

Primer registro de un balenopterido de la Cuenca Los Barriles, Mioceno tardío B.C.S., México

First record of a balenopterid from Los Barriles Basin, Late Miocene B.C.S., Mexico

Solis-Añorve, Azucena^{1,2,*} ; González-Barba, Gerardo² ; Schwennicke, Tobias³ 

¹Posgrado de Ciencias Marinas y Costeras (CIMACO), Universidad Autónoma de Baja California Sur, Carretera al Sur km 5.5 C.P. 23080, Baja California Sur, México. <https://orcid.org/0000-0001-7507-3288>

²Museo de Historia Natural, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. <https://orcid.org/0000-0002-7482-9247>

³Departamento Académico de Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma de Baja California Sur. <https://orcid.org/0000-0003-2075-7863>

*ca.solis@uabcs.mx

Resumen

En la región sur del estado de Baja California Sur (BCS), México, se localiza la cuenca sedimentaria Los Barriles, que formó parte de la extensión de la apertura del Golfo de California. Su evolución comenzó en el Mioceno tardío (8-7 Ma). En la cuenca se encuentra la Formación Trinidad, con una edad de Mioceno tardío a Plioceno. La secuencia sedimentaria marina está compuesta por lodolitas, limolitas y areniscas, interpretada como un ambiente de aguas marinas someras a profundas con flujos gravitacionales. En esta área, en 1999 se colectó material de misticeto en la localidad El Cardonal sobre el arroyo La Higuera, consiste en una concreción de limolita-arenisca. En el cual, se cuenta con un complejo bula timpánica y periótico *in situ* con una afinidad al género *Incakujira*.

Palabras clave: Baja California Sur, Cetáceos, Mioceno, Misticetos.

Abstract

*In the southern region of the Baja California Sur state (BCS), Mexico has located Los Barriles sedimentary basin, which was part of the extension of the opening of the Gulf of California. Its evolution began in the late Miocene (8-7 Ma). The Trinidad Formation is found in this basin, with a late Miocene to Pliocene age. The marine sedimentary sequence is composed of mudstones, siltstones, and sandstones, interpreted as a shallow to deep water marine environment with gravity flows. In this area, in 1999, mysticete was collected at the El Cardonal locality on the La Higuera stream, consisting of a siltstone-sandstone concretion. In which there is an *in situ* tympanic bula and periotic complex with affinity to the genus *Incakujira*.*

Keywords: Baja California Sur, Cetacea, Miocene, Mysticeti.

Cómo citar / How to cite: Solis-Añorve, A., González-Barba, G., & Schwennicke, T. (2023). Primer registro de un balenopterido de la Cuenca Los Barriles, Mioceno tardío B.C.S., México. *Paleontología Mexicana*, 12(1), 19–32.

Manuscrito recibido: Octubre 07, 2022.

Manuscrito corregido: Enero 17, 2023.

Manuscrito aceptado: Enero 18, 2023.



1. Introducción

Los Balaenopteridae, comúnmente llamados rorcuales y ballenas jorobadas, deben su nombre a su cavidad torácica, del noruego roykval que significa cavidad oral en cetáceos (Berta, 2017). Representan un número alto de especies actuales, ya que están presentes en todos los océanos del mundo (Bisconti *et al.*, 2019). Además, son los animales más grandes en la actualidad, presentando un rango de longitud entre los 8 a 30 m (Bannister, 2018). En el caso de las ballenas azules, *Balaenoptera musculus*, pueden alcanzar en casos extremos hasta 190 toneladas (Sears y Perrin, 2008). Sobre su registro fósil, su origen se remonta al Langhian entre 13 y 12 Millones de años (Ma), y posteriormente radiaron durante el Tortoniense, Mesiniense y principios del Plioceno, 5 Ma aproximadamente, antes de su declive entre el Pleistoceno-Holoceno (Marx y Uhen, 2010; Bisconti *et al.*, 2022).

Al sur de la península de Baja California, México, se encuentran las cuencas Los Barriles y San José del Cabo. El área presenta fósiles marinos del periodo Neógeno (Cohen *et al.*, 2013). Para la Cuenca San José del Cabo, se ha documentado un registro fósil de corales de la especie *Solenastrea fairbanksi* del Plioceno, en la Formación Refugio (López-Pérez, 2012); un cráneo, mandíbula y fragmentos de hueso de un pez marlín azul, *Makaira nigricans*, del Mioceno de la Formación Trinidad (Fierstine *et al.*, 2001). En la Formación Trinidad se tiene registro de 28 especies de tiburones y 8 de rayas; para la Formación Refugio, se cuenta con registro de 33 especies de tiburones y 5 de rayas (González-Barba y Thies, 2000; González-Rodríguez *et al.*, 2013). También en esta cuenca se tiene registro de ballenas, entre ellas, *Kennedycetetus pericorum* (Solís-Añorve *et al.*, 2021) en la Formación Trinidad, además se han registrado elementos de delfines, morsas y cachalotes en la misma formación (Barnes, 1998, 2002; Fierstine *et al.*, 2001). Además de un registro de húmero de *Pelacanus* (González-Barba *et al.*, 2021). Por otro lado, en la Cuenca Los Barriles (ubicada al noroeste de la Cuenca San José del Cabo; Schwennicke *et al.*, 2017), no se han reportado hasta el momento registros de fósiles marinos.

En este trabajo, se reporta por primera vez evidencia de un misticeto del Mioceno tardío para la Cuenca Los Barriles (Figura 1). Entre los materiales descritos, los fragmentos de cráneo y mandíbula están en muy mal estado de conservación. Sin embargo, se encontraron también una bula timpánica y periótico *in situ*. El complejo bula timpánica y periótico fueron de gran ayuda para la ubicación taxonómica del material, se encontró una afinidad con respecto al género *Incakujira*, registrado en la Formación Pisco, Perú.

1.1 Abreviaciones

MHN-UABCS, Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, Baja California Sur, México.

2. Materiales y métodos

El ejemplar MHN-UABCS-CBAH2 fue colectado y donado por el geólogo David Maraver en 1999, a la Colección Paleontológica del Museo de Historia Natural de la UABCS, donde actualmente se encuentra resguardado. El material consiste en un fragmento compuesto por limolita y lodolita, incluye fragmentos de cráneo, mandíbula y huesos del oído.

Para su preparación, de manera general, para la eliminación del sedimento se emplearon: brochas, cinceles, esmeril con disco de acero inoxidable y una pluma neumática (*Air Scribe*). Conforme el sedimento fue retirado, se aplicó una capa de metacrilato de metilo (*Paraloid B 72*) diluido en acetona (*propanona*), con la finalidad de endurecer y proteger el fósil.

La identificación anatómica se basó en los trabajos de Mead y Fordyce (2009) y Ekdale *et al.* (2011). Además, las mediciones de MHN-UABCS-CBAH2 (Tabla I) se basaron en Bisconti (2010), Marx y Khono (2016) y Marx *et al.* (2017).

Se utilizó la matriz morfológica de Marx y Kohno (2016). Los datos “*nexus*” de la plataforma *Morphobank* del proyecto 2452, que consiste en 94 taxones y 272 caracteres. Se realizó una búsqueda heurística de parsimonia en el software T.N.T 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008). Se implementó la opción “Búsqueda Tradicional”. Usando pesos iguales y pesos implicados usando una constante K=3 y K=10. Principalmente se codificaron elementos del complejo tímpano periótico, que fueron a partir del carácter 144 al 213, dando un total de 70 caracteres codificados que se encuentran a continuación. Los análisis incluyeron 10, 000 secuencias de adición aleatoria, además se guardaron 10 árboles por réplica. Las codificaciones y los árboles obtenidos se encuentran en suplementos.

Las fotografías se realizaron con una cámara profesional Nikon D3300, utilizando dos tipos de lentes: *AF-S Nikkor, de 18 a 55mm, 1 3.5-5.6 GII*; y *AF-S Micro Nikkor, de 40mm, 1 2.8 G*. Las fotografías fueron tomadas con la técnica “*stacking*” (Bercovici *et al.*, 2009); para mejorar la cobertura del enfoque de las vistas dorsal, ventral, posterior, lateral y anterior. Las imágenes se realizaron con referencia en la posición anatómica, seleccionadas y posteriormente editadas en el software *Photoshop v.10*. Por último, se diseñaron esquemas y/o dibujos, resaltando las principales estructuras diagnósticas del material por medio del programa informático *Inkscape*.

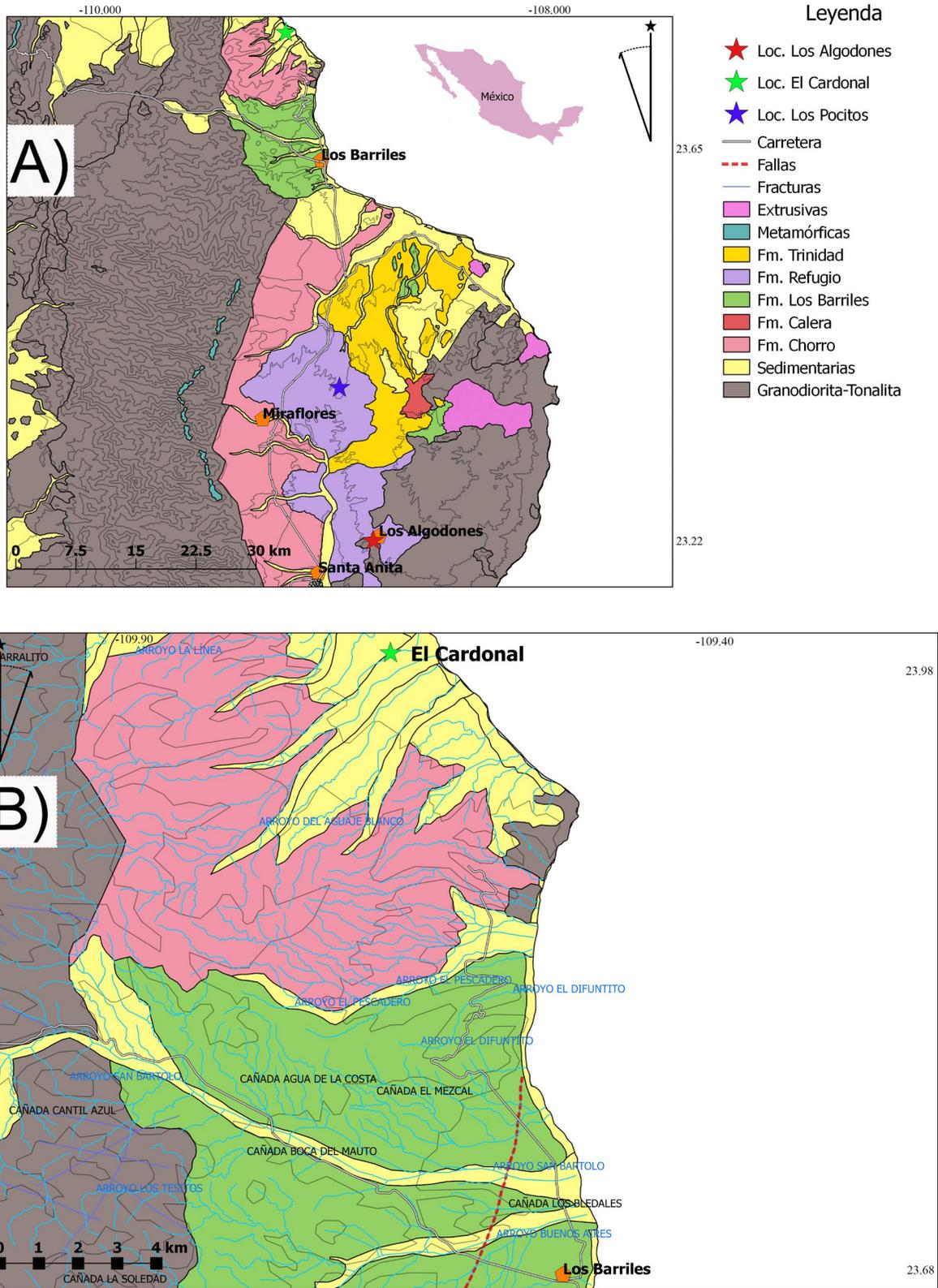


Figura 1. Mapa del área de estudio, A) A la izquierda mapa general de la Cuenca San José del Cabo y Cuenca Los Barriles, a la derecha se encuentra un mapa de México indicando con un recuadro rojo el área de estudio en el estado de Baja California Sur. B) Se observa la localidad donde se colectó MHN-UABCS-CBAH2 que pertenecen a la localidad El Cardonal en la Cuenca Los Barriles.

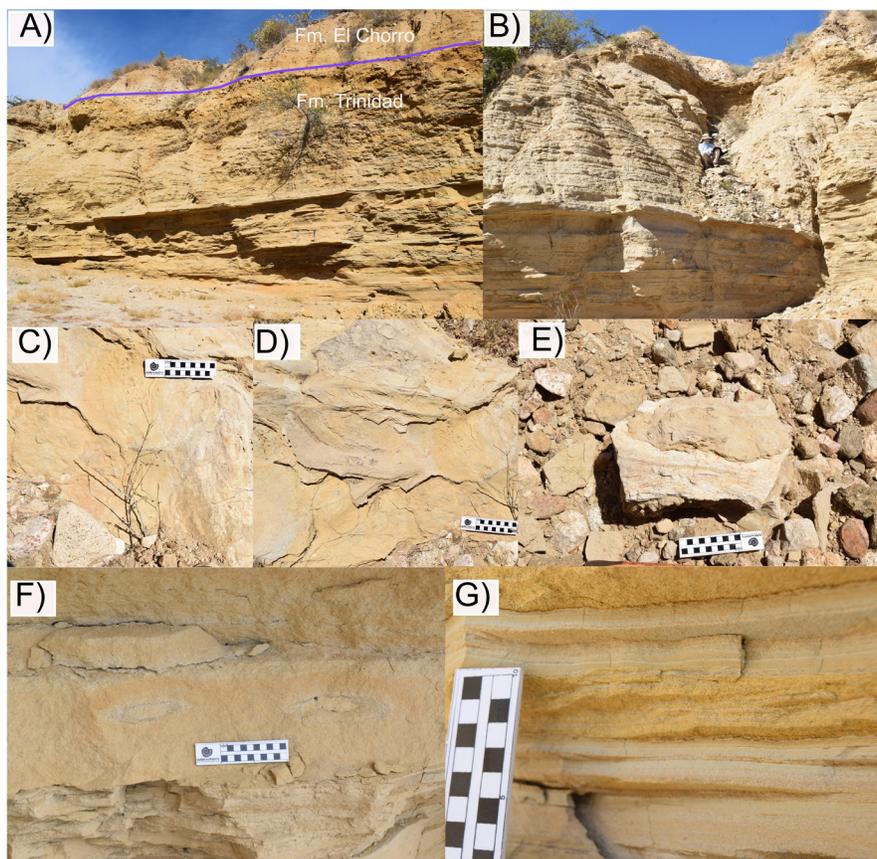


Figura 2. Fotografías del sitio donde se realizó la columna estratigráfica. A) y B) Panorama general del afloramiento, división de las Formaciones El Chorro y Trinidad. C) y D) Fragmento de un cráneo de cetáceo. E) fragmento de hueso fósil. F) facies compuesta de arenisca con concreciones inmaduras. G) Facies compuesta de lodolita.

3. Marco geológico

El material MHN-UABCS-CBAH2 fue colectado en la localidad El Cardonal sobre el Arroyo La Higuera (Figuras 1 y 2), que se encuentra dentro de la Cuenca Los Barriles (Schwennicke *et al.* 2017). Dicha cuenca se ubica al noroeste de la cuenca San José del Cabo (Fletcher *et al.*, 2007; Umhoefer *et al.*, 2018). La Cuenca Los Barriles se define independiente de la Cuenca San José del Cabo por el sistema de fallas marginales Los Barriles, que no es continua de la falla San José del Cabo (Schwennicke *et al.*, 2017), como lo interpretaron algunos autores (Bot *et al.*, 2016). La Formación Trinidad en la Cuenca Los Barriles se interpreta como un ambiente marino costero en las orillas donde se interdigita con las formaciones Calera, Refugio y Los Barriles; mientras que se interpreta como un ambiente marino profundo en el centro de la cuenca, con un gradiente pronunciado que generaron altas frecuencias de flujos gravitacionales. En esta formación casi no se observan fósiles o icnofósiles. Por lo tanto, es posible que las partes más profundas de la cuenca hayan sido deficientes en oxígeno (Schwennicke *et al.*, 2017).

Se realizó una columna estratigráfica (Figura 3) para documentar la litología de las capas adyacentes en donde se encontró MHN-UABCS-CBAH2. La misma se realizó en base en los afloramientos observados en el arroyo La Higuera, en el acceso del kilómetro 35 de la carretera Todos Santos-La Paz. De manera general, la sección mide aproximadamente 13 m de espesor (Figura 3), desde la base hasta la cima superior. Se observa una alternancia de lodolita y arenisca que (Figura 2), evidentemente, pertenecen a la Formación Trinidad. También presenta concreciones inmaduras a maduras con forma ovaladas a redondas, con un largo de hasta 60 cm. En la parte superior de la columna, un conglomerado de la Formación El Chorro sobreyace discordantemente a la Formación Trinidad (Schwennicke *et al.*, 2017). Se definieron dos facies: la primera está compuesta de lodolita laminada con tonalidades de gris a café; mientras que la segunda contiene arenisca limosa, arenisca fina y gruesa con tonos beige, con estratificación paralela a cruzada. En algunas capas se presenta laminación difusa a marcada. En las facies de la región superior de la columna, se encontraron los materiales de estudio. De acuerdo con Collinson *et al.* (2006) y Schwennicke *et al.* (2017), las capas de lodolitas representan condiciones

de corrientes tranquilas (aguas someras) por debajo de la influencia del oleaje, a diferencia de las capas compuestas de arenisca, producto de eventos con una corriente más intensa. No se registraron icnofósiles o moluscos en la columna estratigráfica. Schwennicke *et al.* (2017) reportaron la presencia de tres nanofósiles que confirman un ambiente marino: *Discoaster berggrenili*, *D. quinqueramus* y *D. blackstockae*. Además, las primeras dos especies marcan la nanozona NN11 (8,02 a 5,4 Ma, Tortoniano-Messiniano) los autores también mencionan que la escasez de fósiles sugiere condiciones inestables de salinidad.

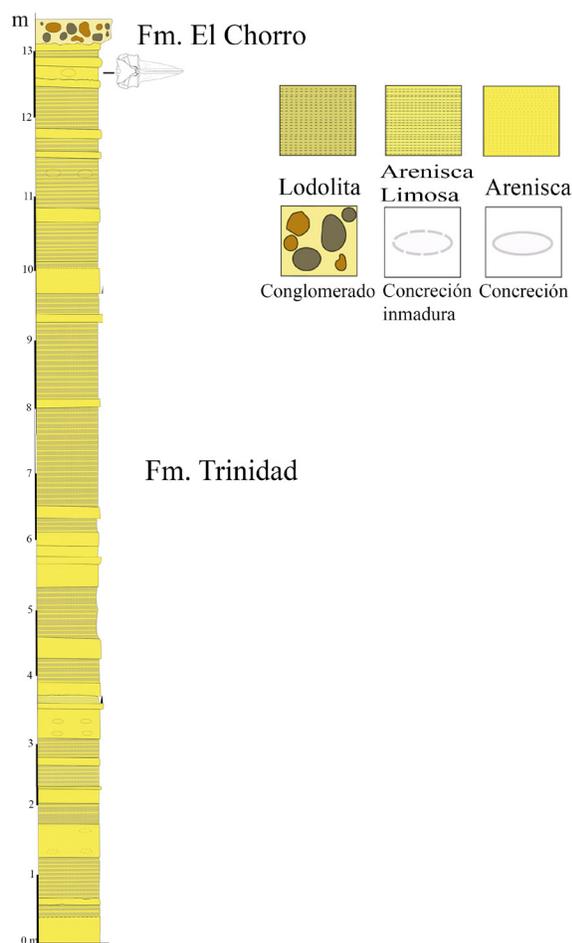


Figura 3. Columna estratigráfica en el arroyo La Higuera, Cuenca Los Barriles, donde se colectaron los materiales MHN-UABCS-CBAH1 y MHN-UABCS-CBAH2.

4. Sistemática paleontológica

Clase Mammalia, Linnaeus, 1758
 Orden Artiodactyla, Owen, 1848
 Infraorden Cetacea Brisson, 1762
 Parvorden Mysticeti Gray, 1864
 Familia Balaenopteridae Gray, 1864
 aff. *Incakujira* Marx y Kohno, 2016

Especie tipo: *Incakujira anillodefuego*, Marx y Kohno, 2016 (GNHM Fs-098-12) se encuentran resguardados en el Museo de Historia Natural de Gamagori y en el Museo de Historia Natural de la Prefectura de Kanagawa, Japón.

Incakujira sp.
 Figuras 4–8

Ejemplar referido: MHN-UABCS-CBAH2. El material fósil que se describe a continuación está conformado por fragmentos de cráneo, mandíbula y huesos del oído (derecho).

Localidad: El Cardonal, a 30,2 km al sur de San Juan de los Planes, sobre el arroyo de La Higuera, sur del estado de Baja California Sur, México. (Figura 1). Dicha localidad se accede por la carretera Los Barriles-Santa Teresa (INEGI, 2022).

Edad: Mioceno tardío, Tortoniano-Messiniano (8,02 a 5,4 Ma) (Schwennicke *et al.*, 2017).

Descripción: El ejemplar MHN-UABCS-CBAH2 está conformado por un fragmento de cráneo muy erosionado del cual se dificultó observar y delimitar suturas (Figura 4). En la región posterior del material se aprecia parte de un cóndilo occipital, además en vista dorsal, se aprecia parte del exoccipital y el complejo tímpano-periótico incompleto (Figura 5).

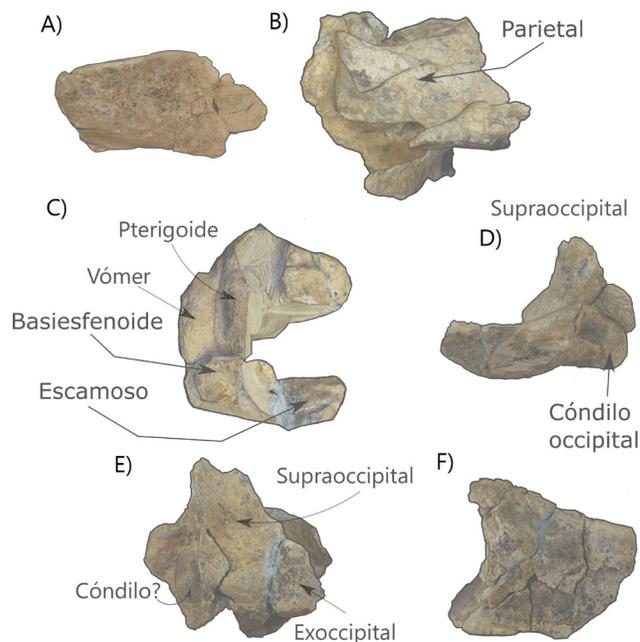


Figura 4. Fotografía del material de estudio MHN-UABCS-CBAH2. A) y F) Fragmentos de mandíbula. B) Fragmento de la región craneal. Se muestra un fragmento posterior del cráneo: C) Vista dorsal, D) Vista lateral y E) Vista posterior. Escala 5 cm.

Bula timpánica derecha (MHN-UABCS-CBAH2): en general, la bula tiene una forma alargada y ovalada (Figuras 5 y 6) a diferencia de *Balaenoptera physalus*, *Eschrichtius robustus*, *B. musculus*, entre otros y presenta un tamaño pequeño (Tabla 1).

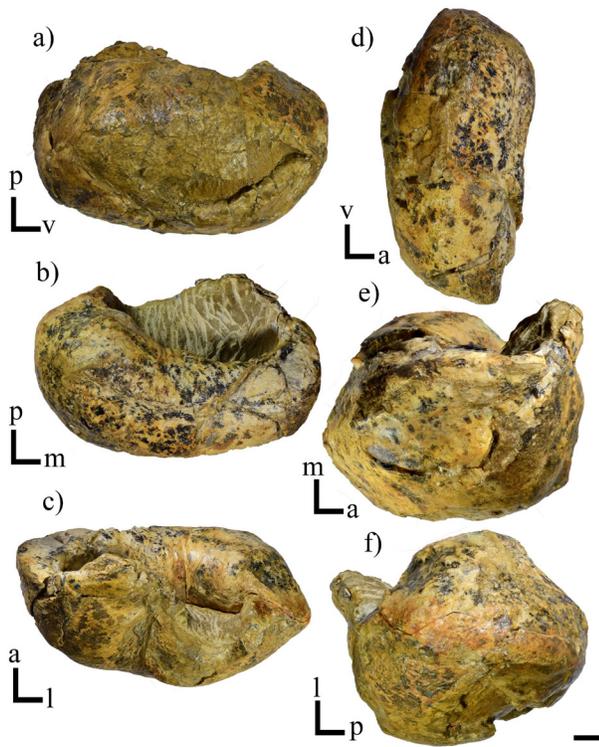


Figura 5. Bula timpánica con orientación derecha del holotipo MHN-UABCS-CBAH2. Se aprecian las siguientes vistas: A) Ventral. B) Dorsal. C) Lateral. D) Medial. E) Anterior. F) Posterior. Abreviaturas: posterior, p; ventral, v; anterior, a; medial, m; lateral, l. Escala: 1 cm.

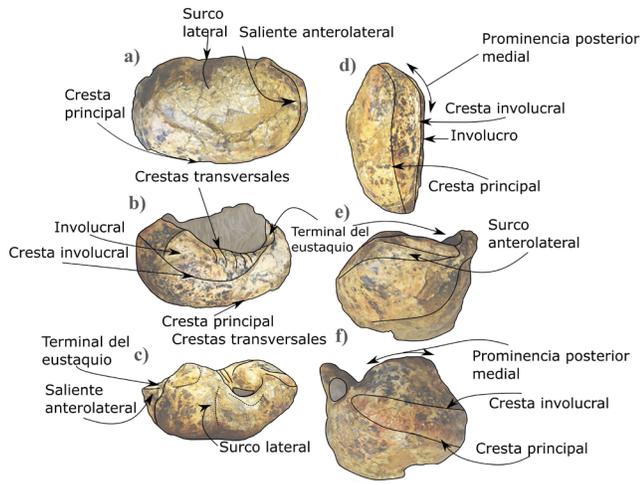


Figura 6. Esquema de la bula timpánica con orientación derecha del holotipo MHN-UABCS-CBAH2. Se aprecian las siguientes vistas: A) Ventral. B) Dorsal. C) Lateral. D) Medial. E) Anterior. F) Posterior. Escala 5 cm.

En vista ventral, la bula es larga anteroposteriormente, pero tiene una forma ovalada en sus bordes. El lóbulo anterior es más largo que el lóbulo posterior (Figuras 5 y 6), lo que destaca como una característica de la familia Balaenopteridae. En la región anterior, sobresale ligeramente la muesca anterolateral, bien definida pero no es profunda. Está limitada posteriormente por el surco lateral, poco pronunciado. La bula timpánica es convexa transversalmente y lisa.

En vista medial, la cresta principal está bien definida y recorre gran parte de la bula (Figuras 5 y 6). La cresta principal e involucral son aproximadamente paralelas y se encuentran separadas por una superficie lisa anteroposteriormente, que recorre todo el margen medial de la bula. La cresta involucral está bien definida y corre a lo largo anteroposteriormente.

En vista dorsal, se observa una elevación en la prominencia posterior medial (Figuras 5 y 6). En la región del involucro se distinguen algunas crestas transversales bien definidas. El involucro está bien desarrollado, es amplio en la región posterior y angosto en la región anterior. La cavidad timpánica es alargada y un poco comprimida dorsoventralmente. La apertura del tubo de eustaquio está definida por una delgada cresta ósea que se extiende a lo largo de la parte más anterior de la cara externa.

En vista lateral, se observa una estructura elevada donde se ubicarían el proceso sigmoideo y el proceso cónico (Figuras 5 y 6). El proceso sigmoideo no se preservó completo; sin embargo, por la base preservada se observa una estructura ancha. El proceso cónico tampoco se preservó. También en esta vista lateral se aprecia el surco lateral, que está tenuemente marcado. En la región posterior, se presenta un alargamiento de la bula producido por la saliente anterolateral y la prominencia posterior.

En la vista posterior se observa el lóbulo posterior medial, alto y bulboso. También se observa la cresta principal e involucral, que recorren toda la bula hasta parecer que se unen en un punto posterior.

En la vista anterior, borde lateral de la bula, sobresale la apertura del tubo de Eustaquio (Figuras 5 y 6). Se muestra como una estructura alta y ligeramente gruesa. También se observa el surco anterolateral.

Periótico (MHN-UABCS-CBAH2): se encuentra fragmentado y erosionado (Figuras 7 y 8), pero la parte que se conserva es anteroposteriormente larga y transversalmente ancha (tabla I).

En vista ventral, la porción coclear es más larga anteroposteriormente que ancha transversalmente. En la superficie ventral del periótico, se ubica el surco timpánico (Figuras 7 y 8), el cual es tenue pero bien definido, extendiéndose anteriormente hasta la fosa para la cabeza del martillo. La fosa para la cabeza del martillo tiene una forma semicircular que solo se distingue al tacto. La fosa para el musculo estapedio es larga y dentro de ella se localiza la apertura del canal facial (VII), siendo de un tamaño pequeño. En la superficie del periótico en vista ventral, se encuentra parte donde hace contacto el

pedicelo anterior de la bula timpánica y el periótico, está al nivel anterior a la fosa para la cabeza del martillo. Se identificó también parte fragmentada del proceso anterior. También se conserva la tuberosidad lateral, que se muestra como un ángulo y es corta.

Tabla I. Mediciones en milímetros del material MHN-UABCS-CSAH2, correspondiente al periótico y bula timpánica.

Medición en milímetros MHN-UABCS-CBAH2		
Periótico y bula timpánica		
1	Longitud máxima de la bula timpánica	91,6
2	Ancho justo anterior al proceso sigmoideo	49,9
3	Longitud del proceso anterior del periótico	41,5
4	Ancho máximo del proceso anterior del periótico	20 aprox
5	Longitud transversal de la porción coclear del periótico	34,3
6	Ancho anteroposterior de porción coclear del periótico	57,3
7	Diámetro dorsoventral de la abertura craneal del canal facial	26,1 aprox
8	Diámetro dorsoventral del meato acústico interno	12,5
9	Diámetro anteroposterior del meato acústico interno	10,4
10	Diámetro anteroposterior del canal facial	6,2
11	Diámetro transversal (profundidad) del canal facial	14,5
12	Diámetro de la fenestra coclear	14,6
13	Ancho máximo de la abertura de la cavidad timpánica	54,1

En vista medial, se observa el meato acústico interno amplio y de forma irregular (Figuras 7 y 8). No se distingue una cresta trasversal; sin embargo, se observa una cresta tenue que divide las aperturas de los acueductos. Ventralmente del meato acústico interno, en dirección posterolateral, se encuentra una cresta irregular que se interpreta como la fosa suprameatal, más grande que el meato acústico interno. En la región superior medial, se distinguen los conductos endolímfáticos y perilinfáticos, que muestran un tamaño pequeño y el conducto perilinfático se presenta ligeramente más grande que el conducto endolímfático. Los conductos no están al nivel del meato acústico interno. El proceso caudal timpánico sobresale de la región posterior, teniendo una forma esbelta y en su borde se aprecia ligeramente redondeado. Además, el proceso caudal timpánico se encuentra bien desarrollado, delgado, con una orientación posterior. La fosa estilomastoidea es circular y pequeña, por debajo del proceso caudal timpánico.

En vista ventromedial, la pars cochlear se aprecia alargada y amplia. En su borde anterior tiene una forma redondeada. Dorsalmente a porción coclear (Figuras 7 y 8), se aprecia el surco promontorial. No muestra cambios de textura y es muy tenue. La ventana coclear está bien definida, presenta una forma circular y amplia. Sobre la región posterior, sobresale un fragmento del reborde anteroventral.

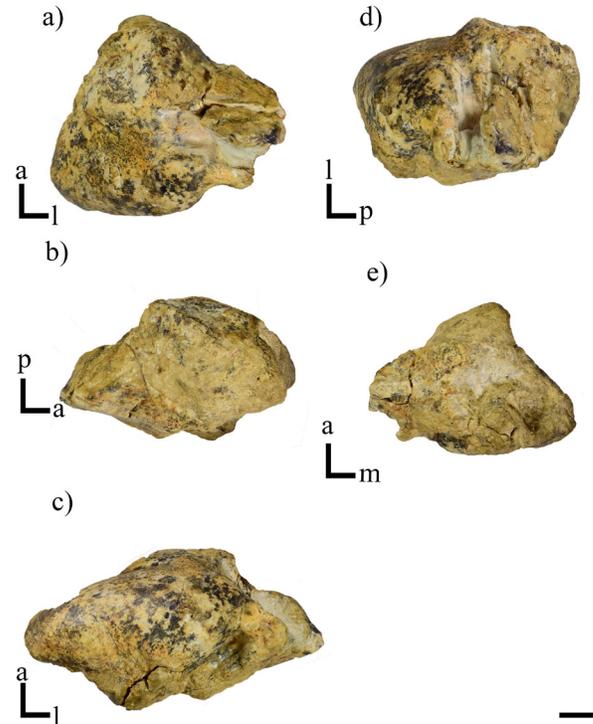


Figura 7. Fotografía del periótico con orientación derecha del holotipo MHN-UABCS-CBAH2. Se observan las siguientes vistas: A) Ventral B) Lateral C) Ventrolateral D) posterior E) Medial. Abreviaturas: posterior, p; ventral, v; anterior, a; medial, m; lateral, l. Escala: 1 cm.

5. Discusión

5.1 Determinación diferencial

En general, los huesos del oído en los mamíferos juegan un papel importante en la audición y el equilibrio (Ekdale *et al.*, 2011). En particular en los cetáceos, el complejo periótico-timpánico sufrió cambios morfológicos significativos en relación con los mamíferos terrestres. Cuando los cetáceos pasaron por una transición de un ambiente terrestre al acuático hace más de 50 Ma., las modificaciones complejas de los oídos de los cetáceos permitieron que procesen el sonido que viaja a través del agua en lugar del aire (Fraser y Purves, 1960; Nummela *et al.*, 2004, 2007; O’Leary, 2010; Churchill *et al.*, 2016). De acuerdo con Mead y Fordyce (2009), el complejo tímpano-periótico en cetáceos, representa una de las regiones más divergentes del cráneo. Por ende, la identificación del complejo periótico-timpánico nos permite identificar cambios evolutivos, homologías y una identificación taxonómica (Mourlam y Orliac, 2017; Park *et al.*, 2019). Haciendo énfasis en lo anterior, se pudo comparar e identificar el complejo periótico-timpánico de MHN-UABCS-CBAH2.

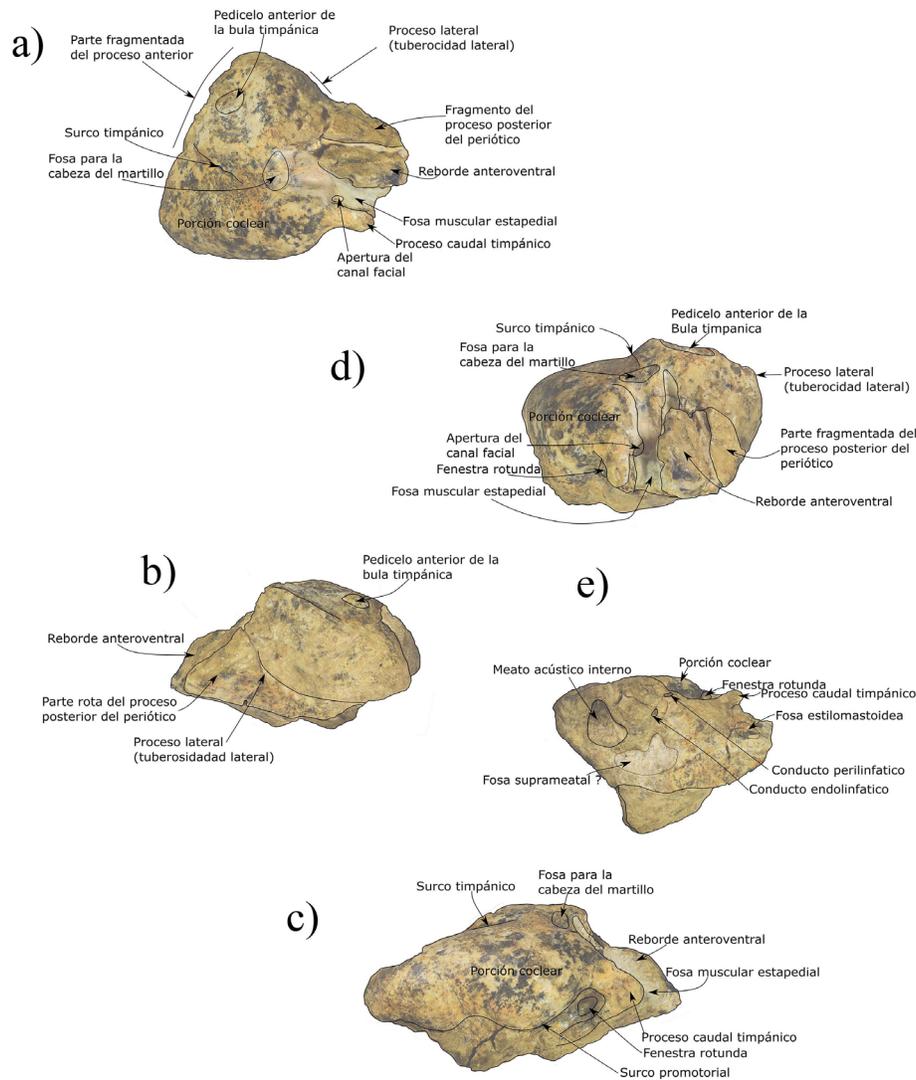


Figura 8. Esquema del periótico con orientación derecha del holotipo MHN-UABCS-CBAH2. Se observan las siguientes vistas: A) Ventral, B) Lateral C) Ventromedial D) Posterior E) Medial. Escala: 1 cm.

En la identificación del material de estudio MHN-UABCS-CBAH2 (Figuras 5-8), se descarta la familia Cetotheeriidae, por los siguientes caracteres anatómicos que se muestran en la bula timpánica y periótico: Un proceso anterior bien desarrollado del periótico; el proceso sigmoideo de la bula timpánica transversalmente estrecho y que carece de una base inflada; tuberosidad lateral bien desarrollada del periótico; el proceso posterior del periótico corto, con una superficie distal aplanada, ampliamente expuesta en la pared posterolateral del cráneo (Gol'din *et al.*, 2014).

MHN-UABCS-CBAH2 se diferencia de la familia Baenidae por presentar el ángulo anteroventral del proceso anterior del periótico esbelto y cónico, en vista

medial o lateral, mientras que en balénidos se observa redondeado. Los balénidos también muestran una forma de la pars cochlear anteroposterior redondeada que no se extiende hacia la cavidad craneal. En cambio, en el ejemplar en estudio es alargada. El proceso anterior en balénidos se encuentra hipertrofiado, extendido posterolateralmente y forma un ángulo con el proceso posterior adyacente. En cambio, MHN-UABCS-CBAH2 presenta un proceso anterior corto y ancho. El lóbulo anterior de la bula es más pequeño que el lóbulo posterior, las dos regiones están separadas por surco profundo. La línea principal se extiende anteriormente con una prominencia, muestra una esquina anteromedial en forma angular, esto es lo que le da una forma romboidea a la

bula timpánica. La apertura del Eustaquio es relativamente pequeña y la superficie involucral es uniforme, ancha, convexa y con pliegues trasversales.

El complejo bula timpánica y periótico MHN-UABCS-CBAH2 muestra las siguientes sinapomorfías, con respecto a la Familia Balaenopteridae: un alargamiento dorsal y medial de la pars cochlear hacia la cavidad craneal, presencia de una muesca anterolateral de la bula timpánica en vista dorsal, forma de la muestra antromedial aplanada en la superficie ventral de la bula timpánica, región anteromedial de la superficie ventral de la bula timpánica es trasversalmente convexa, ausencia de un foramen elíptico, presencia de una hendidura como apertura para el acueducto cochlear y la forma anteroposterior del lóbulo lateral de la bula timpánica es convexa. Por otro lado, comparten las siguientes similitudes anatómicas con el género *Incakujira*, la pars cochlear es larga, con un ancho que excede en gran medida su longitud. La fenestra tiene una forma redondeada y está claramente separada de la apertura del acueducto coclear, en vista medial. El proceso caudal es triangular y en dirección posterior. Por su parte, las bulas timpánicas son similares por lo siguiente: en vista medial, la cresta principal e involucral son aproximadamente paralelas, y están separadas entre sí por una banda de hueso. En el caso de *I. anillodefuego*, tiene un aspecto áspero que se extiende a lo largo de todo el margen medial de la bula. El ejemplar de estudio muestra esta superficie lisa. En vista posterior, la cresta principal e involucral permanecen distintivas y convergen a nivel de la región posterior. En los dos taxones se muestra una prominencia del lóbulo posterior, sin embargo, en el ejemplar de estudio es más elevada y bulbosa que en *Incakujira*. En vista dorsal, muestran una forma de riñón. Además, la muesca anterolateral del labio externo, en vista ventral, está levemente globosa y forma un lóbulo distintivo, que está limitada posteriormente por el surco lateral.

Con respecto a nuestra búsqueda heurística de parsimonia el ejemplar de estudio comparte cuatro sinapomorfías con respecto al género *Incakujira*, con base en una “Búsqueda Tradicional” con pesos implicados de $K=3$ (ver en suplementos), se muestran a continuación: proceso timpánico caudal en vista posteromedial, con una separación estrecha o en contacto (164: estado 1); morfología del proceso timpánico caudal, desarrollado como una plataforma triangular que se extiende posteriormente (166: estado 0); punto más anterior de la cresta involucral, se extiende anteriormente para formar el punto más anterior de la ampolla (204: estado 0) y superficie dorsolateral del involucro (205; estado 1). Por ende, nosotros sugerimos la asignación de MHN-UABCS-CBAH2 afín al género *Incakujira*, debido a que el periótico se encuentra fragmentado en el proceso anterior del periótico y proceso posterior del periótico, además de la bula timpánica no conserva el proceso sigmoide, elementos que pudieran ayudar en su diagnóstico a nivel especie.

5.2 Implicancias biogeográficas

Es importante mencionar la relación espacio-temporal de MHN-UABCS-CBAH2 con *Incakujira anillodefuego*. A pesar de su ubicación geográfica en la cuenca del Pacífico, respectivamente alejada (Perú, California y Japón), presentan una cercanía y similitud en su morfología. Ambos son representantes del Mioceno tardío de los pisos Tortoniano-Messiniano. Con respecto a la ubicación geográfica, se encuentran en zonas antitropicales. De acuerdo con Robertson y Cramer (2009), el límite norte y sur del Pacífico Oriental Tropical (POT) está limitado en la región norte, aproximadamente, a los 25° N de Bahía Magdalena, en la costa del Pacífico Norte. Para la región sur, su límite se encuentra aproximadamente en el Golfo de Guayaquil a los 2° S, entre Cabo Blanco (Perú) y Punta de Santa Elena (Ecuador). Este límite fue obtenido por los autores mediante el estudio de peces de arrecife.

Se ha reportado que la distribución de los cetáceos modernos está determinada por las barreras físicas, el cambio ambiental y los factores innatos que limitan la dispersión (Fordyce, 2017). Uno de los patrones biogeográficos más llamativos en cetáceos actuales es la presencia de poblaciones o pares de especies estrechamente relacionadas separadas entre sí por el Ecuador climático o “Ecuador térmico” y geográfico (Davies, 1963; Jefferson y Leatherwood, 1995). Ejemplos de tal distribución antitropical se encuentran en balenoptéridos, zífidos, delfínidos y focénidos, que sugieren que el Ecuador es, o hasta hace poco era, una barrera oceanográfica y biogeográfica (Barnes, 1985). Esto condujo a la vicarianza (la dispersión y el flujo génico) y en algunos casos a la especiación alopatrica (la aparición de nuevas poblaciones de especies geográficamente aisladas) (Fordyce, 2017; Marx *et al.*, 2019).

No solo el POT ha sido elemental para favorecer el intercambio y distribución de las especies, también dependió de otros factores abióticos (hipótesis de Bufón de la Corte). Para entender los factores en cascada es necesario observar los océanos no como planos horizontales, sino como planos tridimensionales que fueron ocurriendo a través del tiempo. Para este caso, es importante considerar los eventos ambientales que se manifestaron en los océanos durante el Cenozoico (Vermeiji, 1991 y Vermeiji *et al.*, 2018). Por ejemplo, la apertura del pasaje de Drake entre Sudamérica y la Antártida (hace 41 Ma., Eoceno tardío), posteriormente estableció la “puerta” de Tasmania con Australia del Sur (hace 33.5 Ma., finales del Eoceno), que produjo la formación de la corriente Circumpolar Antártica (CCA). Una transgresión marina del Oligoceno tardío al Mioceno temprano en el sur de Sudamérica amplió la conexión entre el Pacífico sudoriental frío y el Océano Atlántico sudoccidental templado, probablemente favoreciendo el enfriamiento que se extendió a través de la circulación de aguas profundas hacia el Pacífico Norte (Vermeiji *et al.*, 2018). La apertura del Estrecho de

Bering (5.4 a 5.5 Ma., a finales del Mioceno), la cuenca marina del golfo de California (8 a 6 Ma.), y el cierre de la vía marítima de Centroamericana (9 a 4 Ma.) durante el Mioceno tardío a Plioceno temprano. Hay registros de isótopos de neodimio (Nd), lo que indica que la restricción de agua de mar entre el Atlántico y Pacífico (9 Ma.), obtenidos del programa International Ocean Discovery Program (IODP), generó cambios en la productividad primaria. Todos estos eventos tuvieron un efecto colectivo en el enfriamiento global de los océanos. También fueron condiciones oceanográficas que facilitaron el movimiento y diversidad de las especies, que facilitaron el intercambio de la diversidad de los cetáceos (Steeman *et al.*, 2009; Marx y Uhen, 2010; O’Dea *et al.*, 2016; Vermeiji *et al.*, 2018; Karas *et al.*, 2017; Jaramillo *et al.*, 2017; Umhoefer *et al.*, 2018; Fordyce, 2017; Krijgsman *et al.*, 2010).

6. Conclusiones

El complejo bula y periótico (MHN-UABCS-CBAH2), fue identificado con una afinidad al género *Incakujira*, de acuerdo con un análisis heurístico de parsimonia. Compartiendo cuatro sinapomorfías. Tanto *Incakujira*, como el material de estudio, pertenecen al Mioceno tardío.

El registro de este material nos indica que *Incakujira* presentaba una amplia distribución, no solo en el Pacífico sur (Perú), sino también de lado del Pacífico norte (México), pero manteniéndose en una zona geográfica antitropical.

El material descrito en este trabajo (MHN-UABCS-CBAH2), representa el primer reporte de fósiles para la Cuenca Los Barriles, de la Formación Trinidad. Anteriormente, solo se conocía fósiles para la Cuenca San José del Cabo, de la misma formación.

Agradecimientos

Queremos agradecer a los revisores anónimos, así como los editores de la revista. Además, queremos extender nuestro agradecimiento y apoyo al geólogo David Maraver. También, al Museo de la Ballena y Ciencias Marinas, CIMACO-UABCS y Puerto Bello. Por último, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca número 893338.

Referencias

- Bannister, J. L. (2018). Baleen whales (Mysticeti). En B. Würsig, J. G. M. Thewissen, & K. M. Kovacs (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 62–69). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2015-0-00820-6>
- Barnes, L. G. (1985). Evolution, taxonomy and antitropical distributions of the porpoises (Phocoenidae, Mammalia). *Marine Mammal Science*, 1(2), 149–165. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1985.tb00003.x>
- Barnes, L. G. (1998). The sequence of fossil marine mammals assemblages in Mexico. En O. Carranza-Castañeda & D. A Córdoba Méndez (Eds.), *Avances en investigación. Paleontología de vertebrados* (Publicación Especial 1, pp. 26–79). Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Barnes, L. G. (2002). Evolutionary history of the fossil marine mammals of Mexico. In M. Montellano-Ballesteros & J. Arroyo-Cabrales (Eds.), *Avances en los estudios paleomastozoológicos* (Colección Científica, pp. 125–225). Instituto Nacional de Antropología e Historia, INAH.
- Bercovici, A., Hadley, A., & Villanueva-Amadoz, U. (2009). Improving depth of field resolution for palynological photomicrography. *Palaeontologia Electronica*, 12(2), 1–12.
- Berta, A. (2017). *The Rise of Marine Mammals: 50 million Years of Evolution*. John Hopkins University Press. DOI 10.1353/book.56360
- Bisconti, M., Ochoa, D., Urbina, M., & Salas-Gismondí, R. (2022). Archaeobalaenoptera eusebioi, a new rorqual from the late Miocene of Peru (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae) and its impact in reconstructing body size evolution, ecomorphology and palaeobiogeography of Balaenopteridae. *Journal of Systematic Palaeontology*, 19(16), 1129–1160. <https://doi.org/10.1080/14772019.2021.2017363>
- Bisconti, M., Munsterman, D. K., & Post, K. (2019). A new balaenopterid whale from the late Miocene of the Southern North Sea Basin and the evolution of balaenopterid diversity (Cetacea, Mysticeti). *PeerJ*, 7, Article e6915. <https://doi.org/10.7717/peerj.6915>
- Bisconti, M. (2010). A new balaenopterid whale from the late Miocene of the Stirone River, northern Italy (Mammalia, Cetacea, Mysticeti). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(3), 943–958. <https://doi.org/10.1080/02724631003762922>
- Bot, A., Geoffroy, L., Authemayou, C., Bellon, H., Graindorge, D., & Pik, R. (2016). Miocene detachment faulting predating EPR propagation: Southern Baja California. *Tectonics*, 35(5), 1153–1176. <https://doi.org/10.1002/2015TC004030>
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L., & Fan, J. X. (2013). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes Journal of International Geoscience*, 36(3), 199–204. <https://doi.org/10.18814/epiiugs/2013/v36i3/002>
- Collinson, J., Mountney, N., & Thompson, D. (2006). *Sedimentary structures*. Terra Publishing.
- Churchill, M., Martínez-Caceres, M., De Muizon, C., Mnieckowski, J., & Geisler, J. H. (2016). The origin of high-frequency hearing in whales. *Current Biology*, 26(16), 2144–2149. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.004>
- Davies, J. L. (1963). The antitropical factor in cetacean speciation. *Evolution*, 17(1) 107–116. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1963.tb03258.x>
- Ekdale, E. G., Berta, A., & Deméré, T.A. (2011). The comparative osteology of the petrotympanic complex (ear region) of extant baleen whales (Cetacea: Mysticeti). *Plos one*, 6(6), Article e21311. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021311>
- Fletcher, J. M., Grove, M., Kimbrough, D., Lovera, O., & Gehrels, G. E. (2007). Ridge-trench interactions and the Neogene tectonic evolution of Magdalena shelf and southern Gulf of California: Insights from detrital zircon U-Pb ages from the Magdalena fan and adjacent areas. *Geological Society of America Bulletin*, 119(11/12), 1313–1336. <https://doi.org/10.1130/B26067.1>
- Fierstine, H. L., Applegate, S. P., González-Barba, G., Schwennicke, T., & Espinosa-Arrubarrena, L. (2001). A Fossil Blue Marlin (*Makaira nigricans* Lacepede) from the Middle Facies of the Trinidad Formation (upper Miocene to upper Pliocene), San José del Cabo Basin, Baja California Sur, Mexico. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 100(2), 59-73.
- Fraser, F. C., & Purves, P. E. (1960). Hearing in the cetaceans: Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 7(1), 1–140.
- Fordyce, R. E. (2017). Cetacea, Evolution. In B. Würsig, J. G. M. Thewissen, & K. M. Kovacs (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals* (3rd edition). Academic Press.

- Gol'din, P., Startsev, D., & Krakhmalnaya, T. (2014). The anatomy of the Late Miocene baleen whale *Cetotherium riabinini* from Ukraine. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(4), 795–814. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2012.0107>
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774–786. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- González-Barba, G., & Thies, D. (2000). Asociaciones faunísticas de Condrictios del Cenozoico de la Península de Baja California, México. *Perfil*, 18, 1–4.
- González-Barba, G., Schwennicke, T., & Goedert, J. L. (2021). First Neogene record of Pelecanus (Aves: Pelecanidae) from México. *Journal of South American Earth Sciences*, 112, Article 103583. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103583>
- González-Rodríguez, K., Espinosa-Arrubarrena, L., & González-Barba, G. (2013). An overview of the Mexican fossil fish record. In G. Arriata, H. Schultze, & M. Wilson (Eds.), *Mesozoic Fishes 5: Global Diversity and Evolution* (pp. 9–24). Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2022). *Temas: Mapas* (Sitio Web). <https://www.inegi.org.mx/datos/?t=0150>, consultado en enero de 2023.
- Jaramillo, C., Montes, C., Cardona, A., Silvestro, D., Antonelli, A., & Bacon, C. D. (2017). Comment (1) on “Formation of the Isthmus of Panama” by O’Dea *et al.* *Science Advances*, 3(6), Article e1602321. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602321>
- Jefferson, T. A., & Leatherwood, S. (1995). *Mamíferos Marinos*. En W. Fischer, F. Krupp, S. C. Schneider, K. E. Carpenter, & V. H. Niem (Eds.). Guía FAO para la identificación de las especies para los fines de la pesca, Pacífico Centro-Oriental (Volumen I. Plantas e Invertebrados, pp. 1–646). FAO.
- Karas, C., Nürnberg, D., Bahr A., Groeneveld, J., Herrle J. O., Tiedemann, R., & Demenocal, P. B. (2017). Pliocene oceanic seaways and global climate. *Scientific Reports*, Article 7: 39842. <https://doi.org/10.1038/srep39842>
- Krijgsman, W., Stoica, M., Vasiliev, I., & Popov, V. V. (2010). Rise and fall of the Paratethys Sea during the Messinian Salinity Crisis. *Earth and Planetary Science Letters*, 290(1-2), 183–191. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2009.12.020>
- López-Pérez, R.A. (2012). Late Miocene to Pleistocene reef corals in the gulf of California. *Bulletins of American Paleontology*, (383), 1–84.
- Marx, F. G., Fitzgerald, E. M., & Fordyce, R. E. (2019). Like phoenix from the ashes: How modern baleen whales arose from a fossil “dark age”. *Acta Palaeontologica Polonica*, 64(2), 231–238. <https://doi.org/10.4202/app.00575.2018>
- Marx, G. F., Lambert, O., & De Muizon, C. (2017). A new Miocene baleen whale from Peru deciphers the dawn of cetotheriids. *Royal Society Open Science*, 4(9), 1–22. <https://doi.org/10.1098/rsos.170560>
- Marx, F. G., & Kohno, N. (2016). A new Miocene baleen whale from the Peruvian desert. *Royal Society Open Science*, 3(10), Article 160542. <https://doi.org/10.1098/rsos.160542>
- Marx, F. G. & Uhen, M. D. (2010). Climate, critters, and cetaceans: Cenozoic drivers of the evolution of modern whales. *Science*, 327(5968), 993–996. <https://doi.org/10.1126/science.1185581>
- Mead, J. G., & Fordyce, R. E. (2009). *The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes*. Smithsonian Contributions to Zoology. Smithsonian Institution Scholarly Press. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.627>
- Mourlam, M. J., & Orliac, M. J. (2017). Infrasonic and ultrasonic hearing evolved after the emergence of modern whales. *Current Biology*, 27(12), 1776–1781. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.061>
- Nummela, S., Thewissen, J. G. M., Bajpai, S., Hussain, T., & Kumar, K. (2007). Sound transmission in archaic and modern whales: anatomical adaptations for underwater hearing. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 290(6), 716–733. <https://doi.org/10.1002/ar.20528>
- Nummela, S., Thewissen, J. G. M., Bajpai, S., Hussain, S. T., & Kumar, K. (2004). Eocene evolution of whale hearing. *Nature*, 430(7001), 776–778. <https://doi.org/10.1038/nature02720>
- O’Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A. G., Eytan, R. I., Restrepo-Moreno, S. A., Cione, A. L., & Stallard, R. F. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science advances*, 2(8), Article e1600883. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600883>
- O’leary, M. A. (2010). An anatomical and phylogenetic study of the osteology of the petrosal of extant and extinct artiodactylans (Mammalia) and relatives. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2010(335), 1–206. <https://doi.org/10.1206/335.1>
- Park, T., Mennecart, B., Costeur, L., Grohé, C., & Cooper, N. (2019). Convergent evolution in toothed whale cochleae. *BMC Evolutionary Biology*, 19(195), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1525-x>
- Robertson, D. R., & Cramer, K. L. (2009). Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 380, 1–17. <https://doi.org/10.3354/meps07925>
- Sears, R., & Perrin, W. F. (2008). Blue whale: *Balaenoptera musculus*. In B. Wursig, W. Perrin, & J. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 120–124), Academic Press.
- Schwennicke, T., Santisteban-Mendivil, D. M., Pérez-Venzor, J. A., Cortés-Martínez, M. Y., & Plata-Hernández, E. (2017). Evolución estratigráfica de la cuenca Los Barriles, Baja California Sur, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 34(3), 212–233. <https://doi.org/10.22201/cgeo.20072902e.2017.3.476>
- Steehan, M. E. (2009). A new baleen whale from the Late Miocene of Denmark and early mysticete hearing. *Palaeontology*, 52(5), 1169–1190. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2009.00893.x>
- Solis-Añorve, A., González-Barba, G., Hernández-Rivera, R., & Schwennicke, T. (2021). Late Miocene balaenopterid (Cetacea: Mysticeti) from Baja California Sur, Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 111, Article 103498. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103498>
- Umhoefer, P. J., Darin, M. H., Bennett, S. E., Skinner, L. A., Dorsey, R. J., & Oskin, M. E. (2018). Breaching of strike-slip faults and successive flooding of pull-apart basins to form the Gulf of California seaway from ca. 8–6 Ma. *Geology*, 46(8), 695–698. <https://doi.org/10.1130/G40242.1>
- Vermeij, G. J. (1991). When biotas meet: understanding biotic interchange. *Science*, 253(5024), 1099–1104. <https://doi.org/10.1126/science.253.5024.1099>
- Vermeij, G. J., Banker, R., Capece, L. R., Hernandez, E. S., Salley, S. O., Padilla-Vriesman, V., & Wortham, B. E. (2018). The coastal North Pacific: Origins and history of a dominant marine biota. *Journal of biogeography*, 46(1), 1–18. <https://doi.org/10.1111/jbi.13471>

Suplementos

Se utilizó la matriz morfológica de Marx y Kohno (2016). Los datos “nexus” de la plataforma *Morphobank* del proyecto 2452, que consiste en 94 taxones y 272 caracteres. Se realizó una búsqueda heurística de parsimonia en el software T.N.T 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008). Se implementó la opción “Búsqueda Tradicional”. Usando pesos iguales y pesos implicados usando una constante $K=3$ y $K=10$.

Principalmente se codificaron elementos del complejo tímpano periótico, que fueron a partir del carácter 144 al 213, dando un total de 70 caracteres codificados que se encuentran a continuación. Los análisis incluyeron 10, 000 secuencias de adición aleatoria, además se guardaron 10 árboles por replica.

En la topología con pesos iguales (Figura s.1) el ejemplar de estudio (MHN-UABCS-CBAH2), Se muestra como una politómica sin un resultado que pueda ser comparativo

o diagnóstico. Para esta hipótesis obtuvimos una longitud de 395 y 30 árboles. Por ello, se utilizó pesos implicados $K=3$ y $K=10$.

Por otro lado, la topología con pesos implicados (Figura s.2) con una curvatura de $K=3$, el material del complejo tímpano periótico (MHN-UABCS-CBAH2), presenta una relación estrecha con el género *Incakujira*, sosteniendo su relación por cuatro sinapomorfías: proceso timpánico caudal en vista posteromedial, con una separación estrecha o en contacto (164: estado 1); morfología del proceso timpánico caudal, desarrollado como una plataforma triangular que se extiende posteriormente (166: estado 0); punto más anterior de la cresta involucral, se extiende anteriormente para formar el punto

más anterior de la ampolla (204: estado 0) y superficie dorsolateral del involucro (205; estado 1).

También se obtuvo una topología con pesos implicados (Figura s.3) con una curvatura de $K=10$, el material de estudio (MHN-UABCS-CBAH2), presenta de igual manera una relación estrecha con el género *Incakujira* por cuatro sinapomorfías: se encuentra ausente la faceta bular (155: estado 1); proceso timpánico caudal en vista posteromedial, se encuentra separado estrechamente o en contacto (164: estado 1); punto más anterior de la cresta involucral, punto más anterior de la cresta involucral, se extiende anteriormente para formar el punto más anterior de la ampolla (204: estado 0) y superficie dorsolateral del involucro (205; estado 1).

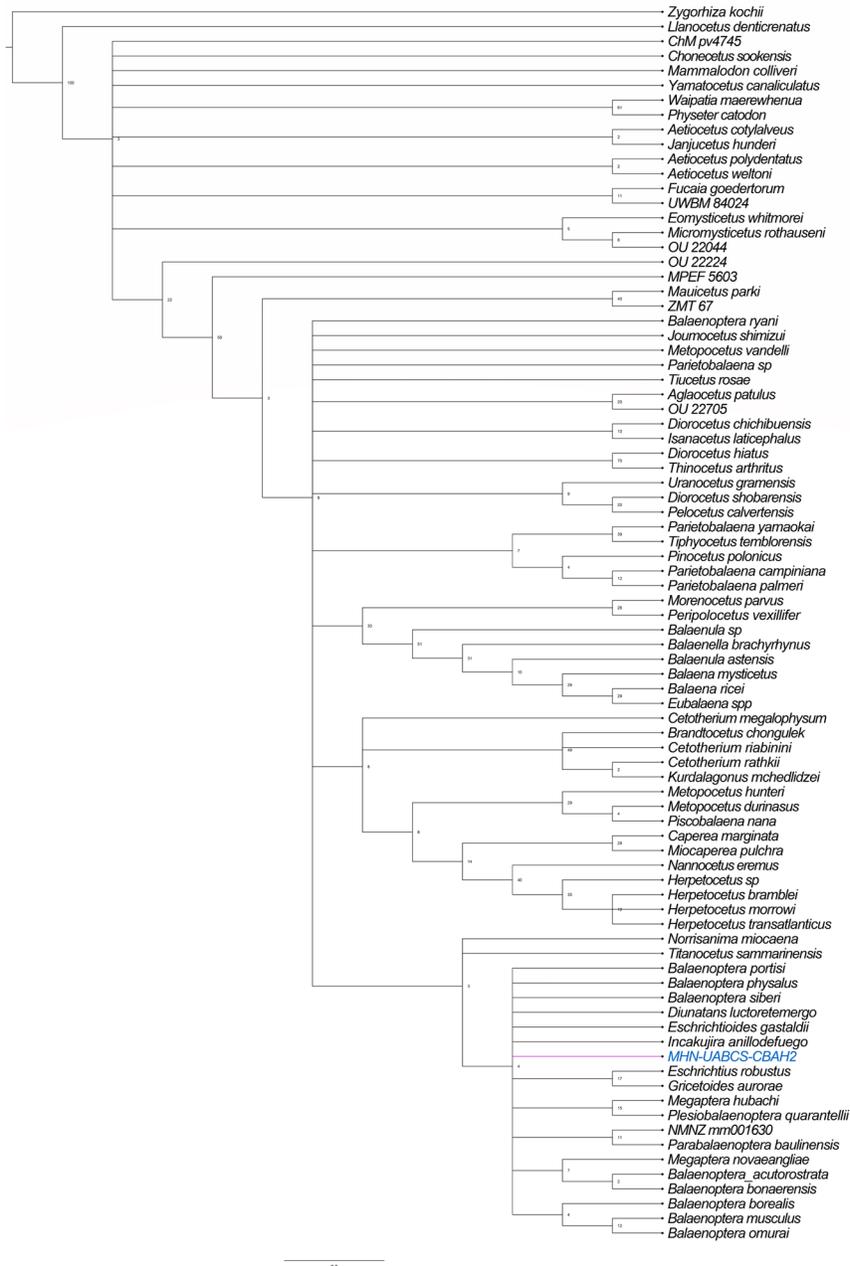


Figura s.1. Árbol de pesos iguales, con una longitud de 395 y 30 árboles. CI 0.202 y RI 0.639.

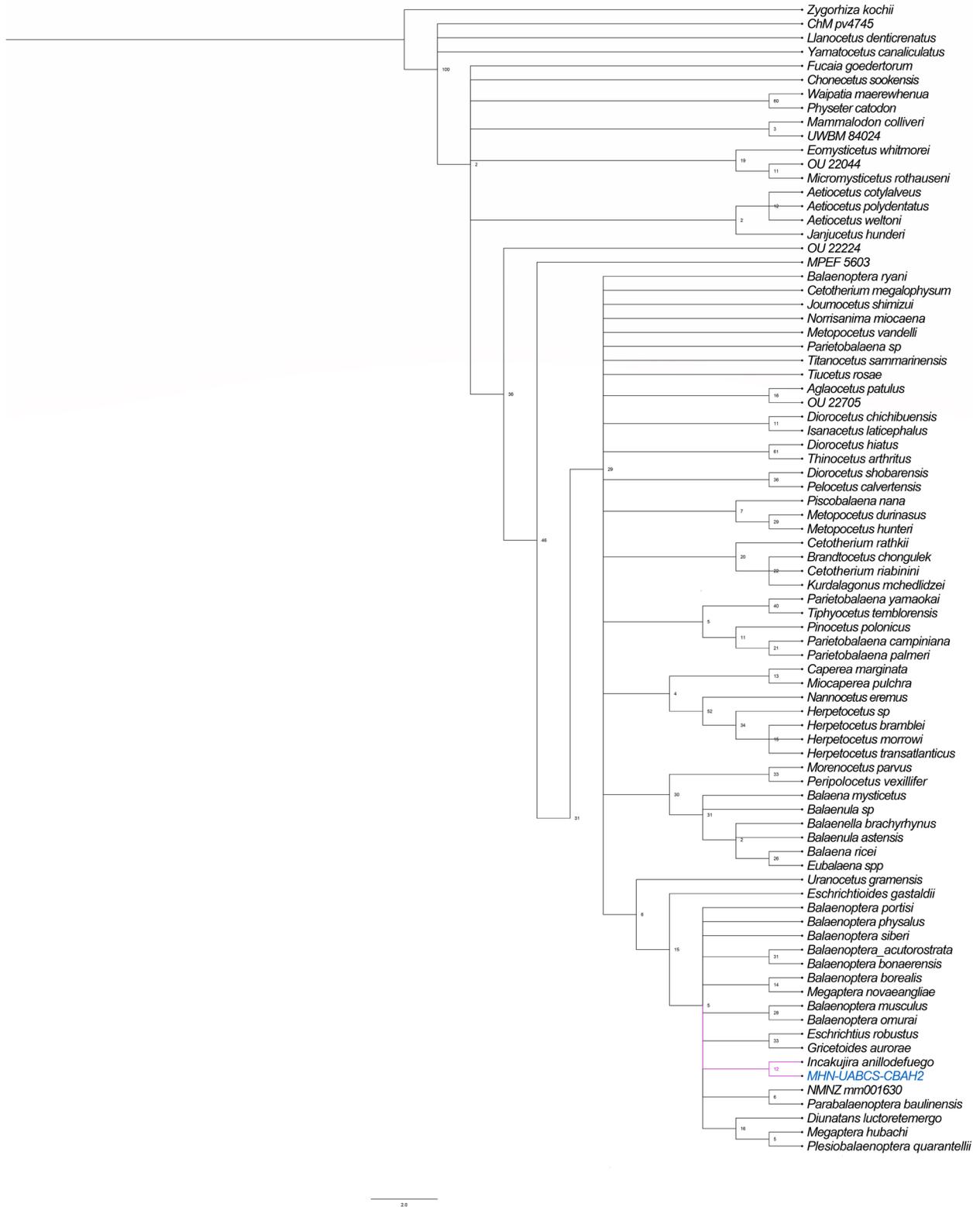


Figura s.2. Árbol donde muestra hipótesis filogenética con pesos implicados, utilizando una K=3, con una longitud de 33,24132 y 770 árboles. CI 0.194 y RI 0.620.

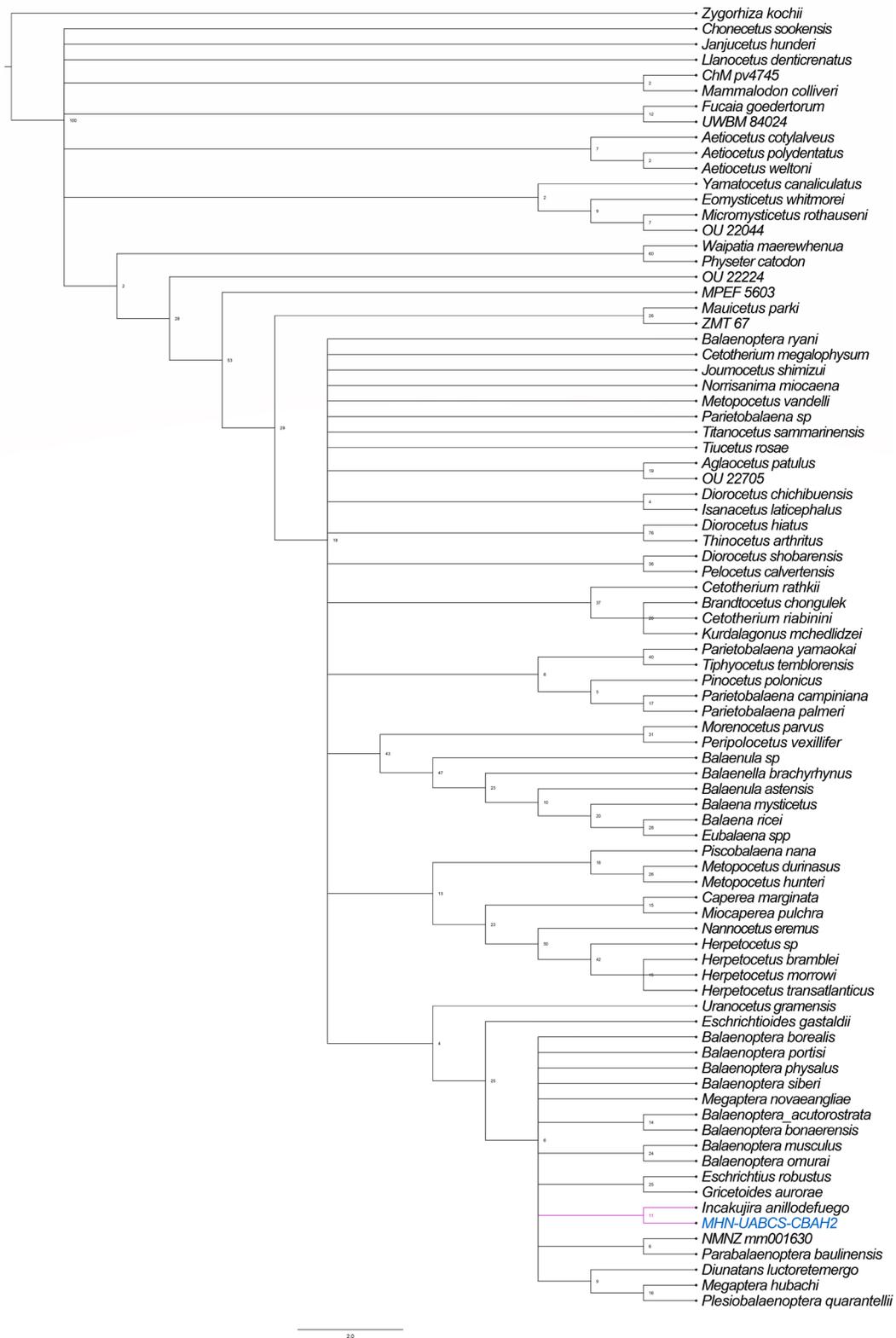


Figura s.3. Árbol que muestra hipótesis filogenética con pesos implicados, utilizando una K=10, con una longitud de 18,39226 y 590 árboles. CI 0.195 y RI 0.623.