CHAEOMYSTICETI, BALLENAS BARBADAS DEL OLIGOCENO TARDÍO EN BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

ATZCALLI EHÉCATL HERNÁNDEZ CISNEROS

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DEL 2014



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de	La Paz, B.C.S.,	siendo las	12:00	hor	as d	el día	20	de	l mes	de
noviembre del	2014 se reunieror	n los miembros	s de la Co	misió	n Re	evisora	de T	esis	desig	nad
por el Colegio de Profesores de Estudios de Po		idios de Posgr	osgrado e Investigación de			CICIMAR				
para examinar la	tesis titulada:									
	"CHAEOMYSTICETI,	DALLENAS DADE	ADAC DEL	01100	CEN	TAPD	ío			
		AJA CALIFORNIA			CENT	JIAND	10			
Presentada por el	alumno:									
HERNÁNDEZ	CISNE	EROS	ATZCALLI EHÉCATL							
Apellido paterr	no ma	terno		ore(s)	Τ.	1 -				
		(Con registr	o: A	1	3	0	3	7	7
Aspirante de:										
	MAESTRÍA EN CIEI	NCIAS EN MAN	EJO DE RE	CURS	OS N	ARINO	S			
reglamentarias viç		A COMISION		RA	¥					
~		5110010100 40	10010		1	- 0		1		
6-7	-7. Mel.		CIR	4av	do	all	250	m5	5	
DR. ENRÍQUE HIPARCO NAVAS SÁNCHEZ Director de Tesis		HEZ		DR. GER	RARDO o. Dire	GONZAL ctor de To	EZ BARE esis	BA		
*				,	11	1				
	1-			6	See					
DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGŪERO			DRA. C	LAUDIA	JANE	TL HERNA	ÁNDEZ C	AMACI	10	
RAZO	Digitally signed by Ewan For DN: cn=Ewan Fordyce, o=L Otago, ou=Department of email=ewan.fordyce@otag =NZ Date: 2014.11.21 15:33:49	Jniversity of Geology, Jo.ac.nz,								
DR.	ROBERT EWAN FORDYCE									

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ

I P N CICIMAR DIRECGION



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de	La Paz, B.C.S.,	el dia 27	del mes	noviembre	del año	2014
el (la) que suscrib	е вм	I. ATZCALLI EHÉ	CATL HERNÁNI	DEZ CISNEROS	alumn	o(a) del
Programa de	MAESTRÍA EN CIENCI	AS EN MANEJO D	E RECURSOS M	ARINOS		
con número de re	gistro A130377	adscrito al	CENTRO INT	ERDISCIPLINARIO DI	E CIENCIAS MAR	INAS
manifiesta que es	autor (a) intelectu	ial del presen	te trabajo de	tesis, bajo la dire	ección de:	
	DR. ENRIQUE HIPARC	O NAVA SÁNCHE	Z Y DR.	GERARO GONZÁLEZ	BARBA	
y cede los derech	os del trabajo titul	ado:				
	"CHAEOMYSTICE"	TI, BALLENAS I	BARBADAS DI	EL OLIGOCENO TAI	RDÍO	
	E	N BAJA CALIFO	DRNIA SUR. M	ÉXICO"		
	nico Nacional, par a información no d			N.		el trabajo
	oreso del autor y/o n: <u>atz nemesis@</u>					endo a la
Si el permiso se o mismo.	otorga, el usuario d	deberá dar el	agradecimie	nto correspondie	nte y citar la	fuente del

BM. ATZCALLT PHECATL HERNÁNDEZ CISNEROS

nombre y firma

OTRO AÑO SANGRIENTO, OTRO AÑO SIN JUSTICIA AMBICIÓN Y APATÍA DERRAMAN SANGRE SOBRE NUESTRA TIERRA

«Es muy importante comprender quién pone en práctica la violencia: si son los que provocan la miseria o los que luchan contra ella» NO SE OLVIDA
ÁFRICA
PALESTINA
MEDIO ORIENTE
UCRANÍA
MÉXICO

Julio Cortázar

EN TODOS LADOS, EN TODO EL MUNDO DE ESOS... LOS DE ABAJO



AGRADECIMIENTOS

Agradezco francamente a todos los compañeros y camaradas con los que he convivido durante los dos años de maestría, desde el punto de vista académico como en el proceso mismo del vivir.

Doy mi gratitud a los pilares humanos (académicos, técnicos y administrativos) que hacen del CICIMAR un lugar ameno, donde se puede encontrar apoyo, estímulo y saber.

Llevo conmigo la retroalimentación y conocimiento de los profesores del CICIMAR y de la UNAM, con los cuales tome clases.

Un especial abrazo a mi familia en el D.F., quienes me apoyaron durante mi estancia en aquella compleja ciudad.

Agradezco a Enrique Hiparco Nava Sánchez por su amistad, sinceridad, apoyo y dirección durante el desarrollo de este trabajo, a Gerardo González Barba por el acceso a las muestras, a José de la Cruz Agüero y a Francisco Javier García Rodríguez por sus comentarios y opiniones durante aquellos diálogos amenos. A las camaradas de la Unidad Politécnica de Integración Social y al Ing. Armando Hdez. López por su apoyo al impartir el curso de dibujo científico.

A Juan José Morrone Lupi por su contribución académica, su grandiosa personalidad y amistad; nos vemos pronto profe, un abrazo.

My acknowledgments to Robert Ewan Fordyce for the opportunity to live a wonderful experience under his direction in the department of Geology, University of Otago. Thanks for your intellectual aperture and comments. See you in the future.

A special thanks to Sophie White, for her patience and support during the time wherein she taught me new paleontological techniques. I appreciate it deeply.

Cheng-Hsiu Tsai, 謝謝你親愛的朋友,你的耐心和智慧。(I hope I've spelled correctly).

I give my thanks to all the new friends, for their hospitality, help, ideas, critics, opinions and adventures. I am indebted.

Yoshihiro Tanaka (a hug, good pictures and video), Marcus Richards (you have the passion, success amigo), Robert W. Boessenecker (thanks, for the comments and the art, see you soon), Gabriel Aguirre Fernández, Jorge Velez-Juarbe, Brian L. Beatty, Daryl P. Domning, Nicholas D. Pyenson, Neil P. Kelley, Marilyn Fordyce, Carolina Loch Silva (gracias, te deseo más éxito), Moyna Müller (a hug, thanks for show me your work), Simone Hicks (nice thesis, thanks), Joshua Corrie (success), Nichole Moerhuis (good luck in Canada), Michael D. Gottfried, [A ustedes Tammo Reichgelt, Jess Hillman (thanks for the cookies, delicious), Adrienn Kovacs, Benjamin Moorhouse, les debo una, un abrazo), Katrin Wellnitz (wonderful girl, thanks for the wanderings with us in Dunedin), Dianne Nyhof (thanks for your warm smile), [Bárbara Vera, Brenda S. Ferrero, Gabriela Schmidt, Hannes Löser, Oscar Augusto Bonilla Gonzalez y Thomas A. Püschel, un buen congreso (ICPIV, Mendoza, Arg. 2014)].

Se da un profundo agradecimiento al contribuyente mexicano (mi pueblo, mi patria), qué por medio del CONACyT me otorgó la Beca (290143) y Beca Mixta (290842), también agradezco al IPN y CICIMAR, institutos públicos con un genuino compromiso social e histórico, y a sus programas de beca (BEIFI y SAI, respectivamente), al COSCyT-BCS y su esfuerzo de hacer llegar a la comunidad el conocimiento científico.

Tenemos un compromiso... "desarrollar el espíritu crítico, volvernos lo que algún día quisimos ser y no hemos sido, que es... aquel que tiene el privilegio de acceder a la educación superior tiene la obligación, de devolverle al pueblo que le ha permitido hacerlo, los conocimientos que recauda" Paco Ignacio Taibo II

Índice

Resumen	ii
Abstract	ii
Lista de figuras	iii
Lista de tablas	iv
Lista de láminas (Apéndice)	iv
I. Introducción	1
II. Antecedentes	3
III. Justificación	8
IV. Objetivos	8
V. Materiales y método	9
5.1 Área de estudio	9
5.2 Conjunto estratigráfico	9
5.3 Especímenes y grupos de comparación	11
5.4 Estudio morfológico	12
5.5 Nombres de la especies	12
5.6 Medición, fotografías y esquemas	12
5.6.1 Sobre la técnica fotográfica	13
5.7 Protocolo del análisis cladístico.	15
VI Resultados	17
6.1 MHN-UABCS_EcSj1/29/141	17
Diagnosis	18
Características generales	23
Rostro, Premaxila	26
Maxila	28
Nasales, Frontal	29
Parietal	31
Supraoccipital	32
Escamoso	34
Vomer	36
Palatino, Hueso esfenoide	37
Pterigoides	38
Basioccipital	39
6.2 MHN-UABCS_EcSj1/29/142	4(
Diagnosis	41
Características generales	41
Rostro, Premaxila	47
Maxila, Nasales, Frontal	49
Parietal	50
Supraoccipital, Escamoso	51
Vomer, Palatino, Hueso esfenoide	52
6.3 MHN-UABCS_EcSj5/06/31 y MHN-UABCS_EcSj5/18/95 Fam. nov	53
Diagnosis	53
6.3.1 MHN-UABCS_EcSj5/06/31	54
Diagnosis	55
Características generales	61

Parietal, Supraoccipital	62
Escamoso	63
Exoccipital	65
Vomer, Hueso esfenoide	67
Pterigoides, Basioccipital	68
Periótico	69
6.3.2 MHN-UABCS EcSj5/18/95	70
Diagnosis	70
Características generales	74
Parietal, Supraoccipital, Escamoso, Exoccipital, Pterigoides, Basioccipital,	75
Periótico	75
Bula timpánica	78
6.4 Análisis cladístico	80
VII. Discusión	84
Sobre el proceso secundario del escamoso	87
Proceso secundario del escamoso	90
Prominencia del escamoso	91
VIII. Conclusión	91
IX. Bibliografía	92
X. Glosario	
XI. Apéndice	
11.1 Fotos (A1)	A1
11.2 Datos (B1)	B 1

Resumen

Este estudio describe cuatro nuevos especímenes de misticetos barbados del Oligoceno Tardío (de 28 a 23 millones de años aproximadamente). Pertenecientes a las rocas del Miembro San Juan de la Formación El Cien de Baja California Sur, México. Los restos fósiles comprenden el cráneo parcial de un espécimen juvenil y los cráneos parciales de tres especímenes adultos. Estos fósiles representan nuevas especies que enriquecen el número de ejemplares conocidos de ballenas barbadas del Oligoceno para la cuenca del Pacífico. Los especímenes se diferencian morfológicamente de otros géneros descritos del Oligoceno Tardío: *Eomysticetus*, *Yamatocetus, Micromysticetus y Mauicetus*. Dos de los especímenes son reconocidos como nuevos géneros de eomisticetoideos principalmente por los rasgos dorsales del cráneo. Los últimos dos ejemplares tiene una morfología cercanamente similar a balaenopteroideos, y son reconocidos como una nueva familia con base en la morfología de los huesos del oído (bula + hueso periótico). El análisis cladístico preliminar muestra una relación ambigua para los integrantes de la nueva familia como taxón hermano de los basilosauridos. Estos nuevos fósiles ofrecen nuevas ideas sobre la diversidad, la variación morfológica y la biogeografía de los grupos basales de ballenas barbadas del Oligoceno dentro de la cuenca del Pacífico.

Abstract

This study describes four new shapes of toothless mysticetes of the Late Oligocene (~28 to 23 million years ago). These come from the San Juan Member rocks of the El Cien Formation from Baja California Sur, Mexico. The fossils include the partial cranium of a juvenile and three partial craniums of adult specimens. These fossils represent new species which enrich the number of known Oligocene baleen whales in the Pacific Basin. These specimens have morphological differences with others genus described for Late Oligocene: *Eomysticetus*, *Yamatocetus*, *Micromysticetus* and *Mauicetus*. Two of the specimens are recognized as two new eomysticetoids genus based on the dorsal features of the cranium. The last two specimens have a close morphology with Balaenopteroidea groups, and are recognized as a new family based on the morphological features of the ear bones (bulla + periotic bone). A preliminary cladistic analysis shows an ambiguous position for the new family as a sister taxon of basilosaurids group. These new fossils offer new ideas about early diversity, morphological variation and biogeography of the Oligocene primitive baleen whales in the Pacific basin.

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1	Distribución de los afloramientos del Miembro San Juan de la Formación El Cien. Zona de colecta de los ejemplares.	7
Fig. 2	Sumario, edad estimada y distribución aproximada del registro fósil de cetáceos.	10
Fig. 3	Ejemplo de como la posición del vértice de la fotografía cambia la perspectiva sobre la	
1 19. 0	región posterior del cráneo.	14
Fig. 4	Esquema del desplazamiento visual a lo largo y alto de un cráneo cualquiera de misticeto.	15
Fig. 5	Esquema, vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS EcSj1/29/141, holotipo.	19
Fig. 6	Esquema, vista ventral del cráneo, MHN-UABCS EcSj1/29/141, holotipo.	20
Fig. 7	Esquema, vista lateral del cráneo, MHN-UABCS EcSj1/29/141, holotipo.	21
Fig. 8	Esquema, vista frontal del cráneo, MHN-UABCS EcSj1/29/141, holotipo.	22
Fig. 9	Esquema, vista posterior del cráneo, MHN-UABCS EcSj1/29/141, holotipo.	22
Fig. 10	Comparación en vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo.	25
Fig. 11	Reconstrucción de la vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS EcSj1/29/141, holotipo.	26
Fig. 12	Comparación con otras formas juveniles de queomisticetos. Espécimen, MHN-	
8	UABCS EcSj1/29/141, holotipo.	33
Fig. 13	Comparación lateral y posterior de los cráneos MHN-UABCS EcSj1/29/141 y MHN-	2.4
Ö	UABCS_EcSj5/06/31 con otros queomisticetos del Oligoceno.	34
Fig. 14	Reconstrucción de la vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo.	36
Fig. 15	Esquema lateral posterior, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, del probable arreglo de las	38
	estructuras del hueso esfenoide y los elementos adyacentes en la pared lateral del cráneo.	30
Fig. 16	Esquema, vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo	42
Fig. 17	Esquema, vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo.	43
Fig. 18	Esquema, vista lateral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo.	44
Fig. 19	Esquema, vista frontal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo.	45
Fig. 20	Comparación en vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo, con los	47
	ejemplares de la familia Eomysticetidae y Cetotheriopsidae.	
Fig. 21	Reconstrucción de la vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo.	48
Fig. 22	Esquema, vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.	56
Fig. 23	Esquema, vista frontal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.	57
Fig. 24	Esquema, vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.	58
Fig. 25	Esquema, vista posterior del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.	59
Fig. 26	Esquema, vista lateral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.	60
Fig. 27	Comparación del cráneo en vista dorsal, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo, con formas	61
Fig. 28	más derivadas y primitivas. Reconstrucción dorsal de la parte posterior del cráneo, MHN-UABCS EcSj5/06/31,	
Fig. 28	holotipo.	64
Fig. 29	Esquema, vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS EcSj5/18/95, holotipo	71
Fig. 30	Esquema, vista ventral del cráneo, MHN-UABCS EcSj5/18/95, holotipo	72
Fig. 31	Esquema, vista lateral del cráneo, MHN-UABCS EcSj5/18/95, holotipo.	72
Fig. 32	Esquema, vista frontal del cráneo, MHN-UABCS EcSj5/18/95, holotipo.	73
Fig. 33	Esquema, vista posterior del cráneo, MHN-UABCS EcSj5/18/95, holotipo.	73
Fig. 34	Esquema y reconstrucción de los restos del cráneo, MHN-UABCS EcSj5/06/31, holotipo	74
Fig. 35	Esquema, cara medial del periótico izq., MHN-UABCS EcSj5/18/95, holotipo.	76
Fig. 36	Esquemas, periótico izq., MHN-UABCS EcSj5/18/95, holotipo.	77
Fig. 37	Esquemas, bula izq., MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo.	78
Fig. 38	Cladogramas, relación filogenética de los especímenes MHN-UABCS_EcSj1/29/141,	
J	MHN-UABCS_EcSj1/29/142, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, MHN-UABCS_EcSj5/18/95.	81
Fig. 39	Cladograma consenso con el mapeo de los caracteres.	82
Fig. 40	Cladogramas de soporte de ramas, análisis de remuestreo simétrico con base en el árbol	83
	consenso	03
Fig. 41	Mapa, registro de queomisticetos en la cuenca del pacifico.	84

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Tabla 2. Tabla 3. Tabla 4. Tabla 5. Tabla 6. Tabla 7. Tabla 8.	Clasificación de los taxones de cetáceos referidos en este estudio Caracteres codificados. Medidas craneales en longitud de la vista dorsal. Medidas craneales en transversal de la vista dorsal. Medidas craneales de la vista posterior Medidas craneales de la vista lateral Medidas craneales en longitud de la vista ventral. Medidas craneales en transversal de la vista ventral.	3 B1 B3 B4 B8 B9 B12 B13
LISTA D	DE LÁMINAS	
Lámina 1.	Vista dorsal del cráneo, UABCS EcSj1/29/141, holotipo, espécimen juvenil.	A1
Lámina 2.	Vista ventral del cráneo, UABCS EcSj1/29/141, holotipo, espécimen juvenil.	A2
Lámina 3.	Vista frontal (A) y posterior (B) del cráneo, UABCS_EcSj1/29/141, holotipo, espécimen juvenil.	A3
Lámina 4.	Vista lateral izq. (A) y lateral derecha (B) del cráneo, UABCS_EcSj1/29/141, holotipo, espécimen juvenil.	A4
Lámina 5.	Vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS EcSj1/29/142, holotipo.	A5
Lámina 6.	Vista ventral del cráneo, MHN-UABCS EcSj1/29/142, holotipo.	A6
Lámina 7.	Vista frontal del cráneo, MHN-UABCS EcSj1/29/142, holotipo.	A7
Lámina 8.	Vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo.	A8
Lámina 9.	Vista lateral derecha del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo.	A9
Lámina 10.	Vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.	A10
Lámina 11.	Vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.	A11
Lámina 12.	Vista posterior del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.	A12
Lámina 13.	Vista frontal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo	A13
Lámina 14.	Vista lateral izq. del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.	A14
Lámina 15.	Vista ventral de la sección del hueso periótico izq., MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.	A15
Lámina 16.	Vista dorsal (A) y ventral (B) del cráneo parcial, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo.	A16
Lámina 17.	Vista posterior (A) y frontal (B) del cráneo parcial, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo.	A17
Lámina 18.	Vista lateral izq. del cráneo parcial, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo.	A18
Lámina 19.	Bula izq. del cráneo parcial, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo.	A19
Lámina 20.	Hueso periótico izq. del cráneo parcial, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo.	A20
Lámina 21.	Esquema general de las medidas craneales de la parte dorsal, longitudinal y transversal	B2
Lámina 22.	Esquema general de las medidas craneales de la región posterior.	B7
Lámina 23.	Esquema general de las medidas craneales de la vista lateral	B9
Lámina 24.	Esquema general de las medidas craneales de la parte ventral, longitudinal y transversal	B11

Introducción

Los estudios sobre la historia evolutiva de los cetáceos durante finales del s. XX y principios del s. XXI han originado una extensa gama de información sobre el clado Cetacea, el cual es reconocido como un grupo monofilético sustentado con base en datos morfológicos (Geisler y Sanders, 2003; Thewissen *et al.*, 2007; Spaulding *et al.*, 2009; Marx, 2011) y moleculares (Shimamura *et al.*, 1997; Nikaido *et al.*, 1999; Geisler *et al.* 2011). Actualmente los estudios filogenéticos sobre cetáceos integran los datos paleontológicos, de biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo) y moleculares para poder esclarecer con mayor precisión las relaciones entre los grupos, los patrones temporales de diversificación en los grupos, la evolución de la anatomía y su comportamiento (Fordyce, 2009a,d; Geisler *et al.*, 2011; Gatesy *et al.*, 2013 ; Tsai y Fordyce, 2014a).

Dentro de este enfoque, la paleontología permite conectar patrones e identificar procesos evolutivos en tiempo profundo. Además, el reconocimiento de eventos de radiación dentro del registro fósil esclarece las peculiaridades que definen a los distintos grupos de organismos. En el marco evolutivo de los cetáceos, las faunas fósiles conocidas muestran que durante el Eoceno Tardío y la mayor parte del Oligoceno (de ~34 a 23.5 Ma) radiaron formas morfológicamente novedosas (Fordyce, 2009a). Los nuevos grupos darían paso al desarrollo de las características que definen a las especies de delfines y ballenas (clado Neoceti: subórdenes Odontoceti + Mysticeti), ecolocalización y alimentación por filtrado, respectivamente (Fordyce, 2009c).

No obstante, las explicaciones convincentes sobre los rasgos evolutivos de los neocetos han sido pocas debido a la falta de materiales descritos del Oligoceno, lo que deriva en un conocimiento insuficiente sobre la relación y origen de los grupos modernos (Tsai y Fordyce, 2014a), con respecto a la telescopización y el complejo auditivo (Fahlke *et al.*, 2011; Geisler *et al.*, 2014) y en lo referente al desarrollo de los mecanismos de alimentación (Fitzgerald, 2006, 2010, 2012). Los registros paleontológicos de cetáceos del Oligoceno representa un punto de inflexión rico en información sobre la historia evolutiva de los cetáceos, es probable que este sea un intervalo bastante diverso, como lo ha sugerido Fordyce (1980, 1984, 1992, 2003b). Los registros del Oligoceno están limitados a ciertas regiones a nivel global (Fordyce, 2009b, d) y se sabe de numerosos especímenes (Fitzgerald, 2010; Hernández-Cisneros y

González-Barba, 2013; Geisler *et al.*, 2014) que podrían permitir conectar el desarrollo evolutivo del orden Cetacea.

Se estima que durante el Oligoceno Temprano el clado Mysticeti radió junto con el clado Odontoceti (Fordyce, 2009a), originando múltiples formas con características primitivas heredadas de sus antecesores los arqueocetos (Basilosauridae) y con nuevos rasgos evolutivos propios (Uhen, 2010; Berta y Deméré, 2009). En el caso del suborden Mysticeti los registros fósiles muestran una división de dos clases de misticetos primitivos: las ballenas dentadas – Llanocetidae, Aetiocetidae, Mammalodontidae (Fitzgerald, 2010) y las ballenas barbadas "verdaderas" –infraorden **Chaeomysticeti** (Mitchell, 1989), taxones: Eomysticetidae, Cetotheriopsidae (Sanders y Barnes, 2002a, b), más el género *Mauicetus –incertae sedis* (Fordyce, 2005). Hasta ahora la monófilia del clado Mysticeti no está en duda, pero los patrones evolutivos dentro de los grupos no están completamente entendidos (Marx, 2011; Hampe y Baszio, 2010; Tsai y Fordyce, 2013; Boessenecker y Fordyce, 2013).

El registro fósil de los queomisticetos del Oligoceno es poco conocido a nivel global, con tan solo algunos especímenes descritos. En cambio se tiene mucha mayor información de especímenes del Neógeno (Mioceno-Plioceno) (Fordyce y de Muizon, 2001; Fordyce, 2009b). Actualmente los géneros formalmente descritos de queomisticetos del Oligoceno son *Yamatocetus* (1 spp.) y *Mauicetus* (1 spp.), *Eomysticetus* (2 spp.), *Micromysticetus* (2 spp.) y *Cetotheriopsis* (1 spp.). Es conocido que nuevas descripciones de ballenas barbadas del Oligoceno están en proceso, tales como la nuevas formas de eomisticetos de Nueva Zelanda (Boessenecker y Fordyce, 2013).

El estado de Baja california Sur (B.C.S.) es uno de los pocos lugares de la cuenca del Pacífico con registro fósil de queomisticetos del Oligoceno. La diversidad de los materiales resguardados en la colección paleontológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (MHN-UABCS), sugieren la existencia de quizás 12 a 16 especies, algunas representan nuevas formas de eomisticetos, otras probablemente representan nuevos géneros y nuevas familias. En este estudio se integra nueva información a la paleontología de los misticetos primitivos con la descripción de cuatro ejemplares fósiles de ballenas barbadas del Oligoceno Tardío (Miembro San Juan, Formación El Cien), pertenecientes a la colección del MHN-UABCS.

Antecedentes

Para el suborden Mysticeti se han descrito un importante número de especímenes y familias del Oligoceno, que incluyen a los más primitivos misticetos dentados conocidos – Llanocetidae (Mitchell, 1969; Fordyce, 2003a), formas relictas de misticetos dentados – Mammalodontidae, Aetiocetidae (Fitgerald, 2010), y ballenas primitivas no dentadas. Las familias Eomysticetidae, Cetotheriopsidae (Sanders y Barnes, 2002a, b) y el género *Mauicetus –incertae sedis* (Benham, 1937, 1942; Marples, 1956, Fordyce, 2005) representan solo una fracción de las faunas del infraorden Chaeomysticeti (Tabla 1).

Tabla 1. Clasificación de los taxones de cetáceos referidos en este estudio.

Order Cetacea Brisson, 1762

Familia Kekenodontidae Mitchell, 1989, incertae sedis

Suborden Archaeoceti Flower, 1883

Artiocetus clavis Gingerich et al., 2001

Familia Pakicetidae Thewissen et al., 1996

Pakicetus inachus Gingerich & Russell, 1981

Familia Protocetidae Stromer, 1908

Georgiacetus vogtlensis Hulbert et al., 1998

Artiocetus clavis Gingerich et al., 2001

Maiacetus inuus Gingerich et al., 2009

Familia Remingtonocetidae Kumar& Sahni, 1986

Remingtonocetus harudiensis Sahni & Mishra, 1975

Rango indeterminado Pelagiceti Uhen, 2008

Familia Basilosauridae Cope, 1868

Basilosaurus cetoides Owen, 1839

Basilosaurus isis Beadnell en Andrews, 1904

Dorudon atrox Andrews, 1906

Zygorhiza kochii Reichenbach en Carus et al., 1847

Cynthiacetus peruvianus Martinez-Caceres & Muizon, 2011

Cynthiacetus maxwelli Uhen, 2005

Rango indeterminado Neoceti Fordyce & Muizon, 2001

Suborden Odontoceti Flower, 1865 sensu Flower, 1867

Familia Agorophiidae Abel, 1914

Agorophius pygmaeus Muller, 1849

Familia Simocetidae Fordyce, 2002

Simocetus rayi Fordyce, 2002

Familia Waipatiidae Fordyce, 1994

Waipatia maerewhenua Fordyce, 1994

Familia Xenorophidae Uhen, 2008

Archaeodelphis patrius Allen, 1921

Cotylocara macei Geisler et al., 2014

Suborden Mysticeti Gray, 1864 sensu Cope, 1869

Willungacetus aldingensis Pledge, 2005, incertae sedis

Familia Llanocetidae Mitchell, 1989

Llanocetus denticrenatus Mitchell, 1989

Familia Mammalodontidae Mitchell, 1989

Mammalodon colliveri Pritchard, 1939

Janjucetus hunderi Fitzgerald, 2006

Familia Aetiocetidae Emlong, 1966

Aetiocetus cotylalveus Emlong, 1966

Aetiocetus weltoni Barnes & Kimura en Barnes et al., 1995

Aetiocetus tomitai Kimura & Barnes en Barnes et al., 1995

Aetiocetus polydentatus Sawamura en Barnes et al., 1995

Chonecetus sookensis Russell, 1968

Chonecetus goedertorum Barnes & Furusawa en Barnes et al., 1995

Ashorocetus eguchii Barnes & Kimura en Barnes et al., 1995

Morawanocetus yabukii Kimura & Barnes en Barnes et al., 1995

Infraorden Chaeomysticeti Mitchell, 1989

'Mauicetus' lophocephalus Marples, 1956, incertae sedis

Mauicetus brevicollis Marples, 1956, incertae sedis

Mauicetus parki Benham, 1937, incertae sedis

Superfamilia Eomysticetoidea Sanders & Barnes, 2002

Familia Cetotheriopsidae Brandt, 1872

Cetotheriopsis lintianus Meyer, 1849

Micromysticetus rothauseni Sanders & Barnes, 2002

Micromysticetus tobieni Rothausen, 1971

Familia Eomysticetidae Sanders & Barnes, 2002

Eomysticetus carolinensis Sanders and Barnes, 2002

Eomysticetus whitmorei Sanders and Barnes, 2002

Yamatocetus canaliculatus Okazaki, 2012

Tohoraata raekohao Boessenecker & Fordyce, 2014

Tohoraata waitakiensis Boessenecker & Fordyce, 2014

Rango indeterminado Balaenomorpha Geisler & Sanders 2003

Superfamilia Balaenoidea Flower, 1865

Familia Balaenidae Gray, 1821

Eubalaena glacialis Muller, 1776

Rango indeterminado Plicogulae Geisler et al. 2011

Superfamilia Thalassotherii Bisconti et al., 2013

Titanocetus sammariensis Capellini, 1901, incertae sedis

Aglaocetus patulus Kellogg, 1968, incertae sedis

Pelocetus calvertensis Kellogg, 1965, incertae sedis

Parietobalaena palmeri Kellogg, 1924, incertae sedis

Diorocetus hiatus Kellogg, 1968, incertae sedis

Familia Cetotheriidae Brandt, 1872

Herpetocetus morrowi El Adli et al., 2014

Piscobalaena nana Pilleri & Siber, 1989

Caperea marginata Gray, 1846, sensu Fordyce & Marx, 2012

Superfamilia Balaenopteroidea Gray, 1868

Familia Balaenopteridae Gray, 1864

Balaenoptera acutorostrata Lacepede, 1804

Balaenoptera borealis Lesson, 1828

Balaenoptera edeni Anderson, 1879

Balaenoptera musculus Linnaeus, 1758

Balaenoptera physalus Linnaeus, 1758

La clasificación taxonómica es con base en los datos de http://fossilworks.org (2014), principalmente. Otros textos usados para la clasificación corresponden a Rice (1998), Fordyce y de Muizon 2001, Geisler y Sanders (2003), Steeman (2007) y Fitzgerald (2010) y Geisler *et al.* (2011).

El género *Mauicetus* ha sido interpretado como un género basal de la superfamilia Balenopteroidea (Steeman, 2007) o quizás un grupo basal de la familia Balaenopteridae con registro fósil en Nueva Zelanda, y una edad aproximada de ~26 a 24 Ma (Fordyce, 2009d). El primer ejemplar de este género *Mauicetus parki* fue descrito por Beham (1937, 1942) con base en los restos de un cráneo. Posteriormente Marples (1956) completa el cuadro con tres nuevos ejemplares *Mauicetus lophocephalus* (representado por un cráneo parcialmente preservado, bulas timpánicas, fragmentos de mandíbula, atlas, axis, vertebras, fragmento de las 2 escapulas), *Mauicetus waitakiensis* (representado por un fragmento de cráneo, bulas timpánicas, algunas vértebras cervicales) y *Mauicetus brevicollis* (representado vértebras cervicales, más otras vertebras (12) y partes de una aleta –escapula, humero, radio).

No obstante, problemas tipológicos han oscurecido la definición del género *Mauicetus*. Se sabe que *M. parki* es aparentemente un grupo de misticetos "cetoteridos" de finales del Oligoceno Tardío/Mioceno Temprano. Mientras que *M. lophocephalus* y *M. waitakiensis* son

ligeramente más arcaicos y su semblante es más cercano a eomisticetos (Fordyce, 2005). Muchos detalles morfológicos sobre estos ejemplares son muy parciales.

El taxón Eomysticetidae fue establecido con base en la descripción de dos ejemplares del género *Eomysticetus* de Carolina del Sur, en el Atlántico Norte (Oligoceno Tardío) (Sanders y Barnes, 2002b). Este grupo está caracterizado por tener una alargada y estrecha región intertemporal, una fosa secundaria del escamoso, un alargado proceso anterolateral de los huesos nasales, huesos nasales largos a la mitad del rostro, parietales expuestos a lo largo de la región intertemporal entre el frontal y el ápice del supraoccipital, un proceso cigomático del escamoso largo extendido más allá del ápice del supraoccipital, un proceso anterior del periótico muy delgado como la hoja de una navaja, de una forma comprimida transversalmente y sin el proceso dorsal desarrollado sobre la porción coclear, proceso posterior del periótico corto, un humero tan largo como el radio y la ulna, apertura nasal a la mitad del rostro, proceso corónides del dentario largo y con el borde posterior elevado sobre el margen anterior del dentario (Sanders y Barnes, 2002b; Geisler y Sanders, 2003; Uhen *et al.*, 2007).

Otro género adjudicado a la familia Eomysticetidae es *Yamatocetus canalicualtus* (Okazaki, 1994, 2012). El holotipo fue recolectado en la isla Kyushu en Japón y representa un espécimen más completo y de menor tamaño comparado con *Eomysticetus whitmorei*. La característica más contrastante de *Y. canalicualtus* vs. *Eo. whitmorei*, es que no presenta la elevación de los nasales en su parte anterior, ni la curvatura cóncava de los mismos en su extensión hacia la parte posterior, como en etiocetidos. Su diagnosis principal incluye: ausencia de nasales elevados en la línea media, presencia de cavidades gingivales en la mandíbula superior e inferior, con un proceso supraorbital largo con márgenes posterior y anterior paralelos en vista dorsal, con una punta roma en el rostro (Okazaki, 2012).

Boessenecker y Fordyce (2013) exponen más detalles de un nuevo grupo de eomisticetidos descubiertos en Nueva Zelanda, cuyos caracteres son: rostro largo y estrecho con retención de surcos alveolares y alvéolos, huesos nasales largos posicionados anteriormente, forámenes y canales palatales presentes solo en la parte media posterior del paladar, una enorme fosa temporal adyacente a lo largo de la angosta y larga región intertemporal, con una afilada cresta sagital. Los huesos del oído retienen pedículos

posteriores internos y externos, carecen de un proceso posterior fusionado, retienen osículos accesorios/pedículo anterior separados de la bulla.

La familia Cetotheriopsidae incluye dos géneros *Cetotheriopsis* y *Micromysticetus* (Sanders y Barnes, 2002a); la familia fue establecida por Brandt, 1872 *sensu* Geisler y Sander (2003), y se caracteriza por tener un escudo occipital pequeño con largas crestas lamdoidales; proceso cigomático escamoso alargado, dorsalmente arqueado y curvo, una fosa secundaria dentro de la fosa del escamoso (Uhen *et al.*, 2007). La especie *Micromysticetus tobieni* esta descrita a partir de un cráneo parcialmente conservado, es originaria de las rocas sedimentarias del Oligoceno Tardío de Alemania. *M. rothauseni* pertenece a los registros de Carolina del Sur (Oligoceno Tardío), este espécimen está representado por dos cráneos fragmentarios, un par de perióticos y un axis (Sanders y Barnes, 2002a).

Las dos especímenes de *Micromysticetus* son pequeños y al parecer podrían representar estados ontogenéticos (Sanders y Barnes, 2002a), estos ejemplares se han considerado para una revaluación de dichos caracteres (Boessenecker y Fordyce, 2013). Geisler y Sanders (2003) mencionan que este grupo es más similar a *Eomysticetus*, ya que ambos tienen un proceso anterior del periótico transversalmente comprimido, un meato auditorio interno en forma de embudo y una extensión de la superficie articular de la bula sobre la cara posteromedial del proceso posterior del periótico.

Por otra parte, *Cetotheriopsis lintianus* de Linz, Austria, corresponde a un cráneo parcialmente conservado y de mayor tamaño que los especímenes de *Micromysticetus*, se caracteriza por un supraoccipital de mayor longitud anteroposteriomente y en forma de triángulo isósceles. Aparentemente es más plano dorsoventralmente comparado con los anteriores ejemplares, pero esto se atribuye a un efecto del proceso diagenético durante la fosilización (Sanders y Barnes, 2002a). Al igual que otros materiales son necesarios más elementos para esclarecer detalles. Fordyce (2009d) manifiesta que es cuestionable que Cetotheriopsidae agrupe a *Cetotheriopsis* y *Micromysticetus*, debido a la pobre conservación de los especímenes, además, los resultados preliminares del análisis filogenéticos de Boessenecker y Fordyce (2013) agrupan a *Micromysticetus rothauseni* y a *Mauicetus lophocephalus* junto con algunos eomisticetos.

Muchos otros ejemplares de queomisticetos son conocidos dentro de la cuenca del Pacífico, pero aún no han sido descritos. Uhen (2007) da detalles de un nuevo queomisticeto

del Oligoceno Temprano de la Formación Alsea en Oregon, USA. Este cráneo incluye bulas, perióticos, mandíbulas, aparato hioideo, varias vertebras de la columna, en su mayoría los huesos de ambas aletas. Otros trabajos solo mencionan brevemente o enlistan materiales no descritos tales como los mencionados por Okazaki (1994, 2012) y Oishi y Hasegawa (1994) para Japón. Barnes *et al.* (1994), Sander y Barnes (2002b), y Hernández-Cisneros y Gonzáles-Barba (2013) en parte para el noroeste de Norteamérica. Nuevas formas de queomisticetos están también en proceso de descripción en la región de Nueva Zelanda, a cargo del grupo dirigido por Dr. R. Ewan Fordyce. Es probable que las asociaciones fosilíferas de cetáceos del Oligoceno de Japón y otros registros del Pacífico Oriental, más los presentes en la costa oeste de USA, estén relacionados con los conjuntos de Baja California Sur, México.

III. Justificación

Aunque el registro fósil de los cetáceos es relativamente completo aún quedan estudios por solventar dentro de las relaciones evolutivas del grupo, debido a las nuevas descripciones y correcciones taxonómicas. Hasta hace poco tiempo el estudio de los cetáceos del Oligoceno en la cuenca del Pacífico se había realizado sin los elementos de BCS, los cuales representan el registro más sureño de Norteamérica. Las observaciones preliminares sobre estas asociaciones fósiles de cetáceos plantean una amplia diversidad, y se estima que su estudio aportará información sobre los patrones evolutivos que caracterizan al clado Chaeomysticeti.

IV. Objetivos

- Describir anatómicamente y clasificar cuatro ejemplares fósiles de misticetos barbados del Oligoceno Tardío.
- Realizar un análisis cladístico para establecer la relación filogenética de los cuatro ejemplares fósiles de misticetos barbados del Oligoceno Tardío.

V. Materiales y Método

5.1 Área de estudio

Los ejemplares fósiles pertenecen a las rocas del Oligoceno Superior que son parte del Miembro San Juan de la Formación El Cien (Fig. 1).

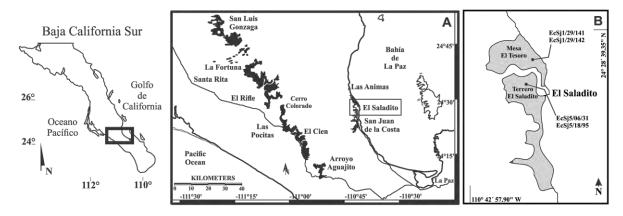


Figura 1. (A) Mapa geológico con la distribución de los afloramientos del Miembro San Juan de la Formación El Cien, en Baja California Sur (Modificado del mapa geológico publicado por el SGM, 2008). (B) Zona de recolecta de los especímenes, el área sombreada representa los afloramientos del Oligoceno Superior.

5.2. Conjunto estratigráfico

El Miembro San Juan refleja múltiples fluctuaciones del nivel del mar y ambientes de depósito extendidos desde la plataforma continental hasta la costa. Es considerado como la unidad estratigráfica inferior de la Formación El Cien y su distribución está dividida en dos zonas a lo largo de un pliegue sinclinal tectónico somero (Fischer *et al.* 1995). Los afloramientos del miembro están al Norte de San Juan de la Costa, en el área que comprende desde San Luis Gonzaga y el poblado de La Fortuna del Bajío en el Norte hasta el arroyo El Aguajito en el Sur. El límite inferior del miembro lo marca la Formación Tepetate (Eoceno Superior) y el límite superior está definido por el Miembro Cerro Colorado (Mioceno Inferior) de la Formación El Cien, que representa una secuencia sucesiva hacia ambientes no marinos (Fischer *et al.* 1995). El afloramiento tiene un grosor aproximado de 75 m en la localidad del Aguajito, hasta 130 m en la localidad de San juan de la Costa (Fischer *et al.* 1995; Schwennicke y Vázquez-García, 1996).

La base del Miembro San Juan consiste en un conglomerado arenoso, el cual descansa sobre una capa de limolitas y areniscas con bioturbación de la Formación Tepetate. El conglomerado es rico en fósiles de invertebrados (Vera-Dimas, 2013) y dientes de tiburón

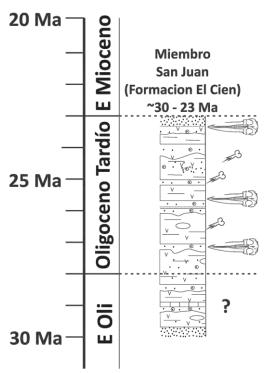


Figura 2. Sumario, edad estimada y distribución aproximada del registro fósil de cetáceos en la unidad geológica del Miembro San Juan, Formación El Cien, Baja California Sur, México. E Oli (Oligoceno Temprano), E mioceno (Mioceno Temprano). Dato ambiguo (?).

(Applegate, 1986; Fischer et al., 1995; González-Barba, 2008). La parte media del miembro consiste en sedimentos autóctonos de lodolitas y fangolitas con restos de peces y cangrejos, foraminíferos, y pocas diatomeas (Fischer et al., 1995). Esta parte presenta capas de fosforita granular intercaladas, la mayoría producto de tormentas y aportes de sedimento (Galli et al., 1990; Schwennicke, 1994). En estas capas se presentan balanos, gasterópodos, bivalvos, microfósiles e icnofósiles, dientes de tiburones, rayas, peces y restos óseos de vertebrados marinos (Fischer et al., 1995; Schweitzer et al., 2002). La cima del Miembro San Juan está normalmente coronada por un conglomerado arenoso con esporádicos restos de mamíferos marinos. La edad del Miembro San Juan se estima entre ~30 a 23 Ma (Fig. 2), con base una datación puntual de K-Ar con valores de 25.5 Ma, a partir del

análisis de la biotita en las tobas de la localidad del Arroyo San Hilario (Hausback, 1984); Kim y Barron (1986) sugieren una edad de ~30 a 23 Ma con base en bioestratigrafía de diatomeas; y Kim (1987) correlaciona la edad Oligoceno Tardío con base en la bioestratigrafía de foraminíferos de las zonas P21 y P22, que también se localizan sobre la parte superior de la llamada capa Humboldt en San Juan de la Costa. Schwennicke (1992) establece una edad ~28 Ma mediante la bioestratigrafía de nanofósiles calcáreos (zonas NP 24/NP 25), encontrados en la parte media del Miembro San Juan.

Sin embargo, aún es cuestionable la edad estimada de Oligoceno Temprano sugerida para la parte inferior del miembro. Las estimaciones con base en bioestratigrafía de diatomeas (Kim y Barron, 1986), bivalvos (Smith, 1991; Vera-Dimas, 2013) y dientes de tiburón (González-Barba, 2008), contrastan con las dataciones isotópicas. Además, existen inconsistencias en los datos obtenidos de las secciones no expuestas en el área de San Juan de la Costa (Schwennicke, com. pers. Nov, 2014).

5.3 Especímenes y grupos de comparación

Los especímenes de misticetos primitivos que comprende este estudio son: (1) MHN-UABCS_EcSj1/29/141 (Lámina 1-4), cráneo de un misticeto juvenil; (2) MHN-UABCS_EcSj1/29/142 (Lámina 5-9), cráneo parcialmente conservado de un misticeto adulto; (3) MHN-UABCS_EcSj5/06/31 (Lámina 10-15), cráneo parcialmente conservado (basicranium) de un misticeto adulto; (4) MHN-UABCS_EcSj5/18/95 (Lámina 16-20), cráneo parcialmente conservado (basicranium) de un misticeto adulto. Los especímenes pertenecen a la Colección Paleontológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (MNH-UABCS).

Los siguientes especímenes descritos en la literatura publicada son el marco interno de comparación: –Familia Eomysticetidae– *Eomysticetus whitmorei* ChM PV4253; *Eomysticetus carolinensis* ChM PV4845 (Sanders y Barnes, 2002b); *Yamatocetus canaliculatus* KMNH VP 000,017 (Okasaki, 2012); –Familia Cetotheriopsidae– *Micromysticetus rothauseni* ChM PV5933 (Sanders y Barnes, 2002a); *Micromysticetus tobieni* JGU P1289, Rothausen, 1971 (Sanders y Barnes, 2002a); *Cetotheriopsis lintianus* OL 1999/27, von Meyer, 1849 (Sanders y Barnes, 2002a; Albers, 2010); *Mauicetus parkii*, Benham, 1942 (Benham 1937, 1942; Marples, 1956), especímenes OU 11573 y OU 22545 (Fordyce, 2005).

Materiales observados directamente en "fossil catalog in Geology Museum, University of Otago, Dunedin, New Zealand": Remingtonocetus harudiensis (replica), Zygorhiza kochii (replica), Simocetus rayi (replica), Mammalodon colliveri (replica), Janjucetus hunderi (replica), Aetiocetus polydentatus (replica), Mauicetus brevicollis (material original), Mauicetus parki (material original), Tohoraata raekohao (material original), Tohoraata waitakiensis (material original), Piscobalaena nana (replica), Caperea marginata (material original), Balaenoptera acutorostrata (material original).

Materiales observados directamente en el Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, Baja California Sur, México: *Balaenoptera edeni* (material original), *Chonecetus goedertorum* (replica), *Aetiocetus cotylalveus* (replica)

Acrónimos: **ChM**, Charleston Museum of Natural History, Charleston, South Carolina, USA; **JGU**, Institut für Geowissenschaften-Paläontologie, lohannes Gutenberg-Universität, Mainz, Germany; **KMNH** Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Kitakyushu, Japan; **MHN-UABCS**, Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma

de Baja California Sur, Baja California Sur, México; **OL**, Oberösterreichisches Landesmuseum, Linz, Austria; **OU**, fossil catalog in Geology Museum, University of Otago, Dunedin, New Zealand.

5.4 Estudio morfológico

La descripción anatómica y terminología se realizó con base en el trabajo de Mead y Fordyce (2009); también se utilizó como complemento la descripción detalladas de otros grupos de cetáceos de otras publicaciones (ej. Fitzgerald, 2011; Ekdale *et al.*, 2010; Deméré y Berta, 2008; Luo y Gingerich, 1999; Kellogg, 1936).

5.5 Nombres de las especies

Los nombres científicos no se instituyeron en este trabajo para evitar problemas y controversias taxonómicas futuras, esto acorde a los lineamientos establecidos por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, siglas en inglés) en los artículos 8 y 9 del capítulo 3, que establecen los criterios de valides para los nombres científicos con base en lo que constituye o no un trabajo publicado (http://iczn.org, 2014). La publicación formal de los especímenes está en proceso.

5.6 Medición, fotografías y esquemas

Debido a la amplia interpretación y formas para realizar las medidas craneales se proponen 140 medidas que permitan estandarizar el método de medición para misticetos primitivos (ver apéndice). Otras partes óseas (dentario, vertebras, bullas, perioticos, etc.) también requieren que se establezca una lista de medidas estándar. Las medidas aquí propuestas no se consideran completas y quizás requieran una revisión más exhaustiva, además de ser enriquecidas con otros detalles de la morfología de las ballenas dentadas. Para esta lista de medidas se tomó en cuenta la literatura siguiente: Perrin (1975), Emlong (1966), Barnes *et al.* (1994), Sanders y Barnes (2002a, b), Deméré y Berta (2008), Fitzgerald (2010), Okazaki (2012). La edición de fotografías se llevó a cabo usando software de fotografía (PHOTOSHOP® v.10), los esquemas y dibujos fueron realizados utilizando software de diseño (CorelDRAW X6®).

5.6.1 Sobre la técnica fotográfica

Para efectuar las interpretaciones y comparaciones morfológicas se tomaron fotografías en planos dorsal, ventral, lateral, frontal y posterior principalmente. Para contrastar las diferencias anatómicas mediante el uso de las imágenes se consideraron los detalles mencionados en la literatura. Además, se sugieren algunas indicaciones para la toma de fotografías con base en los siguientes argumentos:

- Tsai y Fordyce (2014a) manifiestan la importancia de tener precaución sobre la posición del vértice de las fotografías, ya que de no tomarse en cuenta que puede generar una inconsistencia en la observación entre la orientación del cráneo en el examen directo del espécimen y la figura en la literatura, lo que suele ser inevitable.
- Yamada et al. (2006) explican la necesidad de estandarizar el protocolo de fotografía para la publicación de imágenes debió a la abúndate información anatómica que esto ofrece. Ellos proponen el "eje bi-orbital" que comprende el punto más alto del borde lateral interno de la superfície de ambas orbitas, como un eje central de enfoque para tomar las fotografías de la longitud cóndilobasal (dorsal, ventral y lateral).

Sin embargo, este método para la toma de fotografías no es aplicable a la amplía morfología entre los cráneos de misticetos, especialmente los más primitivos. Bajo este punto de vista, se propone otra alternativa para tomar las fotografías de la longitud cóndilobasal (CBL) (Fig. 3). Uno de los principales fenómenos de interés en los cambios morfológicos de los cetáceos es el proceso de telescopización (Miller, 1923). Es claro que existe una diferencia de este proceso entre los taxa Mysticeti y Odontoceti, pero para poder entender con detalle el desarrollo temporal de esta morfología es necesario esquematizar adecuadamente los cráneos.

De acuerdo con lo anterior se sugiere tomar las fotografías de la CBL, en ejemplares primitivos y quizás también en ejemplares recientes, a partir del ápice del supraoccipital, tomando en cuenta la posición natural del cráneo en horizontal. En este punto se tiene una buena perspectiva de la morfología circundante que involucra el desplazamiento del escudo occipital, la dimensión de la fosa temporal, la posición del proceso cigomático del escamoso, el tamaño y forma de la fosa del escamoso, la región intertemporal y la parte media posterior del frontal; del mismo modo funciona como eje para la región ventral con sus elementos asociados.

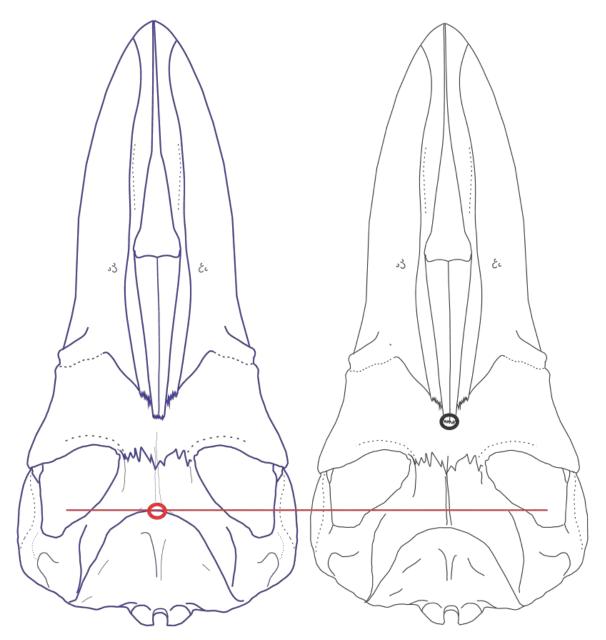


Figura 3. Ejemplo de como la posición del vértice de la fotografía cambia la perspectiva sobre la región posterior del cráneo. Los círculos marcan el vértice de enfoque y la línea permite ver el desplazamiento visual.

Cuando se toman las fotografías se tiene que entender la perspectiva, ya que esta cambia a lo largo de grandes objetos y al tomar distancia a partir de un punto dado (Fig. 4). En las fotografías de misticetos primitivos y otros cetáceos se debe especificar el foco central o punto medio de donde fue tomada cierta imagen. El punto de enfoque puede migrar en profundidad y a lo largo del objeto dependiendo la región de interés. El eje bi-orbital de Yamada *et al.* (2006) tiene dificultades debido a su posición relativa entre otros misticetos como *Eubalena australis*, *Caperea marginata* o *Balaenoptera borealis*, por ejemplo.

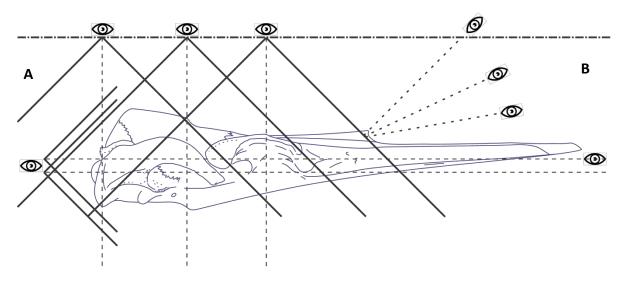


Figura 4. Esquema del desplazamiento visual a lo largo y alto de un cráneo cualquiera de misticeto; perspectiva del ojo en un punto alto, lateral y posterior (A); perspectiva del ojo en distintos ángulos: 45°, 25° y 10° (B).

5.7 Protocolo del análisis cladístico.

La relación filogenética se estableció mediante el enfoque de la cladística que aplica un análisis de máxima parsimonia, derivado de la sistemática filogenética de Emil Hans Willi Hennig. Este método utiliza directamente los caracteres estado con base en un criterio de optimización al construir los cladogramas que impliquen el menor número de pasos o cambios (San Mauro y Agorreta, 2010; Morrone, 2013). El análisis de datos (matriz de caracteres morfológicos) se elaboró con el software TNT v.1.1 (Goloboff *et al.*, 2003a, 2008), se aplicó la búsqueda tradicional con memoria para 10, 000 árboles, se estableció la adición gradual aleatoria de 10, 000 réplicas, más un árbol de inicio por el método de Wagner con un numero semilla de 1; se aplicó el algoritmo de intercambio "Tree Bisection Reconnection" (TBR), almacenando 10 árboles por replicación. Se utilizó el método de consenso estricto para los cladogramas resultantes.

Se usó la búsqueda tradicional de remuestreo de 2000 réplicas mediante un remuestreo simétrico con probabilidad de cambio del 33%, con resultados explicados en diferencia de frecuencias (GC "Group present/Contradicted") y como frecuencias absolutas para estimar el soporte de ramas (Goloboff *et al.*, 2003b). Todos los caracteres se consideraron con pesos iguales y fueron analizados como no aditivos, se mantuvo es estatus pesos *a priori* y el valor de k=3. Se usó la matriz elaborada por Fitzgerald (2010) con 123 caracteres y 22 especies, que tuvo como objetivo general esquematizar la filogenia de los misticetos primitivos dentados

con especial énfasis en la evaluación de *Mammalodon colliveri*. Se adhirió la codificación de caracteres de los cuatro ejemplares de este estudio, más los del espécimen *Yamatocetus canaliculatus* codificado con base en los artículos de Okazaki (1994, 2012). La matriz se usó con la finalidad de probar de manera preliminar que los especímenes son integrantes del clado Chaeomysticeti y reconocer *a grosso modo* su posición filogenética relativa entre los grupos codificados.

VII. Resultados

6.1

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

CETACEA, Brisson (1762)

NEOCETI, Fordyce & de Muizon (2001)

MYSTICETI, Gray (1864) sensu Cope (1869)

CHAEOMYSTICETI, Mitchell (1989)

EOMYSTICETOIDEA, Sanders & Barnes (2002)

Familia Indet.

gen. et. sp. nov.

Hypodigm. –MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo, colección paleontológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur. Cráneo pequeño (620 mm) de un queomisticeto juvenil parcialmente completo con fracciones de la bula timpánica y del periótico derecho, cuatro vértebras torácicas, una caudal y varios fragmentos de hueso (vértebra cervical, rostro). El ejemplar se encontró asociado al espécimen MHN-UABCS_EcSj1/29/142, posiblemente ambos fueron transportados y agrupados por efecto de los depósitos de tormenta lo que ocasionó su fosilización conjunta. El ejemplar fue colectado por Gerardo González Barba, Lawrence G. Barnes, James Goedert, el 10 de noviembre de 1999.

Localidad y Horizonte –San Juan de la Costa, Mesa Tesoro. La Paz, Baja California Sur, México. (24.4736611111 N, -110.6964611111 W). Se estima que el ejemplar pertenece a un horizonte de arenisca fosfática sobre la capa Humboldt, poco más arriba de los ~40 m en la columna estratigráfica (ver, Schwennicke, 1994; Fischer *et al.* 1995).

Formación - El Cien. Miembro San Juan.

Edad –La edad estimada de 28 a 25 Ma aproximadamente.

Diagnosis (Juvenil) -El cráneo del espécimen MHN-UABCS EcSj1/29/141, difiere de otros queomisticetos geológicamente más recientes por poseer rasgo primitivos más similares a basilosauridos. Presenta similitudes con otros queomisticetos de la familia Eomysticetidae y con misticetos dentados de la familia Aetiocetidae. Sus principales características son: huesos nasales largos en forma triangular (autapomórfia), múltiples forámenes infraorbitales (no es claro (?)), un proceso supraorbital del frontal amplio anteroposteriormente (similar a Y. canaliculatus), una región intertemporal corta con una cresta sagital fina, una constricción intertemporal transversalmente estrecha con margen dorsal redondo; supraoccipital con un margen anterior en forma semicircular (autapomorfia), una cresta externa del occipital prominente y gruesa, la presencia de un "proceso secundario del escamoso" (autapomorfía), un largo y estrecho proceso cigomático del escamoso que se extiende parasagitalmente más allá del ápice del supraoccipital con un arco bien definido en vista lateral (autapomorfía) que está casi en contacto con el proceso postorbital del frontal; los huesos nasales están elevados por encima de la maxila en su parte final anterior, unos orbitales relativamente amplios, un proceso postorbital del frontal grueso, una amplia fosa temporal con una extensa área de sujeción para los músculos temporales; unas elevadas cresta nucales cercanamente en vertical, unas cortas crestas basioccipitales en forma rectangular a bulbosas y poco prominentes, fosas glenoideas pequeñas, senos de la fosa pterigoidea pequeños (Figs. 5-9, Láminas A1-A4).

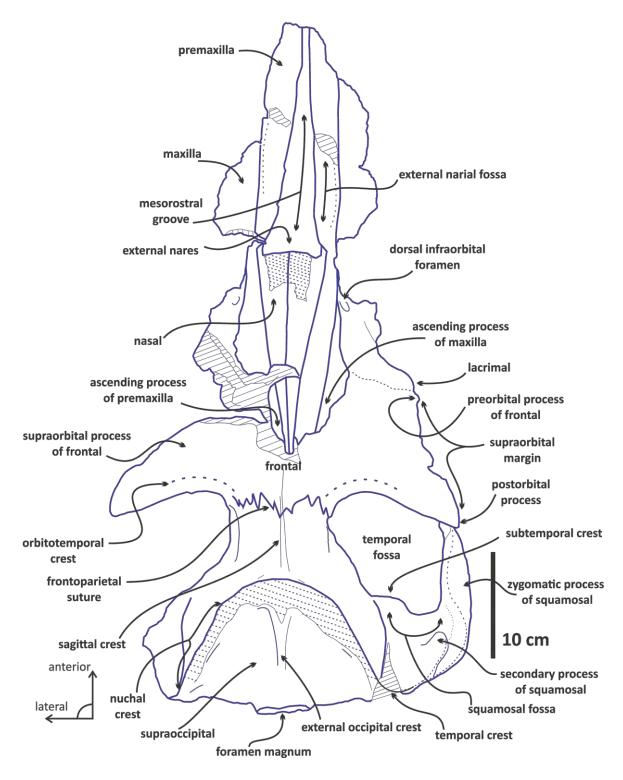


Figura 5. Esquema, vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas y puntuadas, marcan fracturas y erosión, respectivamente.

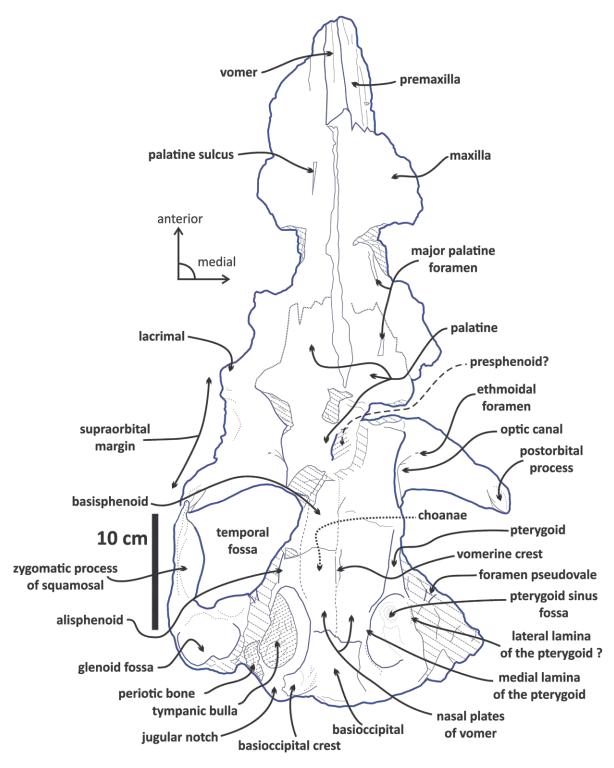


Figura 6. Esquema, vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas y puntuadas, marcan fracturas y erosión, respectivamente.

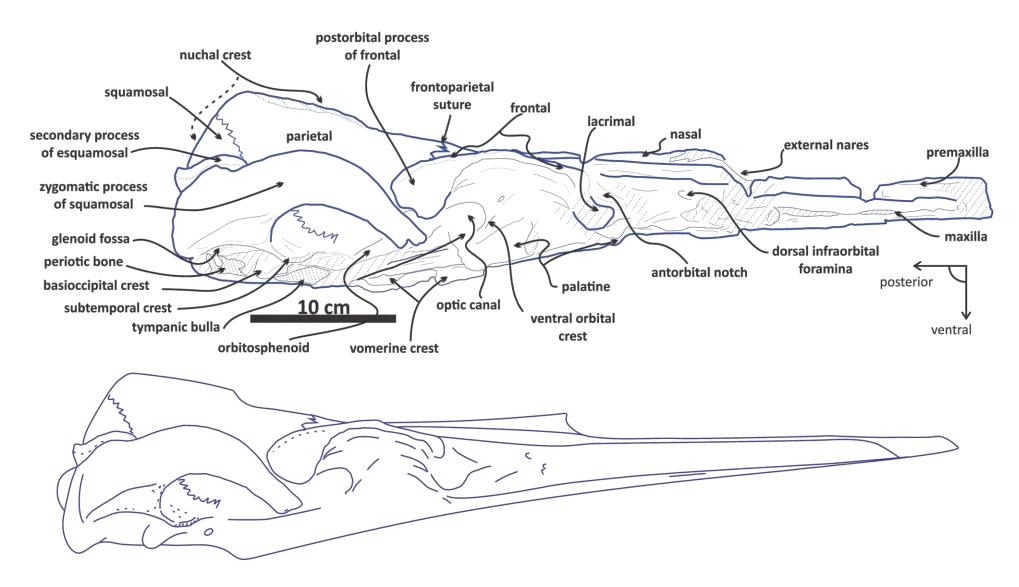


Figura 7. Esquema (arriba) y reconstrucción (abajo), vista lateral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo.

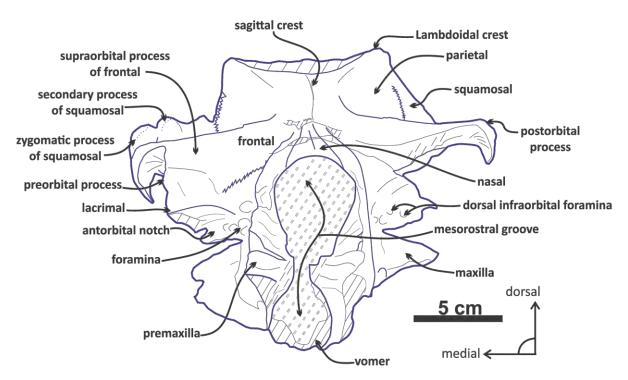


Figura 8. Esquema, vista frontal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión. El área sombreada con líneas puntuadas representa la matriz de roca.

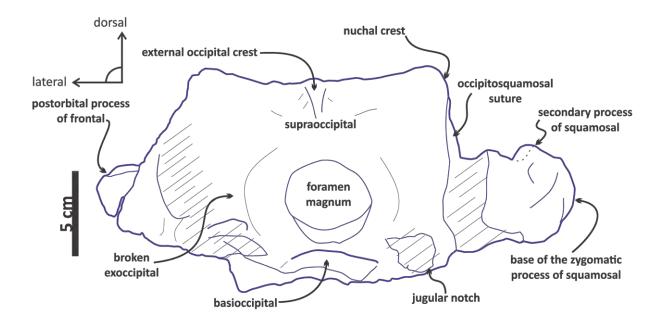


Figura 9. Esquema, vista posterior del cráneo, **MHN-UABCS_EcSj1/29/141**, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión, respectivamente.

DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA

Características generales

El cráneo, MHN-UABCS EcSj1/29/141, holotipo, está casi completo y tiene una longitud total preservada de 620 mm, se estima una longitud cóndilobasal entre 710 a 730 mm aproximadamente. En el rostro la maxila está incompleta y pocos detalles son visibles. Se observan el canal del forámen infraorbital, parte de la muesca antorbital y el lacrimal derecho, en su parte ventral se observan parte del vómer, el surco del palatino y el foramen mayor del palatino. El premaxilar está parcialmente completo pero carece de su ápice. El proceso ascendente de la premaxila y la maxila derechas están medianamente conservados; los nasales son largos con una apertura anterior más allá de la muesca antorbital, el frontal está completo en un ~80%, el proceso supraorbital izquierdo está incompleto y conserva el proceso postorbital. Las crestas orbitotemporales están bien definidas y poco erosionadas, la región intertemporal es corta longitudinalmente y relativamente robusta; los parietales están expuestos dentro de una fosa temporal amplia; el supraoccipital tienen forma semicircular con una cresta occipital externa relativamente gruesa; el exoccipital no está conservado. El escamoso derecho está presente con su fosa, más un "proceso secundario del escamoso" y el proceso cigomático. La región ventral esta medianamente conservada y son visibles las fosas del seno pterigoides, las placas nasales del vómer, una pequeña fosa glenoidea. Los remanentes de los forámenes pseudovales son ligeramente perceptibles; hay partes del complejo esfenoide (basisfenoides, alisfenoide, orbitosfenoide) y del palatino. Algunos surcos sanguíneos están presentes. El basioccipital es ligeramente cóncavo con una área pequeña de exposición; crestas basioccipitales pequeñas, rectangulares y medianamente erosionadas.

El cráneo presenta una ligera distorsión hacia la derecha resultado del proceso post mortem de fosilización (proceso diagenético). El espécimen no está completamente preparado y los detalles del complejo auditivo son inciertos, conserva una pequeña parte de la bula timpánica derecha y aparentemente una buena fracción del periótico. El cráneo posee suturas craneales relativamente laxas que indican los rasgos de un individuo juvenil, además de su tamaño. Debido a que no se tiene una línea ontogenética completa se desconocen sus etapas y forma adulta.

El espécimen, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, es reconocido como misticeto con base en los siguientes caracteres observados: margen lateral de la maxila delgado

dorsoventralmente, la superficie inferior de la maxila es plana y cóncava, proyección lateral del proceso antorbital con una cara escarpada en su margen anterior distinguible de la parte rostral de la maxila (inferida), expansión transversal del proceso descendente de la maxila que forma una placa infraorbital sin dientes (inferida), rostro ancho (usualmente en su base), nasales alargados (contraste con odontocetos), presencia de cresta orbitotemporal sobre la parte posterior del proceso postorbital del frontal para la sujeción del musculo temporal, crestas basioccipitales transversalmente gruesas, presencia de un foramen pseudoval que perfora el proceso falciforme del escamoso; seno pterigoides subesférico y restringido al basicráneo. Estos caracteres son reconocidos entre distintos autores (Miller, 1923; Fordyce y de Muizon, 2001; Uhen *et al.*, 2007; Fordyce, 2009c; Berta y Deméré, 2009; Fitzgerald, 2010).

Además, este ejemplar se distingue de arqueocetos y odontocetos por la particular estructura craneal de los misticetos que está ligada al fenómeno de la telescopización (ver Miller, 1923). Donde los huesos rostrales se mueven dorsalmente hacia la parte posterior tan lejos como la región interorbital, y ventralmente hay un desplazamiento posterior dentro de la órbita por parte de la maxila (Fordyce y de Muizon, 2001). En casi todos los grupos primitivos, el ápice del escudo occipital (supraoccipital) se dirige anteriormente tan lejos como la parte media de la fosa temporal (Uhen *et al.*, 2007). Este proceso implica el reacomodo de las narinas desde una posición muy anterior en el rostro, hasta un punto más posterior sobre las orbitas (Deméré y Berta, 2008). A diferencia de los odontocetos no se desarrollan las concavidades que dan espacio al melón y músculos nasofaciales (ver Geisler *et al.*, 2014).

El cráneo difiere de otros misticetos basales (Fig. 10) como Aetiocetidae por la ausencia de dientes, una fosa del escamoso profunda, dimensión craneal y rasgos juveniles. Es distinto de otros queomisticetos (Eomysticetidade, Cetotheriopsidae y *Mauicetus*) del Oligoceno por un singular supraoccipital con un margen anterior en forma semicircular. Este carácter es considerado primitivo y está presente en arqueocetos basilosauridos (ver Kellog, 1936; Uhen 2004), algunos misticetos dentados (Fitzgerald, 2010) y en *Titanocetus sammarinensis* (Bisconti, 2006). Además, presenta un par de huesos nasales de forma triangular, y una estructura aquí denominada "proceso secundario del escamoso", distinta a la prominencia del escamoso mencionada por Sanders y Barnes (2002a), estos elementos no han sido citados para cetáceos del Oligoceno.

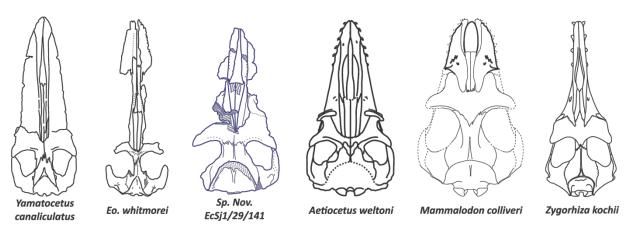


Figura 10. Comparación en vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo, con dos ejemplares de la familia Eomysticetidae (Okazaki, 2012; Sanders y Barnes, 2002b) izquierdo, con un ejemplar de la familia Aetiocetidae (Barnes *et al.*, 1994; Deméré y Berta, 2008), centro derecha; con un ejemplar de la familia Mammalodontidae (Fiztgerald, 2010) y un dorudontido (Basilosauridae) (Kellogg, 1936; Uhen, 2004, 2009), derecha.

El espécimen, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, al igual que muchos otros misticetos basales muestra algunas características primitivas similares a arqueocetos basilosauridos: apertura nasal externa en una posición anterior a las muescas antorbitales, nasales largos, parte anterior de los nasales elevados sobre el plano de la maxila y premaxila, proceso supraorbital del frontal en posición elevada con respecto a la línea del margen externo de la maxila, exposición de los frontales sobre el vértice craneal, prominente constricción intertemporal formada por unos parietales dorsalmente alargados, origen vertical del musculo temporal sobre el frontal, forámenes orbitales dispersos anteroposteriomente (no es claro (?)), caja craneana con la pared externa de los parietales de forma convexa, margen externo del supraoccipital en forma semicircular, telescopización poco o nada desarrollada, periótico y bulla no fusionados (inferido), proceso posterior del periótico corto (inferido), bula timpánica con un surco medio sobre su parte ventral y con un borde posterior bilobulado (?) (Fitzgerald, 2006, 2010; Uhen *et al.*, 2007; Berta y Deméré, 2009; Fordyce, 2009c).

Dada la descripción anterior, se debe mencionar la opinión de Robert Boessenecker acerca del ejemplar:

"It looks like an early Oligocene chaeomysticete -which I think is an eomysticetid - from the Alsea Formation of Oregon, a USNM specimen reported in an abstract by Uhen (2007: SVP abstract guidebook 27:3 supplement). Those tubercles on the posterior squamosal are quite interesting. Your specimen is much more archaic and aetiocetid-like than any of our NZ eomysticetids" (Boessenecker, com. pers. 03/04/2014).

Gracias a la observación anterior se comprendió más sobre la naturaleza del espécimen. Se desconoce la relación con el ejemplar de la Formación Alsea de Oregón, USA (Uhen, 2007).

Cráneo

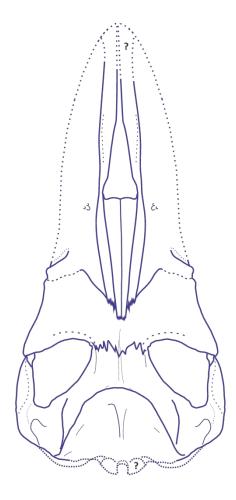


Figura 11. Reconstrucción de la vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo. La línea puntuada (rostro y cóndilos occipitales) marca los elementos ausentes, los signos (?) marcan la morfología incierta.

Rostro. –El rostro (funcional, desde el ápice de la premaxila hasta el nivel de la muescas antorbitales (Deméré y Berta, 2008)) representa aproximadamente cerca del ~55-53% de la longitud cóndilobasal. Utilizando los restos preservados de la maxila, fragmentos e impresiones en la matriz de roca se ha inferido que el margen externo del rostro tiene una forma triangular (Fig. 11), cercana a un etiocetido, el rostro pudo ser distinto en una forma adulta por cuestiones de heterocronía (Tsai y Fordyce, 2014a).

En contraste con otros especímenes juveniles de eomisticetidos (Boessenecker y Fordyce, 2013) y con el espécimen de Mauicetus parki (OU 22545, Fordyce com. pers. agosto 2014), el ejemplar tiene un rostro que varía en anchura (en su base), agudeza (hacia la punta), longitud El espécimen, MHNy tal vez en grosor. **UABCS** EcSj1/29/141, representa estado un ontogenético temprano que probablemente sufrió modificaciones hacia estadios maduros, esto tomando como base las observaciones de Boessencker y Fordyce (2013) sobre el crecimiento alométrico de sus ejemplares, y los efectos del proceso de heterocronía (Tsai y Fordyce, 2014a).

Premaxila. –La premaxila corre paralelamente al plano sagital y a lo largo del rostro de manera similar a *Eomysticetus* (Sanders y Barnes, 2002b), *Yamatocetus* (Okazaki, 2012) y *Ae. weltoni* (Deméré y Berta, 2008). El ancho transversal de las premaxilas decrece

posteriormente desde el ápice hacia su parte más posterior (longitud preservada 380 mm). La punta de las premaxilas no se ha conservado, y apenas es perceptible la sutura maxila/premaxila. 210 mm después de la apertura nasal, las premaxilas convergen sin tocarse. En este punto anterior los premaxilares están separados por un pequeño espacio (canal mesorostral). La superficie dorsal de la parte más anterior de las premaxilas (fosa externa de las narinas) es horizontal, suave y ligeramente cóncava. La fosa externa de las narinas del ejemplar tiene una gran área descubierta similar tal vez a Ae. weltoni. Seguido posteriormente, las premaxilas divergen dando origen a la cavidad mesorostral que se expande hasta la parte final anterior de los nasales, esta tiene una abertura que representa el ~28.76% de la longitud total estimada, y un 36.79% del ancho total estimado al nivel de la longitud media de la cavidad mesorostral. Poco antes del margen anterior de los nasales, la premaxila tiene una inflexión con un margen interno moderadamente cóncavo (parte posterior de la fosa externa de las narinas), el margen dorsal es romo y delgado, la cara lateral es recta y estaría cubierta por el margen medial de la maxila. Comparado con los eomysticetidos juveniles de Nueva Zelanda (Boessenecker y Fordyce com. pers. agosto 2014) y Mauicetus parki (OU 22545 Fordyce, com. pers. agosto 2014), la cavidad mesorostral es proporcionalmente más amplia en forma transversal y longitudinalmente más corta.

Cerca del margen lateral anterior de los nasales, la premaxila se eleva ligeramente por arriba del margen medial de la maxila (como en Aetiocetidae y *Eo. whitmorei*) y se estrecha transversalmente (1.154 mm), adyacente a la región de las narinas. La superficie dorsal de la premaxila se vuelve ligeramente convexa a lo largo de su línea media y se inclina levemente hacia el plano lateral. Posterior a esta región, la premaxilla se ensancha ligeramente hacia la longitud media de los nasales y se estrecha levemente hacia su parte posterior, mientras asciende gradualmente sobre el frontal en dirección al vértice craneal y termina en la parte media anterior del frontal a unos 20.13 mm antes que el margen posterior de los nasales. La posición final del proceso ascendente de la premaxila sobre el frontal no varía mucho de otros ejemplares descritos (eomisticetos y algunos etiocetidos). Posterolateralmente la premaxila articula con la maxila y posteromedialmente con el nasal. Las suturas de la premaxila entre el nasal y la maxila están poco fusionadas, quizás debido al estadio juvenil. En vista ventral la premaxila está expuesta cerca del final del rostro, en esta parte se observa el contacto y aprisionamiento en forma de V de las premaxilas sobre el vómer.

Maxila. –La mayor parte de la maxila se ha perdido y solo algunos detalles son visibles. En la parte dorsal de los fragmentos se muestra una forma dorsoventralmente delgada de la maxila. En la parte media posterior del rostro a 29 mm detrás del margen anterior de los nasales están presentes múltiples ductos sanguíneos: foramen dorsal infraorbital y dos forámenes esfenopalatinos. Adyacente a estos forámenes, del lado derecho, la maxila se expande posterolateralmente debajo del proceso supraorbital del frontal (origen la placa infraorbital) y asciende medialmente junto a la premaxila sobre el frontal. Debido a la poca preservación solo se observan rastros de la muesca antorbital, del proceso antorbital de la maxila, y de la placa infraorbital (parte ventral). La región facial, posteromedial a la muesca antorbital, tiene una superficie suave y ligeramente deprimida, se orienta paralelamente a la premaxila y se sobrepone al frontal. Aquí, el proceso ascendente de la maxila se extiende sobre la porción anteromedial del frontal en forma triangular, la sutura con el proceso ascendente de la premaxila es justa y ligeramente fusionada. La esquina posterolateral de la maxila y el borde anterior del proceso supraorbital en vista dorsal, están separados por una cuenca distintiva que es el espacio de recepción del lacrimal.

En la región ventral la superfície de la maxila es suave, transversalmente es más o menos plana en su parte medial y ligeramente cóncava en sus márgenes laterales, posteriormente hacia el nivel de las muescas antorbitales la concavidad es más pronunciada. Estos canales longitudinales darían espacio a las probables placas de sostén de las barbas. No es posible determinar la presencia de canales alveolares vestigiales (como en *Y. canaliculatus*), o forámenes laterales y su distribución, existen uno o dos pequeños ductos en los márgenes anteriores de la maxila en el lado izquierdo, pero son despreciables como evidencia. La maxila está fragmentada en su parte anterior donde se exponen el vómer y la premaxila, el contacto entre estos huesos es medianamente laxo. En el paladar las maxilas quizás estuvieron unidas estrechamente a lo largo de su longitud, evitando la exposición del envés de la cavidad mesorostral, similar a *Ae. weltoni* o *Y. canaliculatus*, esta característica primitiva no está presente en los misticetos modernos (Deméré y Berta, 2008). En la parte media anterior (lado derecho) se pueden observar restos de la ranura del palatino y en la parte media posterior se observan marcas del foramen mayor del palatino. El límite de la sutura entre la maxila y palatino no se ha conservado.

Nasales. –Los nasales tienen una longitud de 177.7 mm y representan aproximadamente poco más del 24% de la longitud total estimada del ejemplar. Se extienden posteriormente, alineados con la cresta sagital, hasta un punto en la parte media posterior del frontal a 20 mm por delante del nivel de la cresta orbitotemporal (la posición es similar a la de otros eomisticetoideos). La parte anterior se eleva sobre el plano de la maxila y el premaxilar, como en etiocetidos (Barnes et al., 1994) y Eo. whitmorei. La parte dorsal de los nasales corre anteroposteriormente hacia el vértice craneal formando una pendiente recta y suave, distinta a la forma ligeramente cóncava en *Eomysticetus* y algunos etiocetidos. La forma de los nasales es casi simétrica, con una superficie dorsal convexa en transversal, con unas suturas justas en la región internasal y nasal-premaxila. Tienen un aspecto triangular, este rasgo se considera una autapomorfía ya que la morfología difiere de otros queomisticetos del Oligoceno (e.g. Marples, 1956; Sanders y Barnes, 2002b), y también de algunos misticetos dentados (Aetiocetidae y Mammalodontidae) que usualmente poseen huesos nasales relativamente rectangulares. Se desconoce sí los nasales sufrieron cambios ulteriores durante el desarrollo ontogenético. En la esquina anterolateral de los nasales hay indicios de la prolongación en diagonal de un proceso en forma de cuña (visto lateralemente), que recae anteriormente sobre el margen medial de la premaxila poco antes de la elevación de la misma sobre la maxila, como en Eo. whitmorei. El ancho total de ambos nasales en su parte más anterior es de 59.2 mm y su ancho posterior es de 14.84 mm.

Frontal. –Los huesos frontales forman la pared anterior de la caja craneana y representan el área dorsal de contacto e interacción de los huesos nasales, premaxilares, maxilares y parietales (más supraoccipital), los cuales afectan la estructura craneal de los cetáceos (neocetos) (Miller, 1923). El espécimen, **MHN-UABCS_EcSj1/29/141**, mantiene una forma primitiva presente en arqueocetos basilosauridos (Kellogg, 1936; Uhen, 2004) y otros misticetos primigenios (ver Emlong, 1966; Barnes *et al.*, 1994; Sanders y Barnes, 2002b; Fitzgerald, 2006, 2010; Deméré y Berta, 2008), donde el frontal esta fusionado y expuesto dorsalmente en el vértice craneal formando una superficie horizontal, el techo de las orbitas.

Además, junto con los procesos supraorbitales mantiene una posición elevada en el cráneo con respecto a la línea del margen externo de la maxila como en otros especímenes primitivos (Fiztgerald, 2006; Uhen, 2007; Berta y Deméré, 2009). Al igual que en etiocetidos y eomisticetoideos la porción posteromedial de los huesos rostrales (nasales, premaxila,

maxila) se traslapan profundamente sobre el frontal, esto los distingue de los arqueocetos (Deméré y Berta, 2008). En misticetos más recientes, el frontal está dividido por la invasión de los huesos rostrales y el proceso supraorbital está por debajo del vértice craneal (Miller, 1923), este rasgo es considerado como una directriz en el desarrollo del musculo temporal y su consecuente relación con la alimentación por filtración (Fordyce *et al.*, 1994). El frontal está posteriormente unido a los parietales mediante una sutura frontoparietal (coronal) casi simétrica con interdigitaciones cortas que zigzaguean sobre la constricción intertemporal, no está claro si la sutura tiene una extensión triangular parietal-frontal como en *Aetiocetus* (Deméré y Berta, 2008). Sobre la parte media del frontal se puede observar una sutura fina y tenue alineada con la cresta sagital, no hay presencia de forámenes supraorbitales como en *Mammalodon colliveri*.

El proceso supraorbital derecho es el más conservado y se extiende lateralmente hasta el margen supraorbital, formando el techo de la cavidad orbital. La distancia medida en perpendicular desde el plano sagital del frontal hasta la parte media de la apertura del orbital es de ~120 mm (vista dorsal). El frontal es muy cercano en forma al presente en *Y. canaliculatus*; anteroposteriormente el proceso supraorbital es más amplio comparado con *Eo. whitmorei*, el cual muestra un proceso supraorbital más angosto con un margen anterior cóncavo y un margen del supraorbital también cóncavo (ver Sanders y Barnes, 2002b), no tan prominente como en etiocetidos. En el margen anterior la sutura frontomaxilar está poco conservada y aparenta una unión laxa. Anterolateralmente después del proceso preorbital poco desarrollado hay una depresión que da lugar al lacrimal, poco erosionado, con forma casi triangular, pequeño y ligeramente grueso, no es posible saber si estaba fusionado con el yugal; comparado con etiocetos este no es están prominente ni delgado (ver, Deméré y Berta, 2008). El proceso preorbital es relativamente grueso, no es pronunciado lateralemente y tiene forma lobular. Ésta prolongación del proceso preorbital del frontal está presente en arqueocetos y muchos otros cetáceos (Mead y Fordyce, 2009).

Posterolateralmente y levemente en dirección ventral se extienden los dos gruesos procesos postorbitales del frontal. En la vista lateral derecha, se observa que los procesos preorbital y postorbital están separados por un margen orbital dorsalmente arqueado (con una apertura longitudinal de ~82 mm), la cara lateral del proceso postorbital es verticalmente plana y triangular, aparentemente similar a la de algunos etiocetidos (*Ae. weltoni, Ae. cotylalveus*,

Ae. polydentatus) y ligeramente a Y. canalicuatus. En la parte dorsal, cerca del margen posterior del proceso supraorbital (a ~12 mm) nace la cresta orbitotemporal que forma el margen anterodorsal de la fosa temporal, es suave y se extiende paralela al margen posterior desde la esquina interior, formada entre el parietal y el frontal, hasta la base del proceso postorbital del frontal, no se extiende más allá ni se deprime sobre el frontal.

El frontal colinda posteriormente con el parietal, ventralmente con el orbitoesfenoides y el palatino. Dentro de la órbita, en vista ventral, el proceso supraorbital tiene una superficie lisa y la presencia de forámenes frontales no es clara. En la cara ventral del lacrimal la superficie está rota y no es perceptible la sutura con el yugal. Medialmente se observa la fractura de lo que sería la placa infraorbital de la maxila. Por debajo del proceso postorbital del frontal, en su margen interno hay un par de surcos poco profundos que se expanden en dirección posterior hacia la punta del proceso cigomático del escamoso, es probable que estos recesos dieran espacio al yugal en su conexión con el proceso cigomático del escamoso. La distancia entre el proceso postorbital y el zigomático es de 5 mm. En la pared lateral y por debajo del frontal se observa el canal óptico, pequeño dorsoventralmente (con un ancho de ~21.5 mm) y se extiende hacia la parte posterior dentro del orbitoesfenoides; un foramen etmoidal (el segundo no es perceptible) se abre anterolateralmente a ~15 mm y sobre la cresta orbital ventral (en *Dorudon* son distintivas la cresta orbital ventral y dorsal (Uhen, 2004)).

Parietal. -Los parietales del espécimen, MHN-UABCS EcSj1/29/141, están ampliamente expuestos entre las fosas temporales como en otros cetáceos basales (e.g. Pakicetus, Zvgorhiza kochii, Mammalodon, Aetiocetus, Eomysticetus, Mauicetus, Archaeodelphis), representan la superficie externa de la constricción intertemporal, entre la pared anterodorsal y lateral de la caja craneana. Al igual que en misticetos dentados (Deméré y Berta, 2008) el frontal y parietal están cercanamente al mismo nivel y ligeramente por debajo del ápice del supraoccipital. En vista dorsal la región intertemporal es corta y ligeramente robusta con un margen convexo. Difiere de la forma constreñida con cresta sagital afilada y forma ovoide de *Eomysticetus*; también es distinto de la morfología presente en 'Mauicetus' lophocephalus y Mauicetus parki (Benham, 1937, 1942; Marples, 1956; Fordyce, 2005), la región intertemporal de Mauicetus parki (espécimen adulto, OU 11573; y el espécimen juvenil OU 22545, Fordyce com. pers. agosto 2014) es más robusta con un borde dorsal estrecho con un delgado canal formado por los pliegues de los huesos parietales, esta estructura puede no considerarse como una cresta sagital.

Por detrás del margen posterior del proceso supraorbital del frontal, posterodorsal al canal óptico, y sobre los costados de la parte anterior de los parietales, al nivel de la constricción intertemporal y ventralmente a la altura de la terminación de la sutura frontoparietal hay una depresión por cada lado, que aquí es denominada "receso del proceso coronoides". El espécimen, MNH-UBACS_EcSj1/29/142 (ver más adelante), y *Ae. polydentatus* (replica, OU 22569-AMP12) también presenta estas hendiduras. *Zygorhiza kochii, Mammalodon y Janjucetus, Mauicetus* y otro eomisticetoideo (OU 22163, Boessenecker com pers. agosto 2014) espécimen de Nueva Zelanda no presentan este carácter.

En el espécimen, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, ambos parietales están estrechamente unidos en la región intertemporal, presenta una sutura sagital perceptible sobre una delgada y baja cresta sagital de borde romo, que se extiende hasta poco antes del margen posterior de los nasales, la cresta sagital es un carácter que el ejemplar comparte con otros misticetos basales y arqueocetos (Fitzgeral, 2006; Kellogg, 1936). Aparentemente no hay un hueso interparietal presente. La caja craneana es poco robusta y pequeña, con las paredes laterales (parietales) ligeramente convexas y verticales, no son lateralmente cóncavas o arqueadas como en los ejemplares, MHN-UABCS EcSj5/06/31 y MHN-UABCS EcSj5/18/95 (ver más adelante), está característica es de los desarrollados taxones superiores del clado Mysticeti (Sanders y Barnes, 2002b). Los parietales están rodeados generalmente por el frontal, el escudo occipital, el complejo esfenoides y escamoso (Mead y Fordyce, 2009). En la parte posterodorsal los parietales forman junto con el escamoso y el supraoccipital las crestas nucales poco prominentes sobre la fosa del escamoso, en este punto las crestas nucales se elevan en una aparentemente posición casi vertical (lamina A4: A) similar a Basilosauridae, Mammalodontidae o Ae. cotylalveus, lo que contrasta con otros queomisticetos del Oligoceno como Eomysticetus, Yamatocetus, Cetotheriopsis y Mauicetus.

Supraoccipital. –Por arriba de los parietales y el escamoso se expande anteroposteriormente el supraoccipital que abarca la mitad de la caja craneana (vista dorsal). El margen anterior del supraoccipital es semicircular (Fig. 12), este rasgo que resalta en el ejemplar y que se presenta en basilosauridos, mammalodontidos, algunos etiocetidos y en espécimen *Titanocetus sammarinensis* (Bisconti, 2006) del Mioceno de Italia es conocido con

este carácter primitivo, el resto de los misticetos presenta comúnmente una forma triangular (Fitzgerald, 2010). La forma del supraoccipital y su área se asocia con la sujeción de la musculatura epaxial para la dorsoflexión de la cabeza y resistencia al movimiento mandibular (Fitzgeral, 2006). El margen anterior del supraoccipital sobrepasa ligeramente el margen anterior de la fosa del escamoso y la cresta subtemporal. Dorsalmente el supraoccipital no tiene una depresión en su parte media posterior como en *Eomysticetus* (ver Sanders y Barnes, 2002b).

El área semicircular es pequeña y tiene una pendiente ligeramente elevada no mayor a un ángulo de ~40°, muy distinta de los basilosauridos y *Janjucetus*. En su parte media sagital presenta una gruesa cresta externa del occipital, anteriormente ancha y estrecha posteriomente, que divide sagitalmente al supraoccipital en su parte media anterior. A los costados de la cresta externa del occipital se forman dos pequeñas depresiones someras casi ovales. Otros queomisticetos como *Cetotheriopsis lintianus* o *Eo. carolinensis* presentan rasgos similares pero más marcados (Sanders y Barnes, 2002a,b). En vista posterior el cráneo carece de los cóndilos occipitales y solo quedan remanentes del exoccipital. Tan solo son visibles la apertura circular del foramen magnum y una mal conservada muesca jugular.

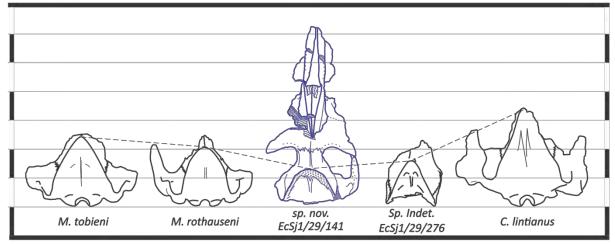
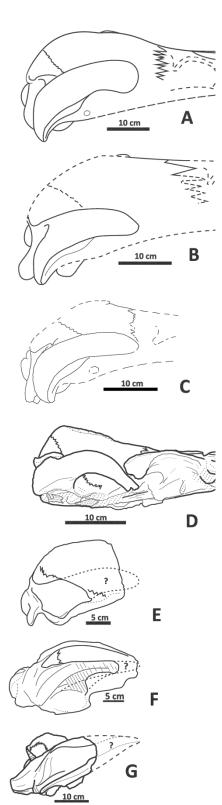


Figura 12. Vista dorsal cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo. Comparación con otras formas probablemente juveniles de queomisticetos (*Micromysticetus*); MHN-UABCS_EcSj1/29/276 representa los restos de la caja craneana de un eomisticeto juvenil, no descrito; *Cetotheriopsis lintianus* representa un elemento adulto. Obsérvese las dimensiones del supraoccipital. Escala real aproximada, las barras y espacios laterales tiene una escala de 10 cm.



Escamoso. –El hueso escamoso derecho es el que se ha preservado más completamente, este se conecta dorsomedialmente con el parietal, ventralmente colinda el pterigoides, y anteromedialmente con aliesfenoides y el parietal. La placa escamosa se extiende lateralmente y carga con el proceso glenoideo, la fosa glenoidea (fosa mandibular), el proceso postglenoideo, con el proceso cigomático del escamoso y la región del oído (Mead y Fordyce, 2009). Dorsalmente el escamoso presenta una cresta subtemporal notoria y convexa, una fosa del escamoso anteroposteriormente estrecha y cóncava sin la fosa secundaria presente en otros eomisticetoideos (Eomysticetus, Yamatocetus y eomisticetoideos de Nueva Zelanda: espécimen OU 22163, Boessenecker com pers. agosto 2014). No es claro si el desarrollo de la fosa secundaria del escamoso es resultado de estadios ontogenéticos ulteriores más maduros, pero es probable que esta esté ausente entre algunos grupos de eomisticetoideos. Las observaciones hechas sobre Micromysticetus sugieren que probablemente este género es una forma juvenil de Eomysticetus (Boessenecker y Fordyce, 2013), pero la presencia de una fosa secundaria del escamoso no está reportada para el género (ver Sanders y Barnes, 2002a).

Dorsal a la fosa del escamoso en su parte posterior y cerca del margen posterolateral del escamoso se proyecta una porción de hueso de la cresta temporal en forma de la punta de un dedo, esta proyección es llamada aquí con un nuevo término "proceso secundario del escamoso", este

Figura 13. Comparación lateral del basicráneo, procesos zigomáticos del escamoso a la misma dimensión. (A) *Eo. whitmorei* (B) *Eo. carolinensis* (C) *M. rothauseni* (D) juvenil, **MHN-UABCS_EcSj1/29/141**, holotipo, y (E) *M. tobieni* (F) *C. lintianus* (G) cráneo, **MHN-UABCS_EcSj5/06/31.** Las líneas puntuadas representan los elementos ausentes, el signo '?' marca la morfología desconocida.

rasgo es una autapomorfía del espécimen, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, que contrasta con la denominada prominencia del escamoso mencionada por Sanders y Barnes (2002a) para *Micromycticetus*. De acuerdo con Sanders y Barnes (2002b) la prominencia también está presente en *Eomysticetus* y es homologa en forma de pliegue o flexión de las cresta nucales que corren dorsalmente a la fosa y terminan sobre el proceso cigomático del escamoso, no obstante puede que esto no sea completamente cierto (ver más adelante, discusión).

Seguido al proceso secundario del escamoso se desarrolla un proceso cigomático del escamoso relativamente delgado dirigido parasagitalmente, con una línea temporal visible que lo recorre dorsalmente, el ápice desciende por debajo del proceso posterorbital del frontal sin tocarse. El proceso cigomático, en transversal, esta inflamado dorsalmente en su parte media de su longitud y se estrecha en su parte ventral formando un margen afilado. Visto ventralmente, se observa que la parte dorsal tiene un margen externo recto y que el cuerpo medio se extiende medialmente hacia la fosa temporal. La porción anterior del proceso cigomático es transversalmente plana con una ligera muesca lateromedial en la punta, la cual es la articulación para la parte posterior del jugal.

Visto lateralmente el proceso cigomático tiene posteroventralmente en su base un flanco lateral plano y triangular; la cara lateral es relativamente recta y se curva anteriormente formando un arco bien definido, verticalmente tienen un grosor homogéneo que decrece anteriormente (Fig. 13). Comparado con otros queomisticetos del Oligoceno como eomisticetoideos (*Micromysticetus*, *Eomysticetus*, o *Yamatocetus*), el proceso cigomático no presenta la flexión dorsal en diagonal ni la superficie convexa y plana, difiere en la longitud, en la posición del ápice, y en el curvatura del proceso cigomático del escamoso. Dorsalmente es distinto de la proyección anterolateral del proceso cigomático presente en *Eomysticetus*, *Pelocetus* y en el cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31 (ver más adelante). Se diferencia de recientes balaenopteroideos, por tener un proceso cigomático menos robusto y nada cónico (transversalmente).

En vista lateral, en el margen posteroventral del proceso cigomático puede observarse parte del proceso posglenoideo, este se diferencia de *Eomysticetus y Micromysticetus*, al ser poco pronunciado por efecto de la concavidad de la fosa glenoidea. Ventralmente y anteromedialmente no muy lejos de la cresta subtemporal se observa un canal que formaría la parte del formen oval, el cual conduce principalmente al nervio mandibular. El foramen oval

aparentemente descansa entre el escamoso y el aliesfenoides, la sutura entre estos huesos no es clara. La posición del foramen oval es distinta a la forma primitiva en *Zygorhiza kochii* (Kellog, 1936) y *Durodon atrox* (Uhen, 2004), en el que solo forma parte del escamoso.

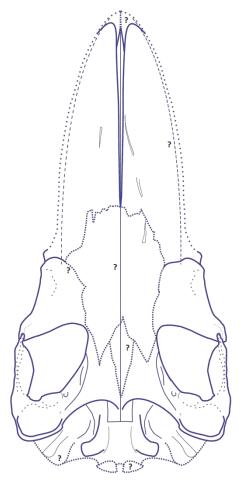


Figura 14. Reconstrucción de la vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo. Las líneas puntuadas (rostro y basé craneal) maraca los elementos ausentes, los signos (?) marcan la morfología incierta.

Ventral al pliegue de la cresta subtemporal y lateralmente al canal del foramen oval hay una depresión, posteriormente a la depresión se encuentra una amplia y casi semicircular fosa glenoidea con un margen externo mayormente redondo y limitada posteriormente por un proceso glenoideo delgado y fragmentado; lateromedialmente el proceso falciforme del escamoso no se ha conservado. La fosa glenoideas del espécimen, MHN-UABCS EcSj1/29/141, difiere de la forma presente en etiocetidos (Ae. polydentatus, C. goedertorum, Ae. tomitai), que es más pequeña, estrecha y profundamente cóncava; difiere de la fosa glenoidea de Eomysticetus, **Yamatocetus** Micromysticetus, que es más oval sobre un proceso glenoideo más rectangular y de margen externo recto.

El proceso postglenoideo es delgado (distinto a etiocetidos), poco prominente ventralmente, y está fragmentado. Posteriormente están ausentes el meato auditorio externo y el exoccipital. Medialmente el escamoso conecta con el fragmento pterigoides.

Vómer. –El vómer está expuesto solo en la parte ventral y corre a lo largo del eje sagital, está apresado flojamente por el margen medial de los

premaxilares y ventralmente "cubierto" por las maxilas (Fig. 14). Cerca de la punta el vómer es visible y su parte anterior se estrecha hasta terminar en una forma aguda, la punta está rota. La poca preservación de la región ventral muestra parte del vómer en la parte media posterior, el contacto con el palatino y preesfenoides no es claro. Posteriormente es visible la cresta vomerina aunque poco preservada. Las placas vomerinas están en contacto anteriormente con

el basiesfenoides (la sutura no es clara), posteriormente se traslapan con el basioccipital y están limitadas lateralmente por las láminas mediales del pterigoides.

Palatino. –Ambos palatinos están poco preservados junto con los márgenes que los conectan anteriormente a las maxilas, lateralmente al orbitoesfenoides, posteriormente con el vómer y pterigoides. En la parte media la fragmentación permite observar los restos del vómer, los moldes del pasaje nasal, partes del hueso esfenoides que deberían estar cubiertos por el palatino. Es incierta la configuración de las estructuras palatinas y elementos adyacentes, quizás sean semejantes a *Y. canalicualtus*. La mayoría de los materiales descritos de queomisticetidos del Oligoceno carecen de estas partes.

Hueso esfenoide. –El hueso esfenoide está formado por el preesfenoides, orbitoesfenoides, aliesfenoides y basiesfenoides (Mead y Fordyce, 2009). Partes del hueso cilíndrico preesfenoides están brevemente expuestas ventralmente, la lámina ventral de este hueso se extiende anteriormente y dorsal a la fragmentada cresta vomerina. Dorsomedialmente articula con el orbitoesfenoides y posteriomente con el basiesfenoides. Las suturas entre estos huesos no son claras.

Lateralmente el orbitoesfenoides se expone en la pared orbital (Fig. 15), el cual articula anteriormente y dorsolateralmente con el frontal, ventralmente con el frontal, posterolateralmente con el parietal, posterior y posteroventralmente con el aliesfenoides y basiesfenoides. Las suturas son indistintas entre los hueso. Como en *Mammalodon culliveri* (Fitzgerald, 2010), es probable que la distinción del límite anterior del orbitoesfenoides lo marquen los forámenes etmoidales. El orbitoesfenoides continua posteroventralmente y medialmente al parietal formando la pared medial del canal óptico, ventralmente limitado por una cresta orbital ventral; el foramen óptico y canal de la arteria oftálmica no están descubiertos.

El aliesfenoides es notorio sobre la superficie ventral del cráneo, es probable que estuviese expuesto en la parte externa del cráneo, como en basilosauridos (Kellogg, 1936) y mammalodontidos (Fitzgerald, 2010). Posteromedialmente la sutura con el escamoso no es perceptible, aparentemente el foramen oval es compartido por estos huesos y es visible un canal del nervio trigeminal; el aliesfenoides parecer estar excluido de la cresta subtemporal. Ventralmente forma parte del techo de la fosa del seno pterigoides.

En la parte media de la caja craneana se exponen partes del basiesfenoides, anteroventralmente en la superficie, este está cubierto por las placas nasales del vómer. Articula anteriormente con el preesfenoides, lateralmente con el pterigoides y el aliesfenoides y posteriormente con el basioccipital, el limite posterior del basiesfenoides lo marca el margen en transversal de las placas nasales del vómer cerca de la base de las crestas basioccipitales. No se observan rasgos de forámenes.

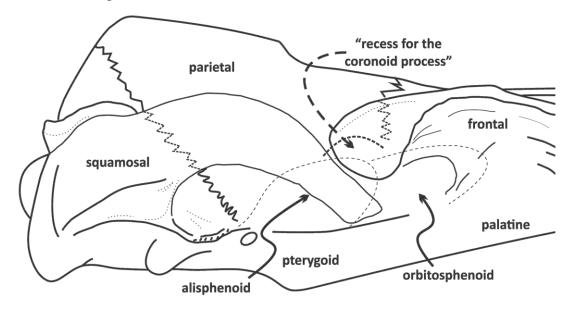


Figura 15. Esquema lateral posterior del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, del probable arreglo de las estructuras del hueso esfenoide y los elementos adyacentes en la pared lateral del cráneo.

Pterigoides. –El pterigoides está expuesto en la superficie ventral del cráneo y articula anteriormente con el palatino y en parte con el preesfenoides, medialmente al basiesfenoides y vómer, dorsalmente al aliesfenopides, posteriormente al basioccipital y a una parte del escamoso. El pterigoides esta medianamente conservado; y forma la pared lateral y parte de la pared dorsal del pasaje nasal (coana) (ver, Mead y Fordyce, 2009). En el espécimen, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, el pterigoides delinea el extremo anterior y anteromedial de la fosa del seno pterigoides. El hamulus y otras delicadas láminas no se conservaron, solo se observan restos de las láminas lateral y medial.

La fosa del seno pterigoides es oval con un piso cóncavo y suave, y se extiende ampliamente en dirección posterior hasta poco antes de la apertura de la muesca paroccipital junto a la fosa del periótico. Existen diferencias en la forma del pterigoides con otros queomisticetos descritos del Oligoceno, por ejemplo, el canal del nervio trigeminal es

anterolateral a la fosa del seno pterigoides cercano a la lámina lateral, este canal (o ramificación) del foramen oval no limita anteriormente a la fosa, como aparentemente se observa en *Micromysticetus tobieni* (Sanders y Barnes, 2002a: Fig. 4), en *Micromysticetus rothauseni* este rasgo es incierto; y en comparación con *Mauicetus parki* (OU 11573, adulto) el canal tiene una posición similar que lo excluye de la fosa. El carácter primitivo que limita anteriormente a la fosa del seno pterigoides puede observarse *Cynthiacetus peruvianus* (Martinez-Caceres y de Muizon, 2011: Fig. 4), aparentemente está presente en *Mammalodon colliveri* (Fitzgerald, 2010: Fig. 9, 22). Comparado con *Mauicetus parki* (OU 11573, adulto) la fosa del pterigoides tiene un menor volumen y longitudinalmente es pequeña.

Basioccipital. –El basioccipital está conservado medianamente y está presente en la base posterior del cráneo. Estaría limitado posterolateralmente por el exoccipital y posteriormente por los cóndilos occipitales, anteriormente conecta con el basiesfenoides y quizás con parte del aliesfenoides. Posterior a las placas nasales del vómer se observa una superficie en forma de trapecio, rugosa o con estrías, ligeramente cóncava que se extiende sobre los costado de las crestas basioccipitales, la superficie más posterior y que estaría en contacto con la base de los cóndilos occipitales es lisa. Estos rasgos son distintos a lo observado en *M. rothuaseni* (Sanders y Barnes, 2002a: Fig. 8), donde la superficie ventral es lisa. De acuerdo con lo descrito para *Ma. colliveri* (Fitzgerald, 2010: 398) el basioccipital puede dividirse en el horizonte anteromediano de la parte basilar, el cual representa la superficie posterior del basicraneo; y en la parte ventrolateral del sobresaliente tubérculo muscular del basioccipital, el cual se desarrolla en la prominente cresta basioccipital.

Siguiendo esta división, en la parte anterior de la región basilar se observa la sutura con el basiesfenoides, la cual yace dorsal al margen posterior de las placas nasales del vómer, a la altura de la parte más anterior de la base de las cresta basioccipital. Las crestas nacen ventrolateralmente y su pendiente se eleva posteriormente de forma recta hasta curvarse lateralmente en un punto cerca del nivel del proceso postglenoideo. Las crestas son bulbosas y ligeramente rectangulares, distintas a *Micromysticetus* (Sanders y Barnes, 2002a: Fig. 4, 8), son poco prominentes, relativamente gruesas y cortas longitudinalmente, aunque están algo erosionadas. De acuerdo con Fitzgerald (2010), la parte ventromedial de las crestas sirve de inserción a la musculatura flexora del cuello (*m. longus capitis*) y al inicio anterodorsal de los músculos constrictores faringeales.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

CETACEA, Brisson (1762)

NEOCETI, Fordyce & de Muizon (2001)

MYSTICETI, Gray (1864) sensu Cope (1869)

CHAEOMYSTICETI, Mitchell (1989)

EOMYSTICETOIDEA, Sanders & Barnes (2002)

Familia Indet.

gen. et. sp. nov.

Hypodigm. –MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo, colección paleontológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur. Cráneo parcialmente completo de un queomisticeto adulto con fragmentos de los maxilares, del proceso supraorbital derecho (frontal), de la mandíbula izquierda, fragmento de la base del proceso cigomático del escamoso derecho. Atlas, axis, 3° vértebra cervical, 4° vértebra cervical, ocho vértebras torácicas, ~4 vértebras lumbares. El ejemplar se encontró asociado al ejemplar MHN-UABCS_ECSj1/29/141, posiblemente ambos fueron acarreados por efecto de los depósitos de tormenta, lo que ocasionó su fosilización conjunta. Ejemplar colectado por Gerardo González Barba, Lawrence G. Barnes, James Goedert, el 10 de noviembre de 1999.

Etimología. –El nombre específico hace alusión a su procedencia de la Tierra, dado que los fósiles son resultado de procesos geológicos.

Localidad y Horizonte –San Juan de la Costa, Mesa Tesoro. La Paz, Baja California Sur, México. (24.4736611111 N, -110.6964611111 W). Se estima que el ejemplar pertenece a un horizonte de arenisca fosfática sobre la capa Humboldt, poco más arriba de los ~40 m de la columna estratigráfica (ver, Schwennicke, 1994; Fischer *et al.* 1995).

Formación –El Cien. Miembro San Juan.

Edad –La edad estimada de 28 a 26 Ma aproximadamente.

Diagnosis –Cavidad mesorostral larga (360 mm, preservado) y ancha (mayor amplitud transversal, 96.1 mm) (más grande que *Eo. whitmorei*, y *Y. canaliculatus*) –autapomorfía, premaxila con un proceso ascendente de la premaxila triangular y ampliamente extendido sobre el frontal (autapomorfía), huesos nasales estrechos (46 mm margen anterior y margen posterior 22.7 mm, en transversal) –autapomorfía; nasales alineados en horizontal con la maxila y premaxila (como en *Y. canaliculatus*), proceso ascendente de la premaxila más allá del margen final posterior de los nasales (autapomorfía), proyección fronto-nasal en forma triangular (autapomorfía), región intertemporal corta (~170 mm) comparada con *Eomysticetus whitmorei* (192 mm), una fosa temporal larga (~410 mm) con parietales ampliamente expuestos, las crestas nucales sobresalen ligeramente por arriba de la fosa del escamoso, supraoccipital largo de forma triangular y agudo, presenta cresta externa del occipital (Fig. 16-19; Láminas A5-A9).

DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA

Características generales

El cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo, está poco conservado y su longitud preservada es de 1110 mm. El rostro se ha perdido casi completamente, muy pocos detalles son visibles. La maxila está en su mayoría ausente y se conservan varios fragmentos sueltos, la premaxila izquierda es la más completa (~680 mm) y carece de ápice. La premaxila presenta un proceso ascendente que se extiende ampliamente sobre el frontal, con un margen final posterior alineado con la cresta orbitotemporal, presenta nasales largos y muy angostos comparados con *Eo. whitmorei* y *Y. canaliculatus*. Las dimensiones del frontal y su extensión no son claras, fragmentos del proceso supraorbital del frontal indican una forma aparentemente amplia, con una superficie dorsal ligeramente plana a convexa, el grosor de su parte más distal (margen del supraorbital) es de 11 mm. La sutura frontoparietal es poco simétrica sin otros rasgos aparentes, la región intertemporal esta fracturada en su parte dorsal, es incierta la presencia de una cresta sagital. En corte transversal puede considerarse que la constricción intertemporal es más redonda que ovoide, poco distinta a la de otros eomistiticetos, es relativamente gruesa y sin forma afilada.

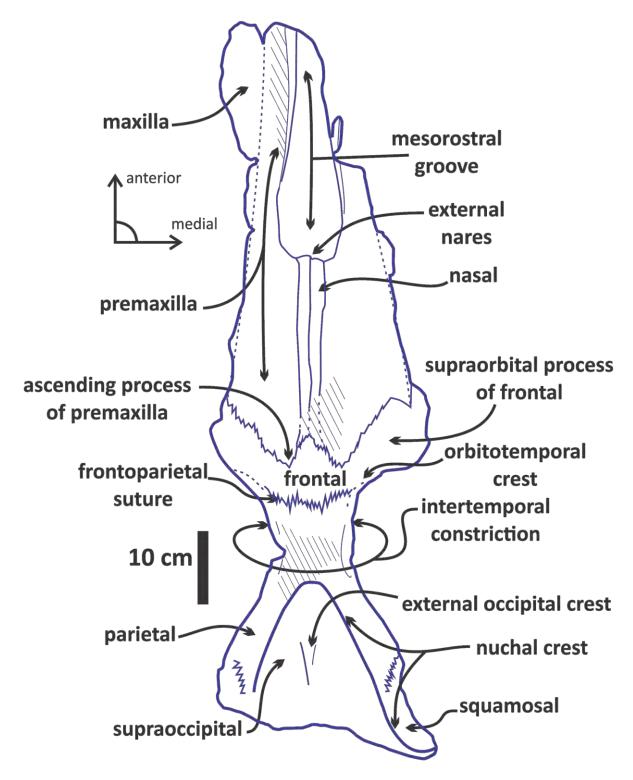


Figura 16. Esquema, vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión.

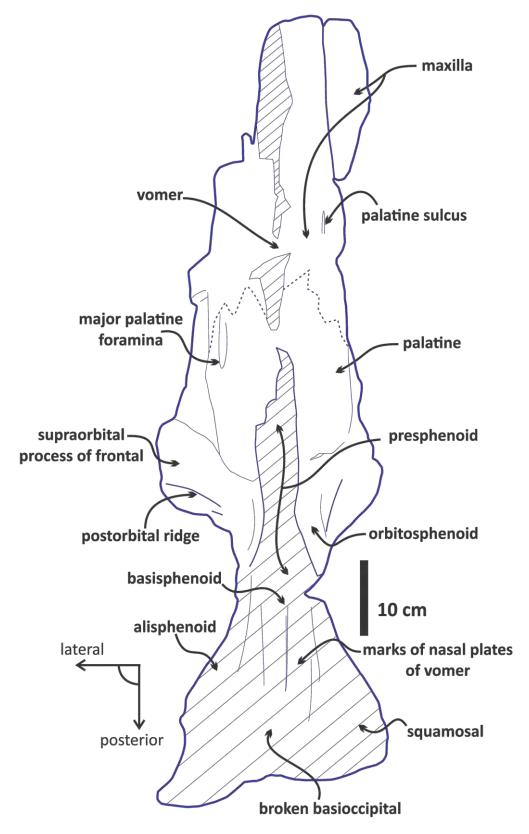


Figura 17. Esquema, vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión.

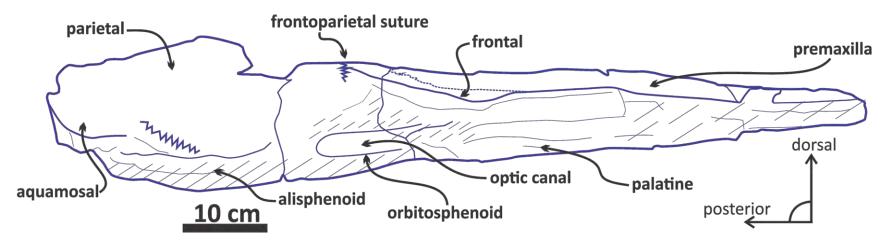


Figura 18. Esquema, vista lateral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión.

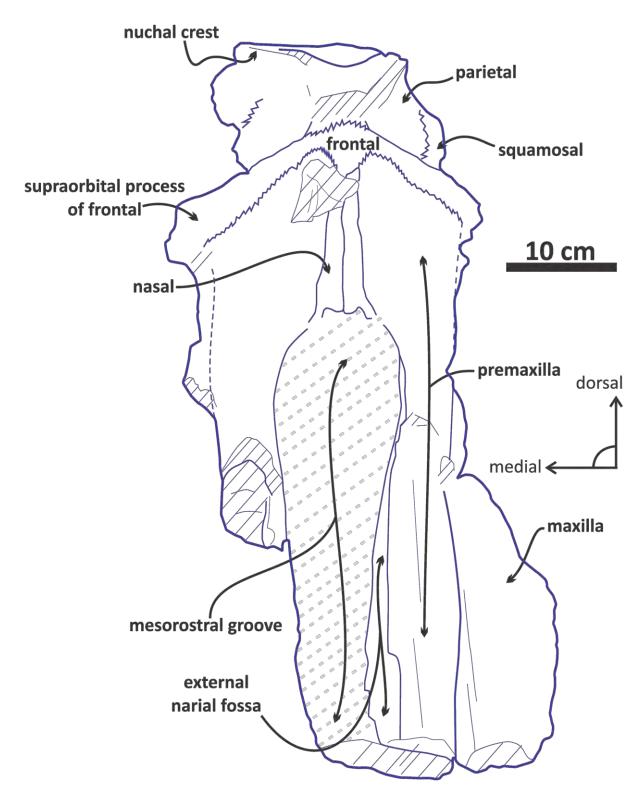


Figura 19. Esquema, vista frontal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión.

El supraoccipital se extiende largamente anteroposteriormente y está mal conservado, poco más atrás del ápice se observa una elevación larga y pequeña que representa los restos de una cresta externa del occipital, no presenta la depresión posterior o declive abrupto del supraoccipital que describe Sanders y Barnes (2002b) para *Eomysticetus*. No se ha conservado la región de los cóndilos occipitales ni las partes del exoccipital, tan solo se ve la abertura del foramen magnum. El escamoso y sus partes están ausentes en su mayoría, tan solo se preservan algunos fragmentos del proceso cigomático. En la parte ventral son distinguibles la maxila, parte del vómer, palatino, y partes del hueso esfenoides. Los elementos poscraneales (vértebras cervicales, torácicas y lumbares), fragmentos de la mandíbula y otros restos craneales no están preparados para una detallada descripción. Los caracteres del complejo auditivo son inciertos.

Al igual que el espécimen, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, el espécimen MHN-UABCS_EcSj1/29/142 es reconocido como un misticeto, aunque mucho de los elementos diagnósticos se han inferido. Algunos detalles observables en el cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, son el margen lateral delgado dorsoventralmente de la maxila, la superficie inferior de la maxila es plana y cóncava, la proyección lateral del proceso antorbital, el rostro ancho (usualmente en su base), nasales alargados (contraste con odontocetos), presencia de cresta orbitotemporal sobre la parte posterior del proceso postorbital del frontal para la sujeción del musculo temporal.

El cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, difiere de otros misticetos dentados de manera general por la ausencia de dientes y dimensión craneal (contraste con etiocetidos, mammalodontidos y llanocetidos). Además comparte algunas características primitivas similares a los arqueocetos basilosauridos (anteriormente citadas para el espécimen, MHN-UABCS_EcSj1/29/141). Es similar a los géneros *Eomysticetus*, *Yamatocetus* (rasgos dorsales del cráneo): un supraoccipital en forma triangular (relativamente agudo) que se extiende más allá del margen anterior de la fosa del escamoso, región intertemporal alargada, con parietales ampliamente expuestos y una gran fosa temporal, el frontal es relativamente plano en su parte medial, procesos supraorbitales ligeramente convexos dorsalmente en su parte distal; y los huesos nasales son largos y se extienden más allá de la muesca antorbital. Es completamente distinto al robusto espécimen de *Mauicetus parki* (OU 11573, adulto), al tener una morfología más esbelta con una región intertemporal y supraoccipital más estrechos. Se diferencia de *C*.

lintianus principalmente en el tamaño de las fosa temporal, en la altura de la caja craneana, y en la exposición de los cóndilos occipitales (Fig. 20).

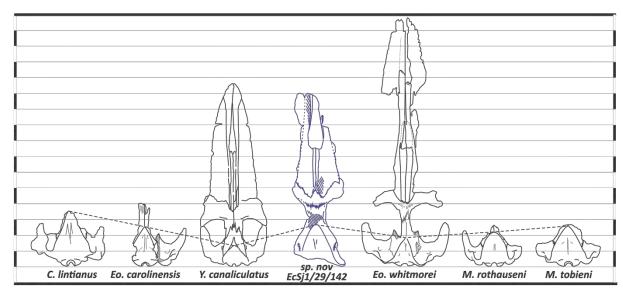


Figura 20. Comparación en vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo, con los ejemplares de la familia Eomysticetidae (Sanders y Barnes, 2002b; Okazaki, 2012), *Eo whitmorei, Eo. carolinensis*, Y. *canaliculatus*, y con ejemplares de la familia Cetotheriopsidae (Sanders y Barnes, 2002a), *Micromysticetus*, *Cetotheriopsis*. Escala real aproximada, las barras y espacios laterales tiene una escala de 10 cm.

Cráneo

Rostro. –El rostro funcional preservado (desde el ápice de la premaxila hasta el nivel de la muescas antorbitales (ver Deméré y Berta, 2008)) representa cerca del ~55-53% de la longitud total preservada. La mayor parte del rostro se ha perdido y solo algunos fragmentos de la maxila se conservaron, es probable que el rostro del espécimen, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, tenga un margen similar al de *Eomysticetus y Yamatocetus*, pero más ancho que estos. Ventralmente solo son visibles los remanentes de la maxila, vómer y palatino, con los moldes de las ranuras venosas palatinas y forámenes mayores.

Premaxila. –Las premaxilas se han conservado medianamente, estas se dirigen anteroposteriormente hasta sobreponerse en la parte media posterior del frontal, a la altura de la cresta orbitotemporal. La premaxila más completa es la premaxila izquierda que permite ver parte del borde anterior interno de la cavidad mesorostral (Fig. 21). Anteriormente el ápice premaxilar está ausente, seguido posteriormente las gruesas premaxilas divergen haciendo espacio a una amplia cavidad mesorostral, distinta a la de *Eomysticetus* (Sanders y Barnes, 2002b) y *Yamatocetus* (Okazaki, 2012) de menor tamaño. Generalmente las premaxilas se

estrechan transversalmente cerca y junto al borde anterior de los huesos nasales en muchos misticetos (etiocetidos, eomisticetoideos, balaenopterioideos), pero en el espécimen, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, el grosor de la premaxila se incrementa de manera considerable hacia la parte final posterior de una forma atípica en misticetos. El ensanche de la premaxila desplaza lateralmente la intervención de la maxila sobre el frontal, la forma posterior de las premaxilas genera un proceso ascendente amplio y triangular que cubre dorsalmente la parte del frontal, desde cerca de la muesca antorbital hasta el margen medial de los nasales. Este rasgo es casi análogo a la forma descrita en que la maxila invade el frontal en los odontocetos (Muller, 1923; Fordyce, 2002; Geisler *et al.*, 2014: Fig. 3).

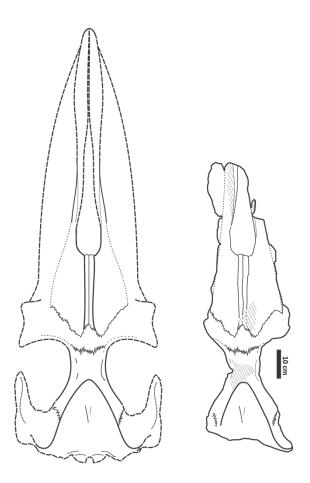


Figura 21. Reconstrucción de la vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo. La línea puntuada (rostro y cóndilos occipitales) maraca los elementos ausentes y la morfología incierta.

Las fracturas en la parte anterior y lateral dejan ver el margen lateral de la sutura entre la maxila y la premaxila, y permiten seguir el margen externo de la premaxila, es probable que la maxila envolviera parte de la premaxila pero no lo suficiente para cubrir la amplia superficie de los premaxilares. Este rasgo de una amplia premaxila sobre el frontal es una autapomorfía el espécimen, MHNpara UABCS EcSj1/29/142, y no se observa en otros misticetos descritos. No hay señales forámenes dorsales sobre la premaxila. La sutura premaxila/nasal es justa y está bien definida. Posteriormente el proceso ascendente de la premaxila sobrepasa el margen final posterior de los nasales (autapomorfía), yace en el frontal con una sutura interdigital marcada y aparentemente relajada a la altura de la cresta orbitotemporal. El premaxilar derecho esta fracturado junto con los nasales cerca de la sutura frontonasal.

Maxila. –La mayor parte de la maxila se ha perdido, algunos fragmentos han quedado junto a la premaxila pero otros están sueltos. Cerca del margen anterior del frontal y lateral a las premaxilas hay remanentes probablemente del nivel de la muesca antorbital. Ventralmente quedan costras de la maxila, la cual aparentemente cubría junto con el palatino el envés del vómer, carácter primitivo (Deméré y Berta, 2008). Es posible observar el contacto entre la placa dorsal de la premaxila y la ventral de la maxila poco antes del frontal, en el área que daría origen a la placa infraorbital de la maxila. Ventralmente cerca del nivel de la cavidad mesorostral, y de manera lateral se observan pequeños surcos venosos del palatino. Posteriormente al envés de la cavidad mesorostral hay una sutura maxila-palatino muy erosionada.

Nasales. –Los huesos nasales del espécimen, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, se extienden largamente y su forma es rectangular, como en otros eomisticetoideos, pero son mucho más estrechos comparados con los descritos en *Eo. whitmorei* (Sanders y Barnes, 2002b) y *Y. canaliculatus* (Okazaki, 2012), además su margen final posterior es anterior al margen posterior del proceso ascendente de la premaxila. En el margen anterolateral de los huesos nasales y sobre el borde lateromedial de la premaxila se presentan unos pequeños procesos, horizontales y ligeramente erosionados, en forma de cuña similares a los de *Eo. whitmorei* y *Y. canaliculatus*. Posteriormente los nasales suturan con el frontal dejando entre ambos nasales paso a una proyección fronto-nasal en forma triangular (autapomorfía). Los nasales no se elevan anteriormente como en *Eo. whitmorei* y se mantienen al margen en horizontal junto con la maxila y premaxila, como en *Y. canaliculatus*.

Frontal. –El frontal tiene una forma casi rectangular similar a la de *Eo. whitmorei*, pero no tan estrecha anteroposteriormente. Sobre el frontal no parece haber presencia de forámenes dorsales como en *Ma. Colliveri* (Fitzgerald, 2010). La mayor parte los procesos supraorbitales se ha perdido, con excepción de algunos fragmentos del supraorbital derecho que permiten observar un delgado proceso y extendido (11 mm en su margen externo), de forma ligeramente convexa en su superficie dorsal. El frontal colinda anterolateralmente con partes de la maxila, las cuales yacen levemente al frontal. La premaxila abarca la mayor parte medial del frontal, limitando lateramente a la maxila, y se extiende hasta poco más allá de la parte media posterior del frontal, la sutura premaxila-frontal es relajada. La sutura frontal-nasal está dada por una proyección frontonasal en forma triangular, este rasgo es un carácter

primitivo presente en arqueocetos como *Artiocetus clavis* (Gingerich *et al.*, 2001), *Maiacetus inuus* (Gingerich *et al.*, 2009), arqueocetos basilosauridos como *Cynthiacetus peruvianus* (Martinez-Caceres y de Muizon, 2011) o *Dorudon atrox* (Uhen, 2004).

Cerca del margen posteromedial del frontal y lateralmente junto a la sutura frontoparietal se observan remanentes de una cresta orbitotemporal, que al parecer mantiene una posición primitiva como en otros misticetos basales, en los cuales la cresta no está muy extendida anteriormente sobre el proceso supraorbital (etiocetidos, mamalodontidos y eomisticetos). Los procesos preorbital y postorbital no se conservaron. El frontal mantiene una posición menos primitiva a la presente en arqueocetos basilosauridos (Kellogg, 1936; Uhen, 2004) y otros misticetos primigenios (ver Emlong, 1966; Barnes *et al.*, 1994; Sanders y Barnes, 2002b; Fitzgerald, 2006, 2010; Demére y Berta, 2008), donde el frontal mantiene una posición más elevada en el cráneo con respecto a la línea del margen externo de la maxila (Fitzgerald, 2006; Uhen, 2007; Berta y Deméré, 2009). En el espécimen, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, el frontal, visto lateramente, parece estar ventralmente más cercano al margen externo de la maxila, aunque mantiene la exposición dorsal en el vértice craneal. El frontal conecta posteriormente con los parietales mediante una sutura más o menos simétrica, sin rasgos relevantes. Ventralmente el frontal está mal conservado y sobre la superficie no se distinguen forámenes frontales o las aperturas de los forámenes etmoidales.

Parietal. –Los parietales están ampliamente expuestos entre las fosas temporales como en otros cetáceos basales (arqueocetos como *Artiocetus clavis* (Gingerich *et al.*, 2001) o arqueocetos basilosauridos como *Cynthiacetus peruvianus* (Martinez-Caceres y de Muizon, 2011), misticetos primitivos como Mammalodontidae (Fitzgerald, 2010). Representan la superficie externa de la constricción intertemporal, la pared anterodorsal y lateral de la caja craneana. Al igual que en misticetos dentados el frontal y parietal están cercanamente al mismo nivel y ligeramente por debajo del ápice del supraoccipital (Deméré y Berta, 2008). En vista dorsal la región intertemporal es corta y ligeramente robusta con un margen redondo. Difiere de la forma constreñida con cresta sagital afilada y forma ovoide de *Eomysticetus* (Sanders y Barnes, 2002b).

Por detrás del margen posterior del proceso supraorbital del frontal, posterodorsalmente al canal óptico, y sobre los costados de la parte media-anterior de los parietales, al nivel de la constricción intertemporal y posteroventralmente a la terminación de

la sutura frontoparietal hay una depresión distintiva por cada flanco, que forma aparentemente un "receso del proceso coronoides", el ejemplar, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, y *Ae. polydentatus* (replica, OU 22569-AMP12) también presentan estas hendiduras que parecen ser homologas. *Zygorhiza kochii* (Kellog, 1936), *Mammalodon y Janjucetus* (Fiztgerald, 2006, 2010), y *Mauicetus parki* (OU 11573) no la presentan (observaciones directas en replicas).

Ambos parietales están unidos en la región intertemporal, es incierta la presencia de una sutura sagital. No hay rastros de un hueso interparietal. La caja craneana es poco robusta y esbelta, las paredes laterales (parietales) son más bien ligeramente convexas. No son e cóncavas como en los ejemplares, MHN-UABCS_EcSj5/06/31 y EcSj5/18/95, (ver más adelante), rasgo de misticetos mas derivados (Sanders y Barnes, 2002b). Los parietales están rodeados generalmente por el frontal, el escudo occipital, el complejo esfenoides y escamoso (Mead y Fordyce, 2009). Las crestas nucales eran medianamente prominentes sobre la fosa del escamoso, y siguen una pendiente en diagonal desde el ápice del supraoccipital, son distintas a las crestas nucales elevadas y verticales presentes en Basilosauridae, Mammalodontidae o *Ae. cotylalveus*.

Supraoccipital. –El supraoccipital se expande anteroposteriormente y abarca poco más de la mitad de la caja craneana. El margen externo es triangular, común entre los misticetos (Fitzgerald, 2010). Comparado con *Micromysticetus*, *Eomysticetus* y *Yamatocetus* el supraoccipital es más alargado anteroposteriormente y amplio transversalmente. El margen anterior del supraoccipital sobrepasa el margen anterior de la fosa del escamoso y la cresta subtemporal. Dorsalmente el supraoccipital no tiene una depresión en su parte media posterior como *Eomysticetus* (Sanders y Barnes, 2002b). Tiene una pendiente ligera que se eleva cerca de un ángulo de ~35° muy distinta a la de los basilosauridos o *Eomysticetus*. En su parte media sagital presenta una cresta externa del occipital que es relativamente gruesa y poco prominente. En vista posterior el cráneo carece de los cóndilos occipitales y solo quedan remanentes del exoccipital. Tan solo es visible la apertura circular del foramen magnum.

Escamoso. –El hueso escamoso derecho se ha preservado pobremente y sutura dorsomedialmente con el parietal, ventrolateralmente estaría unido al pterigoides, anteromedialmente se une con el aliesfenoides y el parietal. No se ha preservado la placa escamosa. Dorsalmente el escamoso presenta signos de una cresta subtemporal cerca de la sutura parietoescamosa, la fosa del escamoso se ha perdido y es incierta su dimensión o la

presencia de una fosa secundaria del escamoso como en *Eomysticetus* y *Yamatocetus*. Dorsal a la fosa del escamoso en su parte posterior hay una porción de la cresta temporal. Ventralmente no hay rastros del proceso glenoideo u otro elemento asociado, los límites de contacto entre los huesos aliesfenoides, pterigoides, basioocipital y otros no son claros.

Vomer. –Pequeñas partes del vómer se han conservado y están expuesta mayormente en la parte anteroventral a lo largo del eje sagital. La poca preservación muestra partes del vómer en la parte media posterior, y su ausencia en la parte ventral al frontal y parietal muestra al erosionado presfenoides. Posteroventralmente se ven las impresiones de la placa nasales del vómer y su contacto con el basiesfenoides, lateralmente estarían apresadas por las láminas mediales del pterigoides.

Palatino. –Ambos palatinos están poco preservados junto con los márgenes que los conectan anteriormente a las maxilas, lateralmente al orbitoesfenoides, posteriormente con el vómer y pterigoides. En la parte media anterior la fragmentación permite observar los restos del vómer, los moldes del pasaje nasal, partes del hueso esfenoides. Es incierta la configuración de las estructuras palatinas y elementos adyacentes.

Hueso esfenoide. -El hueso esfenoide está formado por el preesfenoides, orbitoesfenoides, aliesfenoides y basiesfenoides (Mead y Fordyce, 2009). Partes erosionadas del hueso cilíndrico preesfenoides están expuestas ventralmente. Dorsomedialmente articula con el orbitoesfenoides y posteriomente con el basiesfenoides. Las suturas entre estos huesos no son claras. Lateralmente el orbitoesfenoides se expone en la pared orbital, el cual articula anteriormente y dorsolateralmente con el frontal, posterolateralmente con el parietal, posterior y posteroventralmente con el aliesfenoides y basiesfenoides. Las suturas son indistintas entre los huesos. El orbitoesfenoides continua posteroventralmente y medialmente al parietal formando la pared medial del canal óptico, el cual no se ha conservado. El aliesfenoides es notorio sobre la superficie ventral del cráneo, su configuración es incierta por el desgaste. Posteromedialmente la sutura con el escamoso no es perceptible, no se observan señales del foramen oval y el aliesfenoides parecer ser parte de la cresta subtemporal. Ventralmente forma parte del techo de la fosa del seno pterigoides. En la parte media de la caja craneana anteroventralmente en la superficie se exponen partes del basiesfenoides que estarían cubiertas por las placas nasales del vómer. Articula anteriormente con el preesfenoides, lateralmente con el pterigoides y el aliesfenoides y posteriormente con el basioccipital.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

CETACEA, Brisson (1762)

NEOCETI, Fordyce & de Muizon (2001)

MYSTICETI, Gray (1864) sensu Cope (1869)

CHAEOMYSTICETI, Mitchell (1989)

Familia nov.

gen. et. sp. nov.

Diagnosis (gen. nov., sin nombre). —Cráneo robusto, dorsoventralmente plano, proceso cigomático grueso y cónico, con crestas nucales elevadas posteriormente en vertical que cubren la fosa del escamoso, similar a basilosauridos (ver Kellogg, 1936); con crestas basioccipitales gruesas, largas y bulbosas. Los dos especímenes, MHN-UABCS_EcSj5/06/31 y MHN-UABCS_EcSj5/18/95, presentan una apertura del foramen magnum en forma de trapecio casi cuadrado, distinto de las aperturas redondas/ovalaes de Eomysticetidae, Cetotehripsidae, Mauicetus parki (OU 11573, adulto), y de otros grupos del Mioceno como Pelocetus, Diorocetus, o Aglaocetus. Son diferentes a los esbeltos y primitivos eomisticetidos, principalmente por tener un cráneo masivo con una probable región intertemporal corta y robusta, similar a M. parki (OU 11573). Se distinguen de la familia Cetotheriopsidae por una mayor dimensión craneal; la base y el proceso cigomático del escamoso son más robustos. La fosa del escamoso es amplia y los cóndilos occipitales no están expuestos como en Cetotheriopsis lintianus. Las dos especímenes, MHN-UABCS_EcSj5/06/31 y MHN-UABCS_EcSj5/18/95, presentan un hueso periótico con caracteres morfológicos similares que los distinguen de Eomysticetus, Micromysticetus y Mauicetus.

El periótico está caracterizado por: un cuerpo ovoide en posición oblicua; un par coclear con margen medial recto que termina en un prominente ángulo anterointerno del par coclear (vista dorsal); un amplio proceso anterior de forma oval transversamente plano, dorsoventralmente elevado y anteroposteriomente corto, con un ápice (ángulo anterodorsal) ligeramente triangular, vista lateral, que se fusiona con la pared craneal (autapomofía).

Presenta un proceso piramidal (o ángulo posterodorsal) por arriba de la ranura medial posterior, las aperturas del acueducto vestibular y acueducto coclear, y parte del meato auditorio interno (autapomorfía). El proceso superior del periótico es elevado y está por delante de la parte media anterior de la porción coclear; el área suprameatal es reducida entre el meato acústico interno, la apertura del acueducto vestibular, la ranura medial posterior y el margen de la pared lateral del periótico (autapomorfía). El meato acústico interno, la apertura del acueducto vestibular, la apertura del acueducto coclear y la ranura medial posterior, están estrechamente juntos (autapomorfía). La fenestra rotunda está por debajo del ángulo anterointerno del par coclear y en una posición anterolateral al meato auditorio interno (autapomorfía); el proceso posterior es largo y se extiende lateramente con una bien definida ranura del nervio facial, el proceso posterior está fusionado con la porción de la bula (proceso posterior). Difiere de grupos geológicamente más recientes como *Pelocetus*, *Diorocetus*, o Aglaocetus por preservar caracteres primitivos en el hueso periótico: una fosa estilomastoidea poco desarrollada, un proceso anterior delgado transversalmente, tuberosidad lateral poco o nada desarrollada, un proceso anterior por arriba de la porción coclear, un proceso superior y proceso piramidal. La bula también tiene rasgos primitivos: es dorsoventralmente comprimida, transversalmente ancha y bilobulada con un surco medio en la parte media posterior.

6.3.1

1 sp. nov.

Hypodigm. –**MHN-UABCS_EcSj5/06/31**, holotipo, colección paleontológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur. Cráneo parcial con el escamoso izq., proceso cigomático sin ápice, hueso periótico izq, presenta ambos cóndilos occipitales, exoccipital izquierdo. Colectado por Gerardo González Barba el 1° de diciembre de 1991.

Localidad y Horizonte –San Juan de la Costa, terrero El Saladito. La Paz, Baja California Sur, México. (24.4391666667 N, -110.6951250000 W). Horizonte incierto, se estima que su posición estratigráfica está por arriba de la denominad capa Humboldt (ver, Schwennicke, 1994; Fischer *et al.* 1995).

Formación –El Cien, Miembro San Juan.

Edad –Edad estimada de 28 a 26 Ma aproximadamente.

Diagnosis -El cráneo, MHN-UABCS EcSj5/06/31, presenta un supraoccipital largo anteroposteriormente, con una superficie cóncava (vista posterior en horizontal), tiene una profunda depresión en su parte media posterior (vista dorsal) con una superficie plana que posee una hendidura en forma oval y estrecha "ranura externa del occipital (external occipital sulcus)" (autapomorfía); el supraoccipital es transversalmente amplio en su base (entre cresta y cresta nucal), las crestas nucales están elevadas en vertical y son prominentes como en basilosauridos (ver Uhen, 2004: Fig. 34); los parietales tienen una superficie cóncava; las fosas dorsales de los cóndilos son profundas, redondas y definidas; esta presente un prominente "septum supracondilar" entre las fosas dorsales de los cóndilos (autapomorfía); los cóndilos occipitales son prominentes pero no exceden los márgenes externos del exoccipital, los márgenes internos de los cóndilos forman un embudo; la apertura del foramen magnum tiene una forma de trapecio a casi cuadrado. El exoccipital es prominente y está dirigido posteriormente de manera horizontal, más allá del margen posterior de los cóndilos occipitales y con su margen ventral al mismo nivel que el proceso posglenoideo (autapomorfía); la fosa del escamoso es anteroposteriormente corta y medianamente profunda; la prominencia del escamoso es amplia con una superficie redonda y convexa (autapomorfía); el proceso cigomático del escamoso es grueso, denso y de forma cónica, que diverge anterolateralmente de la línea media del cráneo.

La superficie del basioccipital es ligeramente cóncava; las crestas basioccipitales son largas y gruesas en forma casi falciforme con terminación bulbosa; los senos de la fosa pterigoides son amplios y ovoides; presenta una fosa glenoidea amplia sobre un masivo proceso glenoideo cuadrangular, el proceso postglenoideo con un margen externo delgado, transversalmente recto y en línea con el margen posterior de las crestas basioccipitales. Presenta un meato auditorio externo relativamente amplio y largo como en misticetos derivados; proceso paroccipital del exoccipital grueso anteroposteriormente. El hueso periótico tiene un par coclear ovoide y en posición oblicua, un amplio proceso en forma oval, un largo proceso posterior extendido lateramente con una bien definida ranura del nervio facial (Fig. 22-26; Lámina A10-A15)

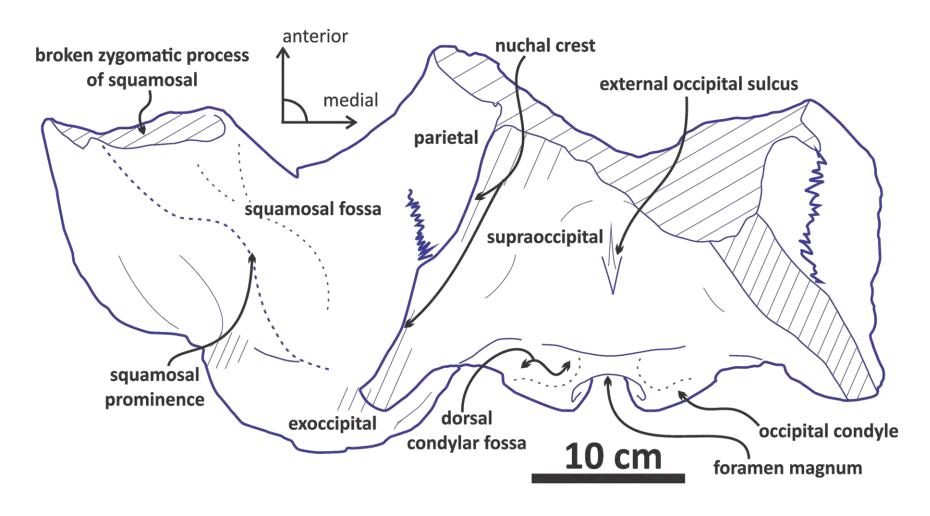


Figura 22. Esquema, vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión.

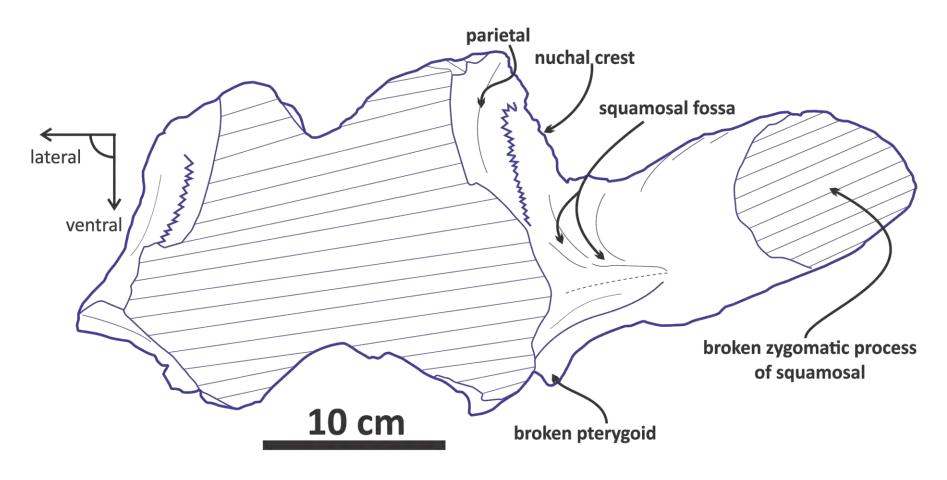


Figura 23. Esquema, vista frontal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión.

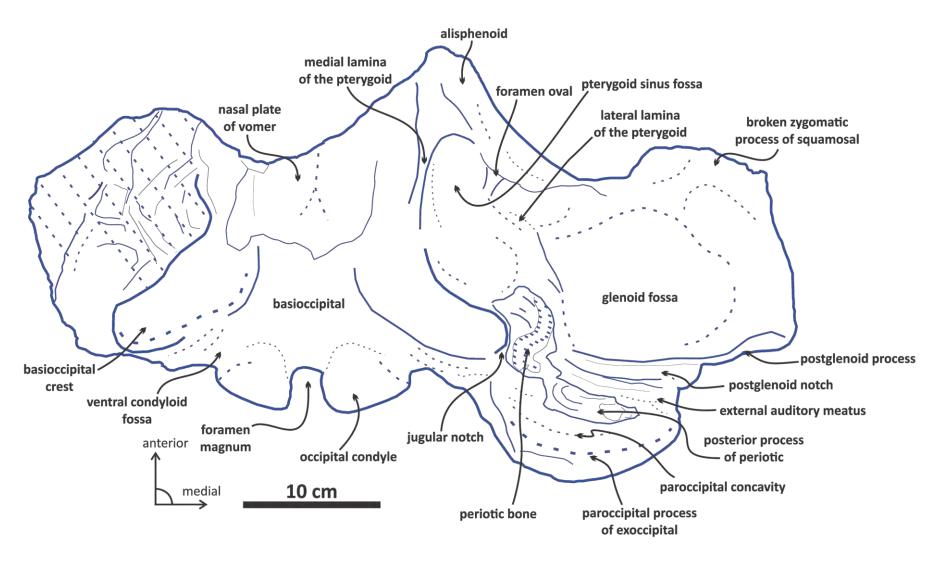


Figura 24. Esquema, vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas puntuadas marcan fracturas y erosión.

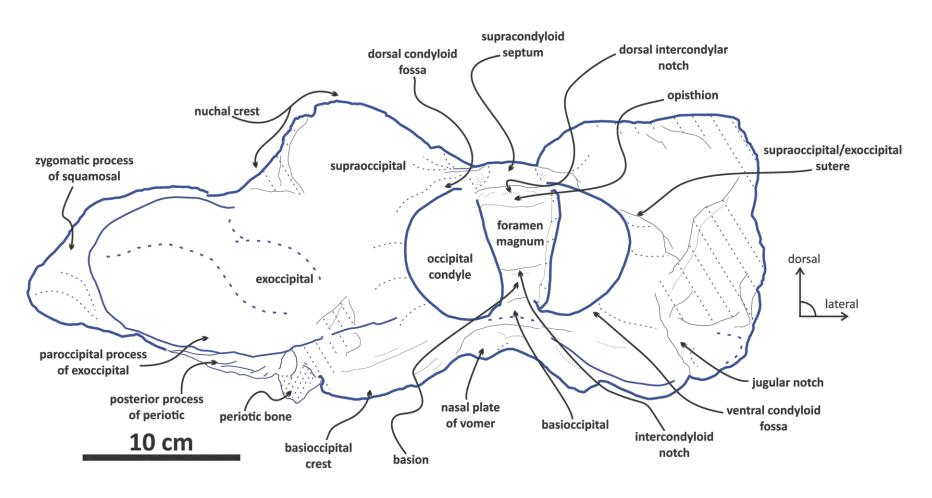


Figura 25. Esquema, vista posterior del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas y puntuadas marcan fracturas y erosión.

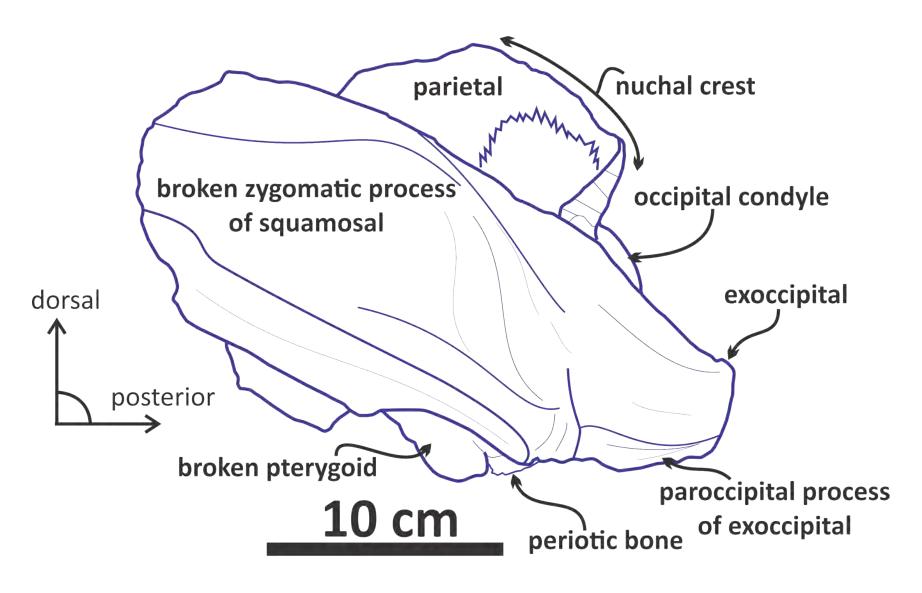


Figura 26. Esquema, vista lateral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión.

DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA

Características generales

El cráneo holotipo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, ha perdido completamente el rostro, el frontal, la región intertemporal y el ápice del supraoccipital. Solo se conserva la parte de la caja craneana que comprende parte del supraoccipital, el escamoso izquierdo con el proceso cigomático y su ápice roto, la parte del basicráneo incluye al basioccipital, proceso glenoideo izquierdo, hueso periótico izquierdo en su mayoría conservado, y posteriormente a la caja craneana se conservan el exoccipital izquierdo y los cóndilos occipitales.

El espécimen, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, comparte mayor similitud en su morfología con grupos de misticetos derivados del Neogeno y recientes (Fig. 27), tiene rasgos que lo distinguen de otros queomisticetos basales descritos del Oligoceno. Muestra un cráneo (vista posterior) mucho más ancho y robusto al de los esbeltos eomisticetidos. Por otro lado, comparte un proceso cigomático del escamoso cónico similar a balaenopteroideos recientes como *Balaenoptera musculus*, *Balaenoptera borealis* o *Balaenoptera edeni*.

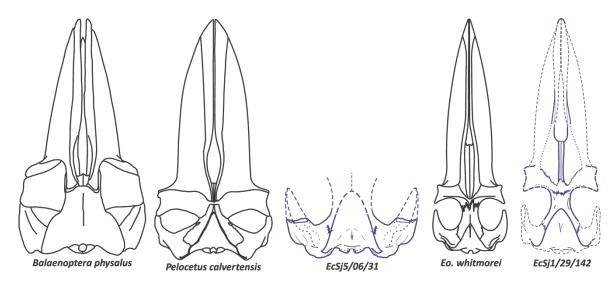


Figura 27. Comparación del cráneo en vista dorsal cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo, con formas más derivadas, izquierda, y formas primitivas de queomisticetos (eomisticetoideos), derecha.

Presenta un supraoccipital aparentemente menos agudo y más amplio comparado con eomisticetos. Los parietales son lateralmente cóncavos, este carácter es propio de los misticetos más derivados (Sanders y Barnes, 2002b), aunque se presenta en formas primitivas como etiocetidos y algunos eomisticetoideos. La caja craneana del espécimen, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, está rota en su parte anterior (región intertemporal) pero, al igual que

Mauicetus parki (OU 11573), la morfología indica una región intertemporal robusta y corta. El proceso posterior del periótico es largo, se fusiona con el proceso posterior de la bula timpánica y presenta una bien definida ranura del nervio facial, similar al de los recientes misticeticetos (Ekdale, 2011). Es distinto al de los primitivos misticetos como etiocetidos, mammalodontidos o eomisticetidos que presentan huesos perióticos con un proceso posterior no fusionado y corto.

En vista lateral el proceso posterior está expuesto ventrolatermente, al mismo nivel que el proceso posglenoideo y el proceso paroccipital del exoccipital, (autapomorfía), la exposición del proceso posterior está presente *Piscobalaena nana* y en *Caperea marginata* (OM VT227), pero en ellos el proceso posterior del periótico está por arriba del margen ventral del proceso postglenoideo. Es probable que *Cetotheriopsis lintianus* (Sanders y Barnes, 2002a: Fig. 17) tenga un rasgo cercanamente similar que exponga el proceso posterior del periótico.

Los rasgos del espécimen, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, en vista dorsal, posterior, lateral y ventral son muy distintos al de los misticetos geológicamente más recientes como *Diorocetus* (Kellogg, 1968), *Parietobalena* (Kellogg, 1968), *Pelocetus* (Kellog, 1965), *Piscobalena* (Bouetel y de Muizon, 2006), *Aglaocetus* (Kellogg, 1934) *Herpetocetus* (El Adli et al., 2014), *Titanocetus* (Bisconti, 2006) y en parte con *Balaenoptera acutorostrata* (OM VT3057); principalmente por las elevadas crestas nucales y su posición primitiva, un supraoccipital con una superficie deprimida en la parte media posterior y la presencia de una físura o fosa occipital externa, cóndilos occipitales prominentes, exoccipital posteriormente dirigido más allá del borde posterior de los cóndilos occipitales, la presencia de un proceso cigomático robusto con una prominencia escamosa inflamada y masiva (presente en *B. acutorostrata*), cresta basioccipitales alargadas.

Cráneo

Parietal. –La parte posterior de los parietales que se han preservado suturan dorsalmente con el supraoccipital, posterolateralmente con el escamoso, tienen una superficie cóncava, y forma la parte anterior de las crestas nucales.

Supraoccipital. –El supraoccipital tiene una superficie cóncava visto posteriormente, los márgenes laterales se elevan abruptamente para formar las elevadas crestas nucales en la

parte posterolateral. Dorsalmente se aprecia la pérdida del ápice, seguido se observa que la superficie posterior al ápice tiene una ligera pendiente en su parte media anterior que desciende nuevamente como talud en su parte media posterior originando una depresión con un área plana, en la línea media de esta superficie y cerca del talud se observa la ranura externa del occipital (nuevo término) de forma oval y estrecha, continuo posteriormente se observa un espacio ligeramente arrugado que termina en una marcada sutura con el exoccipital; no se observan forámenes de algún tipo. La forma triangular del supraoccipital en el espécimen, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, comparada con *Mauicetus paki* (OU 11573, adulto; y OU 22545, juvenil, Fordyce com. pers., agosto 2014) es menos aguda, más amplia posteriormente y anteroposteriormente mas alargada. Es incierta la presencia de una cresta externa del occipital sobre el supraoccipital, y dorsalmente la superficie no es convexa. La forma cóncava del supraoccipital es un carácter que puede observarse en arqueocetos (Kellogg, 1936; Thewissen *et al.*, 2001; Uhen, 2004)

Escamoso. —En vista dorsal el escamoso izquierdo presenta una fosa anteroposteriormente corta y relativamente amplia, invadida medialmente por la masiva prominencia del escamoso. No hay presencia de fosas secundarias como en algunos eomisticetoideos (Sanders y Barnes, 2002b). El escamoso colinda medialmente con el parietal, la sutura parietoescamosa desciende anteriormente en diagonal hacia el margen anterior de la fosa del escamoso, que carece de una cresta subtemporal. En vista lateral, la parte posterodorsal del escamoso forma junto con el supraoccipital las crestas nucales que se elevan posteriormente, similar a *Zygorhiza kochii* (Kellogg, 1936) o *Pakicetus* (Thewissen *et al.*, 2001). Las crestas nucales, junto a las ausentes crestas temporales, caen abruptamente sobre el escamoso, y se deslizan por detrás de la crestas temporales para formar el difuso margen dorsolateral del exoccipital. Al mismo tiempo que la lámina dorsomedial de la fosa del escamoso se pliega para dar paso a la cresta temporal, esta se interrumpe y no alcanza a ser notoria sobre la parte dorsal de la base del proceso cigomático del escamoso, pero se observa una marcada línea temporal que corre en la parte dorsal del proceso cigomático.

Posteromedialmente en la base del proceso cigomático del escamoso está presente una sobresaliente prominencia del escamoso, de superficie convexa y circular. Esta prominencia está presente en otros misticetos: *Mauicetus parki* (OU 22545, juvenil) muestra una forma pequeña y piramidal (Fordyce com. pers. agosto 2014); en *Balaenoptera acutorostrata* (OM

VT3057, sub/adult) es una somera inflamación en la base medial del proceso cigomático del escamoso; pero está ausente en otros misticetos como *Janjucetus* (Fiztgerald, 2006), *Piscobalaena nana* (Bouetel y de Muizon, 2006) o *Aglaocetus patulus* (Kellog, 1968).

El proceso cigomático del escamoso en el espécimen, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, tiene un cuerpo masivo y cónico (Fig. 28), esto se ha determinado por su base y la sección rota en tranversal. En vista lateral, se aprecia que la parte ventral del proceso cigomático tiene una superficie plana y que desciende hacia el margen posterior del proceso postglenoideo. Se diferencia marcadamente de otros misticetos basales como etiocetidos y mammalodontidos con procesos cigomáticos del escamoso pequeños y delgados, es distinto al presente en *Eomysticetus*, *Yamatoceus* y *Micromysticetus* debido a la base gruesa y la ausencia de signos que muestren una flexión y compresión dorsoventral de la parte media anterior del proceso. Es distinto al de *Cetotheriopsis lintianus* y *Mauicetus parki*, en que éstos son más delgados (OU 22545, juvenil, Fordyce com. pers., agosto 2014).

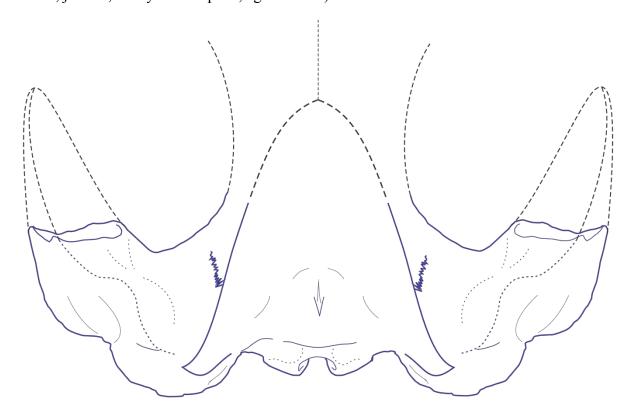


Figura 28. Reconstrucción dorsal de la parte posterior del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo. Las líneas puntuadas marcan las secciones ausentes, sin escala.

Ventralmente el escamoso carga con un proceso glenoideo de forma rectangular, en su interior presenta una fosa del escamoso amplia, somera y con una superficie cóncava. En vista

lateral, la fosa glenoidea o mandibular es distinta a la de otros misticetos primitivos como etiocetidos (Barnes *et al.*, 1994), *Eomisticetus y Micromysticetus* (Sanders y Barnes, 2002a,b), que tienen una curvatura más pronunciada posteriormente y que proyecta verticalmente al proceso postglenoideo. El margen anterolateral de la fosa glenoidea es semicircular y posee una continua superficie rugosa que descienden en arco posteriormente hacia el margen delgado del proceso postglenoideo. Estas marcas representan el contacto de los tejidos fibrosos o conectivos de una unión sinovial, la cual permite el movimiento de las articulaciones (Kardong, 2009).

El proceso postglenoideo tiene un delgado margen que corre lateralmente en ángulo recto al eje sagital del cráneo, visto lateralmente es grueso. Seguido posteriormente una muesca postglenoidea corre paralela al proceso postglenoideo, se abre en forma de V lateralmente y su margen posterior formado por una lámina (cresta meatal anterior) marca el principio del recinto del meato auditorio externo. El meato auditorio externo es relativamente amplio, se extiende largamente como canal de manera lateral, y junto a su margen posterior (cresta meatal posterior) descansa el proceso posterior del periótico.

Medialmente a la fosa glenoidea se eleva una gruesa placa glenoidea que junto con la lámina lateral del pterigoides formaría la parte posterolateral de la fosa del seno pterigoides y el proceso falciforme, no hay presencia de un receso timpánico-escamoso como en odontocetos. En la esquina de la parte medial del proceso postglenoideo se aprecia el proceso espinoso, anteriormente a este se observa el foramen vascular en la parte ventral de la ranura anteroexterna del periótico; seguido de la fosa para el proceso sigmoideo del timpánico, con forma oval. Continuo medialmente se observa el cuerpo del hueso periótico izquierdo dentro del área de la fosa del periótico, esta zona involucra ventralmente al escamoso y al exoccipital. Posterolateral al proceso espinoso y después de la fosa del periótico, hay un hiato craneal pequeño que separa al basioccipital y al escamoso a la altura de las cresta basioccipitales, esta apertura es la confluencia del foramen posterior lacerado, el foramen jugular, y el meato acústico interno (Mead y Fordyce, 2009).

Exoccipital. –"El exoccipital forma parte de la pared posterolateral del cráneo. Es una osificación pareada que forma los cóndilos occipitales en su aspecto medial... el exoccipital está rodeado dorsalmente por el supraoccipital, anterolateralmente por los parietales, anteriormente por el escamoso y anteroventralmente por el basioccipital." (Mead y Fordyce,

2009). Dorsalmente y anterior a los cóndilos occipitales se observa la sutura entre el exoccipital y el supraoccipital, la sutura es prominente y presenta fracturas, se extiende transversalmente y aparenta ser un poco laxa en unión. Visto posteriomente el exocipital yace levemente sobre los bordes posterolaterales del supraoccipital formando parte de la cresta nucal, dorsolateralmente forma el margen suave de la masiva proyección posterior del exoccipital, posterior al proceso cigomático del escamoso. En vista lateral, este hueso sobrepasa el margen externo de los cóndilos occipitales y está al nivel del proceso postglenoideo, su superficie tiene una pendiente con un ángulo de aproximadamente ~50° y es ligeramente convexa en transversal. En la base del proceso del exoccipital se expone lateroventralmente el proceso posterior del periótico y sobresale levemente por debajo del nivel del proceso postglenoideo y el proceso paroccipital. En *Piscobalaena nana* (Bouetel y de Muizon, 2006) y en Caperea marginata (OM VT227) el proceso posterior del periótico está expuesto de manera similar pero, el nivel del proceso postglenoideo está por debajo del anterior, en Ae. cotylalveus también está expuesto pero, el proceso paroccipital está por debajo del nivel del proceso posterior del periótico. Cetotheriopsis lintianus aparenta un rasgo cercanamente similar (ver Sanders y Barnes, 2002a: Fig. 17).

En vista posterior, la cara dorsolateral del exoccipital es áspera y en su parte ventral se expone un grueso proceso paroccipital del exoccipital en horizontal, que es distinto al proceso paroccipital delgado y lobular, que se proyecta en ángulo oblicuo ventrolateralmente en arqueocetos como *Remingtonocetus harudiensis* (Bajpai *et al.*, 2011), *Zygorhiza kochii* (Kellogg, 1936), o *Cynthiacetus peruvianus* (Martínez-Cáceres y de Muizon, 2011: Fig. 2 d); en otros misticetos como etiocetidos (Barnes *et al.*, 1995) se muestra una forma relativamente intermedia del proceso paroccipital, que se describe como pequeño, estrecho a relativamente grueso y ligeramente proyectado ventrolateralmente en mammalodontidos es similar (observación directa en replicas). Lateromedialmente entre el proceso y la cresta del basioccipital se puede observar la muesca yugular (o paroccipital, Mead y Fordyce, 2009). Por arriba de las crestas basioccipitales el exoccipital se extiende formando las fosas laterales en el costado de los cóndilos occipitales. En la parte dorsal del exoccipital, posterior a la sutura con el supraoccipital, se forman dos profundas fosas condilares dorsales divididas por un robusto septo supracondilar (nuevo término). Este último carácter es una "inflamación" de superficie convexa, que se origina en el área entre los cóndilos occipitales, probablemente este rasgo se

forma por la unión y compresión de los tuberculos nucales del supraoccipital que se elevan por debajo y empujan la superficie del exoccipital, resultado de la presión que ejerce la formación de las profundas fosas condilares dorsales.

Entre los grupos de queomisticetos descritos del Oligoceno las fosas condilares dorsales están presente en *Eomysticetus*, y *Micromysticetus* pero son tenues (Sanders y Barnes, 2002a,b); en *Cetotheriopsis lintianus* aparentemente son un poco más marcadas (Sanders y Barnes, 2002a; Albers, 2009: Fig. 2; 2010: Fig. 3), y están ausentes de *Mauicetus parki* (OU 11573). En *Yamatocetus canaliculatus* es probable que se presenten, sin embargo no se mencionan en el trabajo de Okazaki (2012). Todos los especímenes anteriores carecen de un septo supracondilar, este carácter parece estar presente *Cynthiacetus peruvianus* (Martínez-Cáceres y de Muizon, 2011: Fig. 2d); en mamalodontidos (observación directa en réplicas de *Janjucetus y Mammalodon*) y en algunos etiocetidos (Barnes *et al.*, 1994) no parece estar presente, pero en *Ae. polydentatus* (observación directa en replica) se aprecia un borde similar.

Posteriormente se observa la superficie convexa y poco áspera de los cóndilos occipitales, sus márgenes internos son rectos y se inclinan medialmente, similares a un embudo. Se distingue las muescas intercondilares dorsal y ventral, entre estas se encuentra la apertura del foramen magnum en forma de trapeció, casi cuadrado. La apertura del foramen magnum es distinta a la forma transversalmente amplia y oval de *Mauicetus parki* (OU 11573) en *Eomysticetus*, *Micromysticetus*, *Yamatocetus canaliculatus*, *Cetotheriopsis lintianus* se observa un foramen magnum más circular.

Vomer. – Los unicos restos del vomer preservados son parte de las placas nasales del vomer y el margen erosionado de la cresta vomerina, el vomer descansa posteriormente por debajo del basiesfenoides, lateralmente esta encapsulado por el alisfenoides y el ptergoides, poterior a las placas vomerinas colinda con el basioccipital.

Hueso esfenoide. –Los huesos orbitoesfenoides y preesfenoides están ausentes. El alisfenoides es notorio sobre la superficie ventral del cráneo, y está por debajo de la sutura dorsal parietal-escamoso. Forma parte de la fosa del escamoso ventralmente, y la sutura con el escamoso aparentemente se extiende en diagonal desde la esquina entre el proceso cigomático y el margen anterior de la fosa del escamoso hasta el margen anterior del foramen oval. El foramen oval es amplio y tiene un corto canal del nervio trigeminal que atraviesa la lámina lateral del pterigoides, hasta adentrar en la parte anterolateral del seno de la fosa del

pterigoides, este rasgo es distinto a *Mauicetus parki* (OU 11573) que excluye al foramen oval de la fosa o a *Micromysticetus tobieni* (Sanders y Barnes, 2002a: Fig. 4) donde el canal trigeminial limita anteriormente a la fosa del pterigoides, en *Micromysticetus rothauseni* es incierto. El carácter primitivo que limita anteriormente a la fosa del seno pterigoides puede observarse *Cynthiacetus peruvianus* (Martínez-Cáceres y de Muizon, 2011: Fig. 4), aparentemente está presente en *Mammalodon colliveri* (Fitzgerald, 2010: Fig. 9, 22). El alisfenoides forma parte del techo de la fosa del seno pterigoides y aparentemente no se expone en la pared temporal, como en *Zygorhiza kochii* (Kellog, 1936: Fig. 31c) o *Mammalodon colliveri*.

Pterigoides. –Ventralmente la mayor parte del pterigoides está ausente y sus restos delinean el extremo anterior y anteromedial de la fosa del seno pterigoides. El hamulus y otras delicadas láminas ventrales no se conservaron, solo se observan restos de las láminas lateral y medial. La lámina medial del pterigoides es gruesa comparada con la de *Mauicetus parkii* (OU 11573). El seno de la fosa del pterigoides es oval y anteroposteriormente larga, similar a la de *Mauicetus parkii* (OU 11573) pero más reducida. La lámina lateral es atravesada por un corto canal del nervio trigeminal que da paso a la abertura del foramen oval y se interna de manera difusa anterolateralmente al seno de la fosa pterigoides.

Basioccipital. –El basioccipital es visible en la base posterior del cráneo, colinda con el exoccipital y posteriormente con los cóndilos occipitales, anteriormente conecta con el basiesfenoides. La superficie posterior del basicraneo es suave, no hay presencia de forámenes en la fosas condilares. La parte ventrolateral del basioccipital desciende sobre los márgenes verticales y rugosos de las gruesas crestas basioccipitales. Las crestas nacen ventrolateralmente, se proyectan horziontalmente, se elevan posteriormente y se curvan de manera falciforme hasta alinearse con el margen posterior del proceso postglenoideo. Las cresta son gruesas, largas y bulbosas en su ápice, forman la parte medial de la fosa pterigoides. Existen diferencias con las crestas presentes en otros queomisticetos descritos del oligoceno que poseen cortas cresta basioccipitales. *Maucetus parki* (OU 11573) tiene unas cortas, someras y redondeas crestas basioccipitales; *Micromysticetus* presenta unas crestas basioccipitales cortas, bulbosas y en una posición cercanamente parasagital; *Eomysticetus*, y *Yamatocetus* (ver Okazaki, 1994), presentan unas crestas cercanamente similares a *Micromysticetus* pero, un poco más alargadas, gruesas y proyectadas lateralmente. En

misticetos dentados las crestas basioccipitales son relativamente variables, desde relativamente cortas, a esbeltas o poco bulbosas (ej. *Mammalodon colliveri*, *Jajucetus hunderi*, *Ae. polydetatus*); estos rasgos son muy cercanos a arqueocetos, que tiene realtivamente pequeñas y planas cresta basioccipitales, que se proyectan más en diagonal ventrolateralmente, en vista posterior (*Remingtonocetus harudiensis*; *Cynthiacetus maxwelli* (Uhen, 2005), *Cynthiacetus peruvianus*, *Zygorhiza kochii*).

Periótico. El hueso periótico o petrosal izquierdo del espécimen, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, está casi completo y descansa en la fosa del periótico. Tiene ausente parte del proceso anterior (ápice del proceso superior y parte de la quilla), presenta fracturas en la parte ventromedial (promontorio) del par coclear y en el área de la fenestra rotunda. El periótico tiene una forma oval en la región del par coclear con un proceso anterior elevado, transversalmente plano, y anteroposteriormente corto, similar al del espécimen, MHN-UABCS_EcSj5/18/95. Los rasgos observables en la región ventral del periótico son: un proceso anterior con una marcada incisión anterior, la base rota del osiculo accesorio, el foramen vascular en la parte ventral de la ranura anteroexterna, los márgenes de la fosa malear y fenestra ovalis, la fracturada fenestra rotunda, parte del ángulo anterointerno del par coclear, un proceso posterior grueso y largo con una marcada hendidura del nervio facial cerca de su base, no es clara la presencia de una tuberosidad lateral.

Los principales rasgos del periótico (de ambos especímenes EcSj5/06/31 y EcSj5/18/95) son: i) la compresión anteroposterior del cuerpo principal que le da una forma ovoide, esto origina la aglomeración de las estructuras del meato auditorio interno, las aperturas del acueducto vestibular y coclear, además reduce el área supramental. Estos elementos están estrechamente cercanos y descansan sobre el par coclear, y la compresión coloca a la fenestra rotunda por debajo del al ángulo anterointerno del par coclear; ii) el cuerpo del periótico está comprimido transversalmente; iii) el proceso anterior es de forma oval y transversalmente plano, tiene una longitud anteroposterior corta y un elevado proceso superior; iv) la presencia de una proceso piramidal o ángulo posterodorsal, sobre las aberturas de los acueductos vestibular y coclear y en parte del meato auditorio interno; v) la presencia de un proceso posterior largo que es similar a misticetos mas derivados como *Balaenoptera acutorostrata*.

Estos caracteres contrastan drásticamente con las formas de los géneros de *Eomysticetus* y *Micromisticetus* (Sanders y Barnes, 2002a,b), que presentan huesos perióticos de forma más rectangular y anteroposteriormente más extendidos, vistos lateralmente en vista medial o lateral; presentan un proceso anterior con un reducido margen del proceso superior y transversalmente más grueso; además, muestran un proceso posterior corto y cercano a las formas de los arqueocetos (Kellogg, 1936; Luo y Gingerich, 1999). En contraste con *Mauicetus parkii* (OU 11573) hay diferencias en el grosor de la proyección del proceso anterior, más robusto en *Mauicetus* y no es ovoide, y tiene una porción coclear más pequeña.

6.3.2

2 sp. nov.

Hypodigm. –**MHN-UABCS_EcSj5/18/95**, holotipo, colección paleontológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur. Cráneo incompleto, región posterior del basicranium, con una cresta basioccipital presente y parte del basioccipital, parte anterior del hueso periótico parcialmente conservada, bula timpánica izquierda fragmentada y cóndilo occipital izquierdo. Colectado por Gerardo González Barba el día 4 de mayo de 1994.

Localidad y Horizonte –San Juan de la Costa, terrero El Saladito. La Paz, Baja California Sur, México. (24.4391666667 N, -110.6951250000 W). Horizonte desconocido.

Formación –El Cien. Miembro San Juan.

Edad –La edad estimada entre 28 a 26 Ma aproximadamente.

Diagnosis. –El cráneo, **MHN-UABCS_EcSj5/18/95**, tiene una superficie del supraoccipital cóncava (vista posterior) que es llana en su parte media posterior sin una ranura externa del occipital, no tiene desarrolladas las fosas dorsales de los cóndilos ni algo similar al septo supracondilar (estos rasgos le diferencian del espécimen, MHN-UABCS_EcSj5/06/31), el borde dorsal del foramen magnum (muesca dorsal intercondilar) es inmediato a la base del supraoccipital al igual que en otros misticetos del Oligoceno como *Mauicetus parki* (OU 11573), Cetotheriopsidae y Eomysticetidae. Tiene unas crestas nucales elevadas y prominentes, un parietales con una superficie cóncava, una fosa del escamoso

anteroposteriormente corta. Los cóndilos occipitales son prominentes, ampliamente separados por notorias muescas intercondilares, con sus márgenes internos en forma de embudo; la apertura del foramen magnum tiene una forma de trapecio invertido casi cuadro. Las crestas basioccipitales son largas, gruesas (ligeramente más delgadas que en el espécimen, MHN-UABCS_EcSj5/06/31), y de forma casi falciforme con terminación bulbosa. El proceso superior del periótico es elevado y por delante de la parte media anterior de la porción coclear; el área suprameatal es reducida entre el meato acústico interno, la apertura del acueducto vestibular, la ranura medial posterior y el margen de la pared lateral del periótico. El meato acústico interno, la apertura del acueducto vestibular, la apertura del acueducto coclear y la ranura medial posterior, están estrechamente juntos. La fenestra rotunda está por debajo de ángulo anterointerno del par coclear (Fig. 29-33, Láminas A16-A20).

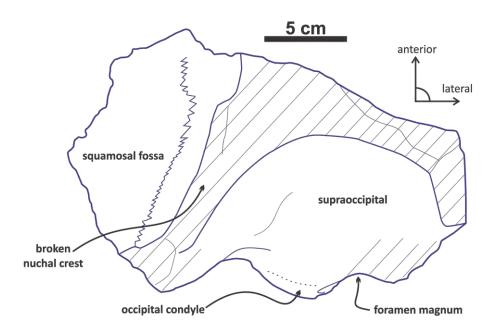


Figura 29. Esquema, vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión.

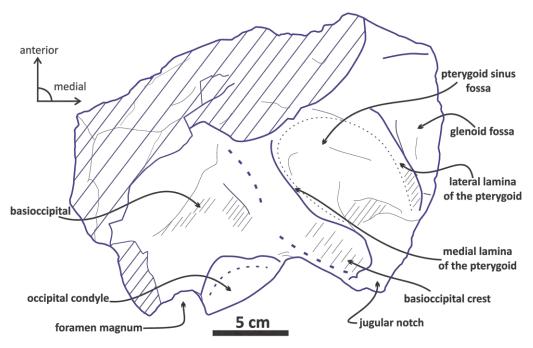


Figura 30. Esquema, vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión.

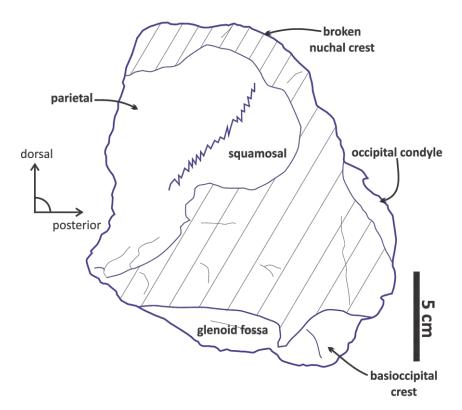


Figura 31. Esquema, vista lateral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión.

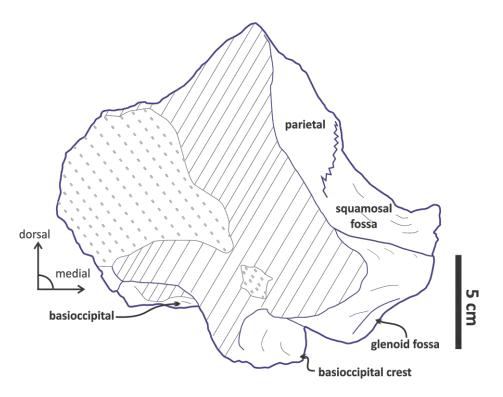


Figura 32. Esquema, vista frontal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión, las líneas puntadas marcan la matriz de roca.

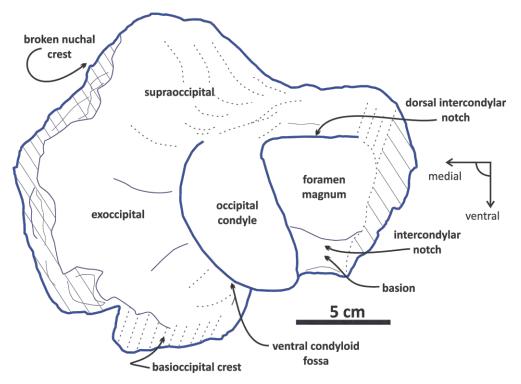


Figura 33. Esquema, vista posterior del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas marcan fracturas y erosión.

DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA

Características generales

El cráneo parcial, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo, solo conserva la fracción izquierda posterior del supraoccipital, parte del exoccipital izquierdo y el cóndilo occipital, se observan las muescas intercondilares, la cresta basioccipital izquierda y la muesca yugular. Solo se ha preservado una parte de la región posterior de los parietales que suturan con parte del escamoso izquierdo, y hay una fracción de la fosa del escamoso (Fig. 34). La cresta nucal izquierda es gruesa, esta erosionada, y se eleva en vertical; la sección lateral izquierda del escamoso permite ver una configuración craneal casi similar al espécimen, MHN-UABCS EcSj5/06/31, pero es incierta la prolongación del exoccipital.

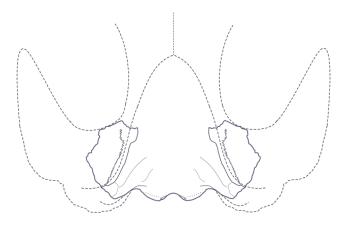


Figura 34. Esquema y reconstrucción de la parte que representa los restos del cráneo, **MHN-UABCS_EcSj5/18/95**, holotipo. Las líneas puntuadas marcan el contorno desconocido. Sin escala.

Ventralmente se ha perdido la mayor parte de la fosa glenoidea izquierda, se observa el seno de la fosa del pterigoides, la cresta basioccipital y parte del basioccipital. Se preservaron parte de la bula y el periótico izquierdo. La bula carece de la parte anterior del involucrum, ha perdido la parte dorsal del labio externo, y el área del proceso sigmoide, más los pedículos posterior e interno del proceso posterior. La bula es transversalmente amplia y dorsoventralmente plana, con un grueso involucrum. Dista de la morfología presente en los misticetos más derivados. Mantiene un surco medio y prominencias posteriores. La parte conservada del periótico presenta el par cloclear con las hendiduras del meato auditorio interno, las aberturas del acueducto vestibular y coclear; se preserva parte del proceso anterior y la base del proceso piramidal, la parte rota del proceso anterior se perdió durante la extracción, su forma es oval y anteroposteriormente cortó, conectaba lateralmente con la pared

del cráneo (escamoso) mediante una lámina muy delgada casi fusionada, se conservan fragmentos de la suave superficie adheridos a la pared cráneo.

Parietal. –Solo se conserva una fracción de la parte posterior del parietal, que se conecta posterolateralmente con el escamoso mediante una sutura prominente, y forma parte de la erosionada cresta nucal.

Supraoccipital. –Dorsalmente se observa una fracción de la parte izquierda del supraoccipital; el área anterior a los cóndilos occipitales es plana, suave y sin incisiones; posterolateralmente se eleva para originar la fracturada cresta nucal izquierda, posterolateralmente conecta con el fracturado exoccipital.

Escamoso. –Dorsalmente, la fracción del escamoso izquierdo muestra el margen anterior de la fosa del escamoso y la superficie medial de la fosa, que se eleva y sutura con los restos del parietal. Ventralmente solo se observan restos de la fosa glenoidea.

Exoccipital. Dorsalmente se observa el cóndilo occipital izquierdo, sin el desarrollo de la fosas dorsales condilares. La superficie sobre el espacio intercondilar y la apertura del foramen magnum, es ligeramente convexa y suave. En la apertura del cóndilo se observan las muescas intercondilares y un margen interno del cóndilo que delinea la forma de un embudo, la apertura del foramen magnum tiene forma de trapecio casi cuadrado. El exoccipital se extiende desde la base lateral del cóndilo en dirección de la parte posterior del escamoso.

Pterigoides. –El pterigoides solo conserva el seno de la fosa del pterigoides, la lámina lateral y parte de la lámina medial. El seno de la fosa pterigoides es distinto al del espécimen, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, ya que este es más reducido y tiene más cercanamente a la fosa del periótico. No se observan rastros del foramen oval.

Basioccipital. Los restos del basioccipital incluyen la cresta basioccipital que se curva formando parte del seno de la fosa pterigoides, es menos gruesa comparada con el espécimen, MHN-UABCS_EcSj5/06/31; en la parte ventral del margen final posterior se observa la muesca yugular.

Periótico. El fragmento conservado del hueso periótico muestra los elementos dorsales a la porción coclear. El par coclear ha perdido el promontorio, en la parte ventral al ángulo anterointerno del par coclear se muestra parte de la fenestra rotunda y en la sección fracturada se observa la región interna de la coclea. En vista lateral, la superficie del periótico es estriada y relativamente suave, presenta una ranura anteroexterna difusa. Se observa el margen anterior

de la quilla, el margen roto del proceso superior y la base rota del proceso piramidal. Medialmente por debajo de la base del proceso piramidal se abre una ranura oval –'medial posterior sulcus' (Tsai, com. pers. agosto 2014), seguido se abre la apertura del acueducto vestibular, y una pequeña apertura para el acueducto coclear, anteriormente el meato auditorio interno se abre amplio y oval. El cuerpo principal del periótico se constriñe anteroposteriormente acortando al proceso anterior, los espacios entre las aperturas de los ductos nerviosos, el margen lateral de los procesos piramidal y superior se estrechan reduciendo el área suprameatal (Fig. 35, 36).

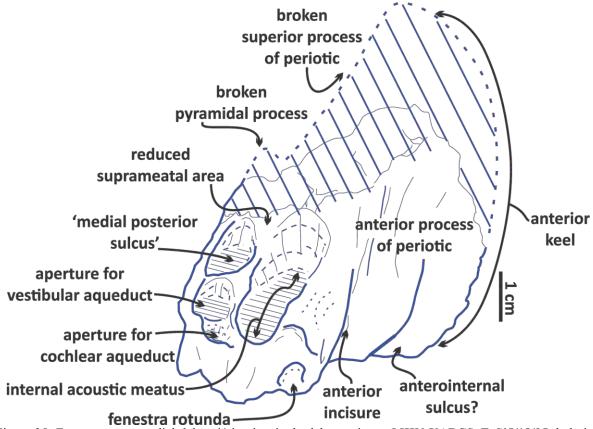


Figura 35. Esquema, cara medial del periótico izquierdo del especimen, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas en horizontal marcan áreas con matriz de roca, las líneas continuas en diagonal marcan las fracturas, la línea puntuada marca el margen ausente.

La porción coclear tiene una forma ovoide en vista medial y muestra un obtuso ángulo anterointerno. El proceso anterior muestra en su cara medial una marcada incisura anterior continua al par coclear. Se observa una amplia y somera ranura anterointerna. El proceso superior se encuentra roto, algunos restos se mantienen en la pared lateral del escamoso, este

se conectaba a la pared craneal mediante una lámina muy delgada menor a 1 mm, la estructura aparentemente se fusiona a la cavidad.

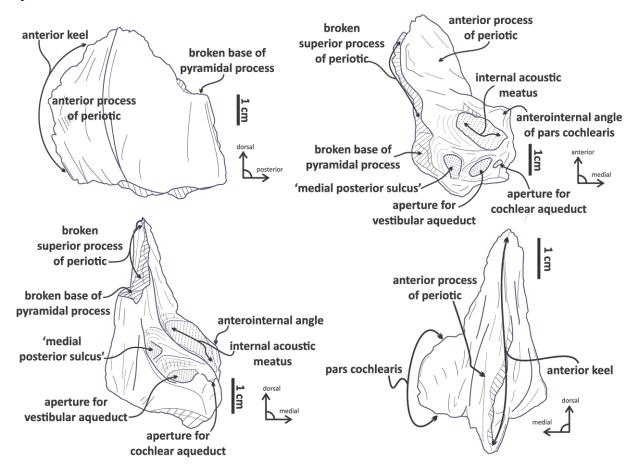


Figura 36. Esquemas, periótico izquierdo, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo. Las áreas sombreadas con líneas continúas en horizontal marcan áreas con matriz de roca, las líneas continuas en diagonal marcan las fracturas. Vista (A) dorsal, (B) ventral, (C) anterior, (D) posterior, (E) medial, (F) lateral.

Al comparar de manera general el hueso periótico de los dos especímenes anteriores con las formas *Eomysticetus* y *Micromysticetus* se observa que el proceso superior es reducido dorsalmente en los dos últimos géneros, además mantienen una forma rectangular, vistos lateralmente, similar a la de los arqueocetos bailosauridos (Kellogg, 1936), no son ovoides más bien comprimidos dorsoventralmente, presentan una área suprameatal pequeña y tienen un proceso posterior corto. Los especímenes, MHN-UABCS_EcSj5/06/31 y MHN-UABCS_EcSj5/18/95, conservan una mezcla de caracteres primitivos (presencia de un proceso anterior extendido y delgado, presencia de los procesos superior y piramidal, una

tuberosidad ventrolateral reducida o nula), y rasgos derivados (forma ovoide, presencia de un proceso posterior largo).

Bula timpánica. –La bula izquierda se ha conservado medianamente (Fig. 37), la mayor parte del labio externo y las estructuras asociadas tales como el proceso sigmoideo y el proceso cónico no están presentes; están ausentes la base interna y externa de los pedículos posteriores, más la parte anterior que probablemente formaba parte del tubo de Eustaquio y su salida. La superficie ventral es suave, muestra fracturas y desgate en la región posterior.

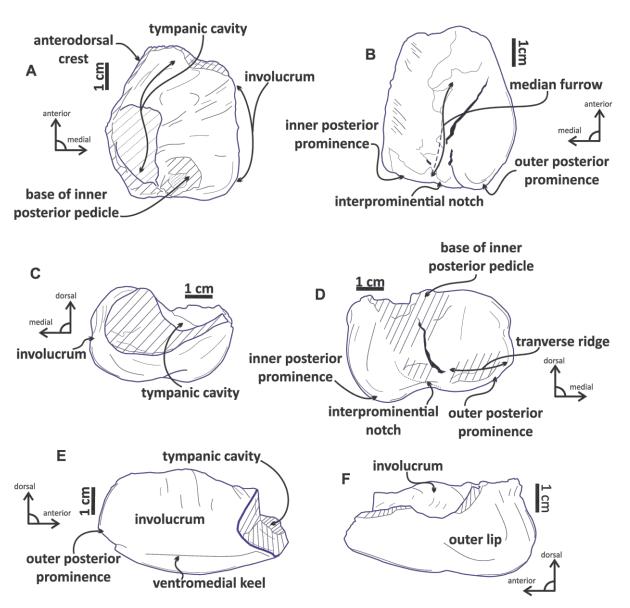


Figura 37. Esquemas de la bula izquierda, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo. Las áreas sombreadas y con líneas continúas marcan fracturas. Vista (A) dorsal, (B) ventral, (C) anterior, (D) posterior, (E) medial, (F) lateral.

En general el margen externo de la bula tiene forma casi ovoide en vista dorsal y ventral. Es más ancha transversalmente y comprimida dorsoventralmente comparada con la bula esbelta de *Eo. whitmorei*. La parte dorsal del labio externo se ha perdido, la breve superficie lateral es suave y convexa, no está clara la presencia de un surco lateral. La parte posterior del labio externo, en vista lateral, se eleva y estaría soportando por el pedículo posterior externo ausente. Es incierta la presencia del foramen elíptico (en vista posterior) y otros detalles asociados.

El involucrum es más grueso comparado con el de *Eo. whitmorei*. Está dividido en una parte posterior gruesa transversalmente y una parte anterior estrecha por medio de un surco transversal. La parte anterior tiene en su margen lateral una depresión que forma parte de la cavidad timpánica. La superficie dorsal anterior del involucrum presenta una serie de arrugas finas y oblicuas, no presenta tuberculos como en *Eo. whitmorei*. La parte posterior tiene una superficie ligeramente áspera y convexa, la amplitud de la parte posterior del involucrum estrecha lateralmente a la cavidad timpánica, carga en su parte dorsal y posterior los restos del pedículo posterior interno. El margen medial externo del involucrum es recto, visto dorsalmente. Lateralmente el involucrum es grueso dorsoventralmente, y presenta una marcada quilla ventromedial.

La bula timpánica izquierda en vista ventral es bilobulada en su superficie posterior, presenta una muesca interprominente que separa las prominencias interna y externa. Estas prominencias se extienden posteriormente y cercanamente al mismo nivel. Se observan una cresta transversa poco conservada en la parte posterior de la prominencia interna. Está presente un surco medio que recorre la parte media posterior de la parte ventral hasta la muesca interprominente.

6.4 Resultados análisis cladístico

Los datos aquí narrados corresponden principalmente a la posición de los especímenes descritos, detalles y contrastes con las hipótesis filogenéticas del trabajo de Fitzgerald (2010) no son objetivo de este trabajo. Sin embargo, el lector puede hacer un análisis independiente tomando lo aquí expresado. El resultado de dos análisis cladísticos, uno que excluye al espécimen juvenil, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, y un segundo que contempla a los cuatro especímenes, es el siguiente:

En ambos, el análisis no tiene una resolución coherente para todo el esquema filogenético. Los arboles de ambos resultados no definen los grupos monofiléticos principales: Archaeoceti y Neoceti (Mysticeti + Odontoceti), ni mantienen, en sentido figurativo, la sucesión de los grupos de misticetos primitivos dentados hacia taxones basales del clado de misticetos desdentados (Chaeomysticeti). Los resultados del segundo análisis se dejan íntegros, ya que entre ambos resultados no hay mucha diferencia, además de que el segundo contiene a los cuatro especímenes (Fig. 38). Aunque se esperaría que el espécimen juvenil modificara el análisis de acuerdo con Tsai y Fordyce (2014b), no sucede. Por otro lado, los valores resultantes del análisis por remuestreo (Fig. 40) ofrecen el sustento del grupo de los especímenes MHN-UABCS_EcSj5/06/31 y MHN-UABCS_EcSj5/18/95, que tiene un soporte del 98%. Lo que en este caso favorece su posición como un nuevo taxón.

En el segundo análisis cladístico se recuperaron tres árboles parsimoniosos (Fig. 38: 1, 2, 3) de 480 pasos con un índice de consistencia (CI) = 0.423, un índice de retención (RI) = 0.598 y un índice de consistencia rescalado (RC) = 0.252954. El resultado del consenso estricto es un árbol no resuelto (Fig. 38, 39) con una serie de posiciones ambiguas para los taxones Llanocetidae, Aetiocetidae, '*Archaeomysticetus*' (ChM PV5720 y ChM PV4745). El taxón Mammalodontidae no se mantiene como grupo y la separación del grupo Chaeomysticeti no es completa. Los especímenes MHN-UABCS_EcSj1/29/141 y MHN-UABCS_EcSj1/29/142 se agrupan junto a los otros eomisticetoideos dentro de una politomía (Fig. 38: árbol consenso). El grupo de los especímenes MHN-UABCS_EcSj5/06/31 y MHN-UABCS_EcSj5/18/95, no se mantiene dentro del grupo de los queomisticetos y se posicionan entre los arqueocetos y basilosauridos. Los resultados del remuestreo simétrico (Fig. 40) muestran que otros grupos con valores significativos mayores al 80% de soporte en las replicaciones son: Odontoceti, el grupo '*Archaeomysticetus*' y el grupo de los queomisticetos que incluye a *Diorocetus hiatus*, *Pelocetus calvertensis*, *Balenoptera physalus* y *Eubalena glacialis*.

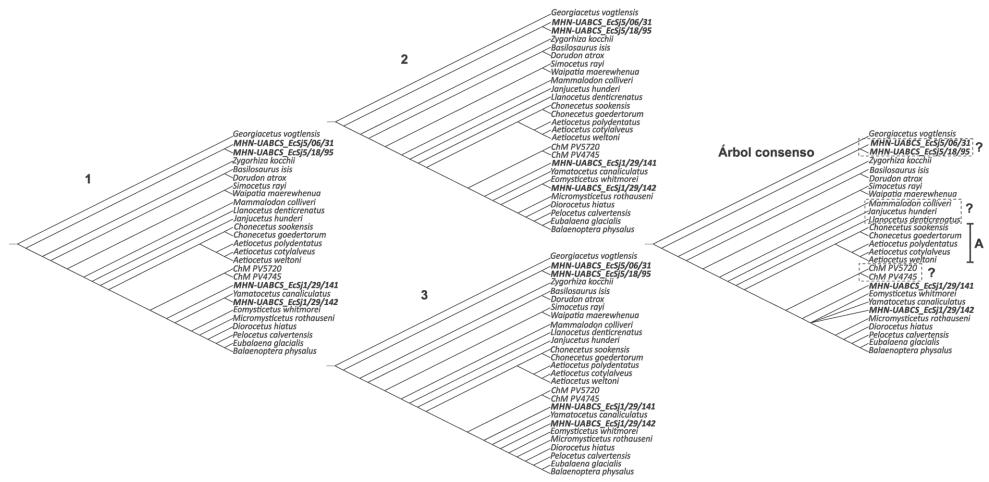


Figura 38. Resultados del análisis cladístico que incluyendo al juvenil MHN-UABCS_EcSj1/29/141. Cladogramas: arboles más parsimoniosos (1, 2, 3) y su respectivo árbol de consenso estricto. Los resultados muestran una posición ambigua (?) para varios taxones en el árbol consenso: MHN-UABCS_EcSj5/06/31 y MHN-UABCS_EcSj5/18/95, Llanocetus, Mammalodon y Jajucetus, 'Archaeomysticetus' ChM PV5720 y ChM PV4745. (A) refiere al taxón Aetiocetidae. Los principales grupos monofiléticos Archaeoceti y Neoceti no se sustentan.

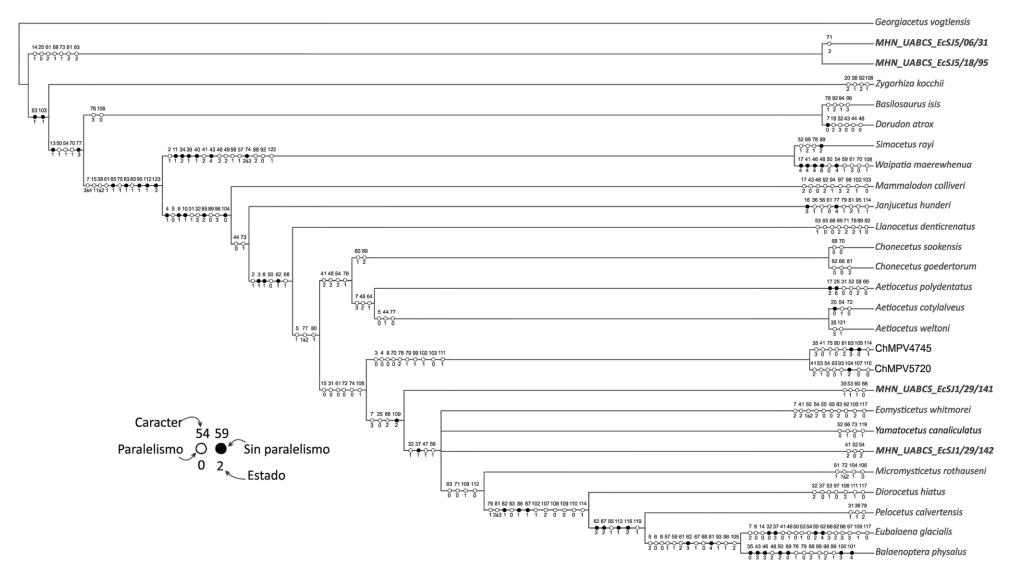


Figura 39. Cladograma consenso resultado del análisis cladístico que incluye al juvenil, MHN-UABCS_EcSj1/29/141. Mapeo de los caracteres. Lista original de caracteres Fitzgerald (2010).



Figura 40. Cladogramas de soporte de ramas, análisis de remuestreo simétrico con base en el árbol consenso. Probabilidad de cambio p= .3333 y 2000 réplicas. (A) Muestra los valores absolutos y (B) los valores de la diferencia de frecuencia (GC). Obsérvese los bajos valores en la base entre los grupos. Los valores GC varían de -100, 0, y 100, de acuerdo a esto indican, respectivamente, máxima contradicción, indiferencia y máximo soporte (Goloboff *et al.*, 2003b). Las flechas marcan la posición de los especímenes de este estudio.

Yamatocetusc Eomysticetus — Micromystice

86

Diorocetusxx

.ocetusxxx Balaenoptera Eubalaenaxxx

Pe

VII. Discusión

Los especímenes MHN-UABCS_EcSj1/29/141, EcSj1/29/142, EcSj5/06/31, EcSj5/18/95, son parte del poco conocido grupo de misticetos basales del Oligoceno, los cuales proveen una interpretación crítica en la relación ancestral con los arqueocetos y la diversificación siguiente de los misticetos en el Cenozoico (Fordyce y Barnes, 1994). Además, representan nuevas formas de queomisticetos del Oligoceno (Tardío) dentro de la cuenca del Pacífico, como también son tan solo una fracción de los materiales no descritos conocidos. Actualmente solo algunos misticetos barbados contemporáneos están formalmente descritos en la zona: *Yamatocetus canaliculatus* (Okazaki, 2012) en el noreste de Japón; un nuevo género de eomisticetos, *Tohoraata*, de Nueva Zelanda, que revalúa e incluye a 'Mauicetus' waitakiensis (Boessenecker y Fordyce, 2013; Boessenecker y Fordyce, 2014); más el registro de Mauicetus parki (Benham, 1937, 1942; Marples, 1956, Fordyce, 2005) (Fig. 40).

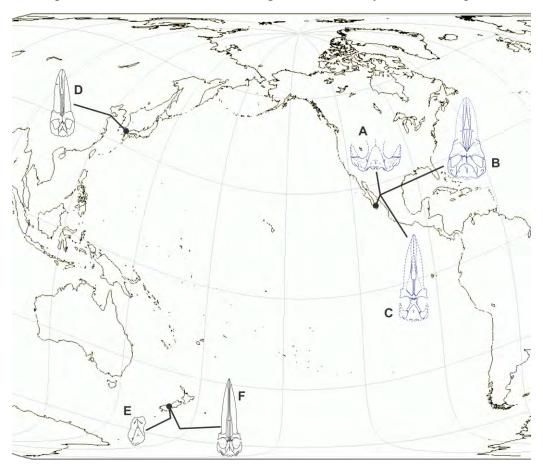


Figura 41. Mapa, registro de queomisticetos en la cuenca del Pacífico. (A-C) especímenes MHN-UABCS_EcSj1/29/141, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, y MHN-UABCS_EcSj5/06/31 respectivamente. (D) *Yamatocetus* (E) *Mauicetus* y (F) *Tohoraata*.

La discusión actual sobre la diversidad y el origen de los neocetos durante la transición Eoceno/Oligoceno y el resto del Oligoceno, asume que aquella fue dirigida por un rápida radiación adaptativa (Nikaido *et al.*, 2001; Fordyce, 2009a), la cual refleja la amplia heterogeneidad oceánica resultado de los procesos geológicos (Fordyce, 1980, 2003b; Fordyce y Barnes, 1994; Steeman *et al.*, 2009), cambios climáticos y a los niveles de productividad primaria (Marx y Uhen, 2010; Clementz *et al.*, 2012). De acuerdo con esta hipótesis es probable que los patrones locales de diversidad reflejen "oportunidades" ecológicas restringidas (Fordyce, 1994: 442), que habrían derivado en múltiples especies simpátricas de grupos tardíos como 'arqueocetos' –Kekenodontidae– y misticetos muy primitivos – Llanocetidae– (Fordyce, 2003a), odontocetos arcaicos, más misticetos primitivos dentados y queomisticetos (Clementz *et al.*, 2012: 11). Esta postura debe considerarse tentativa debido a las pocas publicaciones de especímenes del Oligoceno y a otros detalles asociados al registro fósil (Uhen y Pyenson, 2007), lo que resulta en pocos datos para establecer un marco teórico de diversidad y ecología más sólido.

Hasta ahora no es claro que tan similares son las faunas de cetáceos del Oligoceno entre el hemisferio Sur y Norte dentro de la cuenca del Pacífico. Las morfologías de los ejemplares estudiados aquí discrepan ampliamente de los ejemplares observados en el "fossil catalog in Geology Museum, University of Otago, Dunedin, New Zealand". Es probable que grupos endémicos de misticetos se hayan establecido dentro de cuencas especificas tales como Mammalodontidae (Fordyce, 2009d; Fitzgerald, 2010; Bianucci *et al.*, 2011), o solo en una área determinada, como se "estima" para Aetiocetidae en el Pacífico Norte, pero cuestionable debido al ejemplar *Willungacetus aldingensis (incertae sedis)* (Plage, 2005). Sin embargo, grupos tales como Eomysticetoidea (Sanders y Barnes, 2002b) en la cuenca del Atlántico y el Pacífico (Okazaki, 2012; Boessenecker y Fordyce, 2013); o Kekenodontidae en el Pacífico (Fordyce, 2003; Hernández-Cisneros y González-Barba, 2013) pudieron tener una amplia dispersión. Los patrones de distribución geográfica aun requieren más datos para establecer un marco sólido.

Por otro lado, la morfología craneal de los cuatro ejemplares de estudio ofrece nuevas ideas acerca de las variantes anatómicas presentes entre los misticetos durante el génesis del clado Neoceti. Es probable que el proceso heterocrónico tenga una relación directa en esta generación de morfologías novedosas (Tsai y Fordyce, 2014a, b). Sí bien los especímenes,

MHN-UABCS_EcSj1/29/141 y MHN-UABCS_EcSj1/29/142, representan nuevas formas de eomisticetoideos con rasgos contrastantes con aquellos presentes en las especies del género *Eomysticetus, Yamatocetus y Tohoraata*. Principalmente por los rasgos craneales que incluyen un margen externo del supraoccipital en forma semicircular y un proceso secundario del escamoso, más la presencia de una premaxila amplia y extendida sobre el frontal, respectivamente. La cuestión sobre si estos nuevos géneros están relacionados con la familia Eomysticetidae o si forman un nuevo nivel supragénerico queda abierta. Es probable que el grupo relicto de los eomisticetoideos haya sido diverso y ampliamente dominante; como lo han sido los balaenopteroideos desde mediados del Neógeno (Deméré y Berta, 2005; Fordyce, 2009a).

Los especímenes, MHN-UABCS_EcSj5/06/31 y MHN-UABCS EcSj5/18/95, por otra parte muestra una morfología más afín a las formas balaenopteroideas. Sin embargo conservan rasgos primitivos dentro del complejo auditivo referentes al hueso periótico. La ausencia de caracteres y la presencia de rasgos primitivos han dado como resultado una posición ambigua dentro del análisis cladístico realizado (Fig. 37). La debilidad del cladograma consenso está determinada por la falta de información, tal vez el número y los caracteres usados no son suficientes, o no son los adecuados.

Aunque el análisis contempló la exclusión del espécimen juvenil, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, para evitar que los rasgos juveniles distorsionaran el resultado filogenético, este no terminó alterado. Por tanto, debe considerarse hasta qué punto el análisis se ve influenciado por este tipo de datos, lo que implica una revisión de los caracteres ontogenéticos dentro de grupos más primitivos. Tomando en cuenta el estudio Tsai y Fordyce (2014 a, b), debe reconocerse que los rasgos juveniles pueden influir seriamente en un análisis filogenético entre los cetáceos —del Neógeno y recientes; debido a los grados de transformación que pueden acelerar o retener el desarrollo de estructuras fenotípicas durante el desarrollo embrionario, peramórfosis y neotenia. Estos detalles deben reflexionarse ya que su codificación sin escrúpulos puede generar distorsión sobre los resultados. Además, estos elementos complementan la plasticidad morfológica que resulta del proceso heterocrónico; aquí el concepto de homología y sus criterios para establecerla son un punto prioritario.

El conocimiento general de las transformaciones anatómicas y adaptaciones de los cetáceos es relativamente completo y conocido (Gatesy et al., 2013). Pero, la falta de

información sobre los materiales fósiles de cetáceos del Oligoceno puede originar una interpretación ambigua de las secuencias específicas de transformación anatómica; como dificultar el establecer estados primitivos y derivados. Los especímenes aquí estudiados ofrecen llenar vacíos de información anatómica dentro de los grupos primitivos de misticetos del Oligoceno. Debe considerase que la plasticidad morfológica dentro del clado Mysticeti puede ser un elemento clave en la evolución de la diversidad (Tsai y Fordyce 2013, 2014a).

Sobre el proceso secundario del escamoso.

El proceso secundario del escamoso es una estructura craneal diferente a la prominencia de escamoso con un origen óseo distinto dentro de la fosa del escamoso. Para poder interpretar el desarrollo de la primera estructura se debe entender la definición y el límite entre otras estructuras asociadas.

Primero, la prominencia del escamoso es descrita como una protuberancia ("knob-like") que "se extiende posterolateralmente en el margen posterior del escamoso, la prominencia divide el fondo de la fosa del escamoso en dos niveles (uno más arriba que el otro)... ascendiendo desde el centro del fondo de la fosa del escamoso" (Sanders y Barnes, 2002a: 277, 282, 290). Aunque no se menciona una descripción más completa de este carácter existe una diferencia significativa entre el pliegue dorsal, "proceso secundario del escamoso", posterior a la fosa de escamoso y sobre la cresta temporal, con la protuberancia (prominencia del escamoso) que nace en el costado posteromedial a la base dorsal del proceso cigomático del escamoso. El origen de ambos caracteres excluye a la cresta nucal, y es distinto entre uno y otro.

La definición del proceso secundario del escamoso requiere primero establecer la diferencia entre la cresta nucal y la cresta temporal. En odontocetos se define a la cresta nucal como el "margen que se extiende lateralmente desde la línea media sobre el interparietal y que termina en el hueso parietal adyacente a, y casi perpendicular a, la prominente cresta temporal" (Mead y Fordyce, 2009: 34, Fig. 1); hay excepciones con algunos grupos basales del Oligoceno.

Por otro lado, "la cresta temporal [en odontocetos] desciende [levemente] sobre la superficie dorsal del proceso cigomático del escamoso... la cresta temporal es una continuación anterior [con respecto a su origen] de la cresta nucal" (Mead y Fordyce, 2009:

107, Fig. 3 y 5). La posición de la cresta nucal en odontocetos es mayormente transversal al eje sagital, mientras que la cresta temporal tiene en general una posición vertical, quizás debido a la configuración globosa de la caja craneana, con respecto al margen dorsal del proceso cigomático. Estos rasgos son distintos para odontocetos basales como *Agorophius* (Fordyce, 1981: Fig. 1, 2), *Simocetus* (Fordyce, 2002: Fig. 2, 3) *Archaeodelphis* (Allen, 1921: Fig. 1, Lam. 1) o *Cotylocara* (Geisler *et al.*, 2014), como para arqueocetos y misticetos que poseen una cresta temporal en horizontal con respecto al procesos cigomático, y ventral con respecto a las crestas nucales.

Mead y Fordyce (2009: 107) definen a la cresta temporal como una continuación anterior a la cresta nucal que yace sobre el proceso cigomático del escamoso, sin especificar el límite entre una y otra cresta. En archaeocetos (*Pakicetus*, *Zygorhiza*), odotocetos basales (*Agorophius*, *Simocetus*, *Archaeodelphis*) y en el grupo Mysticeti la cresta nucal se extiende anteroposteriomente y en forma diagonal al eje sagital del cráneo (en vista dorsal), siguiendo la forma triangular o semicircular del supraoccipital (*Eo. whitmorei*, *Mammalodon colliveri*, *Balaenoptera acutorostrata*). Puede presentarse en una posición vertical (vista lateral) con un margen externo dirigido posteriormente (arqueocetos basales), con un margen posterior en vertical (basilosauridos, mammalodontidos) o anteriormente dirigido en diagonal por efecto de la telescopización (balaenoteroideos).

Una de las descripciones más claras para la cresta nucal de arqueocetos y misticetos puede ser la elaborada por Uhen (2004: 54 y 61) en la descripción de *Dorudon atrox*:

"... la cara anterolateral de la cresta nucal está formada desde el parietal, mientras que la cara posteromedial está formada desde el supraoccipital... la cara posterior del escamoso esta suturada de manera plana [laminar] con la cara anterior del exoccipital. Juntos estos huesos forman la porción lateral de la cresta nucal. La sutura occipitoescamosa está en una hendidura entre estos huesos que se extiende hacia arriba desde la mitad de la cresta nucal. La cresta y la sutura continúan medialmente y entonces se flexiona de manera abrupta dorsalmente donde el escamoso encuentra al parietal".

Sin embargo esta interpretación no diferencia las crestas temporales de las crestas nucales y es similar para *Mammalodon colliveri* (Fitzgerald, 2010: 397).

Por otro lado, para finalizar la explicación del proceso secundario del escamoso se requiere una segunda diferenciación de dos caracteres: la cresta temporal y la cresta nucal.

Siguiendo la descripción de Uhen (2004) existe un punto en el cual el margen anterior del exoccipital diverge del margen posterior del escamoso generando una hendidura que contiene la sutura occipitoescamosa. Kellogg (1936) describe esta separación en *Basilosaurus cetoides* haciendo referencia a que la cresta nucal (lambdoidal) no es confluente con el escamoso. Este punto marca el inicio de la flexión dorsal en forma de U del margen posterior de la fosa del escamoso (cresta temporal) que se extiende hasta la parte posterior o más allá de la base dorsal del proceso cigomático del escamoso. En *Zygorhiza kochii, Basilosaurus cetoides, Dorudon atrox*, y en el ejemplar de arqueoceto no descrito OU 22100 (Fordyce, com. pers. agosto 2014) de NZ está clara la división de la cresta nucal y la cresta temporal en basilosauridos. En misticetos basales esta hendidura es casi nula, la región occipital está estrechamente unida al escamoso, pero la sutura de los hueso permite diferenciar la porción baja de la cresta nucal en el exoccipital y la porción propia de la cresta temporal en el escamoso (*Mammalodon colliveri, Janjucetus hunderi, Piscobalaena nana*).

Entonces, se puede complementar lo siguiente a la descripción de Mead y Fordyce (2009) modificando la descripción de Uhen (2004):

La cresta nucal en arqueocetos y misticetos parte desde la línea media (sagital) del cráneo (ej. Pakicetus, Mammalodontidae, Aetiocetidae, Eomysticetidae, Simocetus) o desde una posición más lateral al ápice del supraoccipital (ej. Caperea marginanta (OM VT227) y Balaenoptera acutorostrata (OM VT3057)). La cara anterolateral de la cresta nucal está formada desde el parietal, mientras que la cara posteromedial está formada desde el supraoccipital (Uhen, 2004). El margen bilaminar de la cresta nucal, formado por el supraoccipital y el parietal está bien delimitado por una sutura que desciende posteriormente hasta el contacto con el escamoso; esto se puede ver en Balaenoptera acutorostrata (OM VT3057), Mammalodon colliveri, Janjucetus hunderi, Basilosaurus cetoides (Kellog, 1936), Piscobalaena nana (en Caperea marginanta (OM VT227) la sutura entre el parietal y el supraoccipital está bien fusionada que resulta indistinta). La cresta nucal desciende de manera diagonal o vertical de acuerdo al nivel de telescopización del supraoccipital. En un punto por debajo de la sutura parietoescamosa la cara posterior del escamoso esta suturada de manera laminar con la cara anterior del exoccipital. Juntos estos huesos forman la porción lateral de la cresta nucal (Uhen, 2004). La sutura occipitoescamosa puede divergir separando la cresta nucal del occipital de la cresta temporal del escamoso (ej. basilosauridos) marcando el margen del exoccipital, o puede extenderse lateralmente en forma bilaminar junto al escamoso diferenciándose de la cresta temporal.

Por otro lado, la cresta temporal en arqueocetos y misticetos es el margen posterior de la cara interna del escamoso en forma de U o V, continuo o no, a la cresta nucal y que puede estar separado por la sutura occipitoescamosa. El origen de la cresta temporal lo marca la flexión abrupta de la parte posteriormedial del escamoso que se dirige dorsalmente sobre el margen del escamoso y el dorso del proceso cigomático. La cresta temporal soporta a la línea temporal, puede ser una lámina delgada y afilada (ej. *Mammalodon colliveri, Janjucetus hunderi, Basilosaurus cetoides, Piscobalaena nana)*, o un margen grueso y romo (*Balaenoptera acutorostrata* (OM VT3057), *Caperea marginanta* (OM VT227)), que puede terminar en un punto posterior a, o sobre, el proceso cigomático del escamoso.

Una vez esclarecidos los límites entre la cresta nucal y la cresta temporal se puede definir al proceso secundario del escamoso y la prominencia del escamoso:

El **proceso secundario del escamoso** es un plegamiento de la cresta temporal, en el espécimen MHN-UABCS_EcSj1/29/141, este carácter está desarrollado como un grueso pliegue dirigido anterolateralmente, casi paralelo al eje sagital del proceso cigomático, en forma lobular (como la punta de un dedo) que resalta sobre la parte posterior de la fosa del escamoso. La base del proceso secundario del escamoso invade ligeramente a la fosa del escamoso generando posterolateralmente un breve escalón. Desde la base de su margen dorsolateral hasta el ápice se produce una involución que genera un canal dorsal posterior al proceso cigomático (puede estar asociado a la 'fosa esternomastoidea', como aparentemente se observa en *Eomysticetus* (Sanders y Barnes, 2002b: 320)); el canal está limitado por la línea temporal.

Aparentemente el proceso secundario del escamoso puede o no estar desarrollado en otros misticetos. En *Eomysticetus* (Sanders y Barnes, 2002b: Fig. 3, 5 y 24) y *Yamatocetus* (Okazaki, 1994, 2012) el proceso secundario del escamoso (considerado como la prominencia del escamoso, por Sanders y Barnes (2002a)), está presente como un dobles poco prominente, con una cara interna convexa. El plegamiento del proceso secundario genera lateralmente una hendidura o canal, que puede ser superficial, en la parte posterior a la base dorsal del proceso cigomático del escamoso. En *Balaenoptera acutorostrata* (OM VT3057), o *Caperea marginanta* (OM VT227), Mammalodontidae y *Piscobalaena nana* no está desarrollado.

Ejemplares de basilosauridos (*Basilosaurus cetoides, Zygorhiza kochii* (Kellog, 1936), *Cynthiacetus peruvianus* (Martinez-Caceres y de Muizon, 2011: Fig. 2a) presentan un pliegue poco prominente que quizás sea un proceso secundario del escamoso.

Sobre la fusión anatómica del proceso secundario del escamoso se puede decir poco. Por ejemplo, las involuciones o pliegues se desarrollan para aumentar el área de contacto (ej. tejido ciliado del intestino) y el volumen por unidad de área (ej. involuciones en el cerebro). Es claro que el proceso secundario del escamoso aumentaba el área de sujeción, tal vez para el musculo temporal, o quizás era la base para algún musculo secundario en particular. Una elucubración podría sugerir que esta superficie de sujeción muscular facilitaba realizar la succión durante el amamantamiento, mediante algún tipo de movimiento asociado a la mandíbula.

Por último, es necesario dar más detalles sobre la **prominencia del escamoso** mencionada por Sanders y Barnes (2002a). La prominencia aparentemente es el resultado de la inflamación posteromedial o lateral de la parte posterior de la base dorsal del procesos cigomático del escamoso que es anterior a la cresta temporal. Este carácter puede o no estar desarrollado en misticetos, y aparentemente no está presente en odontocetos o arqueocetos. La morfología puede ser distinta desde una protuberancia de borde romo (*Micromysticetus*) a aguda (juvenil *Mauicetus parki*, OU 22545, Fordyce com. pers., agosto 2014), hasta una superficie masiva y redonda (MHN-UABCS_EcSj5/06/31). La prominencia puede o no invadir a la fosa, puede dividirla levemente (*Micromysticetus*) y sobresalir sobre la fosa del escamoso (como en el juvenil de *Mauicetus parki*, OU 22545, Fordyce com. pers., agosto 2014). En *Balaenoptera acutorostrata* (OM VT3057) aparentemente la prominencia del escamoso forma parte del cuerpo grueso del proceso cigomático. En *Caperea marginanta* (OM VT227), está ausente (Fordyce y Marx, 2012: suplemento).

VIII. Conclusión

Los ejemplares MHN-UABCS_EcSj1/29/141, EcSj1/29/142, EcSj5/06/31 y EcSj5/18/95, son nuevas formas de queomisticetos dentro de la cuenca del Pacífico, con una morfología distinta a los ejemplares conocidos en esta zona y aparentemente también del lado del Atlántico. Los dos primeros son reconocidos como nuevos géneros de eomisticetoideos sin una familia asignada. Los últimos dos especímenes, MHN-UABCS_EcSj5/06/31 y MHN-

UABCS_EcSj5/18/95, son formas morfológicamente similares a balaenopteroideos con una morfología derivada e intermedia del complejo auditivo (hueso periótico con proceso posterior alargado y retención de caracteres primitivos).

La relación filogenética de estos especímenes con otros grupos de misticetos del Oligoceno aun no es clara. Requiere un análisis más minucioso en la selección y determinación de caracteres, más la adhesión de nueva información sobre otros ejemplares del Oligoceno. Más detalles de un marco aceptable sobre la anatomía funcional y nuevos criterios en la disparidad morfológica, requieren tiempo de trabajo, preparación de fósiles asociados, y nuevos descubrimientos.

Se ha hecho recurrentemente hincapié en el valor informativo de los grupos de cetáceos del Oligoceno y su conexión clave entre los arqueocetos y neocetos derivados. Los nuevos estudios en proceso prometen una nueva visión sobre los primeros grupos de neocetos y su relación con grupos derivados del Neógeno. Más aún, Baja California Sur tiene una serie de afloramientos importantes con registro fósil de cetáceos que quizá conecten, incierto, la transición del Eoceno/Oligoceno, más una rica presencia de faunas de la transición Oligoceno/Mioceno.

Estos afloramientos son importantes en la reconstrucción paleobiológica del grupo con interesantes implicaciones de biogeografía evolutiva. Es probable que materiales de la costa Oeste de USA estén relacionados, sin embargo no es clara la conexión. Materiales importantes no descritos del Pacífico Noroeste están presentes en el "Department of Mammalogy Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, CA" (Velez-Juarbe com. pers., Octubre, 2014); como también en el "Smithsonian, National Museum of Natural History, of **Paleobiology** Collections, Washington D. C." Department (ver: http://collections.nmnh.si.edu/search/paleo/), el misticeto mencionado por Uhen (2007) pertenece a esta colección y los materiales son abundantes (Pyenson com. pers, Octubre, 2014). Estas y otras colecciones ofrecen elementos importantes para el estudio de la historia evolutiva de los cetáceos, además de que existen otros registros enigmáticos (e.g. Africa o alrededor del Cáucaso).

X. Bibliografía

- Albers J. 2009. Die Wale von Linz in Österreich. Geschichte ihrer Erforschung. www.cetacea.de/palaeocetologie/linzer_wale.
- Albers J. 2010. Ohne Zähne im Oligozän.

 www.cetacea.de/palaeocetologie/chaeomysticeti/index.php.
- Allen, G.M. 1921. A new fossil cetacean. *Bulletin of the museum of comparative zoology*. 65(1): 19 p.
- Applegate, S. P. 1986. The El Cien Formation, strata of Oligocene and Early Miocene Age in Baja California Sur. *Revista del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México*. 6: 145-162.
- Bajpai S., Thewissen J.G.M., y Conley, R.W. 2011. Cranial Anatomy of Middle Eocene *Remingtonocetus* (Cetacea, Mammalia) from Kutch, India. *Journal of Paleontology*. 85(4): 703-718.
- Barnes, L.G., Kimura, M., Furusawa H., Sawamura, H. 1994. Clasification and Distribution of Oligocene Aetiocetedae (Mammalia; Cetacea; Mysticeti) from western North America and Japan. *The islan Arc.* 3: 392-431.
- Benham, W.B. 1937. On *Lophocephalus*, a new genus of zeuglodont Cetacea. *Transactions* and *Proceedings of the Royal Society of New Zealand*, 67: 1-7.
- Benham, W.B. 1942. Fossil Cetacea of New Zealand. *Mauicetus*, a generic substituted for *Lophocephalus* Benham. *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand*, 71: 260-270.
- Berta, A. y Deméré T.A. 2009. Mysticeti, Evolution. *In*: Perrin, F.W., Würsig, B. y Thewissen, J.G.M. (Eds.). Encyclopedia of marine mammals. Canada. Elsevier. 749-753.
- Bianucci, G., Gatt, M., Catanzariti, R., Sorbi S., Bonavia, C.G., Curmi, R y Varola, A. 2011. Systematics, biostratigraphy and evolutionary pattern of the Oligo-Miocene marine mammals from the Maltese Islands. *Geobios*, 44: 549-585.
- Bisconti, M. 2006. *Titanocetus*, a new baleen whale from the Middle Miocene of Northern Italy (Mammalia, Cetacea, Mysticeti). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(2): 344–354.
- Boessenecker, R. y Fordyce, R.E. 2013. Anatomy and ontogeny of a transitional baleen whale: a new eomysticetid (Mammalia, Cetacea) from the late Oligocene Otekaike limestone of

- New Zealand (resumen). En: 73nd Annual meeting. *Society of Vertebrate Paleontology*. Los Angeles, CA, USA. 89 p.
- Boessenecker, R.W. y Fordyce, R.E. 2014. A New eomysticetid (Mammalia: Cetacea) from the Late Oligocene of New Zealand and a Reevaluation of "Mauicetus" waitakiensis. *Papers in Palaeontology*. 34 p.
- Bouetel, V. y de Muizon, C. 2006. The anatomy and relationships of *Piscobalaena nana* (Cetacea, Mysticeti), a Cetotheriidae s.s. from the early Pliocene of Peru. *Geodiversitas*, 28 (2): 319-395.
- Clementz, M.T., Fordyce, R.E., Peek, S.L. y Fox, D.L. 2012. Ancient marine isoscapes and isotopic evidence of bulk-feeding by Oligocene cetaceans. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 13 p.
- Deméré, A. T. y Berta, A. 2008. Skull anatomy of the Oligocene toothed mysticete *Aetiocetus* weltoni (Mammalia; Cetacea): implications for mysticete evolution and functional anatomy. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154: 308-352.
- Deméré, T.A., Berta, A. y McGowen, M.R. 2005. The taxonomic and evolutionary history of fossil and modern balaenopteroid mysticetes. *Journal of Mammalian Evolution*, 12: 1(2), 99-143.
- Ekdale E.G., Berta A. y Deméré T.A. 2011. The Comparative Osteology of the Petrotympanic Complex (Ear Region) of Extant Baleen Whales (Cetacea: Mysticeti). *PlosOne*, 6(6): 42 p.
- El-Adli, J.J., Deméré, T.A. y Boessenecker, R.W. 2014. *Herpetocetus morrowi* (Cetacea: Mysticeti), a new species of diminutive baleen whale from the Upper Pliocene (Piacenzian) of California, USA, with observations on the evolution and relationships of the Cetotheriidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 170: 400-466.
- Emlong, D. 1966. A new archaic cetacean from the Oligocene of Northwest Oregon. *Bulletin of the Museum of Natural History, University of Oregon*, 3: 1–51.
- Fahlke, M.J, Gingerich, P.D., Welsh R.C. y Wood, A.R. 2011. Cranial asymmetry in Eocene archaeocete whales and the evolution of directional hearing in water. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(35): 14545-14548.
- Fischer, R., Galli-Olivera, C., Gidde, A. y Schwennicke, T. 1995. The El Cien Formation of southern Baja California, México: Stratigraphic precisions. *Newsletters on Stratigraphy*, 32(3): 137-161.

- Fitzgerald, E.M.G. 2006. A bizarre new toothed mysticete (Cetacea) from Australia and the early evolution of baleen whales. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273: 2955-2963.
- Fitzgerald, E.M.G. 2010. The morphology and systematics of *Mammalodon colliveri* (*Cetacea*: Mysticeti), a thoothed mysticete from the Oligocene of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158: 367-476.
- Fitzgerald, E.M.G. 2012. Archaeocete-like jaws in a baleen whale. *Biology Letters*, 8: 94-96.
- Fordyce, R. E. y de Muizon, C. 2001. Evolutionary history of cetaceans: a review. En: Mazin, J.M., y Buffrénil (eds.). *Secondary adaptation of tetrapods to life in water*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany. 169-233.
- Fordyce, R.E. 1980. Whale evolution and Oligocene southern ocean environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 31, 319-336.
- Fordyce, R.E. 1981. Systematics of the odontocete whale *Agorophius Pygmaeus* and the Family. Agorophidae (Mammalia: Cetacea). Journal of Paleontology, 55(5), 1028-1045.
- Fordyce, R.E. 1984. Evolution and zoogeography of cetaceans in Australia. In M. Archer y G. Clayton (eds), *Vertebrate zoogeography and evolution in Australasia*. Australia. Hesperion Perth. 929-948.
- Fordyce, R.E. 1992. Cetacean evolution and Eocene-Oligocene environments. In: Prothero, D.R. y Berggren W.A. (Eds.) *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. USA. Princenton University Press. 368-381.
- Fordyce, R.E. 2002. Simocetus rayi (Odontoceti: Simocetidae, New Family): A Bizarre New Archaic Oligocene Dolphin from the Eastern North Pacific. *Smithsonian contributions to Paleontology*, 93: 185-222.
- Fordyce, R.E. 2003a. Early crown-group Cetacea in the southern ocean: the toothed archaic mysticete *Llanocetus*. (resumen). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23 (3): 50A.
- Fordyce, R.E. 2003b. Cetacean evolution and Eocene-Oligocene oceans revisited. In: Prothero, D.R., Ivany, L.C. y Nesbitt E.A. (Eds.) *From Greenhouse to Icehouse. The marine Eocene-Oligocene transition*. USA. Columbia University Press. 154-170.
- Fordyce, R.E. 2005. New specimen of archaic baleen whale *Mauicetus parki* (Late Oligocene, New Zealand) elucidates early crown-mysticeti. (resumen). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25 (3): 58A.

- Fordyce, R.E. 2009a. Cetacean Evolution. *In*: Perrin, F.W., Würsig, B. y Thewissen, J.G.M. (Eds.). *Encyclopedia of marine mammals*. Canada. Elsevier. 201-207.
- Fordyce, R.E. 2009b. Fossil sites, Noted *In*: Perrin, F.W., Würsig, B. and Thewissen, J.G.M. (Eds.). *Encyclopedia of marine mammals*. Canada. Elsevier. 459-466.
- Fordyce, R.E. 2009c. Neoceti. *In*: Perrin, F.W., Würsig, B. and Thewissen, J.G.M. (Eds.). *Encyclopedia of marine mammals*. Canada. Elsevier. 758- 763.
- Fordyce, R.E. 2009d. Cetacean fossil record. *In*: Perrin, F.W., Würsig, B. and Thewissen, J.G.M. (Eds.). *Encyclopedia of marine mammals*. Canada. Elsevier. 207-215.
- Fordyce, R.E. y L.G. Barnes. 1994. The evolutionary history of whales and dolphins. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 22: 419-455.
- Fordyce, R.E. y Marx, F.G. 2012. The pygmy right whale *Caperea marginata*: the last of the cetotheres. *Proc. R. Soc. B.* 280: 20122645.
- Fordyce, R.E., L.G. Barnes y Miyazaki N. 1994. General aspects of the evolutionary history of whales and dolphins. *The island Arc*, 3: 373-391.
- Galli-Olivier, C., Garduño G. y Gamiño J. 1990. Phosphorite deposits in the Upper Oligocene, San Gregorio Formation at San Juan de la Costa, Baja California Sur; México. *En* Burnett, W.C. y S.R. Riggs (eds.): *Phosphate deposits of the world 3. Neogene to modern phosphorites*. Cambridge, UK. Cambridge University press. 122-126.
- Gatesy, J., Geisler, J.H., Chang, J., Buell, C., Berta A., Meredith R.W., Springer, M.S. y McGowen, M.R. 2013. A phylogenetic blueprint for a modern whale. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66: 479–506.
- Geisler, J.H. y Sanders, A.E. 2003. Morphological evidence for the phylogeny of Cetacea. *Journal of Mammalian Evolution*. 10(1/2): 23-129.
- Geisler, J.H., Colbert, M.W. y Carew, J.L. 2014. A new fossil species supports an early origin for toothed whale echolocation. *Nature*, 0(0): 12 p.
- Geisler, J.H.; Mcgowen, M.R.; Yang, G. y Gatesy, J. 2011. A supermatrix analysis of genomic morphological, and paleontological data from crown Cetacea. *BMC Evolutionary Biology*, 11(112): 33 p.
- Gingerich, P.D., ul-Haq M., von Koenigswald W., Sanders W.J., Smith B.H., Zalmout I.S. 2009. New protocetid whale from the Middle Eocene of Pakistan: birth on land, precocial development, and sexual dimorphism. *PLoS ONE* 4(2): 20 p.

- Gingerich, P.D., ul-Haq M., Zalmout, I.S., Khan I.H., y Malkani, M.S. 2001. Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science*, 293: 2239-2242.
- Goloboff, P.A., Farris J.S., Källersjö M., Oxelman B., Ramírez M.J., y Szumik C.A. 2003b. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19: 324-332.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K.C. 2003a. T.N.T.: tree analysis using new technology. Programa y documentación disponible de los autores en www.zmuc.dk/public/phylogeny.
- Goloboff, P.A, Farris, J. y Nixon, K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774-786.
- González-Barba, G. 2008. Descripción de la asociación faunística de elasmobranquios fósiles del conglomerado basal en las Formaciones San Gregorio y El Cien (Oligoceno Temprano) de Baja California Sur, México. Baja California Sur, México. Instituto Politécnico Nacional-CICIMAR. Tesis de Doctorado, 226 p.
- Hampe, O. y Baszio, S. 2010. Relative warps meet cladistics: a contribution to the phylogenetic relationships of baleen whales based on landmark analyses of mysticete crania. *Bulletin of Geoscience*, 85 (2): 199-218.
- Hausback, B. P. 1984. Cenozoic volcanic and tectonic evolution of Baja California Sur, Mexico. In: Frizzell, V.A. (ed.). Geology of the Baja California Península. SEPM Pac. Sect. 39: 219-236.
- Hernández-Cisneros, A. E. y González-Barba, G. 2013. Registró fósil de cetáceos del Oligoceno en Baja California Sur, México (resumen). *En:* Reynoso-Rosales, V. H.; Oseguera-Montiel, B. y Flores-Mejía, P. (eds.). *Programa y Resúmenes del VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología & XIII Congreso Mexicano de Paleontología*. México. Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C. Museo Dugès, Universidad de Guanajuato, p 56.
- Kardong, K.V., 2009. *Vertebrates. Comparative anatomy, function, evolution.* McGraw Hill. USA. 783p.
- Kellogg, A.R. 1934. The Patagonian fossil whalebone whale, *Cetotherium moreni* (Lydekker). *Carnegie Institution of Washington, Publication*, 447: 65-81 p.
- Kellogg, A.R. 1936. A review of the Archaeoceti. *Carnegie Institution of Washington, Publication*, 482: 455 p.

- Kellogg, A.R. 1965. Fossil marine mammals from the Miocene Calvert Formation of Maryland and Virginia: 1. A new whalebone whale from the Miocene Calvert Formation. *United States National Museum Bulletin*, 247: 1-45.
- Kellogg, A.R. 1968. Fossil marine mammals from the Miocene Calvert Formation of Maryland and Virginia: 6. A hitherto unricongnized Calvert Cetothere. *United States National Museum Bulletin*, 247: 133-161.
- Kellogg, A.R. 1968. Fossil marine mammals from the Miocene Calvert Formation of Maryland and Virginia: 8. Supplement to description of *Parietobalaena palmeri*. *United States National Museum Bulletin*, 247: 175-197.
- Kellogg, A.R. 1968. Fossil marine mammals from the Miocene Calvert Formation of Maryland and Virginia: 7. A sharp-nosed cetothere from the Miocene Calvert. *United States National Museum Bulletin*, 247: 163-173.
- Kim, W. H y Barron, J. A. 1986. Diatom biostratigraphy of the upper Oligocene to lowermost Miocene San Gregorio Formation, Baja California Sur. *Diatom Research*, 1(2): 169-187.
- Kim, W. H. 1987. Biostratigraphy and depositional history of the San Gregario and Isidro Formations, Baja California Sur, Mexico. Stanford. University. Stanford. Tesis doctoral. 206 p.
- Luo, Z. y Gingerich, P.D. 1999. Terrestrial mesonychia to aquatic cetacea: transformation of the basicranium and evolution of hearing in whales. University of Michigan. *Papers on Paleontology*, 31: 110 p.
- Marples, B.J. 1956. Cetotheres (Cetacea) from the Oligocene of New Zealand. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 126: 565-580.
- Martínez-Cáceres, M. y de Muizon, C. 2011. A new basilosaurid (Cetacea, Pelagiceti) from the Late Eocene to Early Oligocene Otuma Formation of Peru. *C. R. Palevol*, 10: 517-526.
- Marx, F.G. 2011. The more the Merrier? A large cladistic analysis of mysticetes, and comments on the transition from teeth to baleen. *Journal of Mammal Evolution*, 18: 77-100.
- Marx, F.G. y Uhen M.D. 2010. Climate, Critters, and Cetaceans: Cenozoic Drivers of the Evolution of Modern Whales. *Science*, 327: 993-996.
- Mead, J.G. y Fordyce R.E. 2009. The therian skull. A lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 627: 248p.

- Miller, G.S. 1923. The telescoping of the cetacean skull. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 76(5): 1–71.
- Mitchell, E.D. 1989. A new cetacean from the Late Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, Antartic Peninsula. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 46: 2219-2235.
- Morrone, J.J. 2013. *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones*. UNAM, Facultad de Ciencias. México. 505 p.
- Nikaido, M., Rooney, A.P., y Okada, N. 1999. Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: Hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, Evolution*, 96: 10261-10266.
- Oishi, M. y Hasegawa, Y. 1994. A list of fossil cetaceans in Japan. *The Island Arc*, 3: 493-505.
- Okazaki, Y. 1994. A new type of primitive baleen whale (Cetacea; Mysticeti) from Kyushu Japan. *The Island Arc*, 3: 432-435.
- Okazsaki, Y. 2012. A new mysticete from the upper Oligocene Ashiya Group, Kyushu, Japan and its significance to mysticete evolution. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History. Serie A*, 10: 129-152.
- Perrin, W.F. 1975. Variation of spotted and spinner porpoise (*genus Stenella*) in the Eastern Pacific and Hawaii. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography, Scripps Institution of Oceanography, University of California*, 21: 1-206.
- Pledge, N.S. 2005. A new species of early Oligocene cetacean from Port Willunga, South Autralia. *Memoirs of the Queensland Museum*, 51(1): 123-133.
- Rice, D.W. 1998. *Marine mammals of the world: systematics and distribution*. Society for Marine Mammology, Special Publication 4, 234 p.
- San Mauro, D. y A. Agorreta, A. 2010. Molecular systematics: a synthesis of the common methods and the state of knowledge. *Cellular & Molecular Biology Letters*, 15: 311-341.
- Sander E., S y Barnes, L. G. 2002a. Paleontology of the Late Oligocene Ashley and Chandler Bridge Formations of South Carolina, 2: *Micromysticetus rothauseni*, a primitive cetotheriid mysticete (Mammalia: Cetacea). *Smithsonian contributions to Paleontology*, 93: 271-293.

- Sander E., S y Barnes, L. G. 2002b. Paleontology of the Late Oligocene Ashley and Chandler Bridge Formations of South Carolina, 3: Eomysticetidae, a new family of primitive mysticetes (Mammalia: Cetacea). *Smithsonian contributions to Paleontology*, 93: 313-356.
- Schweitzer, C. E., Feldmann, R. M., González-Barba, G. y Vega, F. J. 2002. New crabs from the Eocene and Oligocene of Baja California Sur, Mexico and an assessment of the evolutionary and paleobiogeographic implications of Mexican fossil decapods. *Journal of Paleontology*: 76 (6) 1-43.
- Schwennicke, T. 1992. Phosphoritführende Tief- und Flachwassersedimente aus dem Oberoligozän von Niederkalifornien, Mexiko die San Juan-Einheit (El Cien-Formation). Tesis de doctorado. Universidad de Hannover. Alemania. 163 p.
- Schwennicke, T. 1994. Deep and shallow water phosphorite-bearing strata of the Upper Oligocene of Baja California, Mexico (San Juan Member, El Cien Formation). *Zentralblatt Geologie Paläontologie. Teil I*, (1/2): 567-580.
- Schwennicke, T. y Vásquez-García, A. 1996. Modelo deposicional de fosforita granular aloctona del Miembro San Juan (Oligoceno-superior) de la Formación El Cien en Baja California Sur y conclusiones paleogeográficas. *Boletín del Departamento de Geología de la Universidad de Sonora*: 13(2), 111-126.
- SGM. Servicio Geológico Mexicano. 2008. Carta Geológico-Minera Estado de Baja California Sur, 1: 500, 000. México, Servicio Geológico Mexicano y Secretaria de Economía. Gerencia de Geomática (ed.) Servicio Geológico Mexicano. México.
- Shimamura, M., Yasue, H., Ohshima, K., Abe, H., Kato, H., Kishiro T., Mutsuo, G., Munechika I. y Okada N. 1997. Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates. *Nature*, 338: 666-670.
- Smith, J.T. 1991. Cenozoic Marine Mollusks and Paleogeography of the Gulf of California. In: Dauphin JP, Simoneit RT (eds.). The Gulf and Peninsular Province of the Californias. *American Association of Petroleum Geologists*, Memory, USA, 47: 637-666.
- Spaulding, M., O'Leary, M.A. y Gatesy J. 2009. Relationships of Cetacea (Artiodactyla) among mammals: increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution. *PLoS ONE* 4(9): 14 p.
- Steeman, M.E. 2007. Cladistic analysis and a revised classification of fossil and recent mysticetes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150: 875-894.

- Steeman, M.E., Hebsgaard, M.B., Fordyce, R.E., Ho S.Y.W., Rabosky, D.L., Nielsen R., Rahbek, C., Glenner H., Sørensen, M.V. y Willerslev E. 2009. Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Syst. Biol.*, 58 (6), 573-585.
- Thewissen J.G.M., Williams E.M., Roe L.J. y Hussain S.T. 2001. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. Nature, 413, 277-281.
- Thewissen, J. G. M., Cooper, L. N., Clementz, M. T., Bajpai, S. y Tiwari, B. N. 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature*. 450 (20): 1190-1195.
- Tsai C.H. y Fordyce R.E. 2014a. Disparate heterochronic processes in baleen whale evolution. *Evolutionary Biology*. 9 p.
- Tsai C.H. y Fordyce R.E. 2014b. Juvenile morphology in baleen whale phylogeny. *Naturwissenschaften*. 5p.
- Tsai, C.H. y Fordyce, R.E. 2013. Early evolutionary radiation in baleen whales (Cetacea: Mysticeti) from the Oligocene of New Zealand (resumen). in: 73nd Annual meeting. *Society of Vertebrate Paleontology*. Los Angeles, CA, USA. 227 p.
- Uhen, M,D. 2007. The earliest toothless mysticete: a chaeomysticetan from the Early Oligocene Alsea Formation, Toledo, Oregon. (resumen). in: 73nd Annual meeting. *Society of Vertebrate Paleontology*. Austin, Texas, USA. 161 A.
- Uhen, M. D., Fordyce, R. E. y Barnes, L.G. 2007. Mysticeti. In: *Evolution of Tertiary Mammals of North America, Vol. 2.* Janis, C. M.; Gunnell, G. F. y Uhen, M. D (eds.). Cambridge, Cambridge University Press, 607-628.
- Uhen, M.D. 2004. Form, function, and anatomy of *Dorudon atrox* (Mammalia, Cetacea): an archaeocete from the Middle to Late Eocene of Egypt. *Papers on Paleontology*, (34): 222 p.
- Uhen, M.D. 2005. A new genus and species of archaeocete whale from Mississippi. *Southeastern Geology*, 43 (3), 157-172.
- Uhen, M.D. 2009. Basilosaurids. *In*: Perrin, F.W., Würsig, B. y Thewissen, J.G.M. (Eds.). *Encyclopedia of marine mammals*. Canada. Elsevier. 91-93.
- Uhen, M.D. 2010. The origin(s) of whales. *Annual Review of Earth and Planetary Science*, 38: 189-219.

- Uhen, M.D. y Pyenson N. D., 2007. Diversity estimates, biases, and historiographic effects: resolving cetacean diversity in the Tertiary. *Palaeontologia Electronica*, 10 (2), 22p.
- Vera-Dimas D.R. 2013. Paleontología de macroinvertebrados marinos del Oligoceno (Miembros San Juan y Timbabichi, Formación El Cien) de Baja California Sur, México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. Tesis de Maestría. 134 p.
- Yamada, T. K., Chou, L.-S., Chantrapornsyl, S., Adulyanukosol, K., Chakravarti, S. K., Oishi, M., et al. (2006). Middle sized balaenopterid whale specimens (Cetacea: Balaenopteridae) preserved at several institutions in Taiwan, Thailand, and India. *Memoirs of the National Science Museum*, Tokyo, 44, 1–10.

X. GLOSARIO

- **Alóctono.** En geología, se aplica a los materiales que se han originado en otros lugares diferentes y han sido movidos de su sitio original.
- **Tiempo profundo.** Es el concepto de tiempo geológico. El concepto filosófico moderno se desarrolló en el siglo XVIII por el geólogo escocés James Hutton (1726-1797).
- **Ambiente de depósito.** Lugar geográfico donde se acumulan los sedimentos. Cada lugar se caracteriza por una combinación particular de procesos geológicos y condiciones ambientales.
- **Clado.** En biología se denomina clado (del griego κλάδος: clados 'rama'), a cada una de las ramas del árbol filogenético propuesto para agrupar a los seres vivos. Un clado se interpreta como un conjunto de especies emparentadas (con un antepasado común), que forman una única "rama".
- **Apomorfía.** Contrario de plesioformía. (a) En terminología cladista, carácter derivado, es decir, nuevo o "avanzado" carácter en oposición a primitivo; (b) se califica de apomorfa una línea filética o taxón que se deriva (nuevos caracteres) con respecto a su línea hermana.
- **Archaeoceti**. Cetáceos basales o grupo madre que incluye a *grosso modo* a las familias Pakicetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae, Protocetidae, y Basilosauridae (clado Pelagiceti).
- Chaeomysticeti (gr. chaios, genuino, verdadero, bueno). Este término fue establecido por Mitchell (1989) y define a los cetáceos con barbas y sin dentición funcional en su estado adulto. Comprende a los grupos tales como Eomysticetidae, Cetotheriopsidae, Cetotheriidae (Caperea marginata), Balaenidae, Balaenopteridae y otros.
- Cuenca. Llanura sedimentaria, depresión o concavidad. En el océano, depresión en el fondo marino.
- **Curación.** Termino que se refiere a la acción de reparación, preservación, limpieza, restauración y montaje de muestras zoológicas, paleontológicas u otros, durante el procesamiento de muestras de colección de museos o particulares.
- **Formación estratigráfica.** Es una unidad litoestratigráfica formal que define cuerpos de rocas caracterizados por unas propiedades litológicas comunes (composición y estructura) que las diferencian de las adyacentes.
- **Grupo parafilético.** Un grupo es parafilético cuando se incluye al antepasado común de sus miembros, pero no a todos los descendientes de este.
- **Homoplasia.** Cambio evolutivo paralelo que hace que dos organismos presenten un mismo carácter adquirido independientemente. Bajo este término se reúnen los conceptos de paralelismo y de convergencia. El adjetivo que deriva de homoplasia es *homoplástico*, aunque es frecuente la forma *homoplásico*.

- **Longitud condilobasal.** Medida de hecha desde el margen posterior de los condilos occipitales hasta el ápice del rostrum del cráneo
- **Macroevolución.** (a) Fenómeno evolutivo dado sobre el nivel de especie, que incluye patrones de origen, extinción y diversificación de taxa superiores. (b) Estudio de los patrones que se desarrollaron a través de periodos largos de tiempo –patrones usualmente revelados por estudios de comparación filogenética o la paleontología, siempre que su explicación se encuentre dentro de los procesos genéticos y ecológicos que pueden ser estudiados en organismos vivos. Incluye cambios fenotípicos u origen de caracteres diagnósticos.
- **Miembro estratigráfico.** Es una subunidad litoestratigráfica que define cuerpos de rocas caracterizadas por propiedades litológicas singulares (composición y estructura) dentro una formación estratigráfica.
- **Mysticeti.** Los misticetos son las ballenas barbadas y sus arcaicos antecesores barbados y dentados. Los misticetos son notablemente menos diversos y dispares que los odontocetos.
- **Neoceti**. Comprende a los dos grupos principales de cetáceos actuales conocidos como subórdenes Mysticeti y Odontoceti. Es probable que es este concepto se extienda a grupos más primitivos de cetáceos.
- **Evo-Devo**. La biología evolutiva del desarrollo (evolución del desarrollo o Evo-Devo) es un campo de la biología que compara los procesos del desarrollo en diferentes organismos para determinar la relación ancestral entre ellos, y para descubrir cómo estos procesos evolucionaron. Aborda el origen y evolución de desarrollo embrionario, de cómo modifica y conducen a la producción de novedosos fenotipos, tales como la evolución de las plumas; o el papel de la plasticidad del desarrollo en la evolución; también de como la ecología impacta el desarrollo y los cambios evolutivos; esta área es la base de para la determinación de la homoplasía y la homología.
- **Neotenia.** También llamada infantilización, es uno de los dos caminos por el cual se puede dar la pedomorfosis. También, la neotenia es una de las tres dimensiones de heterocronía (tiempo de cambio en los eventos de desarrollo embrionario).
- **Peramórfosis**. En la biología del desarrollo, la peramórfosis es un cambio filogenético en el que los individuos de una especie maduran pasando a la edad o forma adulta, la cual asumen rasgos que en algún momento no eran existentes.
- **Odontoceti.** Los odontocetos son las ballenas dentadas delfines, marsopas y afines. Estos animales son marcadamente más diversos y dispares que los misticetos.
- **Osteosclerosis.** Elevación de la densidad de los huesos.

Paquiostosis (pachyostosis). Condición en animales vertebrados en la que los hueso experimentan un engrosamiento, dando lugar a una estructura ósea sólida inusualmente con poca o ninguna médula ósea. Esto ocurre en los vertebrados terrestres y acuáticos, como los manatíes y dugongos, plesiosauros, y miembros del clado Dinocephalia de los terápsidos.

Plesiomorfía. Contrario de apomorfía. Carácter primitivo.

Radiación evolutiva. Es la rápida diversificación ecológica y fenotípica dentro de múltiples linajes, empezando con un solo y reciente antecesor, este proceso da origen a la especiación y adaptación fenotípica o a una colección de diferentes morfologías y rasgos fisiológicos con los cuales se pueden explotar distintos ambientes.

Secuencia estratigráfica. Unidad formada por una serie de capas de rocas sedimentarias.

Simplesiomorfía. Carácter plesiomorfo compartido por dos o más de los elementos subordinados de un grupo. Las simplesiomorfías no se consideran informativas en los análisis cladistas.

Sinapomorfía. Carácter apomorfo compartido en exclusiva por dos o más de los elementos subordinados de un grupo, habiendo aparecido como tal en su ancestro común y exclusivo. Indica la condición de grupo monofilético de los elementos en los que se manifiesta.

XI. APÉNDICE

11.1 Fotos (A1)



Lámina 1. Vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo, espécimen juvenil.



Lámina 2. Vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo, espécimen juvenil.

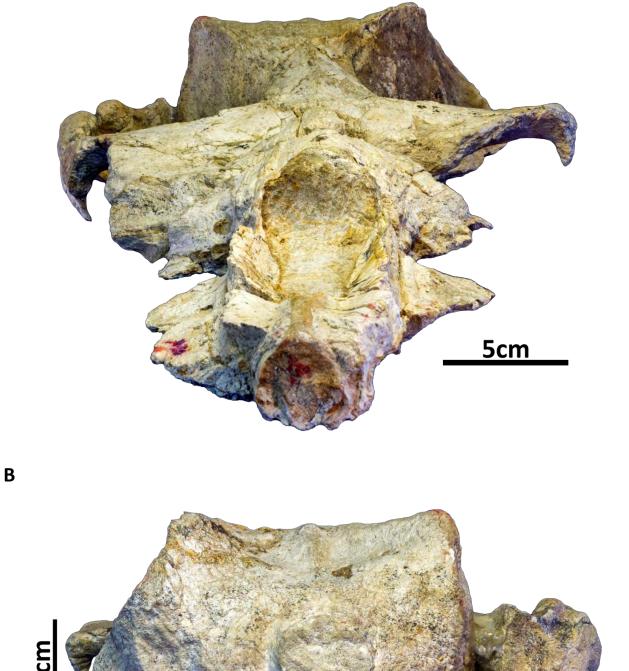


Lámina 3. Vista frontal (A) y posterior (B) del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo, espécimen juvenil.



10 cm

Lámina 4. Vista lateral izq. (A) y lateral derecha (B) del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/141, holotipo, espécimen juvenil.

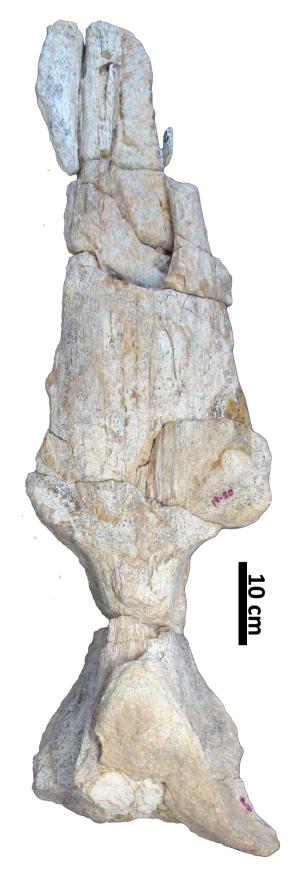


Lámina 5. Vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo.



Lámina 6. Vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo.

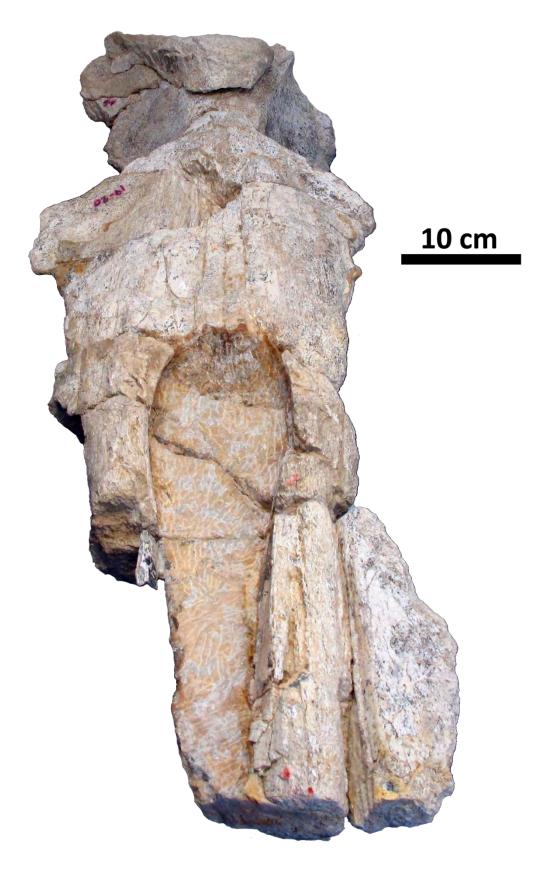


Lámina 7. Vista frontal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo.

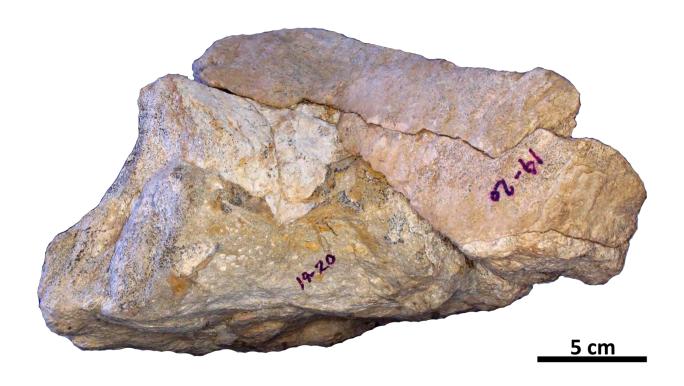


Lámina 8. Vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo.



Lámina 9. Vista lateral derecha del cráneo, MHN-UABCS_EcSj1/29/142, holotipo.

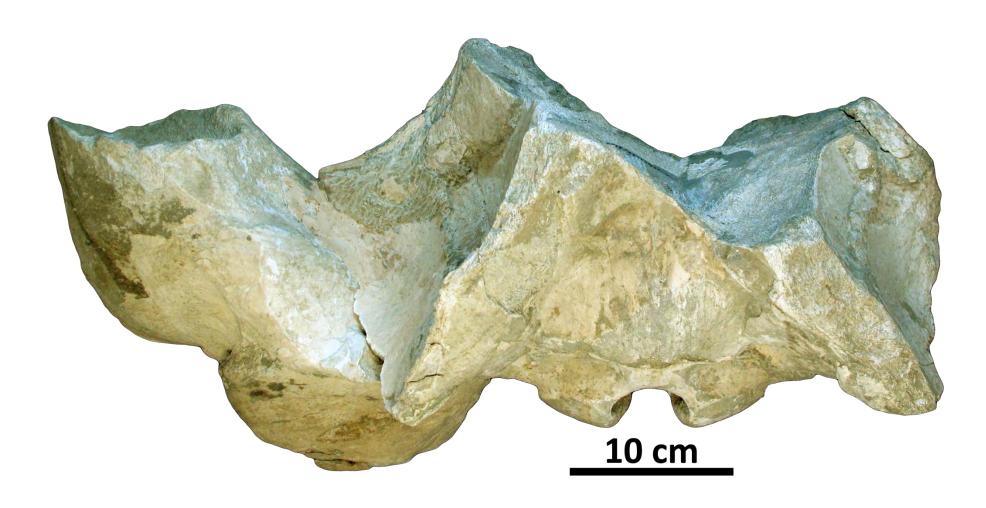


Lámina 10. Vista dorsal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.



Lámina 11. Vista ventral del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.

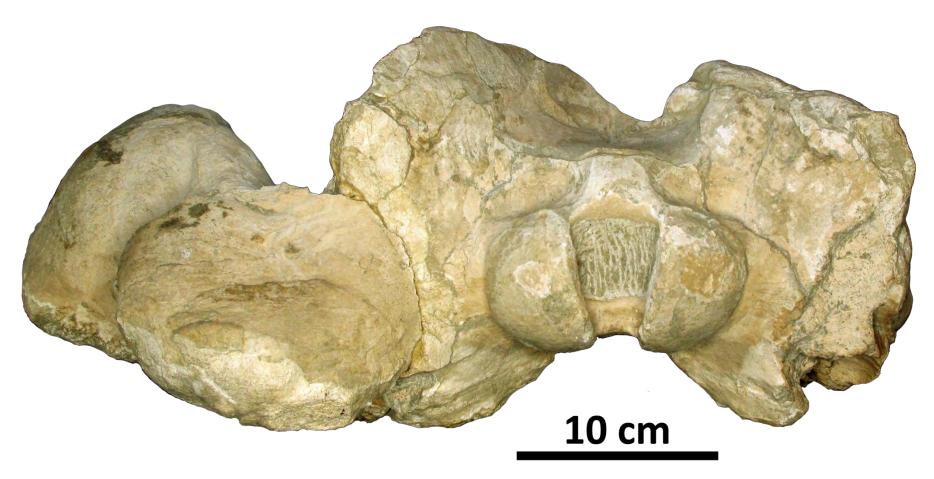


Lámina 12. Vista posterior del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.

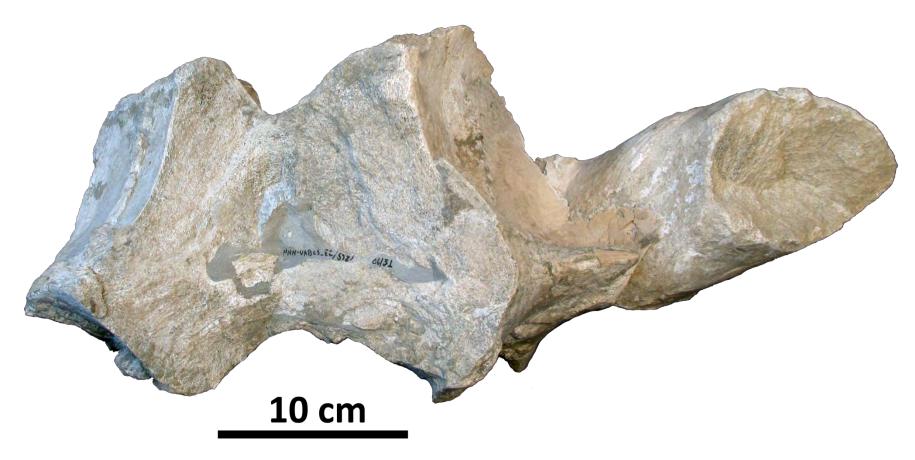


Lámina 13. Vista frontal del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.

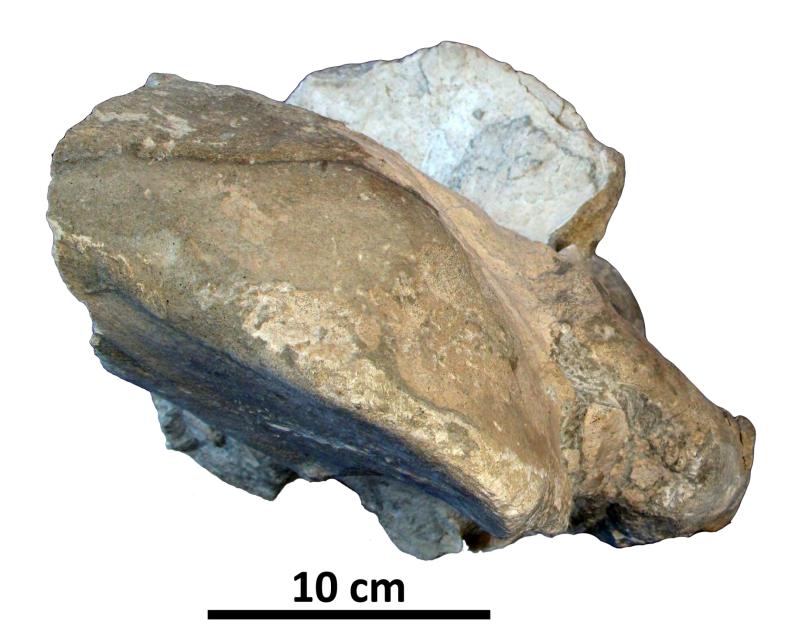


Lámina 14. Vista lateral izq. del cráneo, MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.

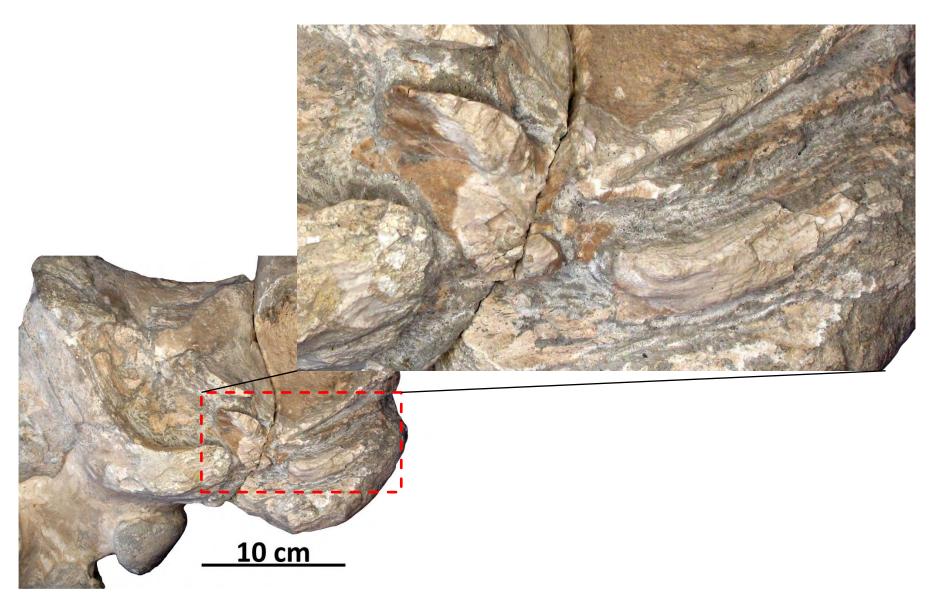
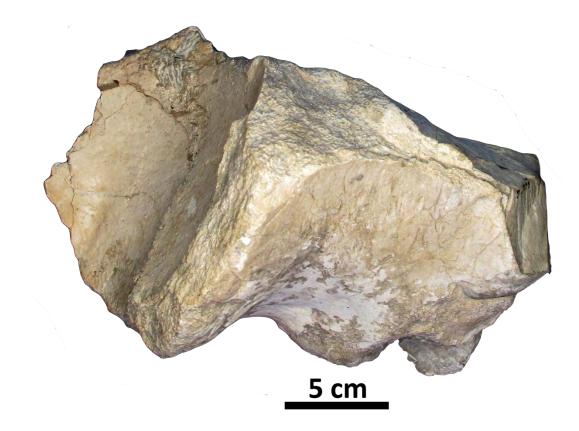


Lámina 15. Vista ventral de la sección del hueso periótico izq., MHN-UABCS_EcSj5/06/31, holotipo.



В

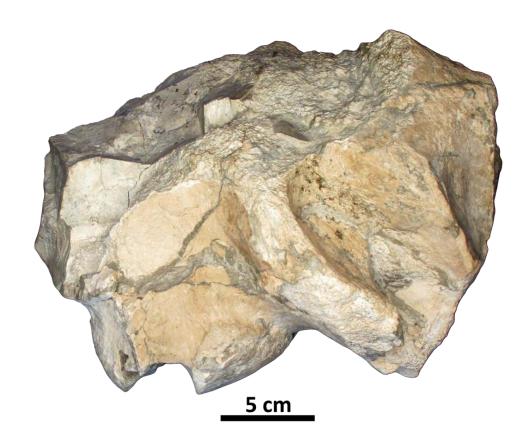
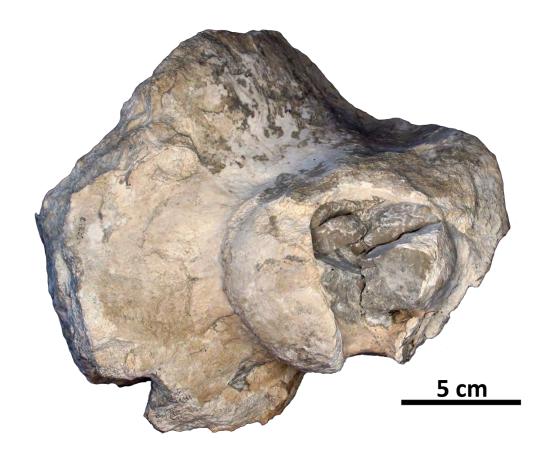


Lámina 16. Vista dorsal y ventral del cráneo parcial, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo.



В

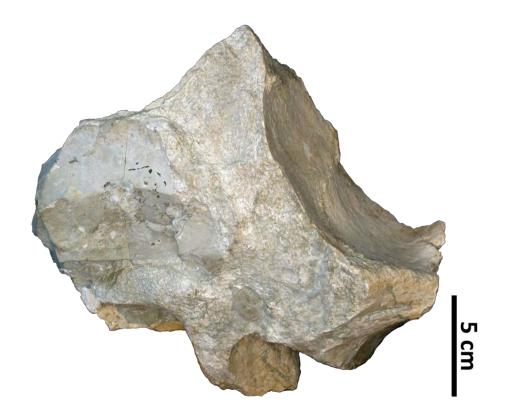


Lámina 17. Vista posterior (A) y frontal (B) del cráneo parcial, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo.

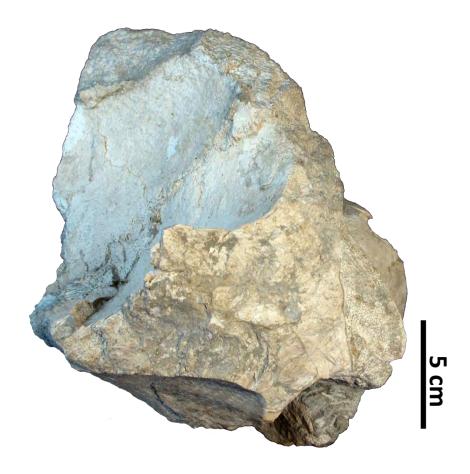


Lámina 18. Vista lateral izq. del cráneo parcial, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo.

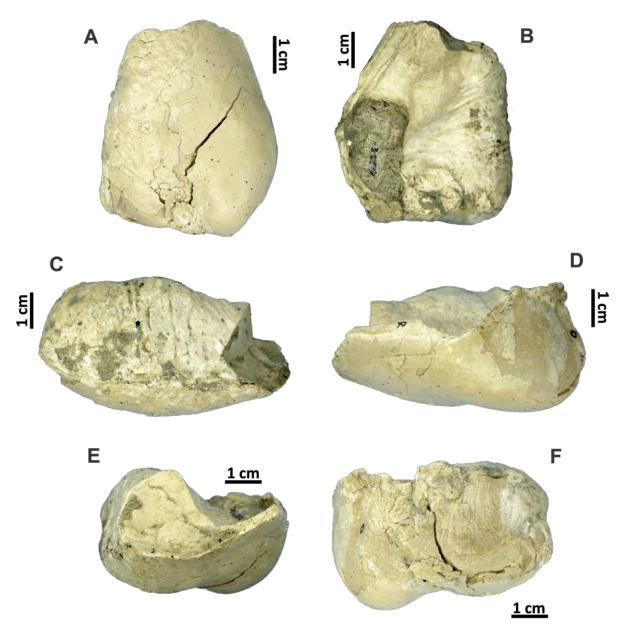
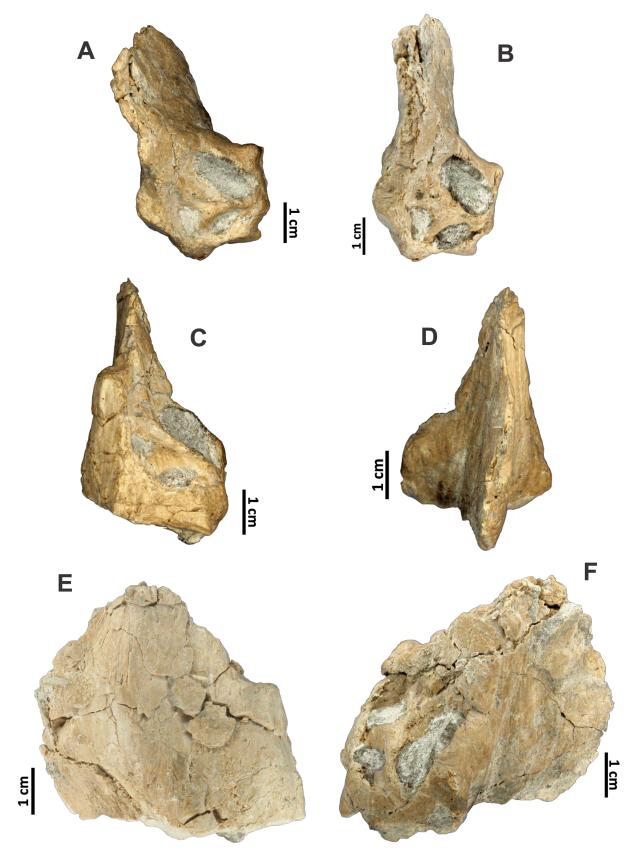


Lámina 19. Bula izq. del cráneo parcial, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo. Vistas ventral (A), dorsal (B), medial (C), lateral (D), anterior (E) y posterior (F).

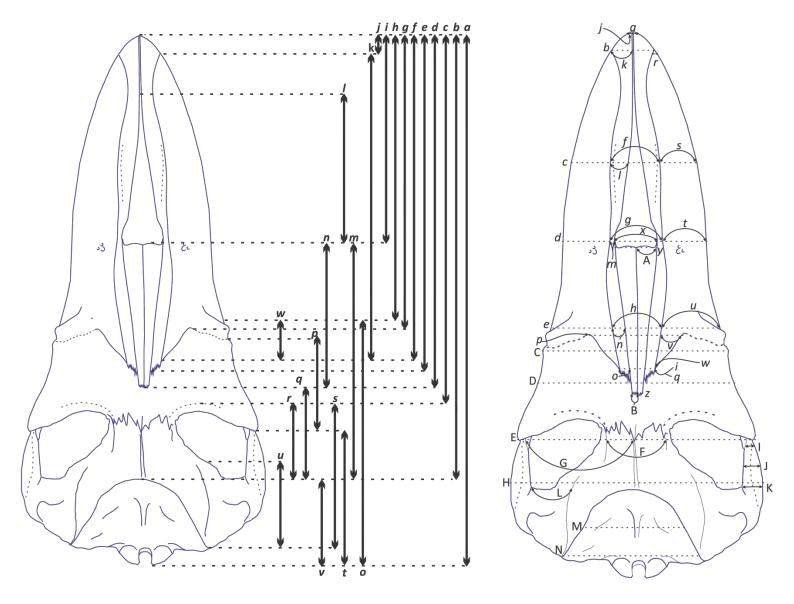


Lamina 20. Hueso periótico izq. del cráneo parcial, MHN-UABCS_EcSj5/18/95, holotipo. Vistas dorsal (A), dorsal oblicua (B), posterior (C), anterior (D), lateral (E) y medial (F).

11.2 Datos (B1)

Tabla 2. Caracteres codificados con base en el trabajo de Fitzgerald (2010).

Taxon	1-10	11-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100	101-110	111-120	121-123
EcSj5/18/95	1?????????	???1?	0??????	??????????	??????????	?????????	2??????110	0111022?00	2021?00?10	0?0??12100	1001?22001	1?00?1000?	}
EcSj5/06/31	1?????????	???1?	0??????	??????????	?????????	????0?????	2?00?32110	2111022200	2021?00?10	0?0??12100	1001?22001	10?0??????	?
EcSj1/29/141	1111113101	00110	0??????	0201100?00	1010010110	0211100[0 1]01	0110121011	?0100220??	?????????	??????????	????????2?	??????????	1
EcSj1/29/142	1111113101	00110	0??0??	01?1201?00	2000-11100	0002110[0 1]00	[0 1]1?????111	???00?????	??????????	??????????	?????????	??????????	?
Y. canaliculatus	1111113101	00110	012011	0101201?00	1010011100	0001110[0 1]00	011111111	10000301??	??????????	??????????	????????2?	??00011110	1



Lamina 21. Esquema general de las medidas craneales de la parte dorsal, longitudinal y transversal (tabla 3 y 4).

Tabla 3. Medidas craneales en longitud de la vista dorsal.

	Cranium	EcSj1/29/142	EcSj1/29/141	EcSj5/06/31	EcSj5/18/95
	DORSAL VIEW (Length measures in mm)				
	Length of the cranium preserved	1100	620	270	200
а	Length measured from anterior end of premaxilla to occipital condyle	~1510	~730	-	-
b	Length measured from anterior end of premaxilla to apex of supraoccipital	*865 L	*510 L	-	-
с	Length measured from anterior end of premaxilla to anterior end of temporal	*665.1	*440.1		
C	fossa (temporal crest)	*665 L	*418 L	-	-
d	Length measured from anterior end of premaxilla to posterior end of nasal	*660 L	*400 L	-	-
e	Length measured from anterior end of premaxilla to posterior end of premaxilla	*695 L	*380 L	-	-
f	Length measured from anterior end of premaxilla to posterior end of maxilla	?	*365 L	-	-
g	Length measured from anterior end of premaxilla to anterior end of frontal	?	*330 L	-	-
h	Length measured from anterior end of premaxilla to antorbital notches level	-	*315 L	-	-
i	Length from anterior end of premaxilla to anterior end of nasal bones	*385 L	*237 L	-	-
j	Length measured from anterior end of premaxilla to anterior end of maxilla	-	-	-	-
k	Length measured from anterior end of maxilla to posterior end of maxilla	?	*350 R	-	-
1	Length of ascending process of maxilla from the level of the antorbital notch to the				
,	posterior end of ascending process of maxilla	~146.6 L	~85 L	-	-
m	Length measured from anterior end of mesorostral groove to posterior end of				
111	nasal cavity	*380 L	*210	-	-
n	Length measured from anterior end of nasal bones to the apex of supraoccipital	470 L	285	-	-
0	Greatest length of nasal bone	*285 L	177.7	-	-
_	Length measured from the level of the antorbital notches to the posterior end of				
р	occipital condyles.	-	*316 R	-	-
~	Length of supraorbital process, measured from anterior end of preorbital process				
q	to posterior end of postorbital process of frontal	128 R	123 R	-	-

r	Length measured from posterior end of nasal bones to the apex of supraoccipital	191 L	107.22 L	-	-
S	Length of intertemporal region, measured from temporal crest to supraoccipital apex	189.2 R	91.4 R	-	-
t	Greatest length of temporal fossa, measured from anterior most point on orbitotemporal crest to external margin of nuchal crest	420 R	175 L	-	-
и	Length measured from posterior end of postorbital process of frontal to occipital condyle	*145	-	-	-
v	Length of squamosal fossa measured from the most anterior end of subtemporal crest to external margin of lambdoidal crest	~193	~93.92	-	-
W	Length measured from the supraoccipital apex to occipital condyles end Length of the supraoccipital, measured fron the apex to the anterior end to its	*178	*115	*228	*189
Х	base (use the external margins of nuchal crest (or lambdoidal crests) to make a perpendicular line)			-	-
Υ	Greatest length of external occipital crest			-	-
Z	Greatest length of the occipital condyle	-	-		
	No Data (-) Maximum Measure Preserved (*) Approximate Measu	ure (~) Not Cl	ear (?) Left part	(L) Right pa	rt (R)

Tabla 4. Medidas craneales en transversal de la vista dorsal.

	Cranium	EcSj1/29/142	EcSj1/29/141	EcSj5/06/31	EcSj5/18/95
	DORSAL VIEW (Transversal measures in mm)				
а	Width of rostrum measured in the most anterior joint between both premaxillaries.	-	-	-	-
h	Width of rostrum measured at level of premaxilla/maxilla suture (gratest width of both				
b	premaxillae)	-	-	-	-
c	Width of rostrum measured at middle of mesorostral groove	*177	*137.48	-	-
d	Width of rostrum measured at level of nasal opening	*216	*75.48	-	-

e	Width of rostrum measured at base at the antorbital notches	~310	~208	-	-
f	Width of both premaxillaries measured at middle of mesorostral groove	179	751	-	-
g	Width of both premaxillaries measured at level of anterior end of nasal bones	217	73.921	-	-
h	Width of both premaxillaries measured at level of antorbital notches	?	71.5	-	-
i	Width of both premaxillaries measured at their most posterior end	81.3	45.1	-	-
j	Width of premaxilla measured in the most anterior joint between both premaxillaries.	-	-	-	-
k	Width of premaxilla measured at level of premaxilla/maxilla suture	-	-	-	-
1	Width of premaxilla measured at middle of mesorostral groove	35.4 L	19.6 L	-	-
m	Width of premaxilla measured at level of anterior end of nasal bones	53.6 L	11.54 L	-	-
n	Width of premaxilla measured at level of antorbital notches	?	20.3 L	-	-
o	Width of premaxilla measured at its posterior end	27.56 L	15.1	-	-
p	Greatest width of both ascending processes of maxillaries	?	~116	-	-
q	Width of both ascending processes of maxillaries measured at their posterior end	?	~54.82	-	-
r	Width of maxilla measured at 2.5 mm before of the premaxilla/maxilla suture	-	-	-	-
s	Width of maxilla measured at middle of mesorostral groove	-	*37.1 L	-	_
t	Width of maxilla measured at level of anterior end of nasal bones	-	-	-	_
u	Width of maxilla measured at level of antorbital notches	-	-	-	_
v	Greatest width of ascending processes maxilla	-	~25.9 R	-	-
w	Width of maxilla measured at most posterior end	?	4.92 R	-	-
x	Greatest width of nasal opening (between premaxillaries)	77.6	50.78	-	-
y	Width of both nasals measured at the anterior end	43.2	59.2	-	-
z	Width of both nasals measured at the posterior end	28.4	14.84	-	-
Α	Width of nasal measured at the anterior end	24.02 L	28.84 L	-	-
В	Width of nasal measured at the posterior end	12 L	~8.38 L	-	-
C	Maximun preorbital width	~360	~230 R	-	-
D	Minimum width measured across median orbital area of supraorbital process of frontal	~340	~240	-	-
E	Maximum postorbital width	-	~29.8	-	-
F	Width of intertemporal region	85.88	77	-	-

	No Data (-) Maximum Measure Preserved (*) Approximate Measure (~)	Not Clear (?)	Left part (L)	Right part (R)	
IN	lambdoidal crests	~340	220	292	?
N	Width of supraoccipital shield measured between of the most posterior end of the				2
M	Width of supraoccipital shield measured at the middle breadth between lambdoidal crests	164	154	~220	?
L	posterior end of the fossa to the lateral wall of parietal	-	51	~109 L	-
	Width of squamosal fossa measured from the inner lateral margin of zygoma at level of the				
K	Width of the zygomatic process measured at its base	-	24.44 R	~135.88 L	-
J	Width of the zygomatic process to half of its length	-	26 R	-	-
I	Width of the zygomatic process measured at its anterior end	-	11.5 R	-	-
Н	Maximum bizygomatic width	-	320	-	-
ď	middle line or sagital crest of the intertemporal region	-	144.8 R	-	-
G	Greatest width of the temporal fossa, measured from inner lateral margin of zygoma to the				

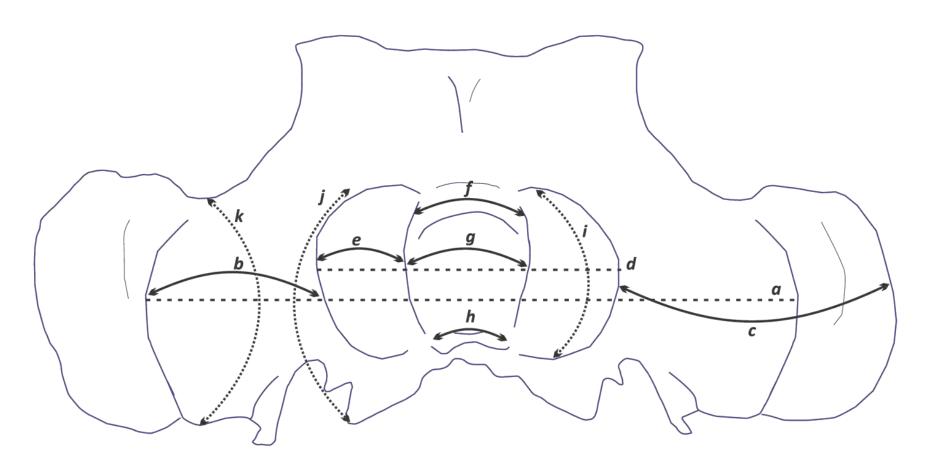


Lámina 22. Esquema general de las medidas craneales de la región posterior (véase, tabla 5).

Tabla 5. Medidas craneales de la vista posterior.

	Cranium	EcSj1/29/142	EcSj1/29/141	EcSj5/06/31	EcSj5/18/95
	POSTERIOR VIEW (Length and transversal measures in mm)			,.,.,.	
а	Greatest width between exoccipital outer margins	-	~240	~590	-
b	Width measured from the exoccipital at its the outer margin to the occipital condyle at its				
D	outer margin.	-	-	183 L	-
_	Width measured from squamosal at its the outer margin to the occipital condyle at its outer				
С	margin	-	-	290 L	-
d	Width of both occipital condyles	-	-	129.9	~113
e	Width of occipital condyle	-	-	48.61 L	33 L
f	Width of foramen magnum at the dorsal intercondylar notch	-	-	43.5	53.6
g	Width of foramen magnum at the middle line of the vertical length	-	-	34.9	43.1
h	Width of foramen magnum (ventral intercondylar notch)	-	-	23.5	20.98
i	Vertical length of the occipital condyle	-	-	75.9 L	78.42 L
j	Vertical length from the top of the occipital condyle to low end of the basioccipital crest.	-	~120	200	-
k	Vertical length from the top at the external margin of nuchal crest to low end of paroccipital				
K	process of exoccipital.	-	~64.9	~116	-
	No Data (-) Maximum Measure Preserved (*) Approximate Measure (~) Not Clear (?)	Left part (L)	Right part (R)	

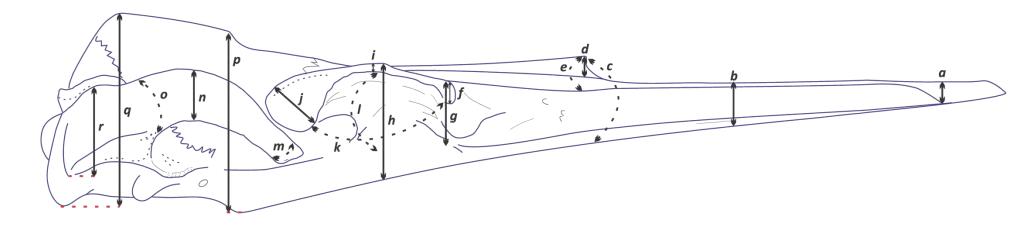


Lámina 23. Esquema general de las medidas craneales de la vista lateral (véase, tabla 6).

Tabla 6. Medidas craneales de la vista lateral.

	On the second se				
	Cranium	EcSj1/29/142	EcSj1/29/141	EcSj5/06/31	EcSj5/18/95
	LATERAL VIEW (Vertical and width measures in mm)				
а	Vertical width of premaxilla measured in the premaxilla/maxilla suture	-	-	-	-
_	Vertical width of rostrum measured at the middle part between the anterior end of nasals				
b	and the anterior end of the rostrum	~70 R	~34.9 R	-	-
с	Vertical width of rostrum measured at the anterior end of nasals	~110 R	~64.3 R	-	-
d	Vertical width of nasals in its anterior end measured from its base to the top	~4	14.5 R	-	-
	Vertical width of the premaxilla and nasals measured from the base of premaxilla to the top				
e	of the anterior end of nasals	~9.98 R	~27.72 R	-	-
f	Vertical width of preorbital process	-	18.7 R	-	-
_	Vertical width measured from the top of preorbital process of frontal to the base of				
g	infraorbital plate	-	47.8 R	-	-
h	Vertical width measured from the top of supraorbital process of frontal to the base of the	~89.86 R	~72.8 R	-	-

	No Data (-) Maximum Measure Preserved (*) Approximate Measure (~)	Not Clear (?)	Left part (L)	Right part (R)	
,	measured from the top margin to the low margin of postglenoid process	-	-	~91	-
,	Vertical width of the squamosal in its posterior part before to the zygomatic process,				
q	process	-	-	~170 L	-
~	Vertical length measured from the top of supraoccipital to the low margin of postglenoid				
p	Vertical length measured from the supraoccipital apex to the ventral carina of vomer	~200	~180	-	-
0	Vertical width of zygomatic process measured in its base	-	34 R	113.4 L	-
n	Vertical width of zygomatic process measured in its middle part	-	31.56 R	90.28 L	-
m	Vertical width of zygomatic process measured in its anterior end	-	16.8 R	-	-
,	(supraorbital process) in the top to the inner margin of jugal	-	~45.2 R	-	-
,	Greatest vertical width of the orbital measured from the inner margin of frontal				
۸	process to the posterior inner margin of preorbital process	-	81.58 R	-	-
k	Greatest width of the orbital measured from the posterior inner margin of postorbital				
j	Greates width (thickness) of postorbital process of frontal	-	31.5 R	-	-
i	Vertical width (thickness) of supraorbital process of frontal measured in its middle part	17 R	14.1 R	-	-
	palatine				

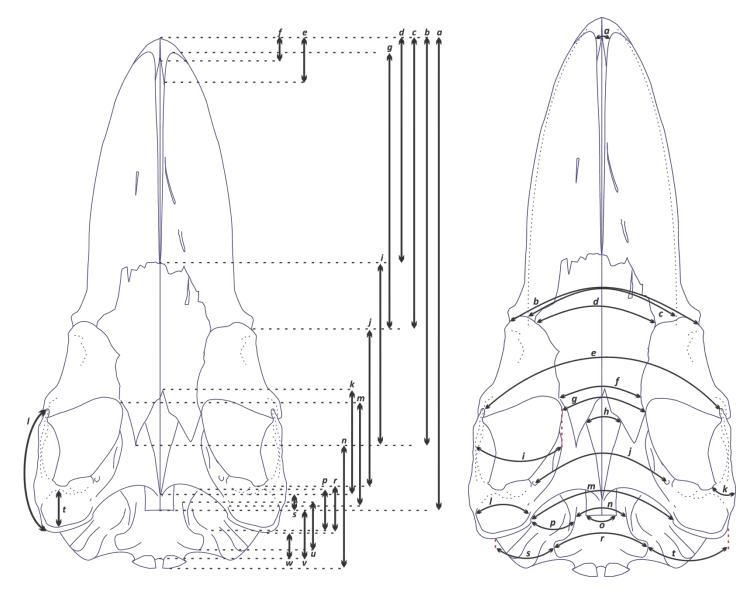


Lámina 24. Esquema general de las medidas craneales de la parte ventral, longitudinal y transversal (véase, tabla 7, 8).

Tabla 7. Medidas craneales en longitud de la vista ventral.

	Cranium	EcSj1/29/142	EcSj1/29/141	EcSj5/06/31	EcSj5/18/95
	VENTRAL VIEW (Length measures in mm)	103,1723,142	103,17237141	103,3700731	203,37 107 33
а	Length measured from anterior end of premaxilla to posterior end of nasal plate of vomer	* 930 L	*548 L	-	-
b	Length measured from anterior end of premaxilla to posterior end of palatine	-	-	-	-
с	Length measured from anterior end of premaxilla to posterior end maxilla	~*500 L	*360 L	-	-
d	Length measured from anterior end of premaxilla to anterior end of palatine	?	*280 L	-	-
e	Greatest length measured from anterior end of premaxilla to posterior end of premaxilla	-	-	-	-
f	Length measured from anterior end of premaxilla to anterior end of vomer exposure	-	-	-	-
g	Maximun length measured from anterior end of maxilla to posterior end of maxilla	-	-	-	-
h	Length of jugal	-	-	-	-
i	Greatest length of palatine	-	-	-	-
j	Length measured from infraorbital plate margin to the posterior end of temporal fossa	?	~165 R	-	-
k	Greatest length of vomer exposure between palatine and pterygoid	-	-	-	-
,	Greatest length of zygomatic process, measured from anterior end of zygoma to posterior				
1	end of postglenoid process	-	146.38	*178 L	-
m	Greatest length of pterygoid	-	?	?	-
n	Length measured from posterior end of palatine to the posterior end occipital condyle	-	-	-	-
0	Length of pterygoid hamulus, measured from its base to its posterior end	-	-	-	-
_	Length of pterygoid fossa, measured from the most anterior margin of the pterygoid above				
р	the fossa to the posterior end of the pterygoid fossa	-	-	-	-
~	Greatest length of pterygoid fossa, measured from its anterior margin to the posterior end				
q	of the pterygoid fossa (if is completely exposed)	-	74.3 R	101.1 L	*76.6
r	Length measured from posterior margin of squamosal fossa to the posterior margin of				
'	postglenoid process	-	55.9 R	129.5 L	-
_	Length of nasal plates of vomer, measured from the end of vomerine crest to posterior	•		_	
S	margin of the nasal plates	?	44. 48	?	-

t	Greatest length of glenoid fossa	55 R	91 L	-
u	Length of basioccipital crest measured from its base to the posterior end.	~46 R	68.76 L	-
.,	Length of basioccipital measured from the posterior margin of the nasal plates to the			
V	margin of the foramen magnum	~60	71.8	-
	Length measured from posterior margin of postglenoid process to posterior margin of			
W	exoccipital	-	~77.5	-
	No Data (-) Maximum Measure Preserved (*) Approximate Measure (~) Not	Clear (?) Left part (L) Right part (R)	

Tabla 8. Medidas craneales en transversal de la vista ventral.

	Cranium	EcSj1/29/142	EcSj1/29/141	EcSj5/06/31	EcSj5/18/95
	VENTRAL VIEW (Transversal measures in mm)				
а	Greatest width measured between the inner margins of maxillaries at its anterior end	-	?	-	-
b	Rostral width measured at level of infraorbital plate	?	~250	-	-
c	Width of both alveolar grooves measured at posterior end	-	-	-	-
d	Greatest width of palatines measured at its anterior part	?	?	-	-
e	Greatest width measured between the anterior end of the zygomas	-	~280	-	-
f	Greatest width of palatines measured at its posterior part	?	?	-	-
g	Width of intertemporal region	~128	~98	-	-
h	Greatest width of the vomer exposed between palatine and pterygoid	-	-	-	-
:	Greatest width of temporal fossa measured from the low margin of zygoma to lateral				
′	margin of pterygoid	-	88.5 R	-	-
j	Width measured between seudovale foramina	-	160	~253	-
k	Width of zygomatic process measured at its base	-	41.68 R	148. 6 L	-
1	Greatest width of glenoid fossa	-	58 R	135.4 L	-
m	Greatest width of the pterygoids measured at its posterior end	-	~131.2	283	-
n	Width measured between the inner margins of medial laminas of the pterygoid at level of	-	53.9	124	-

	No Data (-) Maximum Measure Preserved (*) Approximate Measure (~) No	ot Clear (?)	Left part (L)	Right part (R)	
3	postglenoid process	-	-	~200 L	-
s	Width measured from the basioccipital crest in its outer margin to the outer margin of				
	crest	-	-	~140 L	-
	Width measured from exoccipital in its outer margin to the outer margin of the basioccipital			_	
q	Greatest width measured between basioccipital crests	-	~98	220	~200
p	Width of pterygoid sinus fossa	-	43 R	63.4 L	68.5 L
0	Width of nasal plates of vomer	-	40	70	-
	the posterior end of the nasal plates of vomer.				

La Historia y la Filosofía Científica como base en nuestro hacer científico es fundamental, y el entendimiento de nuestro marco Histórico-Político es esencial, ya que esto conlleva a una buena aplicación del producto de la investigación dentro de las cuestiones económicas y de carácter público.

Debemos favorecer y fomentar el pensamiento crítico en nuestras universidades e institutos. Nosotros somos el resultado de la lucha y sacrificio de los movimientos sociales en México, esos que han dado la vida por los derechos básicos del ser humano en nuestro país. "La idea del individualismo, del no me comprometo, del no hay que distraerse (educándose políticamente, irónico), del no hay nada en lo social", debe disolverse, ya que es la acción de lo colectivo lo que da sentido a nuestras vidas y nuestros proyectos.

La lógica de nuestro trabajo es contribuir a mejorar la calidad de vida y estimular el desarrollo social de este país y su internacionalismo, ofreciendo una mayor riqueza cultural y de conocimiento que favorezca a la educación, salud, vivienda, trabajo, acceso a la información, cuidado del medio ambiente, etc. Además del respeto y la integración de nuestras culturas indígenas y su autonomía.

«Un país que destruye la Escuela Pública no lo hace nunca por dinero, porque falten recursos o su costo sea excesivo. Un país que desmonta la Educación, las Artes o las Culturas, está ya gobernado por aquellos que sólo tienen algo que perder con la difusión del saber».

Italo Calvino