (3) (Fraser and Purves, 1960; Geisler et al., 2012: 170).
Carácter transformacional.

138. Coalescencia de la fosa para los lóbulos pre y postorbitales del seno pterigoide, dorsal al nervio óptico.—Ausente (0); presente (1) (Fraser and Purves, 1960; Geisler et al., 2012: 171).
139. Proceso hamular del pterigoide.—en forma de astilla (0); sólido, largo y subcónico (1); hueco y excavado por el seno pterigoide, lado lateral altamente cóncava, puede o no tener lámina lateral e inferior (2); forma una placa horizontal delgada (3); ausente (4) (Aguirre-Fernández, 2013).
140. Proceso hamular del pterigoide.—Redondeado en vista ventral (0); con quillas anteroposteriores (1) (Muizon, 1988a; Geisler et al., 2012: 173).
141. Punto más posterior del proceso hamular del pterigoide, o parte medial del pterigoide si no está el proceso hamular.—Alineado transversalmente con el centro de la órbita (0); alineado con el proceso postorbital (1); alineado con el borde anterior del proceso zigomático (2); alineado con el centro del proceso cigomático (3); alineado con el proceso postglenoide (4) (Geisler et al., 2012: 174). Carácter transformacional.

Basicráneo posterior

142. Fosa para el seno pterigoide en el aliesfenoide posterior al surco para la rama mandibular del nervio trigeminal.—Ausente, el hueso es plano o no está osificado debido al ensanchamiento del foramen ovale (0); presente (1) (Aguirre-Fernández, 2013).
143. Proceso falciforme del escamoso.—En forma de placa, con una base anteroposterior ancha (0); en forma de poste con una base angosta (1); desarrollada pobremente o ausente (2) (Geisler et al., 2012: 176).
144. Recesso timpanoescamoso.—Ausente (0); presente y agrandado, forma una fosa triangular medial y anteromedial al proceso postglenoide (1); muy grande, forma una

- gran fosa que rodea el borde medial de la fosa glenoide (2) (derivado de Fraser y Purves, 1960 por Aguirre-Fernández, 2013; Geisler et al., 2012: 178). Carácter transformacional.
145. Borde lateral del seno medio.—Suave (0); con borde no recto “deckle-edge” (1) (derivado de Fraser y Purves, 1960 por Aguirre-Fernández, 2013; Geisler et al., 2012: 179).
146. Hiato craneal.- Ausente, el periótico toca el basicráneo medialmente, o parcialmente separado por una fisura angosta (0); presente pero ajustado, una proyección medial del parietal divide la fenestra parcialmente (1); ausente, el parietal toca al basiesfenoide y/o el basioccipital, dividiendo la fenestra en dos (2); presente, hay un espacio amplio entre el basioccipital y el periótico y el escamoso (3). El hiato craneal esta formado por la coalescencia del foramen ovale interno y la fisura basicapsular (Aguirre-Fernández, 2013).
147. Fosa del periótico.—En forma de tazón (0); tiene una cresta transversal que la divide en posición anterior y posterior (1) (Fordyce, 1994; Geisler et al., 2012: 184). No puede ser medido en taxa sin fosa del periótico.
148. Fosa suprameatal del escamoso.—Ausente (0); presenta pero somera, situada dorsolateralmente al proceso espinoso del escamoso (1); forma un excavación dorsolateral profunda en el escamoso (2) (Geisler et al., 2012: 185).
149. Foramen espinoso.—Ausente (0); presente, localizado en la esquina anteromedial de la fosa del periótico cerca o sobre la sutura escamoso/parietal (1) (de Muizon, 1994; Geisler et al., 2012: 186).
150. Porción posterior de la fosa del periótico.—Parte posteromedial contiene una fosa grande y profunda (0); fosa presente pero somera (1); la fosa está muy comprimida y

forma una hendidura angosta o un pequeño foramen ciego (2); fosa ausente, la parte posterior de la fosa del periótico tiene una profundidad uniforme (3) (Geisler et al., 2012: 187).

151. Proceso zigomático del escamoso.—Corto, la longitud del proceso es 170% o menos que el ancho del glenoide (0); intermedio o largo, la longitud es más del 170% del ancho del glenoide (1) (Geisler et al., 2012: 188).

152. Meato auditivo externo.—Ancho (0); angosto (1) (Fordyce, 1994:10; Geisler et al., 2012: 189).

153. Fosa para el músculo rectus capitis anticus.—Ausente o pobremente desarrollado (0); presente con un borde anterior bien definido (1). El borde anterior forma una cresta curva que se une a la cresta basioccipital lateralmente y curva posteromedialmente para unirse a su contraparte en el plano sagital (Geisler et al., 2012: 192).

154. Foramen hipoglosal.—Un hueso grueso lo separa del foramen yugular, o de la hendidura yugular (0); el hueso que lo separa es Delgado o está ausente, en el último caso el foramen hipoglosal confluye con el foramen yugular (1) (Geisler et al., 2012: 195).

155. Hendidura yugular, el espacio entre el proceso paraoccipital y la cresta basioccipital.—Hendidura abierta, el ancho y la profundidad son relativamente del mismo tamaño (0); angosta y casi como un corte, la profundidad es mucho mayor que el ancho de la abertura (1) (Geisler et al., 2012: 196).

Martillo

156. Tubérculo del martillo.—Sin reducir (0); altamente reducido, casi indistinguible de la cabeza articular (1) (Doran, 1876; Geisler et al., 2012: 198).

157. Proceso muscularis del martillo.—Proceso muscularis más corto que el manubrio (0); casi iguales (1); proceso muscularis más largo que el manubrio (2) (modificado de Muizon, 1988a; Geisler et al., 2012: 199).

Periótico

158. ápice del proceso anterior del periótico.—en vista ventral o dorsal es chato o puntiagudo (0); tiene un tubérculo (1) (Luo y Marsh, 1996; Geisler et al., 2012: 200*).
159. Proceso anterior en vista lateral.—Borde anterior es cuadrangular (0); tiene un ápice chato (1); finamente puntiagudo (2) (modificado de Muizon, 1988a; Geisler et al., 2012: 201).
160. Ápice del proceso anterior del periótico.— Al mismo nivel o dorsal o ventral a la cóclea (0); más ventral que el borde ventral de la cóclea, el proceso parece inclinado ventralmente (1) (modificado de Fordyce, 1994:25; Geisler et al., 2012: 202*).
161. Longitud del proceso anterior del periótico.—Corto, longitud de <60% de la longitud de la cóclea (0); intermedio, longitud entre 60% y 140% de la longitud de la cóclea (1); largo, longitud de más del 140% de la longitud de la cóclea (2) (modificado de los siguientes: Muizon, 1988; Luo and Marsh, 1996; Geisler y Luo, 1996; Geisler et al., 2012: 203*). La longitud de la cóclea se midió del borde anterior al borde ventral de la ventana rotunda. Carácter transformacional.
163. Proceso anterior en vista lateral.—Borde ventral convexo o casi plano (0); borde ventral claramente cóncavo (1) (Muizon, 1988a; Geisler et al., 2012: 204). La fóvea epitubaria, que se articula con el osículo accesorio del timpánico esta muy expandida anteriormente en el estado 1.

164. Surco anteroexterno.—Ausente (0); presente en la superficie lateral del proceso anterior del periótico, orientado primariamente anteroposteriormente, pero arqueado ventralmente (1) (modificado de Fordyce, 1994:56; Geisler et al., 2012: 205*).
165. Surco para la vena emisaria capsuloparietal.—Presente, forma un surco dorsoventral en el lado lateral del proceso anterior inmediatamente anterior a la tuberosidad lateral(0); ausente (1) (derivado de Geisler y Luo, 1998; Geisler et al., 2012: 206).
166. Articulación del proceso anterior con el escamoso.—Extensiva, la mayor parte del lado lateral contacta al escamoso (0); región amplia ovoide centralmente orientada contacta al escamoso, libre en los bordes (1); el contacto es muy poco (2); contacto ausente, articulada por ligamentos (3) (Geisler *et al.*, 2012: 207). Carácter transformacional.
167. Forma de la sección transversal de la parte media del proceso anterior.—Muy elíptica, el diámetro transversal es <36% del diámetro dorsoventral(0); ovoide, el diámetro transversal está entre 51% y 78% del diámetro dorsoventral (1); casi circular, el diámetro transversal está entre 85% y 134% del diámetro dorsoventral (2); bulboso, el diámetro transversal es >141% del diámetro dorsoventral (3) (modificado de Fordyce, 1994:47, y Luo y Marsh, 1996; Geisler et al., 2012: 208).
168. Contacto del proceso anterior del periótico con la parte anterior al osículo accesorio de la bula timpánica.—Ausente (0); presente pero sin una fosa definida para la articulación en el periótico (1); faceta bular anterior presente pero somera, con borde medial pobremente definido (2); presente con bordes mediales y laterales bien definidos (3) (Fordyce, 1994:4; Geisler et al., 2012: 209*). No puede ser calificado para taxa en los

que la bula timpánica esta completamente fusionada al proceso anterior del periótico o en taxa con un proceso anterior muy corto.

169. Tuberosidad lateral.—Ausente (0); presente, forma una bulbosidad prominente lateral a la fosa para el martillo (1); presente y alargada, forma una tuberosidad que se articula dorsalmente con el escamoso (2) (Muizon, 1991; Luo y Marsh, 1996; Geisler y Luo, 1996; Geisler et al., 2012: 211).
170. Fosa incudis.—Pobrementemente definida o no puede diferenciarse del resto del receso epitimpánico (0); forma una fosa circular definida (1); fosa circular presente en un pedestal corto, el proceso incudal (2) (Luo y Marsh, 1996; Geisler et al., 2012: 213).
170. Lado lateral del periótico.—Todo el lado del periótico consiste de hueso rugoso (0); todo el periótico menos el proceso posterior es rugoso (1); lado lateral del proceso posterior del periótico es rugoso, lo demás es liso (2); todo el lado del periótico es liso (3) (Geisler et al., 2012: 216*)
171. Ángulo entre el proceso anterior y la cóclea.—Obtuso, la cóclea parece estar transversalmente comprimida (0); casi 90°, la cóclea parece rectangular o semicircular en vista ventral (1) ; agudo, la cóclea parece globular (2). Cubre parte del carácter 18 de Luo Y Marsh (1996) (Geisler et al., 2012: 218*).
172. Esquina anteromedial de la cóclea.—Redondeada (0); angular (1) (Muizon, 1987; Fordyce, 1994:61; Geisler et al., 2012: 219).
173. Fenestra rotunda.—Oval (0); en forma de gota con una fisura dirigida hacia el foramen perilinfático (1) (Fordyce, 1994:22; Geisler et al., 2012: 222).

174. Borde posterodorsal de la fosa para el músculo estapedial.—Ventral o alineado con el borde dorsal de la fenestra rotunda (0); dorsal a la fenestra rotunda (1) (Geisler et al., 2012: 223).
175. Fosa del estilomastoideo.—Ausente (0); presente, situada en la cara posterior de la cóclea posterodorsal a la fosa para el músculo estapedial (1); agrandada dorsal y medialmente, cubre la mayor parte de la cara posterior de la cóclea (2); agrandada posterolateralmente hacia el proceso posterior del periótico (3) (Geisler y Luo, 1996; Geisler et al., 2012: 224*).
176. Proceso timpánico caudal del periótico.—Prominente, sus bordes ventral y posterior forman un ángulo recto en vista medial (0); bajo, sus bordes ventral y posterior están unidos por una curva suave (1) (Geisler et al., 2012: 225*).
177. Proceso caudal del timpánico en vista posteromedial.—Separada claramente de la cresta facial del periótico, no hay división entre la fosa del músculo estapedial y el foramen estilomastoideo (0); separación angosta o contacto, separación clara de la fosa para el músculo estapedial y el foramen estilomastoideo (1) (Geisler et al., 2012: 226*).
178. Abertura para el acueducto coclear.—Más pequeña que la abertura para el acueducto vestibular (0); aproximadamente del mismo tamaño (1); más grande con un borde angosto posterior (2) (modificado de Muizon, 1987 y Fordyce, 1994:28 Geisler et al., 2012: 227*).
179. Distancia entre la abertura para el acueducto coclear y la fenestra rotunda.—Angosta, la distancia es <95% de la distancia entre la fenestra ovalis y la fenestra rotunda (0); amplia, la distancia es entre 96% y 122% de la distancia entre la fenestra ovalis y la

- fenestra rotunda (1); muy amplio, la distancia es más de 123% (2) (modificado de Geisler y Luo, 1996; Geisler et al., 2012: 228*).
180. Distancia entre el foramen endolinfático y la fenestra rotunda.—Muy angosta, la distancia es <112% de la distancia entre fenestra ovalis y la fenestra rotunda (0); angosto, la distancia está entre 121% y 185% (1); amplia, la distancia está entre 192% y 211% (2); muy amplia, la distancia es >222% de la distancia entre la fenestra ovalis y la fenestra rotunda (3) (Geisler et al., 2012: 229).
181. Excavación para el tegmen timpani en la base del proceso anterior.—Ausente (0); presente, fosa en el lado dorsolateral del tegmen timpani (1) (Geisler et al., 2012: 231).
182. Cresta dorsal del periótico.—Presente (0); forma una cresta baja o está ausente (1) (derivado de Fordyce, 1994; Geisler et al., 2012: 232*).
183. Fundus del meato acústico interno.—En forma de embudo, más angosto en el punto ciego y más amplio en el borde (0); tubular (1) (Luo y Marsh, 1996; Geisler et al., 2012: 234).
184. Pared lateral del meato acústico interno.—Bajo, no se proyecta notablemente de la fosa suprameatal y el hueso circundante (0); alto, un área en forma de muesca de hueso esta elevada entre el borde dorsal del tegmen timpani y el meato acústico interno, y se extiende el meato ventralmente lo que aumenta la profundidad (1) (Geisler et al., 2012: 235)
185. Foramen singular.—En una hendidura común junto con el tracto espiral foraminoso (0); separado por particiones del mismo tamaño del tracto espiral foraminoso y la abertura endocraneal del canal del nervio facial (1); en una hendidura común con la

- apertura endocraneal del canal del nervio facial (2) (modificado de Luo y Marsh, 1996; Geisler y Luo, 1996; Geisler et al., 2012: 236*).
186. Abertura proximal del canal facial.—Anterior al tracto espiral foraminoso (0); ligeramente anterior, el borde posterior de la abertura del canal para el nervio facial está lateral al centro del tracto espiral foraminoso (1); lateral al tracto espiral foraminoso (2) (Geisler et al., 2012: 237*).
187. Morfología de la abertura endocraneal del canal para el nervio facial.—Continuo con una fisura anterior (0); en forma de ovalo (1); circular (2) (Luo y Marsh, 1996; Geisler et al., 2012: 238).
188. Borde articular.—Ausente (0); presente pero pequeño, forma un borde anterolateral a la superficie de articulación del proceso posterior del periótico y separado de este por un surco; el borde encaja en la cavidad correspondiente en la pata posterolateral y ligeramente dorsal del proceso espinoso del escamoso (1); presente, largo, orientado posterodorsalmente, y el borde posterior intersecta el margen dorsal del periótico; en vista lateral tiene una forma sigmoidal (2); presente con una forma sigmoidal y alargado lateralmente con un proceso en forma de gancho (3) (modificado de Muizon, 1987; Geisler et al., 2012: 239*).
189. Contacto del periótico, sin incluir el proceso anterior, con el cráneo.—Borde distal del proceso posterior del periótico, superficie lateral del proceso posterior del periótico, y todo el borde distal del tegmen timpani (8° hueso homólogo) contacta el escamoso y posiblemente al parietal (0); igual que el estado 0 excepto que el borde dorsal contacta del proceso posterior a la pata lateral a la abertura para el acueducto vestibular (1); solo los lados lateral y dorsal del proceso posterior articulan con el escamoso (2); el periótico

se articula con el escamoso a lo largo del hiato epitimpánico y regiones adyacentes en el proceso posterior (3); el periótico solo se articula con el cráneo por medio de ligamentos (4) (Geisler et al., 2012: 240*).

190. Superficie de articulación del proceso posterior de la bula timpánica y el periótico.—Superficie suave (0); tiene surcos y estrías longitudinales (1); fusionado en adultos (2) (Kasuya, 1973; Geisler y Luo, 1996; Geisler et al., 2012: 241*).

191. Superficie ventral del proceso posterior del periótico, a lo largo de una línea perpendicular al eje más largo.—Cóncavo (0); plano (1); convexo (2) (Geisler et al., 2012: 242*). Carácter transformacional.

192. Faceta bular del proceso posterior del periótico.—Restringido a la superficie ventral (0); se extiende dorsalmente hacia la cara posteromedial del proceso posterior (1) (Fordyce, 1994:51; Geisler et al., 2012: 243*).

193. Longitud del proceso posterior del periótico.—Ausente o corto, la longitud es <90% de la longitud de la cóclea (0); intermedio, la longitud está entre 90% y 120% de la cóclea (1); más largo que la cóclea, longitud mayor de 120% (2) (modificado de los siguientes: Kasuya, 1973; Barnes, 1990; Luo y Marsh, 1996; Geisler et al., 2012: 245*). La longitud de la cóclea se discute en el carácter 161. La longitud del proceso posterior se mide a lo largo de su eje más largo que normalmente se dirige posterolateralmente.

194. Borde dorsal del proceso posterior, periótico en vista lateral o medial.—recto o convexo (0); cóncavo (1) (modificado de Geisler y Luo, 1996; Geisler et al., 2012: 247*).

195. Proceso posterior del periótico.—Robusto (0); forma un plano horizontal y es muy delgado casi n toda su longitud (1) (Luo y Marsh, 1996; Geisler et al., 2012: 248*).

Anexo 3

#NEXUS

BEGIN TAXA;

TITLE Taxa;

DIMENSIONS NTAX=30;

TAXLABELS

Zygorhiza_kochii Agorophius_pygmaeus Simocetus_rayi Squalodon_calvertensis Lipotes_vexillifer Platanista
Physeter_macrocephalus Pontoporia_blainvillei Brachydelphis_mazeasi Kentriodon_pernix Kentriodon_pernix_paratipo Kentriodon_hobetsu
Kentriodon_obscurus Kentriodon_diusinus Liolithax_kernensis Atocetus_nasalis Delphinodon_dividum Lophocetus_calvertensis
Lophocetus_repenningi LACM_151871 LACM_157324 LACM_123543 Albireo_whistleri Inia_geoffrensis Monodontidae Phocoena_phocoena
Tursiops_truncatus Delphinus Kampholophos_serrulus Lophocetus_pappus
;

END;

BEGIN CHARACTERS;

TITLE 'Matrix in file "Kentriodontidae(Octubreperiotics).nex";

DIMENSIONS NCHAR=195;

FORMAT DATATYPE = STANDARD GAP = - MISSING = ? SYMBOLS = " 0 1 2 3 4";

MATRIX

Zygorhiza_kochii 0001000000000100??02001011100000?0000100?121{1
2}0?210??0?000001??0000??????????00000000021102?020??????0?00?020111001?{0 1}000?2?0{2 3}0{0 1 2}{0 1
2}????00?????00001000001000?0{0 1}1??110??10??000??0?110200
Agorophius_pygmaeus ?000?202110?00?0??????0?1?000?00??01?100?02010010010111100{0
1}0??01?0000?0?????????111000?00211110010?????010010000?01011?{0 1}????2?0??{0 1 2}{0 1 2}????0?0?{1
2}011??0??
Simocetus_rayi 1000020111000011000101110?10001?0000110?300?120100{1
2}?0101211??000001?000000??????????001000000111102010?????010010010210011?0?00?21000000103001?1??1?10{0 1}00??000101?{0
1}13{1 2}{0 1}?110?{1 2 3}01??????????{0 1}?????0
Squalodon_calvertensis
1001?231120100210?000101??1100000000101?1?0?12011010100121100201001?000000??????????021000000110211011?????0102100200
20100?{0 1}1?{0 1}?2?011{0 1 2}{0 1 2}????001?{1 2}00031001{0 1}??011111122{0 1}11000100100{0 1}1011010112010000

Lipotes_vexillifer 101001221100013020001110113210002000111200?1000202011011111202000?000010221?11??{0
1}100?001?11002122200101011?111200200021?1102102031131330{0 1}?112202000111011??12111011231102011200011011000202100000

Platanista 1011000001??113?101???01122110021????0310?020{0 1}20311101{1 2}1113200011?01001032100?1{0
1}2100?001?01003?2211{0 1}0?????110100001111000?011??2001000??300202??0100100?12011010?3110200001001?1?1022230100000

Physeter_macrocephalus 100002020101??{1 2}??000?11?{0 1}{0
1}22000001?11110100?00002012100101111210023011001031011100000?00??00??122?011??????0?101021020?00?0?00?2103000??311
20201030100?10020110132311210100101120100{0 1}1?02120100

Pontoporia_blainvillei 201101111101013010001110013211000001111100?110{0 1}221011011112210001?0010100210111{0
1}1110?00000000{2 3 4}1212011102010010{1 3}0000102100000102120010230202122?21000100{0
1}102110010133?11320001101120110002011{0 1}0011

Brachydelphis_mazeasi 1001020211010?30????????????000011?1?010?1{1
2}01221011011101210001?000010????????????00?000020212011011011010{2 3}00000022?0?011020310{2 3}3{0 1 2}0???1?2?{1
2}00021000002010000{0 1}?{1 2}?103100011001101{0 1}001{0 1}0?0{0 1}0111

Kentriodon_pernix 10010202110001301??111100231?00100011111200?01012010110121100100001?000010??????????01010?101211212011000012010200110
1201010110203?03033??0?212000311001000001001?211131000010111010010003100100

Kentriodon_pernix_paratipo 10010202110001301??111100231?00100011111200?01012010110121100100001?000010??????????01010?101211212011000012010200110
1201010110203?03033??0?212000311001000001001?211131000010111010010003100100

Kentriodon_hobetsu ???1?011????????????????????0001?111200?12012010110111100100001?0000????????????1?????????2?????????1?01??01?0??????
1112?????3?????????2????1??

Kentriodon_obscurus ?0000?311?000130????????????00010011?00110000010100111?00100001?0000????????????0100??0????????????00????????????
?1??23??23????????????????0100101?1?003100001001301000200?010000

Kentriodon_diusinus 10010?01111001301?????113?00?100010101??0000010010100121100100001??000?0?????????010?0?????12??0111?000?010211010110
00?01102130??33????1?212000311001????????????????????????????????????

Liolithax_kernensis ?001?231110001301??10110?3210010011?01??0??0?0?1?0?21?0??0????????????
????????????????????????011010101?23103200000001301011200?000000

Atocetus_nasalis 10010?01110101301?011110??21000100011101000?1201201011011110010?001?000010??????????110011001221202?0?0?012010210?1??
?1?0?0?1?203?0?0?30??0?2?000?10??020001101{2 3}1?11{2 3}1??001012101100000{3 4}0?0100

Delphinodon_dividum

100?0??21101013001001110??21000100011111200?01012010110111100201001?000010?????????110101101211212010?????010?01001
1?10??1102?????30?????21?????11001??

Lophocetus_calvertensis

?00?0101?1010130?1?011?011211001000111?1?0?02002010110111?1020?01?000010?????????110101101111212001?????010???1?0?0?
????112?????3?????21?????1??

Lophocetus_repenningi

1001023212110130?????????????00111111010?10011010110111100200001?000010?????????0200010111302021012001120102?????1
110?1110213?????3??

LACM_151871

1001021212100130?????????????00111111010002012010100111100200001?000010?????????01011011020121100110000001021001021
1001011021300?043?????12112001310011??

LACM_157324

10010212120001301??1?????????0011??11?0101010010110101110200001?000010?????????01010010121021011100100001020000022
??0??1102030?3?3?????????0?31?0??

LACM_123543

100000321?000130?????????32100000010?11?00010001013110111100110001?000010?????????0101000012?12120110000000102002101
121101210?3?3?????212?01?11011??

Albireo_whistleri

1?01000101010?010011110112000000001111200?0201221001?121101210?01?000010?????????????0001010120221010?????0101001100
1{1 2}01?{0 1}1{0 1}??{2 3}10?0{0 1 2}{0 1 2}0??{0 1}002?200?{1 2 3}11001020001101?1?112100001002101100010?100200

Inia_geoffrensis

10010113111?01302001011011321000211{0 1}1101100?{0 1}{0 1 2}0022101101{1
2}1100210001?001010021011?{0 1}1110?001?010{0 1}{1 2}122101000010211{0 1}100100111011121?2131130220302{0 1}220{1 2}010{0
1 2}101{0 1}002020010133?1122000010100000110{0 1}01110000

Monodontidae

10?1010211010121100011100010000000?0111110?120020101101{1
2}1100212??2?00101102?01011210?0101?120021210110?????010300010122?01?01020210{0 1}100?30{2 3}001?20{1 2}03110010{0
1}1001?0132?111{1 2}0{0 1}10110210100{0 1}2113100200

Phocoena_phocoena

00010{1 2}0010000130100011102020001000??1111200?1{0 1 2}012220110{0 1}{1
2}1100110101?00001002101011210??0{0 1}1?02021{0 1}22{0 1}010?????01030{0 1}000?12?01?01020?11304302011010201{0
1}00100101100110131?1{0 1}31000010{0 1}010100001040{0 1}0010

Tursiops_truncatus

1001010111010130100011100020001000??1111100?1?01201011011110111012?00101102101011211??001?00003121?010?????010301120
121??1?21020?11?03312111021?00?01001020011?0131?1132001011021010011?02100100

Delphinus

100100211110130100011101030001100?11111000?0200201010011110011?012?0000110210101?2?1??001?00001?212010?????010311120
121??1?21020311204312101021200?30100101001110132?1031001010111010010203100100

Kampholophos_serrulus

?00102011??01??00?1??0??2??01000?????????2012010110111100200?01?000010??????????11010?10?1112?2??100001201?210110111
0110????????????????????????????????000110??{1 2}21131000?1011101002000?000100

Lophocetus_pappus

?00?0101{0 1}1010130{0

1}1?011?011211001000111?1??0?02002010110111?1020?01?000010??????????110101101111212001?????010??1?0?0?????11?2??{1
2}??3??????21?????1?????000110??{1 2}0??31000010??01??00003100100

;

END;

CAPÍTULO CINCO: CONSIDERACIONES PALEOBIOGEOGRÁFICAS Y PALEOECOLÓGICAS DE LA FAMILIA KENTRIODONTIDAE

La biogeografía es la disciplina de la biología comparada que se encarga de estudiar los procesos causales, históricos y ecológicos, que analizan las distribuciones de los organismos. La biogeografía ecológica estudia los procesos que actúan sobre las distribuciones espaciales de los organismos a escala local, y la biogeografía histórica explica la distribución geográfica de los seres vivos en términos de su historia evolutiva. La distribución geográfica de la diversidad biológica se explica por dos procesos históricos alternativos: la fragmentación de una distribución ancestral por la aparición de una nueva barrera geográfica (vicarianza) ó la colonización de un área cruzando una barrera preexistente (dispersión) (Sanmartín, 2012). En este capítulo se analizarán las condiciones oceanográficas durante el Oligoceno y Mioceno que pudieron haber influenciado en la radiación y diversificación de la familia Kentriodontidae, haciendo énfasis en la costa oeste del Pacífico Norte.

Condiciones oceanográficas del Oligoceno

La transición de Eoceno a Oligoceno y después del Óptimo Climático durante el Mioceno medio son dos periodos de enfriamiento en la evolución climática del Cenozoico de Invernadero a “glacial” (Zachos *et al.*, 2001). Un incremento dramático en la composición isotópica de oxígeno medida en las conchas de foraminíferos bentónicos apunta a un crecimiento de hielo antártico y un enfriamiento global hace 34 m.a. y 14 m.a. respectivamente. Esto a su vez está evidenciado por el hielo y un cambio eustático del nivel del mar (Miller *et al.*, 1987; Kennett y Barker, 1990; Billups y Schrag, 2002).

El Oligoceno temprano comienza con un enfriamiento continuo, asociado a la expansión de la capa de hielo de la Antártica. Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ indican que el hielo de la Antártica era permanente y aproximadamente 50% de la masa actual, con unas temperaturas de fondo de alrededor de 4°C. Esta tendencia se mantuvo por la mayor parte del Oligoceno, hasta que la tendencia de calentamiento lo redujo hacia finales del Oligoceno (Zachos *et al.*, 2001). Los continentes continúan su deriva hacia su posición actual, la Antártica se aleja de los demás continentes, aislando aún más. Australia se mueve hacia el norte lo que abre el pasaje de Drake y la corriente circumpolar gana fuerza. Otra característica importante del Oligoceno era que existía una corriente circumequatorial que movía agua desde el Océano Índico hacia el Atlántico por el pasaje de Tethys y del Atlántico al Pacífico por el pasaje de Panamá (Von Der Heydt y Dijkstra, 2006).

Usando modelos matemáticos, se encontró que había un flujo de corriente superficial que fluye por el Océano Índico hacia el Tethys y de ahí al Atlántico. En la parte norte del Canal de Panamá la corriente fluye hacia el oeste, mientras que en la parte sur hay una corriente débil que fluye

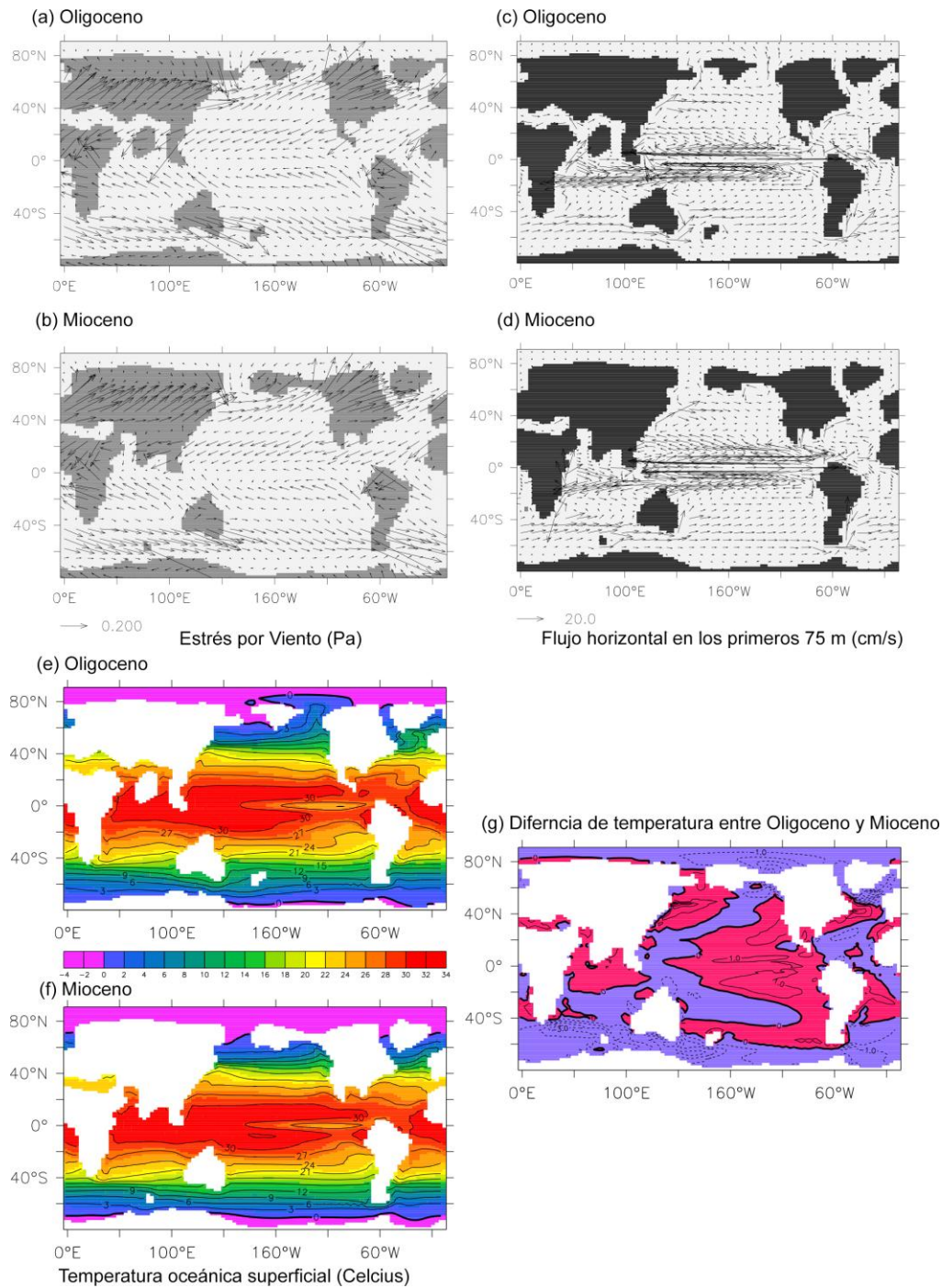


Figura 29. Condiciones oceanográficas durante el Oligoceno y Mioceno para estés por viento (a y b), flujo horizontal (c y d), y temperatura oceánica superficial (e, f, y g). Tomado de Heydt y Dijkstra (2006).

hacia el este, lo que genera un transporte neto hacia el oeste, cerrando así la corriente circumequatorial (Von Der Heydt y Dijkstra, 2006; Figura 29a, c y e).

Para la circulación global termohalina se encontraron valores más elevados que los actuales. Como se ha mencionado, la corriente circumpolar gana fuerza, esto genera dos giros en el Océano Pacífico al norte y sur del ecuador. El giro del lado sur abarca no solo al Pacífico, si no que llega también al océano Índico. La temperatura superficial también es más elevada que en la actualidad, esto debido a que la concentración de CO₂ es mayor. Sin embargo, en el Pacífico sur a temperatura es aún más elevada que en los modelos actuales con CO₂ elevado, lo que indica que el transporte de calor dependía de la configuración de los continentes. La salinidad en el Pacífico Norte para este periodo también es mayor a la actual, esto se debe a que el flujo que viene desde el Tethys aporta agua súper salina hacia el Pacífico).

Condiciones oceanográficas del Mioceno

En el Mioceno temprano (23 a 17 Ma), después de la frontera Oligoceno-Mioceno, los valores de $\delta^{18}O$ eran mayores, lo que implica condiciones climáticas más frías (Edinger y Risk, 1994, 1995). Los cambios en la configuración de los continentes pudieron haber sido responsables por estos cambios durante el Mioceno temprano, generando cambios en la circulación oceánica global. Sin embargo, los cambios en la composición atmosférica también pudieron haber jugado un papel importante (Heydt y Dijkstra, 2006). Los continentes continúan sus movimientos, el pasaje de Tethys se vuelve más somero y comienza a cerrarse debido a que la placa Africano se acerca a la placa Euroasiática. Australia continua moviéndose hacia el norte y la Antártica hacia el sur, lo que abre aún más el Pasaje de Drake y fortalece la Corriente Circumpolar. Estos eventos provocan que la circulación oceánica a través del Canal de Panamá revirtiera su dirección, hacia el oeste en el Oligoceno y hacia el este durante el Mioceno. Heydt y

Dijkstra (2005) argumentaron que esta reversión llevó a un enfriamiento significativo en el agua superficial del Caribe lo que resultó en la desaparición de los corales en el Mioceno temprano. En sus simulaciones muestran que la temperatura superficial oceánica global era mayor a la actual, esto debido en parte a la concentración de CO₂ en la atmósfera. Además de esto, mencionan que durante el Oligoceno tardío se forman giros en el Océano Pacífico al norte y sur del Ecuador, y que el giro del Pacífico sur toma fuerza durante el Mioceno temprano (Von Der Heydt y Dijkstra, 2006; Figura 29b, d y f).

A diferencia del Oligoceno, la temperatura superficial es menor en el Mioceno, particularmente en latitudes altas. En el Hemisferio Norte sin embargo, las temperaturas son más elevadas en las costas oeste del Pacífico y Atlántico (Figura 29g). En el mediterráneo la temperatura se homogeniza y se vuelve más cálida ya que el transporte de agua hacia el Pacífico se ha detenido. La salinidad durante el Mioceno es menor al Oligoceno, pero mayor que la actual. De nuevo en el mediterráneo la salinidad se vuelve mayor ya que se cierra el flujo de los océanos Índico y Atlántico. Las simulaciones también muestran que, debido al cambio en la dirección del flujo entre el Pacífico y Atlántico la salinidad en ambos océanos se homogeniza (Von Der Heydt y Dijkstra, 2006).

El Mioceno medio se caracteriza por un periodo de calentamiento global, el cual culmina en el Óptimo Climático del Mioceno medio hace 14 m.a. Existe una tendencia que reduce la cantidad de hielo presente en la Antártica que comienza a finales del Oligoceno hasta el Mioceno medio (15 m.a.), que mantiene el hielo Antártico con niveles bajos y a su vez eleva el nivel del mar. Esta fase cálida llega a su máximo en el Mioceno medio tardío (17 a 15 m.a.), y fue seguido por un enfriamiento gradual y un restablecimiento de la cobertura de hielo en la Antártica alrededor de los 10 m.a. (Zachos *et al.*, 2005).

Durante el este óptimo climático (17 m.a.), el agua de fondo y la superficial eran hasta 6°C más cálidas que las actuales (Shackleton y Kennett, 1975; Savin *et al.*, 1975). Después de este episodio cálido (14.5 Ma) vino un rápido enfriamiento de las aguas de fondo y crecimiento de hielo Antártico (Shackleton y Kennett, 1975; Savin, 1977; Miller *et al.*, 1987; Wright *et al.*, 1992; Flower y Kennett, 1993). El agua superficial en latitudes altas se enfrió mientras que el agua en latitudes bajas se mantuvo cálida (Savin *et al.*, 1985; Flower y Kennett, 1993), lo que generó un gradiente marcado de temperatura, una estratificación de las aguas, y una circulación superficial más marcada (Pagani *et al.*, 1999). En el Océano Atlántico, se empiezan a formar aguas de fondo, que anteriormente no podían formarse debido a la mezcla con aguas provenientes del Pacífico (Schneider y Schmittner, 2006).

Con los cambios tectónicos y de temperatura, vienen cambios en la circulación global. Durante el Mioceno hubo un cambio en la circulación oceánica debido al someramiento y posterior cierre del Canal de Panamá (Nisancioglu *et al.*, 2003). Este cierre tuvo consecuencias para la distribución de la temperatura y los nutrientes. El agua rica en nutrientes que pasaba del Pacífico al Atlántico disminuye, por lo que el Océano Pacífico deja de proveer de aguas ricas en nutrientes al Atlántico y provoca una mayor productividad en el primero (Schneider y Schmittner, 2006) y genera una acumulación de estos en las costas del Pacífico (Schneider y Schmittner, 2006). En sitios como la Mesa La Misión y Sharktooth Hill es evidente la elevada productividad al observar la gran diversidad de especies de vertebrados que se han encontrado (Aranda, 2001; Pyenson *et al.*, 2009).

Dispersión y radiación de la familia Kentriodontidae

Es difícil deducir las fuerzas evolutivas que empujan la radiación de los cetáceos. Comparado a los biomas terrestres, los factores de la especiación marina no son tan obvios, ya sea porque la distribución de los organismos marinos no es clara debido a que las barreras geográficas son menos evidentes que en los ambientes terrestres. Además, las especies de muchos grupos marinos pueden dispersarse rápida y ampliamente y generalmente se asume que, aún para organismos planctónicos de vida corta, las corrientes oceánicas permiten el flujo constante de la poza génica, lo que inhibe el cambio evolutivo. Por lo tanto, los requisitos de aislamiento para que produzca una especiación alopátrica parecen más difícil de conseguirse en los océanos, creando lo que se conoce como “paradoja de especiación marina” (Bierne *et al.*, 2003). En concordancia, tenemos poco conocimiento de la naturaleza y mecanismos de las barreras reproductivas involucradas en la especiación marina. Además, existen puntos de vista muy distintos sobre los roles que juegan los factores físicos, químicos y biológicos en la estructura de los ecosistemas de cetáceos modernos, como lo reflejan los debates de factores evolutivos “bottom-up” contra “top-down” (Ainley *et al.*, 2007; Nicol *et al.*, 2007). Según Steeman *et al.*, (2009) la diversificación de los cetáceos (posterior al origen del grupo) ha estado dirigida principalmente por factores abióticos. Siguiendo esta lógica, la diversificación de delphinidos y otros grupos, como los ziphiidos, phocoenidos y presuntamente la extinción concordante de kentriodontidos pudo haber sido causada por vicarianza de origen tectónico y la adaptación a fuentes de alimento concentradas geográficamente (Aguirre-Fernández, 2013). Los procesos implicados en la especiación incluyen la selección natural, selección sexual, coevolución, efecto fundador, vicarianza, e hibridación. Cualquiera de estos o todos estos pueden ser utilizados para explicar la diversidad y disparidad de los cetáceos. Para los organismos en

general, los fósiles proveen la única evidencia directa de la vida pasada del grupo, pero para Cetácea, el registro fósil está muy incompleto y no provee la suficiente información para revelar las transiciones ancestro-descendiente (Fordyce, 2006).

Los cetáceos tuvieron una diversificación explosiva durante el Oligoceno, donde aparecen grupos como Agorophidae, Physeteridae, Squalodontidae, Dalpiaziniidae, Wapatiidae, Eurinodelphinidae y Kentriodontidae (Fordyce, 2001). El registro fósil provee muchas especies que se conocen de una sola localidad ó solo un espécimen. Pero, factores atenuantes conocidos como el proceso de preservación, las limitaciones geográficas y de muestreos, pueden ocultar el hecho de que estas especies pudieran haber tenido una distribución mayor (Fordyce, 2006). Ninguna especie parece mostrar una sucesión evolutiva como la que presentan algunos invertebrados marinos. El registro fósil es muy escaso para revelar las tasas de evolución—rápida, lenta, constante o variada— y sería difícil argumentar una evolución gradualista o puntual. Aún así, el registro fósil sí incluye algunos géneros o subfamilias con especies abundantes con especies en diferentes eras geológicas que pueden representar linajes ancestro-descendiente (por ejemplo, *Kentriodon*, *Balaenoptera* y los arqueocetos dorodontinos). Aún más importante, los patrones evolutivos pueden evaluarse por medio de patrones de diversidad global a través del tiempo, especialmente a nivel de género o familia. Usando esta método, el registro de Cetácea revela tres fases importantes de diversificación: primero la radiación de los arqueocetos en el Eoceno, alcanzando la mayor diversidad a finales del Eoceno medio; la segunda, la radiación de los Neoceti en el Oligoceno, con la mayoría de las familias presentes para los 29 o 30 m.a.; y la tercera, a finales del Mioceno donde se da la radiación de los delphinidos y balenopteridos modernos (Fordyce, 2006).

En una revisión de la familia, se menciona que los kentriodontes aparecen a finales del Oligoceno y permanecen hasta el final del Mioceno. Solo una especie de Kentriodontidae es mencionada para el Oligoceno, *Oligodelphis azerbaijanicus* Mchedlidze, 1976, encontrado en Azerbaijan, cerca de Medio Oriente (Ichishima *et al.*, 1995). Este espécimen fue referido a Kentriodontidae por Barnes (1985) y Muizon (1988); a Autoceta por McKenna and Bell (1997); a Delphinoidea por Fordyce y de Muizon (2001) y a Odontoceti por Geisler y Sanders (2003) y Uhen (2008). Ya que la clasificación actual no lo considera como Kentriodontidae, no será tomado en cuenta para la reconstrucción paleogeografía. Sin embargo, trabajos posteriores mencionan que se han repostado kentriodontes para el límite Oligoceno/Mioceno y Mioceno temprano de Nueva Zelanda (Fordyce *et al.*, 1994; Fordyce, 2001, 2006; Aguirre-Fernández, 2013). En el Mioceno temprano, los kentriodontes se encuentran también en el Pacífico Norte (Kentriodontidae de la Formación Astoria, capítulo 1), por lo que su origen debió ser en algún momento durante el Oligoceno tardío, a pesar de que no se hayan encontrado especímenes para este periodo.

Se ha mencionado además, que durante el Mioceno temprano hay dos especímenes de Argentina reconocidos como “cf. Kentriodontidae sp” de las Formaciones Monte León y Gaiman (Cione and Cozzuol, 1990). Ambas formaciones han sido recalibradas cronológicamente y datan del Burdigaliano tardío al Langiano (Cione *et al.*, 2011, en Aguirre-Fernández, 2013). Aguirre-Fernández (2013) describe los kentriodontes de Nueva Zelanda de la Formación Akatea que tiene una edad de Waikatiano (27.3-21.7 m.a.), lo que reduce el origen de la familia a la costa este del Océano Pacífico en el Hemisferio Sur ya que es el registro más antiguo reportado.

Los miembros de Kentriodontidae tenían una distribución similar a la de Delphinidae pero mejor adaptados a aguas más cálidas (Ichishima *et al.*, 1995). Tomando a Nueva Zelanda como punto

de origen y utilizando las condiciones propuestas por Von Der Yeydt y Dijkstra (2006) tenemos un punto de dispersión que podría haber llevado a los Kentriodontes a la distribución máxima que presentan durante el Mioceno medio.

Barnes (1985) y Fordyce (2001) mencionan que la mayoría de los odontocetos presentan una distribución antitropical debido a una preferencia particular de temperatura, ubicándose en ambos lados del ecuador con solo algunas especies siendo cosmopolitas. El enfriamiento de las aguas durante el Oligoceno pudo haber ocasionado que las especies más primitivas que estaban adaptadas a aguas más cálidas se extinguieran, esto a su vez abrió nuevos nichos para especies nuevas y mejor adaptadas a estas temperaturas (Davies, 1963).

Todos los fósiles de Kentriodontidae han sido encontrados en depósitos neríticos o de plataforma, por lo que se supone que pudieron haber sido principalmente oceánicos, lo que les permitió colonizar varios nichos en diferentes partes del mundo (Ichishima *et al.*, 1995).

Durante el Oligoceno, la corriente circumpolar antártica comienza a tomar fuerza y esto pudo haber facilitado la dispersión del grupo hacia Sudamérica. Una vez en Sudamérica, el giro al sur del Ecuador en el Océano Pacífico habría ayudado a subir por la costa hacia Norteamérica. El flujo del Canal de Panamá corría hacia el Pacífico, porque África y Europa seguían separados e India no había chocado con el resto de Asia, lo que generaba una corriente ecuatorial con dirección al oeste. Esto pudo haber dificultado el cruce de los kentriodontes al océano Atlántico, pero si permitió que cruzaran al Hemisferio Norte en el Pacífico, ya que para el Mioceno temprano (Aquitiano) ya se encuentran en el Este del Océano Pacífico Norte (Figura 30).

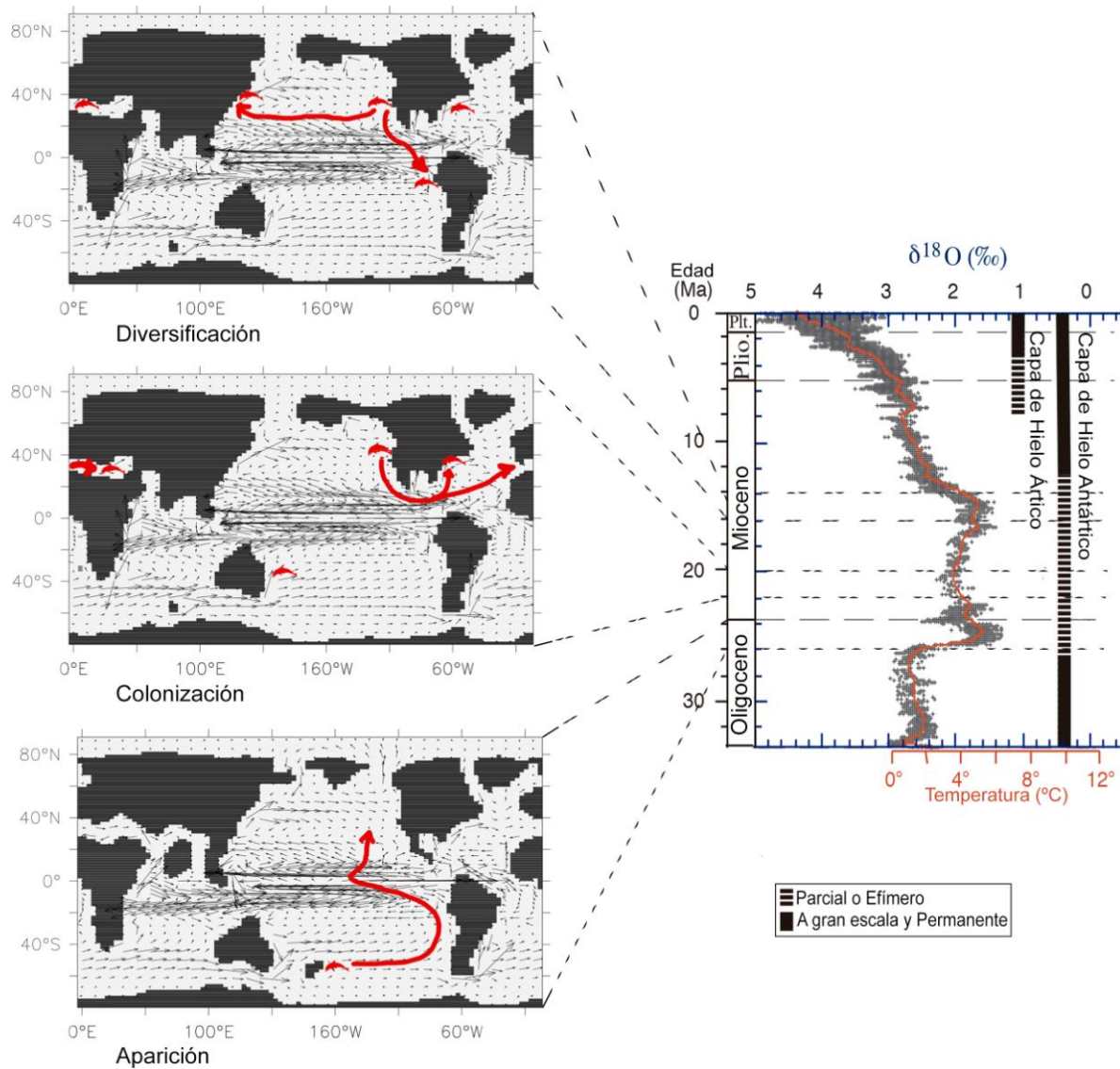


Figura 30. Posible ruta de dispersión y colonización de la familia Kentriodontidae. Las siluetas de delfín indican sitios donde se han encontrado especies de Kentriodontidae y las líneas indican la ruta que pudieron haber seguido siguiendo las corrientes. Los mapas están asociados a la edad y la temperatura de los distintos periodos. Modificado de Heydt y Dijkstra (2006) y Zachos *et al.*, (2005).

Durante el Mioceno temprano el flujo amplio del Pasaje de Drake gana fuerza con una corriente que va de oeste a este y permite un fácil desplazamiento por el Pacífico sur hacia América del Sur. Así mismo, el giro del Pacífico sur crea un contra flujo que choca en Australia y conecta con el Tethys y la zona este de Asia, donde en la actualidad se encuentra Japón. Estas condiciones iniciales permitieron la dispersión del grupo y su posterior radiación durante el Mioceno medio.

En el Burdigaliano, la corriente que pasa por el canal interoceánico de Panamá se invierte al cerrarse el flujo en el Mediterráneo y en el océano Índico y comienza a fluir de oeste a este lo que permite la dispersión a las costas del Atlántico Norte. Los especímenes encontrados en Europa no están tan bien fechados como los de Norteamérica y eso impide saber con precisión en que momento colonizan la zona del Mediterráneo. La colonización de la zona del Mar Mediterráneo pudo haberse dado por el Océano Indico, cuando la comunicación seguía abierta, o bien pudo darse durante el Mioceno medio, pasando desde el Atlántico este hacia el oeste, cuando el flujo del canal de Panamá se invirtió, y funcionaba como un canal que facilitaba el cruce a través del Atlántico. Sin embargo, no hay evidencias de kentriodontes en la zona del Océano Índico.

Los especímenes de California del Mioceno temprano a Mioceno medio temprano están agrupados en el árbol filogenético (Figura 31), lo que es de esperarse si comparten un ancestro común y son de zonas geográficamente cercanas. Seguido al nodo de California está el espécimen de Baja California, que igual comparte características morfológicas similares y vivía en una zona cercana. Del lado Atlántico pasa algo similar, tenemos el nodo con todos los especímenes del Atlántico, lo que sugiere que en algún momento de su evolución algún ancestro común cruzo del Pacífico al Atlántico. La edad de los fósiles encontrados concuerda con el periodo en el que se invierte el flujo del canal interoceánico de Centroamérica.

Las condiciones de temperatura durante el Oligoceno pudieron haber facilitado la colonización de hábitats nuevos y diferentes por los cetáceos. La temperatura en el Pacífico Sur, en las costas australianas y a lo largo de la Corriente Circumpolar Antártica, era de entre 9 y 24 grados (Heydt y Dijkstra, 2006). Durante el Mioceno medio, en la Mesa la Misión de Baja California, estaba la isoterma de los 20 grados (Aranda, 2001) y poco más al norte Sharktooth Hill debió haber tenido una temperatura un par de grados más fría aunque durante el periodo de depositación ambos sitios habrían estado más cerca debido a que no habían sido separados por la falla de San Andrés. El que se encuentren kentriodontes en estos sitios es evidencia que podían desarrollarse en este intervalo de temperatura. Estas condiciones de aguas cálidas se presentan nuevamente durante el Óptimo Climático del Mioceno medio y permiten que los kentriodontes encuentren nuevamente condiciones ideales para la colonización y diversificación en nuevos nichos. En todos los sitios en donde se han encontrado kentriodontes se observa que están en este rango de entre 10 y 24 grados y refuerza este intervalo óptimo de temperatura.

La diversificación de los delfínidos modernos y el reemplazo de Kentriodontidae concuerda con una disminución de la temperatura a finales del Mioceno. Probablemente los cambios de temperatura resultaron en cambios de hábitat y cadenas tróficas, lo que generó el recambio de Kentriodontidos por familias modernas de delfinoides (Ichishima *et al.*, 1995). Esta extinción gradual puede deberse en parte a la taxonomía. Las especies de Kentriodontidae fueron dando paso a las primeras especies de Delphinidae que aparecen en el Mioceno tardío. Los delfinoides difieren de Kentriodontes por tener un cráneo asimétrico en la parte facial de las premaxilas alrededor de las narinas, fosas más laboradas para el sistema de sacos aéreos. Estas estructuras, implican cambios en los órganos acústicos e indican que la evolución de los delphinidos marco una mejora en su capacidad de ecolocalización (Ichishima *et al.*, 1995).

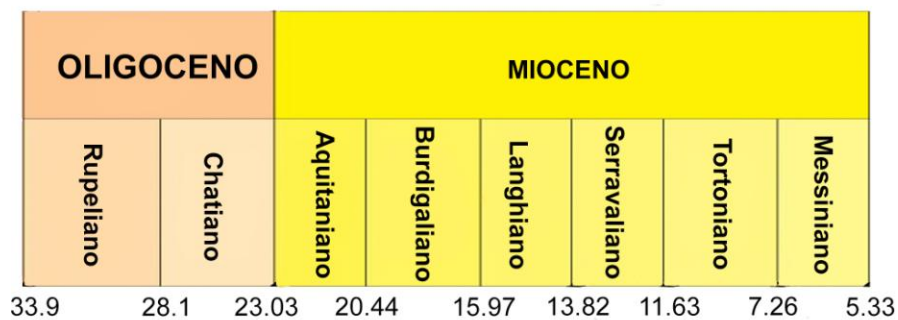
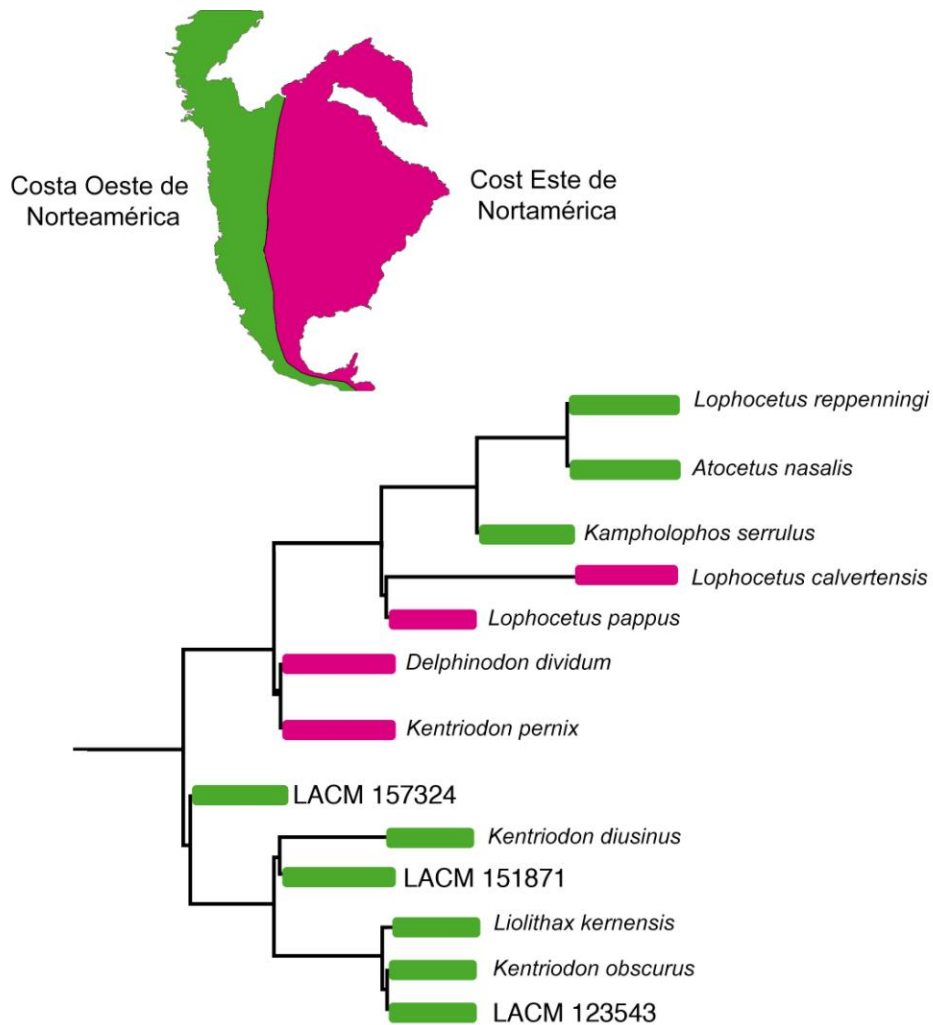


Figura 31. Árbol filogenético de las especies de Kentriodontidae de las costas oeste y este de Norteamérica y la edad de cada una de estas especies.

Paleoecología de Kentriodontidae

Distintos métodos de alimentación se desarrollaron en las poblaciones de temprano en la historia de los odontocetos. Para el final del Oligoceno, los odontocetos de latitudes más templadas mostraban una gran variabilidad de estrategias de alimentación comparables con las faunas actuales. La mayoría de los cambios taxonómicos y por tanto ecológicos que ocurrieron a finales del neógeno pudieron haber sido impulsadas por las estrategias alimentarias (Fordyce y Barnes, 1994). Se observa que ocurre una distribución antitropical y puede involucrar pares de especies cercanamente relacionadas, por ejemplo *Hyperoodon ampullatus* en el norte y su contraparte sureña *Hyperoodon arnouxii* en el sur. Algunos cetáceos solo se encuentran en aguas cálidas, como, algunas especies de delfines pequeños de *Sousa*, la marsopa, *Neophocoena* y la ballena *Balaenoptera edeni*. Algunas otras especies están distribuidas muy ampliamente y son abundantes en aguas templadas y tropicales, por ejemplo especies de *Stenella* y *Lissodelphis* (Fordyce, 2001). Se ha mencionado que la distribución de especies de Kentriodontidae en depósitos de plataforma con paleoclimas subtropicales a templados sugieren hábitos parecidos a *Stenella*, pero mejor adaptados a aguas más cálidas (Fordyce y Barnes, 1994; Ichishima *et al.*, 1995).

La dieta de Kentriodontidae puede ser inferida por la forma del rostro y el número de los dientes. La gran cantidad de dientes sencillos y de forma cónica además de un rostrum alargado y delgado en la mayoría de los kentriodontes se asemeja a la morfología de algunos delfines oceánicos como las especies de los géneros de *Delphinus*, *Stenella* y *Sotalia*. El rostro delgado con varios dientes puntiagudos sugiere una dieta ictiófaga (Gaskin, 1976; Hooker, 2008). Además de la forma de los dientes, el cuello también provee información sobre la posible estrategias de alimentación. Kimura y Barnes (2010) demuestran que la longitud anteroposterior

de las vertebrales cervicales y la fusión de estas varía según la forma en la que algunos cetáceos se alimentaban. En su trabajo explican que cervicales largas anteroposteriormente y no fusionadas corresponden a un nado más lento pero con una mejor maniobrabilidad, mientras que cervicales cortas anteroposteriormente y fusionadas estabilizan la cabeza y vuelven al organismo más hidrodinámico. En el caso de las especies de Kentriodontidae las cervicales no están fusionadas pero son muy delgadas anteroposteriormente por lo que debieron ser nadadores rápidos que perseguían a sus presas.

Las zonas de surgencia y de alta productividad pueden inferirse por la cantidad de microalgas como las diatomeas, el nanoplancton, y radiolarios entre otros. En la zona de Baja California y en California hay grandes concentraciones de sedimentos con diatomeas, lo que revela la gran productividad durante el Mioceno (ver Capítulo Tres). Las especies de Kentriodontidae por tanto, debieron haber vivido en sitios en los que hubiera una gran cantidad de peces, es decir, sitios de una productividad elevada.

Conclusiones

La dispersión de la familia Kentriodontidae puede relacionarse con eventos oceanográficos que ocurrieron durante el Oligoceno tardío y el Mioceno temprano y medio. El registro más antiguo de la familia está en la frontera Oligoceno-Mioceno de Nueva Zelanda por lo que se toma como punto de origen. La Corriente Circumpolar Antártica que corría de oeste a este pudo haber ayudado a cruzar el Océano Pacífico, y el giro subecuatorial del Pacífico facilita su llegada al hemisferio norte. Durante el Mioceno temprano, el canal intercontinental de Centroamérica invierte su dirección y lleva aguas del Pacífico al Atlántico, lo que coincide con la aparición de los primeros kentriodontes de la costa este de Norteamérica. Durante el Mioceno medio ocurre el Óptimo Climático, un evento que aumentó la temperatura y elevó el nivel del

mar, abriendo nuevos nichos y permitiendo la diversificación de la familia Kentriodontidae en el Pacífico, Atlántico y Mediterráneo. La paleoecología de la familia puede inferirse utilizando la morfología del cráneo, la anatomía comparada y los depósitos en los que se encuentran. Los kentriodontes eran muy probablemente cazadores activos, nadadores rápidos que se alimentaban de peces y habitaban zonas con temperaturas alrededor de los 20° C en las que hubiera alimento disponible.

CONCLUSIONES FINALES

Los nuevos especímenes descritos evidencian aún más la diversidad que presentaba la familia Kentriodontidae durante su existencia en el Mioceno temprano y medio. Tres nuevas especies y dos nuevos géneros aportan mayor evidencia morfológica y paleogeográfica. Estas tres nuevas especies presentan similitudes con otras especies conocidas de la Costa oeste del Océano Pacífico, lo que nos permite hacer relaciones filogenéticas y evolutivas sobre la dispersión geográfica del grupo. El análisis filogenético muestra que la especie *Liolithax kernensis* tiene más similitudes con miembros de Kentriodontinae que con especies de Lophocetinae o Pithanodelphinae por lo que debe ser incluido dentro de Kentriodontinae. El análisis de las diatomeas de la Mesa La Misión reveló que los sedimentos son contemporáneos con los sedimentos de Sharktooth Hill y por tanto es posible que el cráneo de *L. kernensis* encontrado pertenezca a la misma especie que los perióticos reportados por Kellogg (1931) y Barnes (1978). Las evidencias sobre el origen de la familia Kentriodontidae se remontan a la frontera Oligoceno-Mioceno en Nueva Zelanda. Durante este periodo las primeras especies de Kentriodontidae pudieron haber cruzado el Pacífico utilizando la Corriente Circumpolar Antártica para llegar a América y posteriormente subir hacia el hemisferio norte. Durante el Mioceno las condiciones oceanográficas permitieron una radiación de la familia y la colonización de nuevos nichos que habían quedado desocupados debido al enfriamiento del final del Oligoceno. Es posible que nuevos hallazgos de especies de Kentriodontidae de rocas del Mioceno temprano refuercen o aclaren las rutas que utilizaron para volverse tan ampliamente diversos en el Mioceno medio.

BIBLIOGRAFÍA

- Addicott, W. O. 1972. Provincial Middle and Late Tertiary Molluscan Stages, Temblor Range, California. En Stinemeyer, E. H. (ed.). Proceedings Pacific Coast Miocene Biostratigraphic Symposium. Soc. Econ. Paleontologists and Mineralogists. p. 1-26.
- Addicott, W. O. 1976. New molluscan assemblages from the Upper Member of the Twin River Formation, western Washington: Significance in Neogene chronostratigraphy. United States Geological Survey Journal of Research 4:437-447.
- Aguirre-Fernández, G. 2013. Neogene dolphins from New Zealand: implications for the evolution of the family Kentriodontidae. University of Otago. Ph. D. Thesis.
- Ainley D., Ballard G., Ackley S., Blight L.K., Eastman J.T., Emslie S.D., Lescroel A., Olmastron S., Townsend S.E., Tynan C.T., Wilson P., Woehler E. 2007. Paradigm lost, or is top-down forcing no longer significant in the Antarctic marine ecosystem? *Antarct. Sci.* 19: 283–290.
- Anderson, F.M. 1911, The Neocene deposits of Kern River, California, and the Temblor Basin: Proceedings of the California Academy of Sciences, v. 3, p. 73– 148.
- Aranda-Manteca, F. J. 1990, Aspectos paleoceanográficos y paleoecológicos de los fósiles del Mioceno, la Mesa La Misión, Baja California, México: Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología. Vol. 3(1). p. 97-116.
- Aranda-Manteca, F. J. 1994. Vertebrados marinos fósiles del Mioceno, Mesa La Misión, Baja California, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, Baja California, México. 204 pp.

- Aranda-Manteca, F. J. 2005. Fauna local La Mision, Mioceno Medio, Baja California, Mexico. Congreso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados II:30-31
- Aranda-Manteca, F. J., 2001, Análisis paleoecológico y paleoambiental de la asociación de vertebrados marinos fósiles de La Misión, Baja California, México: Universidad Autónoma de Baja California, Facultad de Ciencias Marinas, tesis de Doctorado, 211 p.
- Aranda-Manteca, F. J., Barnes, L. G. 1998. *Jamilcotatus kumiaica*, a new genus and species of middle Miocene desmostylian. Congreso Nacional de Paleontologia VI:4-5
- Aranda-Manteca, F. J., D. P. Domning, L. G. Barnes. 1994. A new middle Miocene sirenian of the genus *Metaxytherium* from Baja California and California: Relationships and paleobiogeographic implications. Proceedings of the San Diego Society of Natural History Vol. 29. p.191-204.
- Ashby, J. R. Jr. 1989. Miocene tectonostratigraphic history of the Rosarito Beach Basin, Northwestern Baja California: Implications for the Early Tectonic development of the Southern California Continental Borderland. Master of Science in Geology Thesis. University of California, U. S. A.
- Au, W. L. 2002. Echolocation, p. 358-367. In W. F. Perrin, H. Thewissen, B. Wursig, editors, Encyclopedia of Marine Mammals, Academic Press, San Diego, California.
- Averill, C. V., 1947, Mines and mineral resources of San Benito County, California: California Jour. Mines and Geology, v. 43, no. 1, p. 41-60.
- Baldauf, J. G., Barron, J. A., 1982, Diatom biostratigraphy and paleoecology of the type section of the Luisian Stage, central California: Micropaleontology, v. 28, no. 1, p. 59-84.

- Baldaulf, J. G., Barron, J. A. 1980. *Actinocyclus ingens* var, *nodus*: a New, Stratigraphically Useful Diatom of the Circum-North Pacific. U.S.Geological Survey. Menlo Park, California. p. 103-110.
- Barnes, L. G. 1977. Outline of Eastern North Pacific Fossil Cetacean Assemblages. *Systematic Zoology*, 64(4), pp.321–343.
- Barnes, L. G. 1978. A Review of Lophocetus and Liolithax and their Relationships to the delphinoid family Kentriodontidae (Cetacea: Odontoceti). *Contributions in Science (Natural History Museum of Los Angeles County)*, 28, pp.1–39.
- Barnes, L. G. 1985. The Late Miocene dolphin *Pithanodelphis* Abel, 1905 (Cetacea-Kentriodontidae) from California. *Contributions in Science (Los Angeles)*. Retrieved from http://www.nhm.org/site/sites/default/files/pdf/contrib_science/CS367.pdf
- Barnes, L. G. 1987. An Early Miocene pinniped of the genus *Desmatophoca* (Mammalia: Otariidae) from Washington. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 382:1-20.
- Barnes, L. G. 1988. A late Miocene dolphin, *Pithanodelphis nasalis*, from Orange County, California. *Memoirs Of The Natural History Foundation Of Orange County*. 2, 7–21.
- Barnes, L. G. 1989. A new enaliarctine pinniped from the Astoria Formation, Oregon; and a classification of the Otariidae (Mammalia: Carnivora). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 403:1-26.
- Barnes, L. G. 1990. The Fossil record and Evolutionary Relationships of the Genus *Tursiops*. In S. Leatherwood & R. R. Reeves, eds. *The Bottlenose Dolphin*. San Diego, California: Academic Press, Inc., pp. 3–26.

- Barnes, L. G. 1992. A new genus and species of Middle Miocene enaliarctine pinniped (Mammalia, Carnivora, Otariidae) from the Astoria Formation in coastal Oregon. Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County 431:1-27.
- Barnes, L. G. 1998. The sequence of fossil marine mammal assemblages in México. Universidad Autonoma del Estado de Hidalgo, Publicación Especial, 1, pp.1–55.
- Barnes, L. G., Mitchell, E.D., 1984. *Kentriodon obscurus* (Kellogg, 1931), a fossil dolphin (Mammalia: Kentriodontidae) from the Miocene Sharktooth Hill Bonebed in California. Contributions in Science (Los Angeles), pp.1–23. Available at: <Go to ISI>://ZOOPEC:ZOOR12100054567.
- Barnes, L. G., Reynolds, R. E., 2009. A New Species of Early Miocene Allodelphinid Dolphin (Cetacea, Odontoceti, Platanistoidea) From Cajon Pass, Southern California, U.S.A. Museum of Northern Arizona Bulletin, 65, 483–507.
- Barnes, L. G., Domning, D.P., Ray, C.E. 1985. Status of studies on fossil marine mammals. Marine Mammal Science, 1(1):15-53.
- Barnes, L. G., Thomas, H.W., McLeod, S.A., 2007. Evolutionary diversity and determination of character polarity among stem delphinoids, the miocene Kentriodontidae (cetacea, Odontoceti, Kentriodontidae). In Western Association of Vertebrate Paleontologists. San Diego, California.
- Barrios-Rivera, H. 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 85 p.
- Barron, J. A. 1975. Marine diatom stratigraphy of the Upper Miocene-Lower Pliocene Strata of Southern California. Journal of Paleontology. V. 49. p. 619-632.

- Barron, J.A., 1985. Miocene to Holocene planktic diatoms. In: Bolli et al., (Eds.), Plankton stratigraphy, Cambridge Earth Science Series, Cambridge University Press, p. 763-809.
- Barron, J.A., 2003, Appearance and extinction of planktonic diatoms during the past 18 m.y. in the Pacific and Southern oceans. *Diatom Research*, 18(2):203-224.
- Barron, J.A., 2006. Diatom biochronology for the Early Miocene of the Equatorial Pacific Stratigraphy. *Stratigraphy*. Vol. 2. p. 281–309.
- Berta, A. 1991. New Enaliarctos* (Pinnipedimorpha) from the Oligocene and Miocene of Oregon and the role of "enaliarctids" in pinniped phylogeny. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 69: 1-33.
- Berta, A., Sumich, J. L. & Kovacs K.M., 2006: *Marine mammals: Evolutionary biology*, 2nd Edition.- 560 págs. Academic Press, New York.
- Berta, A., Wyss, A. R. 1994. Pinniped phylogeny; pp. 33- 56 in A. Berta and T. A. Demere (eds.), *Contributions on Marine Mammal Paleontology Honoring Frank C. Whitmore, Jr.* *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 29.
- Bierne N., Bonhomme F., David P. 2003. Habitat preference and the marine-speciation paradox. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci.* 270: 1399–1406.
- Billups, K., Schrag, D. P., 2002. Palaeotemperatures and ice volume of the past 27 Myr revisited with paired Mg/Ca and $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ measurements on benthic foraminifera. *Paleoceanography* 17, 1–11.
- Blake, W. P., 1855. Notice of remarkable strata containing the remains of infusoria and polythalmia in the Tertiary formation of Monterey, California: *Acad. Nat. Sci. Philadelphia Proc.*, v. 7, p. 328-331 [1856].

- Blake, W. P., 1856. Observations on the physical geography and geology of the coast of California, from Bodega Bay to San Diego: U.S. Coast Survey, Rept. Supt. 1855, p. 376-398.
- Blake, W. P., 1857. Geological report [Williamson's reconnaissance in California]: U.S. Pacific Railroad Explor. (U.S. 33d Cong., 2d sess., S. Ex. Doc. 78, H. Ex. Doc. 91), v. 5, pt. 2, 370 p.
- Brower, J. E., Zar, J. H. 1977. Field and Laboratory Methods for General Ecology. Wm. C. Brown Company Publishers. U. S. A. pp. 194.
- Burky, D. 1973. Cocolith and silicoflagellate stratigraphy, Deep Sea Drilling Project, Leg 18, Eastern North Pacific. En Kulm, L. D., von Huene, R., et al., (eds). Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington, D. C. V. 18. p. 885-893.
- Burky, D. 1975a. Silicoflagellate and Cocolith Stratigraphy, Deep Sea Drilling Project, Leg 29. En Kennet, M. P., Hutz, R. E. (eds). Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington, D. C. V. 29, p. 845-872.
- Burky, D. 1975b. Cocolith and Silicoflagellate Stratigraphy, Northwestern Pacific Ocean, Deep Sea Drilling Project Leg 32. En Larson, R. L., Moberly, R., et al., (eds). Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington, D. C. V. 32, p. 677-701.
- Cione, A. L., and M. A. Cozzuol. 1990. Reidentification of *Portheus patagonicus* Ameghino, 1901, a supposed fish from the middle Tertiary of Patagonia, as a delphinoid cetacean. *Journal of Paleontology* 64:451–453.
- Clifton, H. E. 1981. Progradational Sequences in Miocene Shoreline Deposits, Southern Caliente Range, California. *Jour. Sed. Petr.* V. 86, p. 1459-1510.

- Colbath, S. L. 1985. Gastropod predation and depositional environments of two molluscan communities from the Miocene Astoria Formation at Beverly Beach State Park, Oregon. *Journal of Paleontology* 59(4): 849-869.
- Colbert, E. H. 1944. A new fossil whale from the Miocene of Peru. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83(3):199-216
- Cooper, D.M. 1981. Sedimentary stratigraphy and facies variation of the lower to middle Astoria Formation in Oregon. Ph.D. Dissertation, Oregon State University, Corvallis, Oregon, 546 pp.
- Cormier, F., Bandy, B., Mortera-Gutiérrez, C. Dymant, J. 2005. La zona de falla Tosco-Abrejos: un sistema lateral derecho activo entre la placa Pacífico y la península de Baja California. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. Volumen Conmemorativo del Centenario Grandes Fronteras Tectónicas de México. Tomo LVII, no. 1, pp. 53-63.*
- Cupp, E. E. 1943. Diatoms of the west Coast of North América. En *Transactions of the American Microscopical Society*. University of California, Berkely, Los Angeles. p. 1-236.
- Davies, J. L. 1963. The antitropical factor in cetacean speciation. *Evolution*, 17, 107–116.
- Dawson, S. D. 1996b. A new kentriodontid dolphin (Cetacea; Delphinoidea) from the middle Miocene Choptank Formation, Maryland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1), 135–140. <http://doi.org/10.1080/02724634.1996.10011291>
- Dawson, S. D., 1996a. A description of the skull and postcrania of *Hadrodelphis calvertense* Kellogg 1966, and its position within the Kentriodontidae (Cetacea; Delphinoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1), 125–134. <http://doi.org/10.1080/02724634.1996.10011290>

- Deméré T. A. and Berta A. 2002. The Miocene pinniped *Desmatophoca oregonensis* Condon, 1906 (Mammalia: Carnivora) from the Astoria Formation, Oregon. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 93: 113-147.
- Deméré, T. A., Roeder, M. A., Chandler, R. M., Minch, J. A. 1984. Paleontology of the Middle Miocene Los Indios Member of the Rosarito Beach Formation, Northwestern Baja California, Mexico. En Minch, J. A. y Ashby, J. R. eds., 1984. *Miocene and Cretaceous Depositional Environments, Northwestern Baja California, Mexico*. Pacific Section A.A.P.G., V. 54, p. 47-56.
- Domning, D. P. 1978. Sirenian Evolution in the North Pacific Ocean. *University of California Publications in Geological Sciences*. V. 118. 176 pp. 1-18.
- Du Bus, B. 1872. Mammifères nouveaux du Crag d'Anvers. *Bulletins de L'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts* 34:491-509
- Durham, D. L., 1974. *Geology of the Southern Salinas Valley Area, California*. United States Geological Survey Professional Paper 819. United States Government Printing Office. Washington, D. C. Pp. 1- 107.
- Edinger, E. N., and Risk, M. J. 1994. Oligocene-Miocene extinction and geographic restriction of Caribbean corals—roles of turbidity, temperature, and nutrients, *Palaios*, 9, 576–598.
- Edinger, E. N., and Risk, M. J. 1995. Preferential survivorship of brooding corals in a regional extinction, *Paleobiology*, 21, 200–219.
- Fajardo-Mellor, L., Berta A., Brownell Jr., R. L., Boy, C. C., Goodall, N. P. 2006. The phylogenetic relationships and biogeography of true porpoises (Mammalia: Phocoenidae) based on morphological data. *Marine Mammal Science*, 22(4), pp.910–932.

- Flores-Trujillo, J.G., 2002, Morfología y morfometría del cráneo y del oído interno (hueso periótico) en odontocetos Delphinoidea: Universidad Autónoma de Baja California, tesis de Maestría, 168 pp.
- Flower B.P. & Kennett J.P., 1993. Middle Miocene ocean-climate transition: High-resolution oxygen and carbon isotopic records from Deep Sea Drilling Project Site 588A, southwest Pacific. *Paleoceanography*, 8, 4, 811–843.
- Fordyce, R. E. 1980. Whale evolution and Oligocene southern ocean environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 31, 319–336. [http://doi.org/10.1016/0031-0182\(80\)90024-3](http://doi.org/10.1016/0031-0182(80)90024-3)
- Fordyce, R. E. 2001. Cetacea. *Encyclopedia of Life Sciences*, 1–5.
- Fordyce, R. E. 2006. A southern perspective on cetacean evolution and zoogeography. In J. R. Merrick (Ed.), *Evolution and Biogeography of Australasian Vertebrates A Southern Perspective on Cetacean Evolution and Zoogeography* (pp. 755–778). Oatlands, Australia: Auscipub Pty Ltd.
- Fordyce, R. E. 2009. Cetacean fossil record; pp. 207–215 in W. F. Perrin, B. Würsig, and J. G. M. Thewissen (eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, San Diego.
- Fordyce, R. E., and C. Muizon, de. 2001. Evolutionary history of whales: a review; pp. 169–234 in J.-M. Mazin and V. Buffrenil, de (eds.), *Secondary adaptation of tetrapods to life in water. Proceedings of the International Meeting, Poitiers, 1996*. Verlag Dr Friedrich Pfeil, München.
- Fordyce, R.E. & Barnes, L.G., 1994. The Evolutionary History of Whales and Dolphins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 22, pp.419–455.

- Fordyce, R.E., 2003. Cetacean evolution and Eocene–Oligocene Oceans revisited. In: Prothero, D.R., Ivany, L.C., Nesbitt, E.A. (Eds.), *From Greenhouse to Icehouse: The Marine Eocene–Oligocene Transition*. Columbia University Press, New York, pp. 154–170.
- Gascón-Romero, G. A., y F. J. Aranda-Manteca. 1992. Mysticetos Miocénicos de la Misión, Baja California, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*. Vol. 5(1). p. 45-53
- Gascón-Romero, G., Aranda-Manteca, F. J., y Barnes, L. G. 1994. Nueva evidencia de la evolución de las ballenas barbadas en Baja California. *Revista de Investigación Científica de la Universidad Autónoma de Baja California Sur* 2:1-9
- Gastil, R. G., Phillips, R. P., Allison, E. C. 1975. *Reconnaissance Geology of the State of Baja California*. Geol. Soc. Amer. Mem. V.140, p. 1-170.
- Geisler, J. H., Godfrey, S. J., & Lambert, O. 2012. A new genus and species of late Miocene inioid (Cetacea, Odontoceti) from the Meherrin River, North Carolina, U.S.A. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(1), 198–211. <http://doi.org/10.1080/02724634.2012.629016>
- Geisler, J. H., Sanders, A. E., Georgi, J. A. And Luo, Z. 2000. A revised phylogeny of Odontoceti and Mysticeti with a reinterpretation of cetacean cranial evolution. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20 (Supplement to No. 3), 43A–44A.
- Geisler, J. H., McGowen, M. R., Yang, G., Gatesy, J. 2011. A supermatrix analysis of genomic, morphological, and paleontological data from crown Cetacea. *BMC evolutionary biology*, 11, p.112.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, M. Källersjö, B. Oxelman, M. J. Ramírez, and C. A. Szumik. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19:324–332.

- González-Barba, G. 1990. Descripción de la Fauna selácea del Mioceno Medio del Miembro Los Indios de la Formación Playa Rosarito, Baja California, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México, iv+89 p.
- Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Hilgen, F. J., 2012. On The Geologic Time Scale. Newsletters on Stratigraphy. Vol. 45/2. p.171–188.
- Habicht, J. K. A. 1979. Paleoclimate, Paleomagnetism and Continental Drift. AAPG Studies in Geology No. 9, p. 1-27.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica. V. 4 No. 1, p. 4-9.
- Hanna, G. D., and M. E. McLellan 1925. A New Species of Whale from the Type Locality of the Monterey Group. Proceedings of the California Academy of Sciences, series 4, 13(4):237- 241, plates 5-9
- Hardenbol, J., Thierry, J., Farley, M.B., Jacquin, T., De Graciansky, P.-C., and Vail, P., 1998. Mesozoic and Cenozoic Sequence Chronostratigraphic framework of European Basins. In: De Graciansky et al., (Eds.), Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins. SEPM Spec Publ. pp. 60.
- Hawkings, J. W. 1970. Petrology and Possible tectonics Significance of the Late Cenozoic Volcanic Rocks, Southern California and Baja California. Geological Society of America Bulletin. V. 81, p. 3323-3338.

- Helenes-Escamilla, Javier, 1980. Stratigraphy, depositional environments of the Miocene Tortugas Formation, Baja California Sur, Mexico. *Biol. Soc. Geol. Mexicanam Tomo XLI*, Nos. 1 y 2. pp. 47-67.
- Hilgen, F. J., Lourens, L. J., Van Dam, J. A. 2012. The Neogene Period in The Geologic Time Scale. Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Schmitz, M. D., Ogg, G. M. Volumen 2. San Diego, U. S. A. *El Sevier*. 923-978 pp.
- Howe, H.V. 1926. Astoria: Mid-Tertiary type of Pacific Coast. *Pan-American Geologist* 45:295-306, p1. 22.
- Ichishima, H. Barnes, L.G., Fordyce, R. E., Kimura, M., Bohaska, D. 1995. A review of kentriodontine dolphins (Cetacea; Delphinoidea; Kentriodontidae): Systematics and biogeography. *The Island Arc*, 3, pp.486–492.
- Ichishima, H., 1995. A new fossil kentriodontid dolphin (Cetacea; Kentriodontidae) from the Middle Miocene Takinoue Formation, Hokkaido, Japan. *Island Arc*, 3(4), pp.473–485. Available at: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1440-1738.1994.tb00126.x/abstract>.
- Jefferson, T. A., Leatherwood, S., Webber, M. A. 1994. Food and Agriculture Organization species identification guide. Marine mammals of the world. FAO, Rome.
- Kasuya, T. 1973. Systematic consideration of Recent toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 25: 1–103.
- Kazár, E., Grigorescu, D. 2005. Kirpichnikov, 1954 (Cetacea: Delphinoidea), from the Miocene of Kishinev, Republic of Moldavia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(4), 929–935. [http://doi.org/10.1671/0272-4634\(2005\)025\[0929:ROSMKC\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1671/0272-4634(2005)025[0929:ROSMKC]2.0.CO;2)

- Kazár, E., & Hampe, O. 2014. A new species of Kentriodon (Mammalia, Odontoceti, Delphinoidea) from the middle/late Miocene of Groß Pampau (Schleswig-Holstein, North Germany). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(5), 1216-1230.
- Kazár, E., Daxner-Höck, G., Miklas-Tempfer, P. M., Göhlich, U. B., Huttunen, K., Roessner, G. E., ... Ziegler, R. 2004. Marine and terrestrial vertebrates. From the Middle Miocene O. Grund (Lower Austria). *Geologica Carpathica*, 55(2), 1–7. Retrieved from http://www.nhm-wien.ac.at/jart/prj3/nhm/data/uploads/mitarbeiter_dokumente/goehlich/2004/Hoeck_et_al_2004_Geol_Carp.pdf
- Keller, G. 1981. Miocene biochronology and paleoceanography of the North Pacific. *Marine Micropaleontology*. Elsevier Scientific Publishing Company. V. 6, p. 535-551.
- Kellogg, R., 1927. *Kentriodon pernix*, a Miocene porpoise from Maryland. *Proceedings of the United States National Museum*, 69(2645), pp.1–55.
- Kellogg, R., 1931. Pelagic Mammals of Kern River Region. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4(November), pp.375–397.
- Kellogg, R., 1955. Three Miocene porpoises from the Calvert Cliffs, Maryland. *Proceedings of the United States National Museum*, 105: 101-154.
- Kennett, J. P. 1982. *Marine Geology*. Prentice-Hall, Inc. U.S.A. 813 pp.
- Kennett, J. P., and P. F. Barker. 1990. Latest Cretaceous to Cenozoic climate and oceanographic developments in the Weddell Sea, Antarctica: An ocean-drilling perspective. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, vol. 113, eds. P. F. Barker and J. P. Kennett, pp. 937-960. College Station, TX: Ocean Drilling Program.

- Kirpichnikov, A. A. 1954. Two new dolphin genera from the Sarmatian of the USSR. *Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologitseskogo Instituta* 47:181–193.
- Kleinpell, R. M. 1938, *Miocene stratigraphy of California: Tulsa, Okla., Am. Assoc. Petroleum Geologists*, 450 p.
- Kochhar, S., Kochhar, V., Singh, S., Katiyar, R., & Pushpangadan, P., 2005. The first dolphin fossil from the Miocene of Korea. *Current Science*, 89(6), 939.
- Koizumi, I. 1973. Neogene Diatoms From the Western Margin of the Pacific Ocean. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. p. 779-819.
- Koizumi, I., Sato, M., & Matoba, Y. 2009. Age and significance of Miocene diatoms and diatomaceous sediments from northeast Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol. 272 No.1-2. pp. 85–98.
- Kudrin, L. N., Tatarinov, K. A. 1965. O miotsenovykh del'finakh Zapadnoy Ukrainy. *Paleontologicheskiy Zhurnal* 4:68-74
- Lambert, O., Estevens, M. & Smith, R., 2005. A new kentriodontine dolphin from the middle Miocene of Portugal. *Acta Paleontológica Polonica*, 50(2), pp.239–248. Available at: <http://app.pan.pl/acta50/app50?239.pdf>.
- Ledesma, J., Kásper, J. J. 1989. Interpretación geológica y paleoceanográfica de los Miembros La Misión y Los Indios d la Formación Rosarito Beach (Mioceno Medio), Baja California, México. *Ciencias Marinas*. V. 15 No. 3, p. 21-44.
- LeDuc, R. G. 2002. Delphinids, Overview; pp. 298–302 in W. F. Perrin, B. Würsig, and J. G. M. Thewissen (eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, San Diego.

- Lipps, J. H., Berger, W. H., Bruzas, M. A., Douglas, R. G., Ross, C. A. 1979. Foraminiferal ecology and paleoecology. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, U.S.A., p. 187.
- Lund, E. H. 1974. Rock units and costal landforms between Newport and Lincoln City, Oregon. *The Ore Bin*. V. 36. No. 5, p. 69-92.
- MacDonald, D.W., 2006. *The Encyclopedia of Mammals*. University of Oxford Press, Oxford.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Chapman and Hall. United Kingdom. Pp. 179.
- Martni, E. 1971. Standard Tertiary and Quaternary Calcareous Nanoplankton Zonation. En Farinacci, A. (ed.). *En Proceedings of the II Planctonic Conference*. Roma 1970. Rama Edizioni Technoscienza. V. 2, p. 739-777.
- McKenna, M. C. and Bell, S. K., 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*: Columbia University Press, p. 631. Miller,
- Mead, J.G. & Fordyce, R.E., 2009. The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, (627), pp.1–249.
- Michaud F., Calmus, T., Sosson, M., Royer, J., Bourgois, J., Chabert, A., Bigot-
- Miller, K. G., & Katz, M. E. 1987. Oligocene to Miocene benthic foraminiferal and abyssal circulation changes in the North Atlantic. *Micropaleontology*, 33(2), 1–13.
- Minch, J. A. 1967. Stratigraphy and structure of the Tijuana-Rosarito Beach area, northwest Baja California, Mexico. *Geological Society of America Bulletin*. V. 78, p. 1155-1178.

- Minch, J. A., Ashby, J. R., Deméré, T. A., Kuper, H.T. 1984. Correlation and depositional environments of the Middle Miocene Rosarito Beach Formation of northwestern Baja California, Mexico. En Minch, J. A. y Ashby, J. R. eds., 1984. Miocene and Cretaceous Depositional Environments, Northwestern Baja California, Mexico. Pacific Section A.A.P.G., V. 54, p. 33-46.
- Minch, J. A., Schulte, C. K., and Hoffman, G. 1970. A Middle Miocene Age for the Rosarito Beach Formation in Northwestern Baja California, Mexico. Bulletin of the Geological Society of America. 81:3149-3154.
- Mitchell, E.D. Jr. 1966. The Miocene pinniped *Allodesmus*: University of California Publications in Geological Sciences, v. 61, p. 1– 105.
- Moore, E. J. 1964. Miocene marine mollusks from the Astoria Formation in Oregon. United States Geological Survey Professional Paper 419:i-iv, 1-109, pls. 1-33 [for 1963].
- Moore, G.W., D.R. Prothero, C.Z. Bitboul, and A.R. Niem. 2001. Magnetic stratigraphy of the Lower-Middle Miocene Astoria Formation, Newport Embayment, Oregon. Abstracts, American Association of Petroleum Geologists Meeting, Pacific Section, Universal City, California.
- Moreno, J. L., Licea, S., Santoyo, H. 1996. Diatomeas del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México, pp. 273. Tesis de Maestría.
- Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion and analysis of distribution patterns. Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E. Biology. Vol. 2. pp. 215–235.

- Muizon, C. de, 1988. Les vertebres fossiles de la Formation Pisco (Perou). Troisieme partie: Les Odontocetes (Cetacea, Mammalia) du Miocene. . Editions Recherche sur les Civilisations (78)1-244.
- Muizon, C. de, 1994. Are the squalodonts related to the platanistoids? Christian A. Berta & T. A. Deméré, eds. In A. Berta and T. A. Demere (eds.) Contributions in Marine Mammal Paleontology Honoring Frank C. Whitmore, Jr. Proc. San Diego Soc. Nat. Hist., 29, p.284.
- Murakami, M., Shimada, C., Hikida, Y., & Hirano, H. 2012. Two new extinct basal phocoenids (Cetacea, Odontoceti, Delphinoidea), from the upper Miocene Koetoi Formation of Japan and their phylogenetic significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(5), 1172–1185.
- Murakami, M., Shimada, C., Hikida, Y., & Hirano, H. 2014. Asymmetrical basal delphinoid skull from the Upper Lower Miocene Yamato Formation of Hokkaido, Northern Japan: Implications on evolution of cranial asymmetry and symmetry in Odontoceti. *Paleontological Research*, 18(3), 134–149. <http://doi.org/10.2517/2014PR013>
- Nicol S., Croxall J., Trathan P., Gales N., Murphy E. 2007. Paradigm misplaced? Antarctic marine ecosystems are affected by climate change as well as biological processes and harvesting. *Antarct. Sci.* 19:291–295.
- Nisancioglu, K. H., M.E.Raymo, and P. H. Stone. 2003. Reorganization of Miocene deep water circulation in response to the shoaling of the Central American Seaway, *Paleoceanography*, 18(1), pp. 1006. doi:10.1029/2002PA000767.

- Parker, M. J. 1990. The Oligocene and Miocene geology of the Tillamook Embayment, Tillamook County, northwest Oregon. Masters Thesis, Oregon State University, Corvallis, Oregon, 515 pp.
- Pagani, M., Arthur, M. a., & Freeman, K. H. 1999. Miocene evolution of atmospheric carbon dioxide. *Paleoceanography*, 14(3), 273. <http://doi.org/10.1029/1999PA900006>
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 5. pp. 285–307.
- Pielou, E.C. 1984. The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination. John Wiley & Sons, New York, N.Y. 263 pp.
- Prothero, D. R., 2001, Chronostratigraphic calibration of the Pacific Coast Cenozoic: A summary, in Prothero, D.R, ed., *Magnetic stratigraphy of the Pacific Cenozoic: Pacific Section Society of Economic paleontologists and Mineralogists*, Los Angeles, p. 377–394.
- Prothero, D. R., M. R. Liter, L. G. Barnes, X. Wang, E. D. Mitchell, S. A. McLeod, D. P. Whistler, R. H. Tedford, and C. E. Ray. 2008. Land mammals from the Middle Miocene Sharktooth Hill Bonebed, Kern County, California, p.299-314. In S. G. Lucas, G. S. Morgan, J. A. Spielman, and D. R. Prothero, editors, *Neogene Mammals*, *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, 44:i-iii, 1-442.
- Pyenson, N.D. et al., 2009. Origin of a widespread marine bonebed deposited during the middle Miocene Climatic Optimum. *Geology*, 37(6), pp.519–522.
- Raup, D. M., Stanley, S. M. 1978. *Principios de Paleontología*. Editorial España. 456 pp.
- Ray C. E. 1977. Geography of phocid evolution. *Systematic Zoology* 25, 391-406.

- Rensberger, J.M. 1969. A new iniid cetacean from the Miocene of California. University of California Publications in Geological Sciences 82: 1–43.
- Rowell, H. C. 1981. Diatom biostratigraphy of the Monterey Formation, Palos Verdes Hills, California. In the Monterey Formation and related Siliceous Rocks of California. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. p. 55-70.
- Ruhland, K., Karst, T., Paterson, A., Gregory-Eaves, R., Smol, J. P., Cumming, B. F. 1999. Standard Sediment Sample Preparation Methods for Siliceous Microfossils (Diatoms and Chrysophyte Scales and Cysts). Pearl: Paleoecological Environmental Assessment and Research Laboratory. Department of Biology Queen's University. Pp. 24.
- Salinas-Márquez, F. M. Flores-Trujillo, J. G., Barnes, L. G., Aranda-Manteca, F. J. 2014. Una especie de delfín fósil (Cetacea; Delphinoidea; Kentriodontidae) del Mioceno Medio de Baja California. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 46(1), pp.1–20.
- Salinas-Márquez, F.M., 2011, Kentriodontidae (Cetacea: Delphnoidea) de la fauna La Misión, Miceno Medio: Universidad Autónoma de Baja California, Facultad de Ciencias Marinas, Tesis de Maestría, 136 pp.
- Sánchez-Gutiérrez, S. J. 2003. Sistemática de las Tortugas Marinas Fósiles de la Mesa La Misión, Baja California, México. Universidad Autónoma de Baja California. Tesis de Maestría.
- Sanmartin, I. 2012. Biogeografía
- Savin, S.M., Abel, L., Barrera, E., Hodell, D., Keller G., Kennett, J.P., Killingley, J., Murphy, M., Vincent, E., 1985. The evolution of Miocene surface and near-surface marine temperature: oxygen isotopic evidence. In: Kennett (Ed.), The Miocene Ocean: Paleocenography and Biogeography. Mem. Geol. Soc. of Am., 163, 49–82.

- Schneider, B., Schmittner, A., 2006. Simulating the impact of the Panamanian seaway closure on ocean circulation, marine productivity and nutrient cycling. *Earth and Planetary Science Letters*, 246(3-4), pp.367–380.
- Schrader, H. J. 1973. Cenozoic diatoms from the North East Pacific, Leg 18. *Deep Sea Drilling Project Initial Reports*. V. 18, p. 673-797.
- Shackleton, N. J., Kennett, J. P., 1975. Palaeotemperature history of the Cenozoic and the initiation of Antarctic glaciation: oxygen and carbon analyses in DSDP Sites 277, 279, 281. In: Kennett, J.P., et al. (Eds.), *Initial reports of the Deep Sea Drilling Project 29*, Washington D.C., 743–755.
- Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27: 379-423, 623-656
- Simpson, G.G. 1960. Notes on the measurement of faunal resemblance. *American Journal of Science*. 258A, 300–311.
- Slijper, E. J. 1936. Die Cetaceen, Vergleichend, anatomisch und systematisch. *Capita Zoologica* 6:1-590.
- Smith, J.T. 1991. Cenozoic marine mollusks and paleogeography of the Gulf of California. In: *The Gulf and Peninsula Province of the Californias* (Ed. by J.P. Dauphin & B.R.T. Simoneit), *Am. Assoc.Petrol. Geol.Mem.*, 47, 637-666.
- Snively, P. D., Jr., Rau, W. W., Wagner, H. C., 1964. Miocene stratigraphy of the Yakima Bay area. *Ore Bin*. V. 26, No. 8, p. 133-151.
- Snively, P.D., Jr., and H.C. Wagner. 1963. Tertiary geology of western Oregon and Washington. *Washington State Division of Mines and Geology Investigative Report*. 22:1-25.

- Steeman, M.E. et al., Hebsgaard M. B., Fordyce, E., Ho, S. Y. W., Rabosky, D., Nielsen, R., Rahbek, C., Glenner, H., Sørensen, M. V., Willerslev, E. 2009. Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Systematic Biology*, 58(6), pp.573–585.
- Téllez Gutierrez, B., Schillizzi, R. 2002. Asociaciones de diatomeas en paleoambientes cuaternarios de la Costa Sur de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Pesquisas em Geociências*. Vol 29, No. 1, p. 59-70.
- Thewissen, J. G. Williams, E. M., Roe, L. J., Hussain, S. T. 2001. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature*, 413(6853), pp.277–281.
- True, F. W., 1912. Description of a new fossil porpoise of the genus *Delphinodon* from the Miocene Formation of Maryland. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 6(February), pp.165–218.
- Uhen, M. D., 2008. Odontocete cetacean from the Oligocene of North Carolina and a discussion of the basal odontocete radiation. *Journal of Systematic Palaeontology*, 6(4), pp.433–452.
- Von Der Heydt, A., Dijkstra, H. A., 2006. Effect of ocean gateways on the global ocean circulation in the late Oligocene and early Miocene. *Paleoceanography*, 21(1), pp.1–18.
- Weaver C. E., Beck S., Bramlette M. N., 1944. Correlation of the marine Cenozoic formations of western North America. *Bulletin of the Geological Society of America* 55, 569-98.
- Whiting, M. C., Schrader, H. 1985. *Actinocyclus ingens* Rattray: Reinvestigation of a Polymorphic Species. *Micropaleontology*. V. 31 (1) p. 68-75.

- Whitmore, 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), pp.181–269.
- Wilson, L. E. 1973. Adelphinid (Mammalia, Cetacea) from the Miocene of PalosVerdes Hills, California. University of California Publications in Geological Sciences 103:1–34.
- Wolfe, E.W., and E.H. McKee. 1972. Sedimentary and igneous rocks of the Grays River Quadrangle, Washington. United States Geological Survey Bulletin 1335:1-70.
- Wornardt, W. W. 1967. Miocene and Pliocene marine diatoms from California. Proceedings of the California Academy of Sciences. San Francisco, California, USA. pp. 108.
- Wright, J. D., K. G. Miller, and R. G. Fairbanks (1992), Early and middle Miocene stable isotopes: Implications for deep water circulation and climate, *Paleoceanography*, 7, 357–389.
- Zachos, J. C., Röhl, U., Schellenberg, S. A., Sluijs, A., Hodell, D. A., Kelly, D. C., Thomas, E., Nicolo, M. R., Isabella L., Lucas J. McCarren, H., Kroon, D. 2005. Rapid acidification of the ocean during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Science* New York, N.Y. Vol. 308 No. 5728. pp. 1611–1615.
- Zachos, J. C., Shackleton, N. J., Revenaugh, J. S., Pälike, H., Flower, B. P. 2001. Climate response to orbital forcing across the Oligocene-Miocene boundary. *Science* (New York, N.Y.), 292(5515), 274–278. <http://doi.org/10.1126/science.1058288>