



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**ANÁLISIS SOBRE LA VARIACIÓN EN LA
ASIMETRÍA CRANEAL DE LOS PINNÍPEDOS**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA

Gloria Eunice Panecatl Urquiza

Director de tesis: Dr. Luis Medrano González
Codirectora: Biól. María de Jesús Vázquez Cuevas



México, DF.



2000.

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCIÓN ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "Análisis sobre la variación en la asimetría craneal de los pinnípedos"

realizado por *Gloria Eunice Panecatl Urquiza*

Con número de cuenta 9251714-7 , pasante de la carrera de *Biología*

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de tesis

Propietario *Dr. Luis Medrano González*

Propietario *Biól. María de Jesús Vázquez Cuevas*

Propietario *M. en C. Livia Socorro León Paniagua*

Suplente *Biól. Paloma Ladrón de Guevara Porras*

Suplente *Biól. Raúl González Alpizar*

FACULTAD DE CIENCIAS
U N. A. M.



Edna María Suárez Díaz
Consejo Departamental de *Biología*
Dra. *Edna María Suárez Díaz*
DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	8
La asimetría en los vertebrados	8
Los pinnípedos: origen y evolución	12
PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN	18
Objetivos	19
MÉTODOS	20
Material óseo	20
Denominación y medición de los elementos óseos	20
Análisis de datos	27
RESULTADOS	29
Asimetría y error de medición	29
Niveles de asimetría craneal	30
Distribución de la asimetría craneal	40
Filogenia y asimetría craneal	64
DISCUSIÓN	67
CONCLUSIONES	71
REFERENCIAS	72
AGRADECIMIENTOS	79
APÉNDICES	81
1. Medidas craneales empleadas en este trabajo	81
2. Fotografías de los cráneos examinados	84

RESUMEN

En su regreso al ambiente acuático, los mamíferos marinos han presentado diversos cambios en su fisiología y anatomía acompañados del desarrollo de sistemas sociales y de apareamiento característicos. El estudio de estos aspectos en su mayor parte se debe a los trabajos en campo pero también es importante el estudio de las especies a través de su morfología. Una de las estructuras conservadas y que refleja en buena parte la historia y los hábitos de los individuos es el cráneo al brindar información de carácter evolutivo, funcional y del desarrollo. Ejemplos de esto son la asimetría craneal direccional en los odontocetos actuales relacionada con la emisión y recepción de sonidos en el agua y el incremento en la asimetría fluctuante en los cráneos de las focas del Mar Báltico asociado a la contaminación. La asimetría es un aspecto de la morfología craneal de los mamíferos que puede ser muy informativo sobre la evolución, la historia poblacional reciente y la ontogenia y que poco se ha examinado en los carnívoros marinos motivando así el presente estudio prospectivo de algunas especies representativas de carnívoros marinos y terrestres con el objetivo de analizar cómo varía esta asimetría dentro de una especie y entre especies, su relación con la filogenia y su posible vínculo a variaciones ambientales.

Se examinaron un total de 20 cráneos que incluyen dos especies de otáridos, un otárido fósil, un odobénido, tres fócidos, un prociónido, un úrsido, un mustélido y un félido. Diez cráneos corresponden al lobo marino de California (*Zalophus californianus*) como ejemplo de variación intraespecífica. Con 211 a 223 mediciones repetidas por espécimen, se determinaron asimetrías de tamaño y de posición analizándolas a grandes rasgos de la siguiente forma. Se determinó qué tanto el error de medición afecta la determinación de asimetría y se compararon los niveles globales de asimetría entre especies y su relación con el año de recolecta. Enseguida, se examinó la asimetría del cráneo de *Z. californianus* de acuerdo con su distribución por medidas, elementos óseos, aparatos, individuos y sexo para tratar de establecer patrones de la asimetría relacionados con algunos factores fisiológicos y ecológicos. Se examinó la relación entre las dos distintas formas de asimetría craneal y por último, se analizaron las relaciones de similitud de los valores de asimetría de todos los ejemplares para investigar si existe alguna información filogenética en la asimetría craneal. Los resultados indican que la asimetría craneal en los pinnípedos es de tipo fluctuante aunque algunas regiones del cráneo pueden tener alguna asimetría direccional de origen ontogénico y mecánico y en el solo caso del aparato auditivo, tal vez adaptativo. Consecuentemente, no se observa ninguna regularidad filogenética. La distribución de la asimetría en el cráneo indica que se trata de perturbaciones aleatorias en ciertas partes que son compensadas durante el desarrollo por la asimetría de otros elementos. Esto muestra que la ontogenia no es estrictamente el despliegue de un proceso programado genéticamente sino un proceso dinámico autorganizado y autoregurable.

ABSTRACT

In their return to the aquatic environment, marine mammals had several changes in their physiology and anatomy together with the development of distinctive mating and social systems. The study of these aspects is mainly done by field work but the study of species throughout their morphology is also important. The skull is a well conserved structure and a good inference way for the history and habits of individuals bringing evolutionary, functional and developmental information. Examples of this are the directional cranial asymmetry in living odontocetes, which is related to production and reception of sound in water, and the increase in fluctuating asymmetry in the skull of Baltic seals associated with pollution. Although asymmetry is an aspect of cranial morphology in mammals which may be very informative about evolution, recent population history and ontogeny, it has been poorly examined in marine carnivores motivating the present study about skull asymmetry on some representative species of marine and terrestrial carnivores. Our goal is to analyze the skull asymmetry variation within and between species, its relationship with phylogeny and its possible link with environmental variations.

We examined 20 skulls including two otariid species, a walrus, a fossil otariid, three phocids, a procyonid, an ursid, a mustelid and a felid. Ten skulls are from the California sea lion (*Zalophus californianus*) as an example of intraspecific variation. With 211 and 223 repeated measurements by specimen, asymmetries of size and position were analyzed as follows. Measurement error was quantified to know how much it contributed to the asymmetry determination. Global asymmetry levels between species were compared and related with collection date. Cranial asymmetry in *Z. californianus* was then examined according with its distribution by measures, bone elements, apparatuses, individuals, and sex searching for patterns related to some physiological and ecological factors. The association between the two kinds of skull asymmetry was examined and finally, similarity relationships in asymmetry values were established between all specimens to investigate whether there is any phylogenetic information in cranial asymmetry. The results show that cranial asymmetry in pinnipeds is fluctuating although some skull regions may have directional asymmetry originated by ontogenetic and mechanical processes and, only in the case of the auditive apparatus, asymmetry may be adaptative. Accordingly, no phylogenetic regularity is observed. The distribution of asymmetry in the skulls show that it is the result of random perturbations in some parts which are compensated by asymmetry in other elements during development. This result indicates that the ontogeny is not strictly the display of a genetically programmed process but a dynamic, self organized and self regulated process.

INTRODUCCIÓN

Contemplar el suave brillo de las estrellas inmersas en la infinita oscuridad azul, admirar la modesta belleza de una flor o sencillamente percibir la variedad y forma, tanto de los fenómenos naturales como de los seres vivos, ha inspirado al hombre a imitar la armonía de la naturaleza a través de la pintura, la escultura y la arquitectura. La ejecución intuitiva de esta idea en las mentes creativas de los artistas originó gradualmente el concepto de simetría, del griego *συμμετρον*, que significa proporcionado, adecuado o favorable. Al parecer fueron los sumerios (3000 aC) los primeros en crear diseños heráldicos con simetrías espaciales. En la edad de oro de la cultura griega, además de ser una noción central en las artes, la simetría adquirió cada vez mayor complejidad como lo demuestra el diseño de simetría por reflexión de delfines encontrado en El Megaron, Tirania (1200 aC; Figura 1), un diseño floral con simetría translacional descubierto en Grecia (1000 aC) y el templo D en Selinus, Sicilia (500 aC). Con la expansión del imperio romano la simetría se difundió ampliamente en otras culturas y en artes no visuales como la música y la filosofía pero con el inicio de la edad media en occidente, esta noción se reemplazó por la de desorganización o caos. La distribución asimétrica de las columnas, rechazada anteriormente por la arquitectura griega, en varios conventos medievales testifica la ausencia de armonía. Con el inicio del Renacimiento en Europa la simetría aparece de nuevo en las artes (Iachello, 1986).

Entre las culturas islámica y prehispánica, originadas en medio oriente y mesoamérica respectivamente, también surgió la idea de simetría. Los artistas mulsulmanes, a quienes los preceptos religiosos prohibían generar arte representativo, crearon diseños abstractos a partir de modelos florales, geométricos y caligráficos. Al ser los mulsulmanes los matemáticos más notables del mundo medieval, la geometría proporcionó a los artesanos una fuente fecunda de diseños. El ejemplo más deslumbrante de este ingenio es la Alhambra, palacio construido durante el gobierno de los sultanes Nesridas en Granada, España (Stewart, 1968). La arquitectura y la indumentaria del México antiguo, creada por una gran variedad de culturas prehispánicas, igualmente muestran complejas composiciones y relieves simétricos. La pirámide de Quetzalcóatl en Teotihuacán, la ciudad de Mitla con sus famosas grecas, las máscaras del dios de la lluvia Chaac que adornan la mayoría de edificios mayas, la pirámide de Tajín, los numerosos patios de juego de pelota y la indumentaria con diseños geométricos utilizada por indígenas de los Altos de Chiapas constituyen unos cuantos testimonios de arte basado en la simetría (Cabrera y Cowgill, 1993; Ramírez, 1993; Carrasco, 1994; Brüggemann, 1993; Morris, 1996).

La simetría no sólo se limita al arte ya que incursiona en la ciencia como una herramienta útil. La física, atendiendo a los arreglos observados en la naturaleza orgánica e inorgánica, ha constituido el término de simetría geométrica. Para la descripción de esta simetría se emplean dos conceptos importantes: reflexión y translación o rotación. Estas simetrías se analizan expresando matemáticamente una serie de transformaciones que dejan o mantienen una estructura particular sin cambios. La simetría por reflexión tiene lugar cuando se traza una línea l perpendicular a un plano E y se coloca sobre

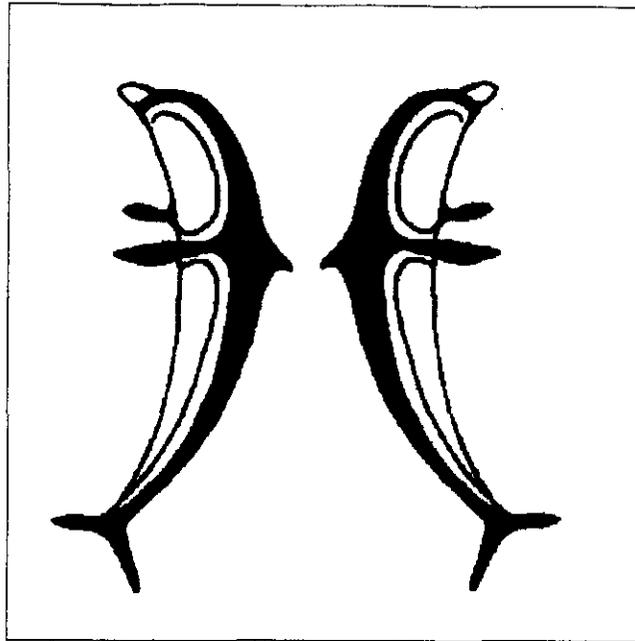


Figura 1. Ejemplo de diseño simétrico por reflexión a partir de la figura de un delfin. Dibujo encontrado en El Megarón, Tirania (1200 aC). Tomado de Iachello (1986).

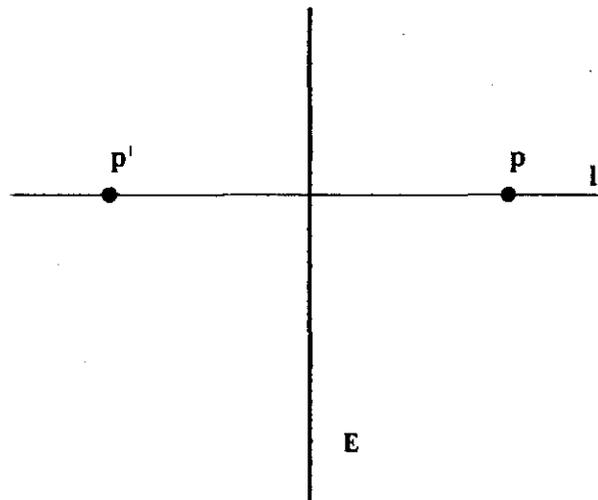


Figura 2. Reflexión de un punto (p) sobre la línea l en relación al plano E dando como resultado el punto p' . Tomado de Weyl (1982).

ésta un punto p , obteniéndose un solo punto p' a la misma distancia que p con respecto a E en el lado opuesto (Figura 2). Si adicionalmente se toma ese punto p y se rota con respecto al eje E se obtiene una simetría de tipo rotacional que en biología se denomina radial. La simetría bilateral, que se refiere a la división de mitades derecha e izquierda, aparece como uno de los casos de simetría geométrica donde se realizan operaciones de reflexión y rotación. (Iachello, 1986; Weyl, 1982).

El uso extensivo de las simetrías en la física, además de originar varios tipos de simetría, ha conducido a una gran revolución al considerar el espacio y el tiempo como una misma entidad y con esto aumentar el espacio tridimensional (x, y, z) con una cuarta dimensión, el tiempo (t). Al realizar transformaciones de un grupo de coordenadas en el espacio y el tiempo, se obtienen las transformaciones de Lorentz que se emplean en la teoría especial de la relatividad. Debido a su importancia en este campo, las simetrías espacio-temporales se conocen como simetrías fundamentales. Otro tipo de simetría importante para los físicos es la simetría permutacional. En este caso se emplea la descripción de un conjunto de objetos idénticos donde sus propiedades físicas continúan siendo las mismas durante el intercambio de éstos (Iachello, 1986).

La mecánica cuántica ejemplifica la aplicación de las simetrías abstractas mencionadas al usarse en el estudio de las partículas subatómicas (electrones, protones y neutrones). Se ha logrado el reconocimiento de ciertos patrones que no resultan tan obvios como, por ejemplo, su comportamiento en los procesos nucleares. Con el desarrollo de técnicas cada vez más sofisticadas, continúan surgiendo más tipos de simetría como la supersimetría donde se busca unificar a la gravedad con las demás fuerzas de la naturaleza para resolver el problema de la constitución del mundo material. Existen también otros dos tipos de simetrías que resultan del grado de transformación de un cuerpo. Cuando el cambio se aplica de manera uniforme a todos los constituyentes de un objeto se obtiene una simetría de tipo global pero, cuando las transformaciones originadas son distintas para cada una de las partículas del objeto, el resultado es una simetría regional. Aunque los cambios uniformes sean de tipo regional o global, en general la simetría se conceptualiza como la inmutabilidad o invarianza ante una transformación. La aparición de simetrías cada vez más complejas conduce a reflexionar sobre la importancia de estudiar la naturaleza a través de sus formas (Sarmiento, 1985).

Los arreglos de la naturaleza obedecen a procesos morfogénicos y en los seres vivos la simetría constituye un factor importante en la regulación de estos procesos. Los organismos unicelulares en general tienden a adoptar una forma esférica, o cercana a ésta, que les permite distribuir equilibradamente las diversas fuerzas de tensión y presión a las cuales se exponen. Sin embargo, cuando los organismos se constituyen de muchas células, surgen problemas relacionados con la distribución de fuerzas y el empaquetamiento. En la mayor parte de los casos, tales agrupaciones celulares tienden a formar nuevas estructuras minimizando espacio y adoptando formas regulares o arreglos poligonales. El epitelio de las vesículas sanguíneas, el epitelio pigmentado y monoestratificado de la retina, el epitelio del amnion, el epitelio columnar del intestino, los pólipos de los corales, los conos femeninos y masculinos de la cicadácea *Zamia*, los conos de los pinos, los granos de maíz, los escudos del caparazón de ciertas tortugas y los panales de las abejas muestran la solución a esos problemas adoptando patrones hexagonales (Thompson, 1942).

Existen procesos que distorsionan las formas regulares y originan asimetría en los organismos como en el caso de la epidermis de un retoño de *Girardia* donde se observan células hexagonales simétricas que conforme crecen longitudinalmente pierden su regularidad. Algo similar ocurre con las hojas de *Begonia daedalea* donde uno de los lados es cordiforme y el otro ovalado. Como ejemplos en el reino animal encontramos la espiralización de las conchas de los

moluscos, el tamaño desigual de las tenazas de los cangrejos y langostas, los órganos dirigidos hacia un lado de los peces lenguados y los cráneos de los cetáceos (Webster y Goodwin, 1996; Thompson, 1942). La asimetría en los animales bilaterales se define como la diferencia presentada en alguna característica entre el lado derecho y el izquierdo (Owen y McBee, 1990). La asimetría de un carácter dado i se puede medir como la diferencia señalada en la medida del lado derecho (R) y del lado izquierdo (L), como el valor absoluto de la diferencia entre el lado derecho e izquierdo ($|R_i - L_i|$) o como la proporción de las medidas de cada lado en un individuo (R_i/L_i). La desviación de la simetría perfecta de un grupo de caracteres de un conjunto de organismos puede agruparse en tres categorías de acuerdo a cómo se distribuyan las diferencias entre los planos de simetría en una población o muestra (Van Valen, 1962).

1) Asimetría direccional: Refleja una inclinación o preferencia consistente de un carácter dentro de una especie hacia el mayor desarrollo en un lado del cuerpo. Esta asimetría exhibe una distribución normal de la diferencia R_i-L_i cerca de una medida mayor o menor que cero y se detecta precisamente porque los valores del carácter difieren sistemáticamente entre los dos lados. Como ejemplos tenemos el corazón de los mamíferos situado siempre del lado izquierdo (Van Valen, 1962), la espiralización y la asimetría anatómica asociada de los gasterópodos y la asimetría del lenguado (Palmer y Strobeck, 1986).

2) Antisimetría: Se refiere a la situación, aparentemente menos común, donde la asimetría está presente pero en forma variable. Puede encontrarse en la literatura con el nombre de asimetría aleatoria y se define como la asimetría debida a las interacciones negativas en el desarrollo derecho o izquierdo de un carácter. Las distribuciones estadísticas correspondientes son las bimodales, leptocúrticas y platicúrticas. Ejemplos de este tipo son la ocurrencia de diestros, zurdos y pocos ambidiestros entre los humanos y la tenaza significativamente más grande y fuerte de los cangrejos violinistas machos desarrollada con igual frecuencia en ambos lados (Van Valen, 1962; Palmer y Strobeck, 1986).

3) Asimetría fluctuante: Resulta de la incapacidad de los organismos para desarrollarse en determinadas vías. Las distribuciones encontradas en estos casos son de tipo normal o binomial con desarrollos promedio iguales en cada lado (Van Valen, 1962). Tradicionalmente, las ligeras desviaciones aleatorias de esta asimetría se han atribuido a perturbaciones de magnitud diversa en el desarrollo de los individuos (Palmer, 1996). La mayor parte de los caracteres óseos de los vertebrados son ejemplo de asimetría fluctuante.

La asimetría extrema en el cráneo de los mamíferos, excepto en los integrantes del Suborden Odontoceti (delfines, marsopas, zifidos y cachalotes) donde parece ser un estado normal relacionado con la adaptación de estos animales a la vida acuática, se considera una condición ocasional y producto de perturbaciones en la ontogenia (Howell, 1925; 1930). Estudios más recientes han demostrado que el análisis de la asimetría aporta información acerca de la calidad del hábitat donde se desarrollan los individuos (Pankakoski, 1985; Zakharov y Yablokov, 1990), los niveles de heterocigosidad (Wayne *et al.*, 1986) y la selección sexual (Moller, 1997).

A pesar de la valiosa información obtenida a partir del análisis de la asimetría craneal, existen pocos estudios de esto en los mamíferos, especialmente en los marinos. En los odontocetos la notable asimetría direccional del cráneo se relaciona con la ecolocalización como una adaptación para la emisión y recepción de sonidos en el medio acuático (Howell, 1930; Yurick y Gaskin, 1988). Al ser los pinnípedos (focas, lobos marinos y morsas) también mamíferos marinos, puede pensarse que también pueden presentar asimetría craneal de naturaleza adaptativa. La ausencia de asimetría direccional evidente en sus cráneos y la falta de estudios donde se establezcan sus capacidades de ecolocalización (Evans y Haugen, 1963; Renouf y Davis, 1982; Wartzok *et al.*, 1984), hacen necesario un examen de la asimetría craneal. Esta clase de análisis, además de proveer evidencia de la posible relación entre la adaptación al medio y la forma del cráneo, puede ayudar a establecer vínculos entre el nivel de asimetría y las perturbaciones tanto de carácter antropogénico (contaminación, destrucción del hábitat, caza inmoderada, etc.) como natural (estacionalidad ambiental, variabilidad genética, historia poblacional, selección sexual, etc.).

Una investigación enfocada a conocer aspectos adaptativos involucra necesariamente un análisis filogenético y por tanto la comparación de distintas especies. La investigación sobre la relación de la asimetría con variaciones geográficas y perturbaciones antropogénicas debe enfocarse desde el punto de vista poblacional. Un estudio amplio de la asimetría craneal incluiría por tanto el examen de la variación intraespecífica de varias especies representativas de la diversidad de los carnívoros. Antes de emprender una tarea tan extensa, se requiere de tener una idea mínima de cómo es la asimetría craneal en forma intra e interespecífica de los pinnípedos comparados a otros carnívoros terrestres. Una investigación prospectiva asimismo permite identificar hipótesis concretas y definir métodos de registro y análisis de datos eficientes. La investigación sobre la asimetría craneal intraespecífica es particularmente necesaria en el lobo marino de California, *Zalophus californianus*. Esta es una especie que se recupera luego de la explotación a la que se le sometió desde el siglo XIX hasta la década de los 1960s. La especie ha alcanzado tan sólo en el Golfo de California un número poblacional que oscila entre 28,300 y 30,770. Este aumento se ha acompañado de la dispersión por formación de nuevas áreas de crianza y el incremento de las interacciones con las pesquerías (Zavala González, 1990; 1993) y eso hace del lobo marino de California una especie importante en nuestro país. Atendiendo a la falta de información sobre la asimetría, así como sus causas y/o consecuencias en los pinnípedos, en el presente trabajo se realiza un análisis prospectivo de la asimetría craneal en un total de 20 ejemplares de los cuales cuatro especies son otáridos, tres fócidos y cuatro mamíferos terrestres relacionados con éstos. Diez de estos cráneos corresponden al lobo marino de California, uno de los cuales proviene de las Islas Galápagos.

ANTECEDENTES

La asimetría en los vertebrados

Los primeros reportes sobre asimetría craneal se caracterizan por ser descriptivos. Toldt (1905, citado por Howell, 1925), al examinar el cráneo asimétrico de un zorro, encontró anomalías en el cuarto premolar inferior izquierdo a partir de lo cual supuso que el animal masticó preferentemente del lado derecho y como consecuencia, adquirió un ligero incremento en el tamaño del temporal derecho. La atrofia o inmovilización del músculo temporal izquierdo, parecía inhibir el desarrollo de la cresta lambdoidal y mostraba evidencia de que la disparidad entre los músculos de un individuo puede ocasionar malformaciones en los huesos. Con el fin de verificar este tipo de procesos en 1917 Howell realizó un experimento donde observó el efecto del estrés y forzamiento de un hueso en crecimiento al cortar los músculos de una pierna de un cachorro. Cuando el perro murió se observó una disminución considerable en el diámetro del hueso y una longitud ligeramente menor a la normal (citado por Howell, 1925). Tiempo después, Howell (1925) realizó una descripción detallada de cuatro cráneos de mamíferos con asimetría extrema (un gorila macho adulto, *Gorilla beringei mikensis*, un mono, *Lasiopyga griseoviridis*, y un macho y una hembra de lobo marino de Steller, *Eumetopias jubatus*). Del análisis de estas anomalías concluyó que la asimetría observada en los cráneos de mamíferos tiene su origen en accidentes o enfermedades de los huesos y músculos de un lado de la cabeza durante etapas tempranas de edad ocasionando la falta de desarrollo o condición infantil en una parte importante del esqueleto. Las lesiones permanentes en alguna región de la cabeza como heridas dentales, fracturas o enfermedades condilo-mandibulares, y la separación accidental de ciertos nervios pueden provocar que el animal mastique únicamente de un lado o bien emplee los músculos de una manera inusual para reducir el dolor lo más posible. Tal situación al principio es voluntaria pero, con el paso del tiempo, comienza a ser involuntaria implicando un largo periodo de dolor en la parte originalmente afectada que causa una alteración definitiva en la forma del hueso y un cambio en la interrelación con los demás elementos del cráneo.

A partir de 1930 los estudios relacionados con la asimetría son escasos pero a principios de los años 1960s se vuelve atender el tema con la publicación de Van Valen (1962) quien analizó la asimetría fluctuante como una herramienta útil para inferir la salud o estabilidad del desarrollo de los organismos. Tomando como base este trabajo, se han realizado varias investigaciones sometiendo diferentes especies a condiciones experimentales drásticas como temperaturas extremas, alimentación deficiente y exposición al ruido y sustancias químicas, encontrándose que la asimetría fluctuante puede ser un monitor de alteraciones genotípicas y ambientales (Parsons, 1990). Aunque la experimentación ha aportado bases importantes para relacionar las condiciones de estrés con la asimetría, también es importante estudiar cómo es esta última en la naturaleza. Pankakoski (1985) asoció la asimetría fluctuante de los forámenes nerviosos en cráneos de la rata almizclera de Finlandia, *Ondatra zibethicus*, con un índice de crecimiento (peso/edad del individuo) que describía la velocidad de crecimiento individual como una medida de calidad del hábitat. La asimetría y el índice de

crecimiento se correlacionaron altamente a nivel población, es decir, a mayor índice de crecimiento menor asimetría fluctuante, mientras que a nivel individuo la relación desapareció debido a la exposición del organismo a varios factores ambientales como estrés social, parásitos y cambios de hábitat. Por otra parte, la relación a nivel población reflejó que las condiciones ecológicas fueron buenas en el tiempo que se desarrollaron los individuos estudiados. En nuestra propia especie también se ha utilizado la asimetría como un indicador de estrés. Analizando una muestra de las poblaciones de Tristán da Cunha, Archipiélago del Atlántico meridional, Kwaio, Islas Salomón; y Boston, EU, se detectó, en respectivo orden, una disminución de la asimetría fluctuante dental en niños (Bailit *et al.*, 1970, citado por Parsons, 1990). En otro estudio de asimetría fluctuante dental, se observó que los cazadores prehistóricos del norte de América presentaron índices de asimetría mayores que granjeros actuales aborígenes y que una población moderna. Dentro de los cazadores prehistóricos los individuos de mayor estatura, quizá los mejor nutridos, tuvieron menos asimetría que los individuos de baja estatura sugiriendo una distorsión del crecimiento debida a estrés nutricional (Perzigian, 1977, citado por Parsons, 1990).

La falta de simetría puede tener una base genética como se demuestra en las asociaciones observadas entre asimetría fluctuante y heterocigosis. La variabilidad genética afecta directa o indirectamente la estabilidad del desarrollo de un organismo a través de los componentes de la adecuación como son: tasa de crecimiento, tamaño corporal, reproducción, conducta, eficiencia metabólica y resistencia a parásitos (Vázquez Domínguez, 1997; Moller, 1997). Cothran *et al.* (1983) encontraron que el peso fetal en el venado cola blanca, *Odocoileus virginianus*, tiende a ser mayor conforme aumenta su heterocigosis lo cual, a su vez, incrementa sus probabilidades de sobrevivencia. En este mismo estudio, las hembras con altos niveles de heterocigosis presentaron mayor peso, tenían con más frecuencia gemelos, dado que podían cumplir con la mayor demanda de energía, y sus crías eran significativamente más pesadas en comparación a las de las hembras homocigas. Por otra parte, se ha visto que la sobrevivencia juvenil, relacionada también con altos pesos corporales del venado rojo, *Cervus elaphus*, aumenta en las clases heterocigas y que la cantidad y calidad de los recursos disponibles influyen en la tasa de fecundidad (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Pemberton *et al.*, 1988). La heterocigosis y la masa corporal presentan otros efectos como en el caso del ratón de campo, *Peromyscus polionotus*, donde los individuos con mayor heterocigosis y peso corporal adquieren una conducta más agresiva que les confiere ventajas como dominancia social y reproductiva, así como mayor habilidad competitiva por el alimento (Garten, 1976).

La variación genética afecta los procesos metabólicos de los organismos ampliando el rango de tolerancia fisiológica (Mitton y Grant, 1984; Samallow y Soulé, 1983). Estudios con el roedor *P. polionotus* mostraron que los individuos con altos niveles de heterocigosis mantuvieron mejor sus pesos corporales bajo condiciones de estrés alimenticio comparando con los menos heterocigos (Teska *et al.*, 1990). Los resultados obtenidos por Vázquez Domínguez (1997) con *Liomys pictus* apoyan la predicción de que, bajo condiciones estresantes, los individuos con alta variabilidad genética poseen metabolismos más eficientes.

La influencia del grado de heterocigosis en el metabolismo y estabilidad del desarrollo, demostrada por estudios como los mencionados anteriormente,

puede investigarse mediante la forma y estado de alteración de estructuras óseas del cráneo. Wayne *et al.* (1986), conociendo la baja variabilidad genética que presentan los felinos y en particular el guepardo, compararon 16 caracteres craneales en cuatro especies de este tipo de carnívoros: ocelote, *Leopardus pardalis*; margay, *L. wiedii*; leopardo, *Panthera pardus* y guepardo, *Acinonyx jubatus*. Los resultados mostraron una mayor asimetría fluctuante en el guepardo en comparación con las otras tres especies de felinos. La relación del bajo nivel de heterocigosis con la mayor asimetría fluctuante del cráneo se vincula con otros aspectos de la biología de las especies. En el caso del guepardo y otros felinos con poca variación genética, existen reportes de epizootias, mayor mortalidad de crías y espermatozoides deformes (hasta un 29% y 70% respectivamente) y cuellos de botella poblacionales. En estos animales existe asimismo una baja variabilidad en el complejo mayor de histocompatibilidad (MHC) el cual es un locus muy polimórfico en los vertebrados debido a que participa en el sistema inmune mediante la codificación de antígenos de superficie (O'Brien y Evermann 1988; Wildt *et al.*, 1987; O'Brien *et al.*, 1985; 1987; Yuhki y O'Brien, 1990). Los niveles de asimetría pueden asociarse al grado de parasitismo en una especie. Un estudio con aves reveló que los grupos expuestos a un mayor número de ácaros presentaban alta asimetría fluctuante en las plumas en relación con los grupos que tenían menos (Moller, 1992; 1996).

Como una especie de laboratorio evolutivo, la domesticación también afecta la simetría de los organismos. El análisis de los huesos de las extremidades en tres especies de aves mostró que, aquellas consideradas como domésticas, tenían mayor asimetría fluctuante. En la naturaleza el aumento de la simetría en aves parece tener un carácter adaptativo, minimizando en este caso la capacidad de carga en vuelo ya que la necesidad de buscar alimento en lugares más lejanos se reduce competitivamente por el vuelo deficiente provocado por la pérdida de simetría en los huesos de las extremidades (Alexander *et al.* 1984, citado por Parsons, 1990). Por otra parte, el mantenimiento de la simetría bilateral para el desplazamiento eficaz también es importante en los mamíferos terrestres. Manning y Ockenden (1994) midieron el grado de asimetría fluctuante en caballos de carrera encontrando que los individuos más simétricos tenían mayores oportunidades de ganar

Aryan (1993) examinó 213 cráneos de nutrias marinas de California, *Enhydra lutris nereis*. En la mayoría de los cráneos adultos se observó fácilmente una desviación hacia la izquierda siguiendo la línea de la cresta sagital desarrollada a lo largo de la línea medio dorsal. En las crías, que carecen de cresta sagital, la línea de sutura entre el parietal y el frontal frecuentemente también mostró desviaciones hacia la derecha. Otras características asimétricas observadas fueron el grado de la proyección posterior de la cresta lambdoidal (u occipital) derecha e izquierda y la existencia del puente o barra orbital que separa el orbital del foramen infraorbital. En algunos cráneos, la barra infraorbital se formó de un solo lado permaneciendo abierta del lado opuesto. Las características examinadas no difirieron entre sexos pero sí entre edades. La mayoría de las crías tuvieron mayores superficies del lado derecho cercano al cerebro mientras que los juveniles y adultos fueron más grandes del lado izquierdo. Como las crías amamantadas aún no desarrollan músculos con uso diferencial, Aryan consideró que las desviaciones observadas pueden ser más bien de tipo hereditario o teratogénico. Vázquez Cuevas (1993), en su estudio

sobre el cráneo de lobo marino común (*Zalophus californianus californianus*), reportó asimetría evidente en el puente frontal, los forámenes hipoglosos y en la cresta sagital de ambos sexos. En el caso de la cresta, esta autora observó desviaciones con respecto a la línea media dorsal anteroposterior del cráneo, hacia ambos lados. En los forámenes hipoglosos algunos ejemplares presentaron el foramen izquierdo grande y el derecho pequeño mientras que en otros ocurría lo contrario. En el puente frontal, la porción anterior se desarrolló de manera asimétrica en los machos presumiblemente porque el lado izquierdo deja de crecer a las siete estrias dentarias en tanto que el lado derecho sigue creciendo un poco más introduciéndose en el maxilar. En sus conclusiones, Vázquez Cuevas (1993) reportó una asimetría más notoria en machos que en hembras.

La contaminación ambiental puede constituir otra causa de asimetría en mamíferos marinos. Zakharov y Yablokov (1990), mediante el conteo de forámenes craneales en dos poblaciones de foca gris del Báltico, *Halichoerus grypus*, realizaron una comparación de los niveles de asimetría craneal en periodos contrastantes de contaminación. La primera población constituida por focas nacidas antes de 1940 mostró una menor asimetría comparada con la segunda población que estuvo conformada por individuos nacidos después de 1960. El incremento significativo en la asimetría de este último grupo coincidió con el periodo de contaminación intensa por DDT y PBC registrado en la región del Báltico a partir de 1955.

La asimetría craneal en los mamíferos marinos no sólo puede deberse a la pérdida de variabilidad genética, malformaciones, inestabilidad del desarrollo o contaminación. En el caso de la asimetría craneal en cetáceos, particularmente en los odontocetos, varios autores han propuesto una causa de tipo evolutivo y funcional. Ness (1967), al analizar la asimetría craneal de algunas familias de odontocetos, sugirió que la desviación de la parte dorsal del cráneo hacia la izquierda ayuda a conservar la simetría de los pasajes respiratorios superiores. Yurick y Gaskin (1988), al realizar un estudio de asimetría craneal con la marsopa de puerto, *Phocoena phocoena*, propusieron una asociación entre la asimetría del cráneo y las estructuras blandas involucradas en la recepción y emisión de sonidos. Un proceso probablemente también relacionado con esto último es la telescopización donde el crecimiento mayor de la fracción postrostral del premaxilar y maxilar cubren el frontal como consecuencia del cambio de los orificios nasales hacia la parte dorso-posterior del cráneo (Pilleri, 1990). La asimetría y la telescopización en las especies modernas de odontocetos parece ser resultado de la hipertrofia de la anatomía facial blanda del lado derecho de la cabeza. La alta correlación de la asimetría con el vértice craneal, esto es, especies con vértices craneales altos y cráneos más asimétricos como zifidos y cachalotes, apoya estas suposiciones (Heyning, 1997).

Aunque se ha estudiado razonablemente bien la asimetría craneal de los odontocetos y su relación con la adaptación al medio acuático, no hay trabajos de asimetría craneal en los pinnípedos quienes forman otro grupo importante de mamíferos marinos. Un examen de la asimetría craneal puede aportar datos que ayuden no sólo a conocer y comprender los cambios morfológicos y fisiológicos que han tenido fócidos, odobénidos y otáridos a través del tiempo en diferentes ambientes marinos, sino también a saber cómo afectan perturbaciones diversas en el desarrollo de los individuos.

Los pinnípedos: origen y evolución

El grupo de los pinnípedos está constituido por las focas, los lobos marinos y las morsas. El término pinnípedo deriva del latín *pinna*, pluma y *pes* pie. En estos animales, los huesos de las extremidades son cortos y se disponen en forma de aletas. Los dígitos se conectan por una membrana interdigital para la natación. El cuerpo es fusiforme y liso, la cabeza redondeada, las pinas auditivas están reducidas o ausentes, no existe diferenciación marcada entre la cabeza y el resto del cuerpo como en los mamíferos terrestres, poseen una gruesa capa de grasa y una pequeña cola situada entre las extremidades posteriores (Harrison y King, 1980). Tradicionalmente, los pinnípedos se han clasificado como un orden cercano a los carnívoros o como un suborden del orden Carnivora dividiéndose en las superfamilias Phocoidea y Otarioidea. La superfamilia Phocoidea contiene a la familia Phocidae, que agrupa a las focas verdaderas y a la superfamilia Otarioidea que se subdivide en las familias Otariidae, donde se agrupan a los lobos marinos comunes y de pelo fino y Odobenidae que incluye a las morsas (King, 1983). Respecto al origen y evolución de los pinnípedos existen aún muchas controversias. Estudios genéticos de hibridación de DNA, pruebas inmunológicas, mediciones cariológicas y secuencias proteínicas, entre otros, han mostrado una estrecha relación entre las familias Phocidae, Otariidae y Odobenidae con carnívoros canoideos lo que ha conducido a clasificar a estas tres familias dentro del suborden Caniformia donde se incluye a los cánidos, úrsidos, prociónidos y mustélidos (Wayne *et al.*, 1989; Wilson y Reeder, 1993). Estos mismos estudios hacen suponer que los fócidos y otáridos se separaron de las demás familias canoideas hace 40 millones de años (en lo sucesivo abreviado ma) y comenzaron independientemente su divergencia hace 15 ma (Wayne *et al.*, 1989). Algunos de los caracteres craneales empleados en la clasificación de las tres familias de pinnípedos se muestran en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Características craneales empleadas en la clasificación de los pinnípedos. Modificado de King (1983).

Otariidae	Odobenidae	Phocidae
Bula timpánica pequeña y aplanada	Bula timpánica pequeña y aplanada	Bula timpánica grande y globosa
Bula formada principalmente por el ectotímpano, el entotímpano forma el hueso que rodea el canal carótido	Bula formada principalmente por el ectotímpano, el entotímpano forma el hueso que rodea el canal carótido	El ectotímpano forma 1/3 parte de la bula mientras que el entotímpano forma el piso ventral y medio de la bula
Canal aliesfenoides presente	Canal aliesfenoides presente	Canal aliesfenoides ausente
Frontales proyectados anteriormente entre los huesos nasales	Los huesos frontales no se proyectan sobre los nasales	Nasales extendidos posteriormente entre los frontales
Gran desarrollo del proceso mastoideo	Gran desarrollo del proceso mastoideo	Proceso mastoideo menos desarrollado
Escamoso y yugal sobrepuestos	Escamoso y yugal sobrepuestos	Escamoso y yugal entrelazados
Proceso supraorbital presente	Proceso supraorbital presente	Proceso supraorbital ausente

El primer ancestro reconocido de los otáridos, *Enaliarctos*, se encontró en depósitos de California fechados con una edad de 22.5 ma, esto es, principios del Mioceno. Los fragmentos de cráneo poseen dientes carnasiales semejantes a los de los úrsidos y sus extremidades muestran características de pinnípedos. Estos hallazgos hacen suponer que los otáridos se originaron de un grupo de úrsidos. De los Enaliarctidae surgieron tres líneas. 1) Familia Desmatophocidae. Los miembros de este grupo ya tenían las aletas típicas de los pinnípedos y vivieron en aguas costeras del Pacífico Norte. A diferencia de los odobénidos y otáridos, los desmatofócidos parecen haber surgido abruptamente a principios del Mioceno diversificándose a mediados de este periodo, es decir, hace 16 ma. A pesar de alcanzar una especialización extremadamente alta, en comparación con sus contemporáneos otáridos y odobénidos primitivos, los desmatofócidos se extinguieron a finales del Mioceno hace 10 ma (Repenning y Tedford, 1977; Harrison y King, 1980); 2) Familia Odobenidae. Se originó en el Pacífico Norte durante el Mioceno medio (14 ma). A finales de este periodo, se subdivide claramente en dos subfamilias: Odobeninae y Dusignathinae. Los individuos de la subfamilia Dusignathinae desarrollaron caninos superiores e inferiores del mismo tamaño y originaron varios géneros de morsas primitivas que abundaron en el Pacífico Norte durante 5 ma antes de extinguirse a principios del Plioceno. La subfamilia Odobeninae desarrolló caninos inferiores de menor tamaño con respecto a los superiores como en el caso de las especies modernas. La primera morsa verdadera conocida hasta ahora apareció en el Mioceno tardío, hace 6.5 ma, en México. Todos los fósiles posteriores provienen del Atlántico Norte lo cual hace suponer que los primeros odobénidos, entre ellos *Aivukus*, se desplazaron del Pacífico, hace 9 ma, al Atlántico a través del Canal de Panamá. A partir del Pleistoceno, solamente se encuentra el género moderno *Odobenus* y de acuerdo a la teoría de Repenning y Tedford (1977), *O. rosmarus* alcanzó el Atlántico Norte y retornó, hace 0.6 ma, al Pacífico Norte cruzando el Océano Ártico; 3) Familia Otariidae. Se originó durante el Mioceno medio hace 14 ma. El otárido más primitivo conocido hasta ahora parece ser un pequeño lobo marino de pelo fino del género *Pithanotaria*. El género *Arctocephalus* probablemente es el más parecido al otárido ancestral; el tamaño pequeño y la delgada piel se consideran como caracteres primitivos que apoyan esta suposición. Respecto a la línea que guió al género moderno de lobo fino *Callorhinus*, ésta parece haber divergido de la principal línea otarioidea a finales del Mioceno, hace 5 ma. Los lobos marinos comunes aparentemente surgieron de la línea de *Arctocephalus* a finales del Plioceno y principios del Pleistoceno (hace 2 a 1 ma) en el Pacífico Norte. Los otáridos se dispersaron de su área de origen en el Pacífico Norte hasta distribuirse ampliamente en el hemisferio sur. Es importante señalar que ninguno de ellos se ha encontrado en el Atlántico Norte (Repenning y Tedford, 1977; Harrison y King, 1980; Horikawa, 1994).

El origen de los fócidos se remonta al Oligoceno y tiene lugar en Europa a partir de un pequeño mustélido de costumbres acuáticas, *Potamotherium*. Hacia finales del Oligoceno, debido a la modificación geográfica del continente europeo, las focas que originalmente se distribuían en los mares epicontinentales europeos y su continuidad marina con el mar del Norte y el Mediterráneo, se dividieron en dos ramas: un grupo que poblaba el mar del Norte y otro que habitaba el conjunto del Mediterráneo y el Paratethis. En el sur de Europa apareció el grupo de las focas fraile o Monachinae y en el norte surgieron las

focas árticas y los elefantes marinos que se agrupan actualmente en las subfamilias Phocinae y Monachinae respectivamente. En cuanto a las focas elefante estas se dispersaron hacia el norte y el sur del Océano Pacífico dando origen a las dos especies actuales. En el Plioceno, las Phocinae se extendieron ampliamente por las costas del Atlántico norte desplazando poco a poco a las Monachinae y en el Cuaternario alcanzaron el Océano Ártico y penetraron en el Norte del Pacífico por el estrecho de Bering. Algunos miembros de la subfamilia Phocinae utilizaron los grandes ríos siberianos para llegar al Océano Ártico. Respecto a la subfamilia Monachinae, las del sur de Europa permanecieron en aguas calientes dando origen a las focas fraile actuales del Mediterráneo mientras que otra parte siguió las corrientes ecuatoriales hasta cruzar el Atlántico y colonizar el Caribe y el Archipiélago hawaiano antes de la emersión del istmo de Panamá hace 3 ma. Por último, las Monachinae del norte de Europa alcanzaron el Océano Austral por dos vías: una bordeando las costas sudamericanas del Pacífico, como lo testifican numerosos restos del Plioceno descubiertos en Perú y otra que utilizaron las costas atlánticas de América de sur y África dejando testimonios fósiles de su paso en África y Argentina (De Muizon, 1981; Figura 3).

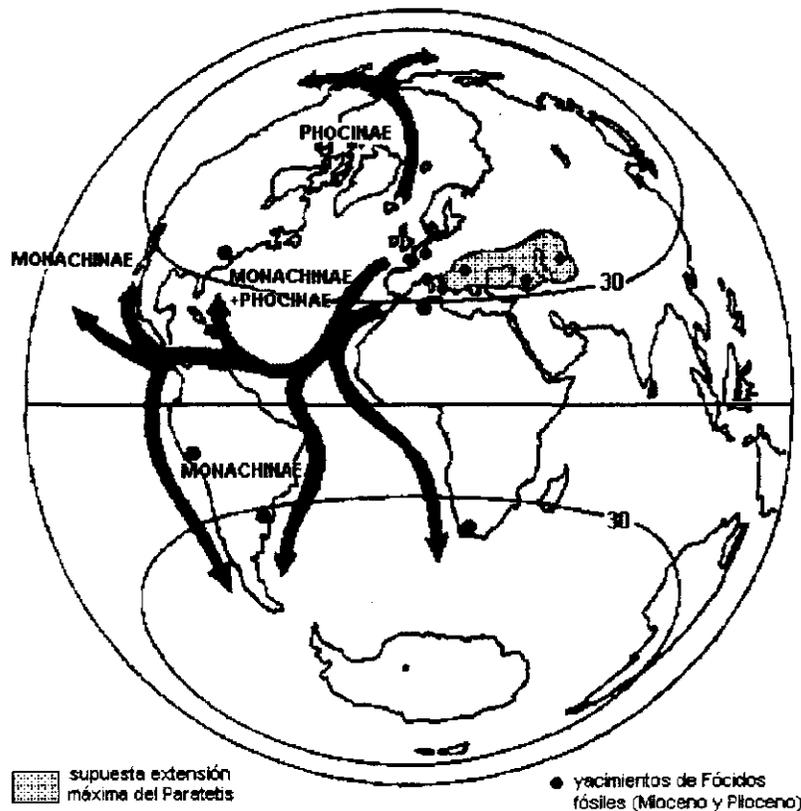


Figura 3. Ruta seguida por las subfamilias Monachinae y Phocinae que explica su distribución actual. La disposición relativa de los continentes es la del Mioceno superior hace 10 millones de años. Modificado de De Muizon (1981).

Respecto a la relación filogenética entre los pinnípedos, existe actualmente controversia por dos hipótesis alternativas. La primera de ellas supone el origen independiente de focoideos y otaroides a partir de diferentes grupos de arctoides terrestres (osos primitivos) basándose en la existencia de un grupo hermano, *Enaliarctos*, que une a las morsas, lobos marinos y a sus parientes fósiles (Repenning y Tedford, 1977; King, 1983; Barnes, 1989; Figura 4a). La segunda teoría señala el origen monofilético de los pinnípedos a partir de un ancestro arctoide común el cual implica la presencia de un grupo hermano, aún desconocido, que relaciona a las morsas, lobos marinos, focas y sus ancestros fósiles (Berta y Wyss, 1994; Figura 4b). Árnason *et al.* (1995), haciendo análisis genéticos de algunas especies de pinnípedos, obtuvieron el cladograma mostrado en la Figura 4c el cual muestra cuatro agrupaciones. En un primer grupo están las focas del hemisferio norte (Phocinae), unidas a las del hemisferio sur (Monachinae). Este clado se agrupa con los lobos comunes y de pelo fino junto con las morsas mediante una rama muy corta. El clado de los pinnípedos se une con el de los osos y luego a los felinos como grupo externo. Estas agrupaciones sugieren el origen monofilético de los pinnípedos pero la inclusión de un mustélido podría romper la corta rama de unión de este grupo. Nótese asimismo que la unión del género *Felis* con los caniformes y no con el género *Panthera* implica un nivel de error semejante al que une a las focas con los lobos marinos y morsas. Todo esto podría favorecer la hipótesis difilética pero, ante la duda, sólo es claro que la distinción de las familias caniformes es una radiación que difícilmente puede resolverse en forma binaria. Esta dificultad para establecer las relaciones filogenéticas entre los pinnípedos ha conducido a efectuar estudios de filogenia molecular más detallados.

Lento *et al.* (1995), a partir del análisis de secuencias de DNA mitocondrial en varias especies de pinnípedos, sugieren cuatro hipótesis importantes: 1) un origen monofilético para los pinnípedos entre los caniformes; 2) la agrupación de los lobos marinos comunes con la línea arctocephaline y la exclusión del lobo fino del Norte, *Callorhinus ursinus*, lo cual sugiere parafilia entre los otáridos; 3) la independencia de los grupos Monachinae y Phocinae así como la ubicación de la foca monje en una posición de mayor antigüedad y 4) la ubicación de las morsas entre las focas y los lobos marinos.

El cuidado maternal, el tamaño corporal de la madre y las estrategias de alimentación también han ayudado a comprender la evolución de los pinnípedos. Básicamente existen tres tipos de cuidado maternal (Boness y Bowen, 1996). El primero es el amamantamiento acuático en el cual las hembras acumulan reservas de grasa, antes de parir, para ayunar algunos días después de que la cría nace. Concluidos estos días, la hembra deja el hielo e inicia la búsqueda de alimento en compañía de su cría. En esta estrategia, el periodo de lactancia dura de dos a tres años y se ha visto principalmente en morsas. El segundo tipo es el ciclo de forrajeo o alimentación donde la madre adquiere una reserva moderada de grasa que emplea en los primeros días de lactancia. Al término de este tiempo, la hembra alterna viajes de alimentación al mar con visitas a tierra para amamantar a su cría. En este caso el periodo de lactancia es largo (cuatro meses a tres años) y se presenta principalmente en los otáridos. Finalmente, en la estrategia rápida la hembra arriba a los sitios de reproducción con grandes depósitos de grasa mediante los cuales cumple, sin alimentarse, con periodos de lactancia cortos que van de cuatro a 50 días. Esta estrategia puede verse en los fócidos con

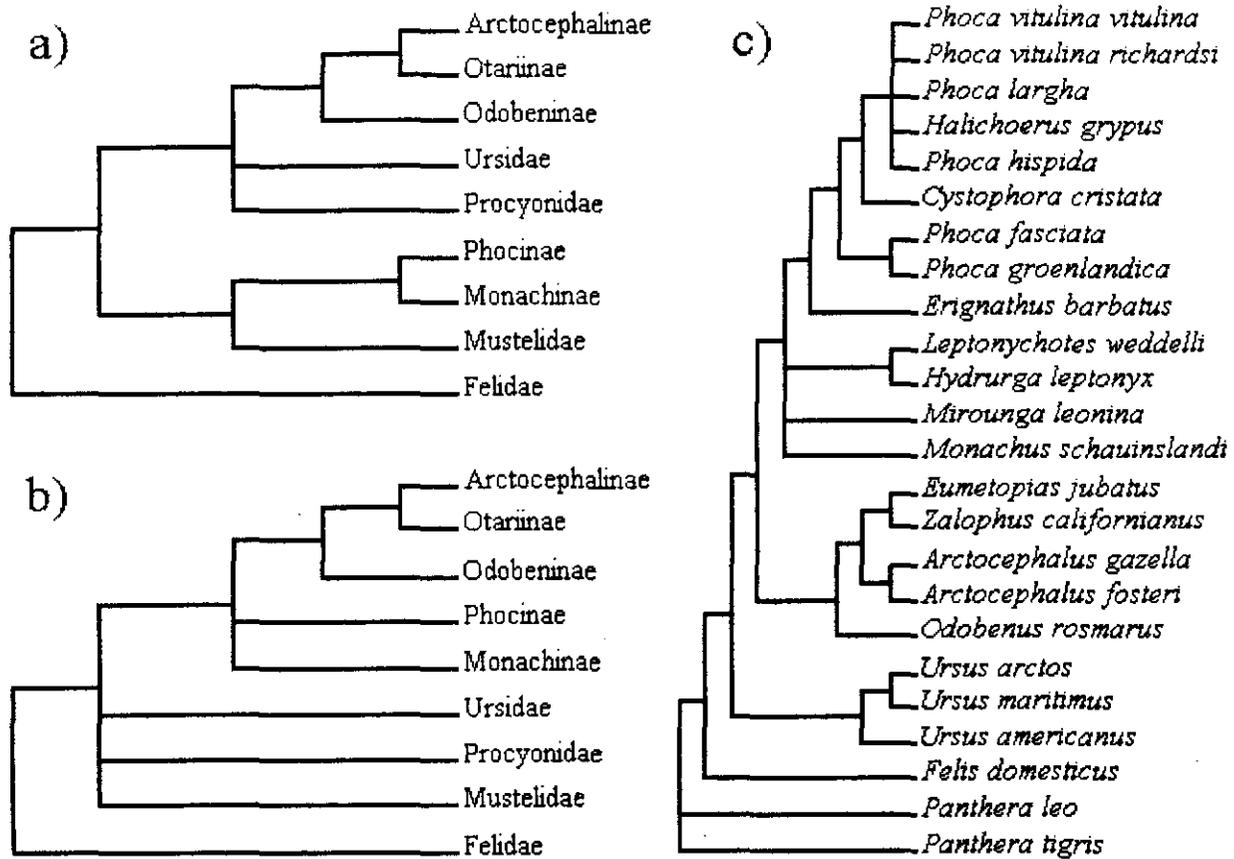


Figura 4. a) Origen independiente de fócidos y otáridos a partir de Enaliarctos. b) Origen monofilético de los pinnípedos y c) Cladograma de relaciones filogenéticas entre algunas especies de pinnípedos. Modificados de Barnes (1989), Berta y Wyss (1994) y de Amason *et al.* (1995).

excepción de la foca común ya que su pequeño tamaño corporal y el alto costo energético de la lactancia, la ha llevado a presentar un ciclo corto de lactancia y un ciclo de forrajeo o alimentación. A partir de estas estrategias, Boness y Bowen (1996) realizaron un esquema filogenético donde agrupan a los otáridos y odobénidos basado en sus periodos de lactancia largos y sus ciclos de forrajeo o amamantamiento acuático y a las focas que en general comparten un periodo de lactancia corto y dependiendo de la estacionalidad y de su tamaño corporal, presentan ciclos de forrajeo o ciclos rápidos.

La evolución de los sistemas sociales y de apareamiento así como los cambios en la fisiología y anatomía de los pinnípedos son resultado de la filogenia y diversos factores ecológicos (Stirling, 1982; Riedman, 1990). El apareamiento en determinadas épocas del año, en respuesta a las variaciones climáticas y la disponibilidad de alimento, ha llevado a los pinnípedos a desarrollar diversas estrategias que les aseguren una reproducción exitosa. La formación de hielo en los mares provee para la mayoría de las especies de la Familia Phocidae un espacio ilimitado, pero a la vez inestable, que ha evitado la agregación de las hembras próximas a parir. De esta dispersión surgen dos sistemas de apareamiento: monogámico serial y promiscuo. El primero se

caracteriza porque el macho defiende a la hembra con su cría hasta que ésta entra en estro y se aparea con ella para después ir en busca de otra hembra. En el apareamiento promiscuo se congregan grupos mezclados de tamaño variable donde los machos dominantes ejercen un control poco limitado, sino es que ninguno, sobre las actividades reproductivas de sus compañeros. La baja congregación de hembras que paren sobre el hielo ha conducido a los machos a tener acceso a un número reducido de hembras y a limitar el desarrollo de la poliginia. En general, el apareamiento continuo en el hielo parece haber creado presiones de selección a favor de periodos de nacimiento, destete y apareamiento cortos que reducen la disparidad en la proporción sexual, el tamaño corporal de los adultos y las tasas de mortalidad en machos y hembras de edad adulta (Stirling, 1982).

En cuanto a los sistemas de apareamiento en la Familia Otariidae, todas las especies parecen ser poligínicas o extremadamente poligínicas. En la poliginia los machos defienden un territorio, que incluye a varias hembras en estro, de posibles competidores asegurando su acceso a más de una hembra. En los otáridos extremadamente poligínicos, como el lobo fino del Norte, *Callorhinus ursinus*, hay grupos de 39 a 108 hembras por macho (Bartholomew y Hoel, 1953, citado por Stirling, 1982) y los machos defienden territorios con un gran número de hembras en estro o bien poseen una jerarquía suficientemente dominante al grado de existir unos cuantos machos reproductivos en la colonia. La evolución de la poliginia se ha relacionado con la gregariedad de las hembras dado que la estabilidad del hábitat favorece las altas concentraciones de individuos. En estas condiciones, el acceso de los machos a varias hembras está condicionado por su agresividad hacia los competidores lo cual explica el desarrollo del dimorfismo sexual. En estos casos, el éxito reproductivo de los machos se favorece por un tamaño corporal mayor que les permite defender sus territorios ya sea en peleas o simplemente intimidando a sus contrincantes (Bartholomew, 1970, citado por Stirling, 1982). La foca elefante (*Mirounga*), con un alto grado de dimorfismo sexual y defensa directa de hembras (harem) y la morsa (*Odobenus rosmarus*), que pare a sus crías en el hielo y las amamanta por dos años, son excepciones notables a los sistemas de apareamiento característicos de fócidos y otáridos (Buckley, 1958, citado por Stirling, 1982).

La formación de colonias en los pinnípedos promueve otras ventajas selectivas. En el caso particular de *Z. californianus californianus*, el gregarismo compensa la locomoción deficiente en tierra de varias maneras. El estado de alerta de un gran número de individuos, además de aumentar las posibilidades de detectar y escapar de depredadores terrestres, compensa su limitada agudeza visual. Los órganos de los sentidos mejor desarrollados son el olfato y el oído siendo esencial este último en el reconocimiento madre cría, ya que parece depender de la identificación de vocalizaciones, en la habilidad de ecolocalización y en la comunicación en tierra a grandes distancias (Peterson y Bartholomew, 1967).

PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

El cráneo es una estructura que brinda información valiosa sobre la identidad y el modo de vida de los organismos por lo que resulta ideal para el estudio de la asimetría. La preservación de las colecciones osteológicas por periodos muy prolongados, y con un costo de mantenimiento mínimo en comparación con técnicas de laboratorio, constituye otra ventaja que favorece este tipo de investigación. A la vez que es rico en elementos de análisis, el cráneo de los mamíferos tiene una estructura conservada y relativamente sencilla que permite establecer homologías unívocas. No es casual que el cráneo sea la estructura base para la sistemática de los mamíferos. Como manifestación epigenética, la morfología del cráneo es el resultado de la interacción entre el ambiente y el proceso ontogénico. El ambiente puede por tanto tener efectos directos inmediatos como la teratogenia u efectos indirectos a plazos mayores mediados por la historia poblacional y el proceso de adaptación. En todos estos casos, el ambiente puede alterar la estabilidad del desarrollo generando asimetrías de tipo diverso (Parsons, 1990) cuyo análisis puede ser útil para inferir algunos aspectos presentes e históricos de la interacción de los organismos con su ambiente.

La asimetría craneal de los mamíferos marinos es particularmente interesante porque en la biología de estos animales es posible identificar diversos factores relacionados con ella. Esto incluye: 1) La asimetría craneal como un estado normal relacionado con la adaptación a la vida acuática; 2) La asimetría derivada de efectos poblacionales en la heterocigosis tales como cuellos de botella y subdivisión poblacional y 3) La asimetría como el resultado de efectos teratogénicos directos del ambiente, particularmente los ocasionados por perturbaciones antropogénicas. Si bien la osteología de los mamíferos marinos no es aún una herramienta con la capacidad que tiene la osteología en la antropología, el estudio de la asimetría craneal es potencialmente útil para inferir varios aspectos de la influencia del ambiente en los organismos y su modo de vida así como la dimensión histórica de ello. Dentro de los mamíferos marinos, la asimetría craneal de los cetáceos ha recibido cierta atención con relación sobre todo a los mecanismos de transmisión y percepción de los sonidos y al uso de ella en inferencias filogenéticas (Ness, 1967, Yurick y Gaskin, 1988 y Heyning, 1997). En los pinnípedos, la asimetría craneal no se ha descrito detalladamente. Por lo anterior, en este trabajo se analiza la asimetría craneal de algunos pinnípedos, con especial atención al lobo marino de California, *Zalophus californianus californianus*, tratando brevemente los siguientes aspectos.

Objetivos

- 1) Describir cuantitativamente la asimetría en el cráneo de varios pinnípedos en forma prospectiva y analizar cómo varía ésta en relación con:
 - 1.1) La variación inter e intraespecífica,
 - 1.2) La filogenia con atención a los mamíferos terrestres más cercanos y a mamíferos marinos fósiles y
 - 1.3) El posible vínculo de la asimetría con factores como el tamaño corporal, la forma de adaptación al medio acuático, la historia poblacional reciente y la perturbación antropogénica del ambiente.

MÉTODOS

Material óseo

El material óseo examinado en este trabajo pertenece a la Colección Osteológica de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias UNAM (FCMM), a la Colección Mastozoológica del Instituto de Biología UNAM (IBUNAM), a la Colección Osteológica de la California Academy of Sciences de San Francisco, California (CAS) y a la Colección Osteológica del Natural History Museum of Los Angeles County, California (LACM). La muestra consta de 16 cráneos de carnívoros marinos y cuatro de carnívoros terrestres. Se utilizaron solamente cráneos de individuos adultos, excluyendo el de la morsa que pertenecía a una cría, identificados por el grado de suturación. Los datos de identidad básicos de cada espécimen se indican en el Cuadro 2.

En todas las colecciones osteológicas, a excepción de unos cuantos ejemplares de la Colección de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias, los cráneos se encontraron libres de tejidos blandos y limpios por la acción de factores biológicos y ambientales así como por el trabajo de limpieza y restauración de los curadores de cada colección. Cuando los cráneos se encontraron limpios se procedió directamente a la toma de medidas pero cuando aún poseían pedazos de cartílago o piel seca se limpiaron realizando un lavado cuidadoso con jabón neutro para reblandecer los tejidos secos y eliminarlos con ayuda de un cepillo y un bisturí. Después de esto, se enjuagó cada cráneo con agua corriente y enseguida se secaron y blanquearon al sol. Durante la limpieza algunos dientes y piezas óseas se desprendieron por lo que debieron repararse utilizando pegamento blanco.

Denominación y medición de los elementos óseos

La nomenclatura de los elementos óseos empleada en este trabajo corresponde a la propuesta por Kowalsky (1981) para mamíferos. La identificación de las estructuras del cráneo se realizó con ayuda de los esquemas del cráneo de un lobo marino común, *Z. californianus californianus*, representado por Vázquez Cuevas (1993), de un representante del género *Canis* (De Blase y Martin, 1981) y de un gato doméstico (Weichert y Presch, 1981).

En cada cráneo se tomaron de cada lado 27 medidas de largos dorsales (LD), 21 de anchos dorsales (AD), 9 de largos laterales (LL) 6 de anchos laterales (AL), 24 de largos ventrales (LV) y 18 de anchos ventrales (AV). En los cráneos de los géneros *Zalophus* y *Arctocephalus*, los largos dorsales incluyeron 33 medidas por lado debido a la presencia de los huesos postorbital y lacrimorbital. Considerando las medidas de ambos lados y la longitud total, el número total de medidas en cada cráneo fue de 223 para *Z. californianus californianus*, *Z. californianus wollebaeki* y *A. townsendi* y de 211 para el resto de las especies. En los casos donde los ejemplares carecían de algún elemento óseo, ya sea por encontrarse roto o por fusión de suturas que impidieron determinar las dimensiones exactas del elemento en cuestión, el número de medidas obtenidas fue menor.

Cuadro 2. Material óseo analizado. Las claves de las colecciones corresponden a las de Vidal (1991).

Especie	Sexo	Colección	Número	Localidad	Fecha	Observaciones
<i>Zalophus californianus californianus</i>	M	FCMM	0511	Isla Granito, Baja California	VII-1986	
<i>Zalophus californianus californianus</i>	M	FCMM	0558	Isla Angel de la Guarda, Baja California	VII-1988	
<i>Zalophus californianus californianus</i>	H	FCMM	0570	Isla Angel de la Guarda, Baja California	VIII-1992	Parte anterior del yugal derecho incompleta
<i>Zalophus californianus californianus</i>	M	FCMM	0574	Isla Angel de la Guarda, Baja California	VIII-1992	Sin nasal izquierdo, postorbital izquierdo roto
<i>Zalophus californianus californianus</i>	M	FCMM	0583	Isla Angel de la Guarda, Baja California	VIII-1985	Sin postorbitales, punta anterior del maxilar ventral izq. rota, sin yugal izq., nasal izquierdo sin punta
<i>Zalophus californianus californianus</i>	H	FCMM	0608	Isla Angel de la Guarda, Baja California	1988	
<i>Zalophus californianus californianus</i>	H	FCMM	0630	Isla Angel de la Guarda, Baja California	VII-1991	Sin yugal izq., punta anterior del maxilar ventral y dorsal izquierdo incompleta, escamoso izq. roto
<i>Zalophus californianus californianus</i>	H	LACM	51177	Isla San Nicolás, California	IV-1960	
<i>Zalophus californianus californianus</i>	M	LACM	52412	Isla San Nicolás, California	IV-1960	Sutura parietotemporal fusionada
<i>Zalophus californianus wollebaeki</i>	M	CAS	1183	Abingdon, Islas Galápagos	IX-1906	

<i>Arctocephalus townsendi</i>	-	FCMM	0556	Isla Guadalupe, Baja California	VII-1987	
<i>Pteronarcos godertae</i>	-	LACM	123883	Newport Lincoln County, Oregon	IV-1981	
<i>Odobenus rosmarus</i>	M	LACM	M-1785	Isla St. Lawrence, Alaska	V-1960	Huesos nasales y premaxilares desarticulados
<i>Erignathus barbatus</i>	-	LACM	52322	Isla St. Lawrence, Alaska	1957	Cóndilos muy prolongados hacia la parte ventral
<i>Monachus schauinslandi</i>	M	LACM	54384	Sea Life Park, Hawai	II-1965	En la Lt solo el cóndilo izq. tocó el acrílico porque la cresta derecha del occipital sobresale demasiado
<i>Phoca vitulina</i>	H	FCMM	0555	Isla San. Martín, Baja California	XII-1983	
<i>Ursus arctos nelsoni</i>	-	IBUNAM	3873	Porrás de la Fuente, Coahuila	X-1973	Lt: de la cresta occipital al margen anterior de los incisivos
<i>Procyon lotor</i>	H	IBUNAM	16010	Las Pozas, Guerrero	VII-1975	Lt: de la cresta occipital al margen anterior de los incisivos
<i>Eira barbara senex</i>	-	IBUNAM	9149	El Limón, Tamaulipas	1951	Lt: de la parte superior del occipital al margen anterior de los incisivos
<i>Felis concolor</i>	H	IBUNAM	26622	Ocosingo, Chiapas	VIII-1989	Lt: de la cresta lambdoidal al borde externo del premaxilar

Cuadro 3. Mediciones realizadas en los cráneos estudiados (Figura 5, Apéndice 1) Las abreviaturas indican en sus primeras dos siglas el grupo de medición (LD: largo dorsal, AD: ancho dorsal, LL: largo lateral, AL: ancho lateral, LV: largo ventral y AV: ancho ventral) y en su segunda parte el elemento óseo.

Número	Elemento óseo	Abreviatura	Referencia	Aparato*
1	Longitud total	Lt	King, 1954	
2	Cóndilos occipitales	LDCo	Este trabajo	Caja craneal
3	Cóndilos occipitales	ADCo	Este trabajo	Caja craneal
4	Supraoccipitales	LDOc	Este trabajo	Caja craneal
5	Supraoccipitales	ADOc	Este trabajo	Caja craneal
6	Parietales	LDPa	Este trabajo	Caja craneal
7	Parietales	ADPa	Este trabajo	Caja craneal
8	Frontales	LDFr	Este trabajo	Caja craneal
9	Frontales	ADFr	Este trabajo	Caja craneal
10	Nasales	LDNa	King, 1954	Masticador puente frontal
11	Nasales	ADNa	King, 1954	Masticador puente frontal
12	Maxilares	LDMx	Este trabajo	Masticador rostro
13	Maxilares	ADMx	Este trabajo	Masticador rostro
14	Premaxilares	LDPm	Este trabajo	Masticador rostro
15	Premaxilares	ADPm	Este trabajo	Masticador rostro
16	Lacrimorbitales	LDLo	Vázquez, 1993	Masticador puente frontal
17	Postorbitales	LDPo	Vázquez, 1993	Masticador puente frontal
18	Escamosos	LLEs	Este trabajo	Masticador rostro
19	Escamosos	ALEs	Este trabajo	Masticador rostro
20	Yugales	LLYu	Este trabajo	Masticador rostro
21	Yugales	ALYu	Este trabajo	Masticador rostro
22	Basales	LVBa	Este trabajo	Caja craneal
23	Basales	AVBa	Este trabajo	Caja craneal
24	Bulas timpánicas	LVBt	De Blase, 1979	Auditivo
25	Bulas timpánicas	AVBt	De Blase, 1979	Auditivo
26	Mastoideos	LVMa	Este trabajo	Caja craneal
27	Mastoideos	AVMa	Este trabajo	Caja craneal
28	Palatinos	LVPa	De Blase, 1979	Masticador puente frontal
29	Palatinos	AVPa	Este trabajo	Masticador puente frontal
30	Maxilares	LVMx	Este trabajo	Masticador rostro
31	Maxilares	AVMx	Este trabajo	Masticador rostro
32	Premaxilares	LVPm	Este trabajo	Masticador rostro
33	Premaxilares	AVPm	Este trabajo	Masticador rostro

*Definición de acuerdo a Vázquez-Cuevas *et al.* (2000).

Se hicieron dos tipos de mediciones y ambas se realizaron dos veces en diferentes días para estimar el error de medición. En el primer grupo, denominado asimetrías de medida (Asimed, Figura 5a), se registraron las medidas paralelas y perpendiculares al eje axial (largos y anchos) de cada hueso utilizando un antropómetro y una regla graduada en milímetros. Si la diferencia entre las dos repeticiones de medición excedía 1 mm, la medición se repitió sistemáticamente hasta obtener valores donde la diferencia no fuera mayor a la capacidad de resolución. La definición en detalle así como la referencia y grupo de estas medidas se muestran en el Apéndice 1, la Figura 6 y el Cuadro 3.

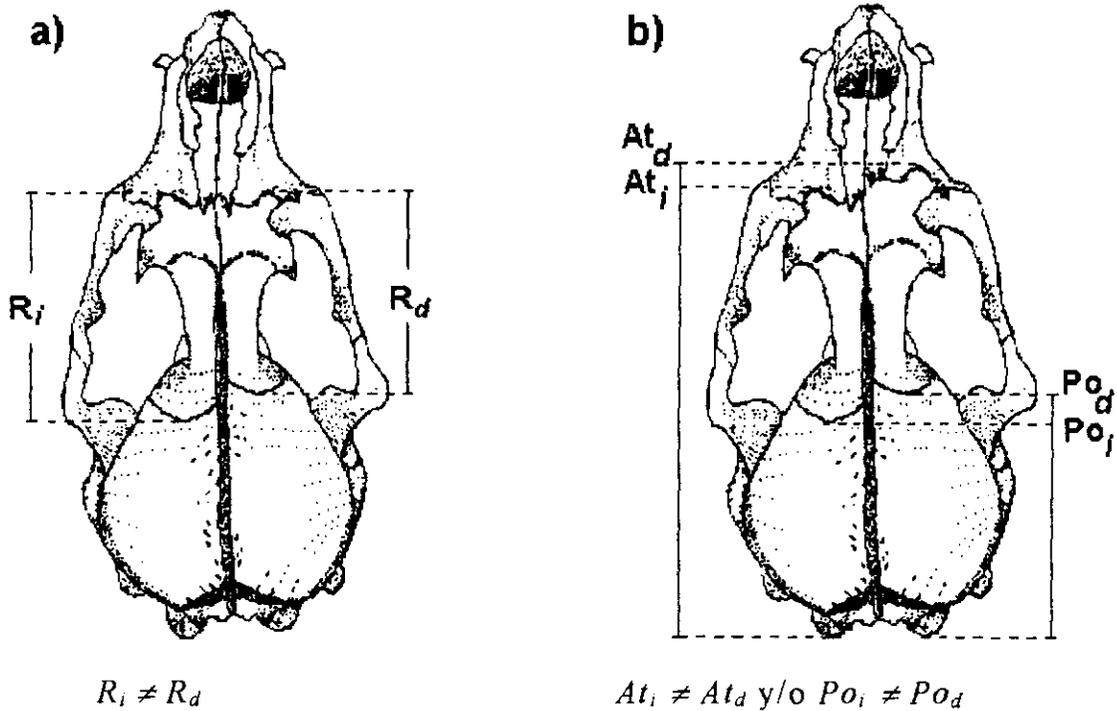
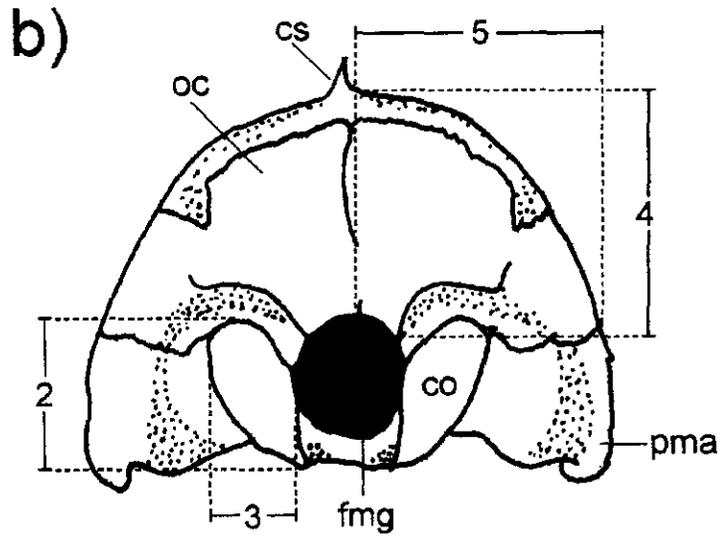
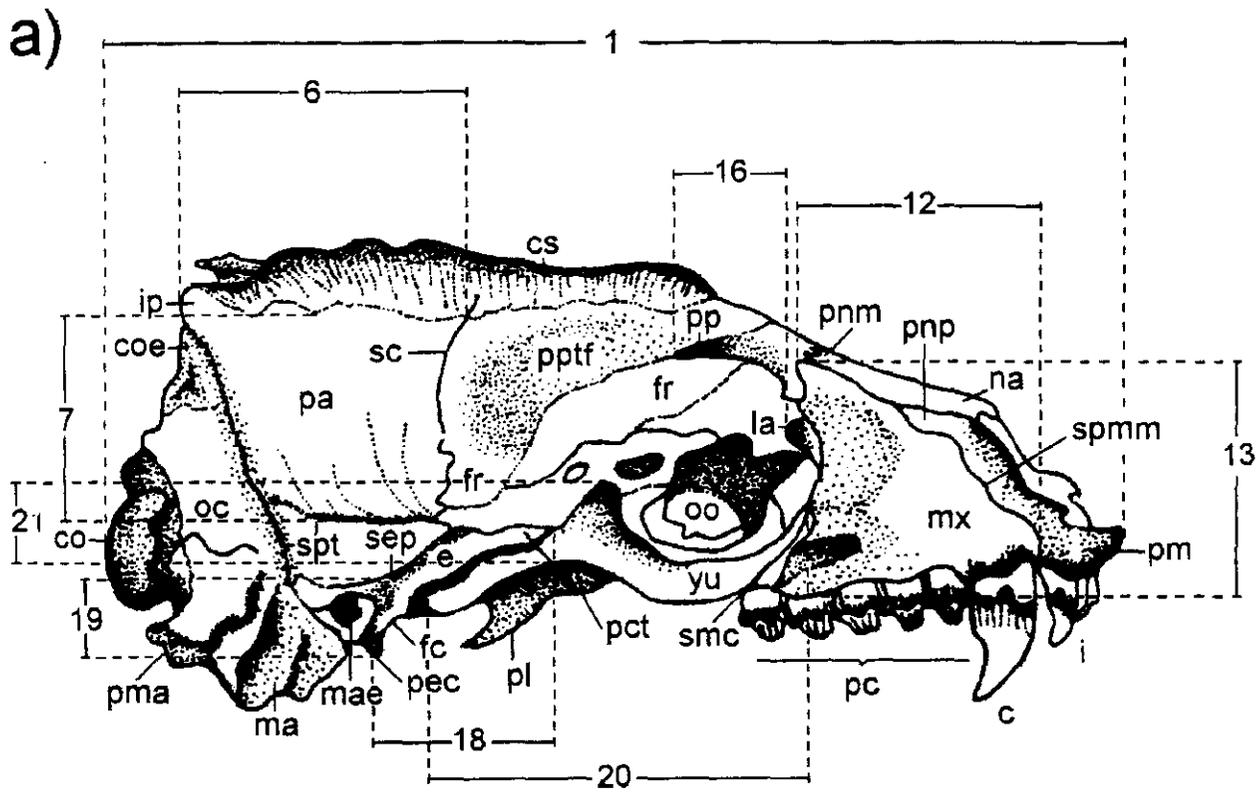


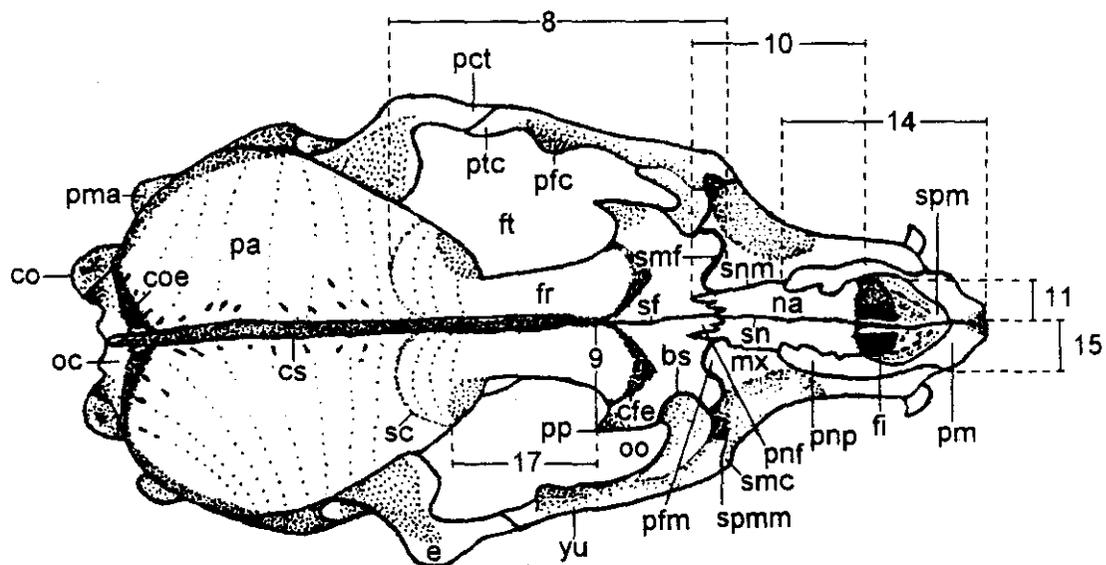
Figura 5. Asimetría de medida (a) y asimetría de posición (b) en el cráneo de *Z. californianus californianus*. La región sombreada indica el hueso frontal y las líneas punteadas paralelas a los cóndilos la referencia a partir de la cual se realizaron las medidas de posición. La asimetría de medida determina la diferencia en tamaño (R) entre el lado izquierdo (i) y el derecho (d) de un cierto elemento óseo. La asimetría de posición mide la diferencia de posición de los extremos anterior (At) y posterior (Po) de dicho elemento. Dibujo modificado de Vázquez Cuevas (1993).

Figura 6. Vista lateral (a), posterior (b), dorsal (c), y ventral (d) del cráneo de *Z. californianus californianus*. Los números indican las medidas registradas de acuerdo al Cuadro 3 y el Apéndice 1. Las vistas lateral, dorsal y ventral se modificaron de Vázquez Cuevas (1993) y la dorsal es dibujo original por la autora.

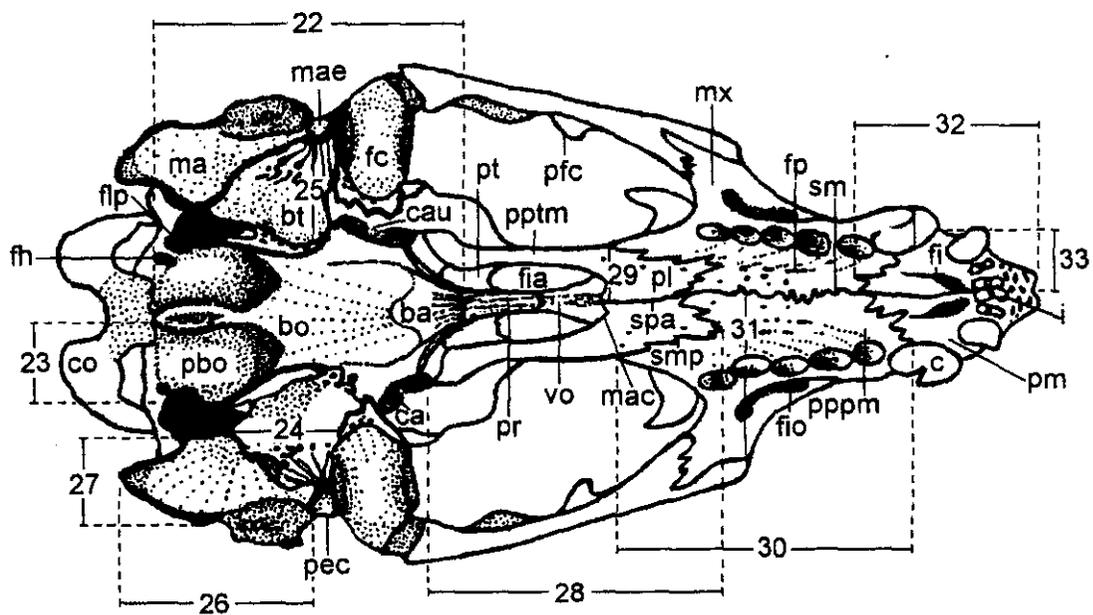
ba: basiefenoides, bo: basioccipital, bs: borde supraorbitario, bt: bula timpánica, c: canino(s), ca: canal aliesfenoides, cau: conducto auditivo, cfe: cresta frontal externa, co: cóndilo occipital, coe: cresta occipital externa, cs: cresta sagital, e: escamoso, fc: fosa condilar, fh: forámenes hipoglosos, fi: forámenes incisivos, fia: fosa interalar, fio: foramen intraorbitario, flp: foramen lacerado posterior, fmg: foramen magnum, fp: fisura palatina, fr: frontal, ft: fosa temporal, i: incisivos, ip: interparietal, la: lacrimal, mx: maxilar, mac: margen anterior de la coana, mae: meato acústico externo, ma: mastoideo, na: nasal, oc: occipital, oo: orbita ocular, pa: parietal, pl: palatino, pbo: pars basilis del occipital, pc: postcaninos, pct: proceso cigomático del temporal, pec: proceso extracetabular, pfc: proceso frontal del cigomático, pfm: proceso frontal del maxilar, pma: proceso mastoideo, pmx: premaxilar, pnf: proceso nasal del frontal, pnm: proceso nasal del maxilar, pnp: proceso nasal del premaxilar, pp: proceso postorbitario, pppm: proceso palatino del premaxilar, pptf: parte parietotemporal del frontal, pptm: proceso pterigoides del maxilar, pr: presfenoides, pt: pterigoides, ptc: proceso temporal del cigomático, sc: sutura coronal, sep: sutura escamoso parietal, sf: sutura frontal, sm: sutura maxilar, smc: sutura maxilocigomática, smf: sutura maxilofrontal, smp: sutura maxilopalatina, sn: sutura nasal, snm: sutura nasomaxilar, spa: sutura palatina, spm: sutura premaxilar, spmm: sutura premaxilar-maxilar, spt: sutura parietotemporal, vo: vómer, yu: yugal.



c)



d)



Una vez efectuadas las mediciones de asimetría de medida se fotografiaron todos los cráneos en cinco vistas diferentes (dorsal, ventral, lateral derecha e izquierda y posterior). Cada fotografía se amplificó en papel Kodabrome II RC brillante y se procedió con la segunda parte de las mediciones para calcular la asimetría de posición (Asimpos, Figura 5b). Esto consistió en determinar si las partes anteriores y posteriores de cada elemento óseo derecho e izquierdo presentaban algún desfase hacia atrás o hacia adelante aunque ambos huesos tuviesen la misma longitud. Los datos de Asimpos se obtuvieron midiendo sobre las fotografías con un vernier electrónico la posición anterior y posterior de los largos y anchos tomando como referencia la parte más posterior del cráneo que en general en los carnívoros marinos corresponde a los cóndilos occipitales y en los carnívoros terrestres al margen más posterior del occipital. Los cálculos de las proporciones de las medidas tomadas con el vernier se efectuaron con base en la longitud total real del cráneo y la longitud total del cráneo en la fotografía. Adicionalmente, se midió la posición de los extremos anterior y posterior, (que correspondieron a los cóndilos occipitales, premaxilares o incisivos) izquierdo y derecho de los cráneos usando de referencia el extremo más anterior del o los cóndilos. Estas mediciones tuvieron el objetivo de detectar asimetrías terminales, es decir, si los bordes anterior y posterior de ambos lados del cráneo terminaban o no en el mismo nivel. El valor promedio de las dos clases de mediciones se capturó en una base de datos del editor de MS-DOS para cada ejemplar.

Análisis de datos

Los índices de asimetría del tamaño y posición de los huesos (Asimed y Asimpos) así como sus posiciones relativas se obtuvieron procesando las bases de datos obtenidas con el programa ASIMETRI3 desarrollado *ex profeso* por Luis Medrano González en la Facultad de Ciencias, UNAM. Estos índices se basan en el cálculo de una correlación que describe el grado de asimetría independientemente de la magnitud de las medidas. La asimetría de cada medida R tomada en el lado izquierdo (i) y derecho (d) se definió como:

$$Asimed = (R_i - R_d) / (R_i + R_d)$$

El valor cero indica simetría de los elementos. El valor +1 indica la ausencia del elemento derecho y el valor -1 la ausencia del elemento en el lado izquierdo. Un valor entre cero y +1 indica una medida mayor en el lado izquierdo y un valor entre cero y -1 indica una medida mayor en el lado derecho.

La asimetría de posición se calculó como el promedio de las asimetrías en las posiciones posterior (Po_i y Po_d) y anterior (At_i y At_d) de cada medida. Esto es:

$$Asimpos = \frac{(Po_i - Po_d) + (At_i - At_d)}{2(R_i + R_d)}$$

La posición sagital de cada punto en el cráneo se definió como la distancia al extremo más posterior. La posición de cada medida se determinó como el promedio de las posiciones posterior y anterior de ambos lados. Todas las posiciones se normalizaron con respecto a la longitud total del cráneo (L_t) lo que significa que tienen valores entre cero y +1.

El análisis de la asimetría se realizó en cinco etapas. En la primera, se compararon los niveles de Asimed y Asimpos y su variación con relación a los individuos, taxa, elementos óseos y año de colecta. Se hicieron diagramas de caja que muestran los valores promedio, las desviaciones estándar así como grado de asimetría fluctuante absoluta, y los niveles de confianza de Asimed y Asimpos. La segunda etapa consistió en el análisis de la distribución de la asimetría craneal por elemento óseo comparando Asimpos *versus* la sumatoria de Asimed (Σ Asimed) a partir de los cóndilos. Lo que se buscó con esto es determinar si la asimetría de posición se relaciona con la acumulación de asimetrías de medida. Como se encontraron tres distintos tipos de relación (directa, inversa e indefinida) de Asimpos y Σ Asimed, se hizo una prueba estadística de χ^2 para conocer si alguna de estas relaciones es predominante y/o si se asocia a ciertos elementos óseos. En la tercera fase se hizo un análisis de varianza tipo II anidado de Asimed y Asimpos en *Z. californianus californianus* para determinar la contribución a la variación total de las diferencias entre mediciones, individuos y sexos. En cuarto lugar se analizaron los niveles de asimetría craneal en relación con los aparatos auditivo, nasal, masticador y caja craneal estudiados por Vázquez-Cuevas *et al.* (2000) ya que el desarrollo diferencial en el cráneo de hembras y machos de *Z. californianus californianus* reportado por estos autores, aportó fundamentos para pensar en distintos niveles de asimetría de acuerdo al sexo y a la ontogenia de las distintas secciones craneales. En la quinta sección se estudió la variación de la asimetría craneal de todos los ejemplares desde un punto de vista filogenético con base en las relaciones de similitud de los valores de Asimed, Asimpos y de las medidas de posición. Para este propósito primero se calcularon matrices de una distancia euclidiana normalizada por el número de datos comparables entre los distintos cráneos. Para hacer esta normalización, que se requiere porque no todos los cráneos tienen las mismas mediciones, se usó el programa EUCLIDIR diseñado *ex profeso* por Luis Medrano González en la Facultad de Ciencias, UNAM. Una vez listas las matrices de distancias, se usó el programa MVSP87 de W.L. Kovach, para construir los dendrogramas por el método de ligamiento promedio ponderado (Weight Pairing Group Algorithm o WPGMA) que es el que ocasiona menor distorsión en comparación con otros métodos (Crisci y López, 1983). Las pruebas de χ^2 y análisis de varianza se hicieron con el programa Excel de Microsoft, las gráficas se construyeron con el programa Sigmaplot de Jandel y los dendrogramas y dibujos se hicieron con el programa Paintbrush de Microsoft.

RESULTADOS

Asimetría y error de medición

El primer problema que debió atenderse es el de determinar qué tanto la asimetría medida refleja errores de medición. Debe recordarse que para ello se controló que el error de medición fuera un error sistemático. En el caso del cráneo FCMM0511 de *Zalophus californianus californianus*, como ejemplo, en cada medición se determinó el error entre las repeticiones de medidas y se comparó con las diferencias entre el lado izquierdo y el derecho. Para cada medición de cada lado, se determinó la fracción de error con respecto a la magnitud promedio entre mediciones (R), esto es:

$$Er = 100(E / R)$$

en donde el error (E) es la diferencia entre repeticiones de medición y Er es el error relativo expresado como porcentaje. Se determinó asimismo para *Asimed* y *Asimpos* la fracción de diferencia entre el lado izquierdo y derecho con respecto a la magnitud promedio de ambos lados, esto es:

$$abs\left(\frac{R_i - R_d}{(R_i + R_d) / 2}\right)$$

$$abs\left(\frac{(Po_i - Po_d) + (At_i - At_d)}{(R_i + R_d) / 2}\right)$$

en donde *abs* indica que se trata del valor absoluto, Po es la posición posterior, At la posición anterior, i corresponde al lado izquierdo y d al derecho. Estas cantidades son iguales a:

$$2abs(Asimed)$$

$$4abs(Asimpos)$$

El error relativo y el grado de asimetría entonces se compararon directamente como sigue:

$$100\left(\frac{Er_i + Er_d}{2abs(Asimed)}\right)$$

$$100\left(\frac{ErPo_i + ErPo_d + ErAt_i + ErAt_d}{4abs(Asimpos)}\right)$$

en donde Er_i y Er_a son el error de medición relativo del lado izquierdo y derecho respectivamente. Debe notarse que, de acuerdo a las definiciones de Asimed y Asimpos, los errores de medición de ambos lados se suman. Si esta cantidad es igual a 100 se tiene que el error de medición es igual al grado de asimetría medido. Valores mayores implican que el error de medición supera el grado de asimetría medido. En promedio para el cráneo FCMM-0511, el error de medición relativo para Asimed es de 0.97% y el grado de asimetría promedio es 3.17%. Esto implica que, en promedio, el error de medición representa el 15.26% de la determinación de la asimetría (Cuadro 4a). Para Asimpos, el error relativo es de 0.56% y el grado de asimetría promedio de 2.76%. El error de medición en este caso representa el 51.50% de la asimetría registrada (Cuadro 4b).

Niveles de asimetría craneal

Los promedios de todas las medidas en cada ejemplar son muy cercanos a cero indicando una asimetría craneal esencialmente fluctuante (Figura 7). El grado de asimetría fluctuante absoluta, que muestra el nivel de asimetría global de cada cráneo, entonces está definido por la desviación estándar y se observa que la variación en Asimpos tiene valores mayores que en Asimed. Valores mayores de variación en Asimed corresponden al ejemplar de *Z. californianus* FCMM 0583 y a las especies *A. townsendi*, *E. barbara senex* y *P. godertae*. Este último espécimen tiene un nivel de asimetría grande comparado al resto. Los valores más altos de variación en Asimpos se observan en *A. townsendi*, *P. godertae*, *O. rosmarus* y *E. barbatus*. Puede notarse una mayor desviación de cero en Asimpos en *Z. californianus wollebaeki*, *P. godertae*, *O. rosmarus* y *E. barbatus*. Al comparar entre sí las desviaciones estándar de Asimed y Asimpos, como medidas de asimetría fluctuante en las hembras de *Zalophus*, se observa una relación directamente proporcional en donde el extremo de menor valor es el de la hembra de Isla San Nicolás, California (Figura 8). Entre los machos de *Zalophus* no puede distinguirse algún patrón aunque, si se interpreta que hay una relación directa, la dispersión es considerablemente mayor que en las hembras. El cráneo macho de *Zalophus* con el menor grado de asimetría es el de la Isla San Nicolás, California y pueden distinguirse dos tendencias en el aumento de la asimetría: 1) un incremento casi equivalente en las desviaciones de Asimpos y Asimed cuyo extremo mayor se observa en el cráneo FCMM0583 y 2) un incremento mayor de Asimpos que se observa en el macho de *Z. c. wollebaeki*.

En los demás pinnípedos se observa una tendencia general a una relación directa entre las desviaciones de Asimed y Asimpos. En orden ascendente de asimetría, se observan *P. vitulina*, *O. rosmarus*, *M. schauinslandi*, *E. barbatus*, *P. godertae* y *A. townsendi*. De manera similar a *Z. c. wollebaeki*, en *E. barbatus* se observan valores altos en la desviación de Asimpos y bajos en la desviación de Asimed. Excepto en los machos de *Zalophus*, la desviación de Asimpos en el resto de los pinnípedos crece más que la de Asimed. En los carnívoros terrestres de esta muestra igualmente hay una relación general directa entre las desviaciones de Asimpos y Asimed con valores similares en ambas. Los machos de *Zalophus* parecen intermedios entre los demás pinnípedos y los carnívoros terrestres.

Cuadro 4a. Valores de error y asimetría de las medidas tomadas con antropómetro en el cráneo del espécimen FCMM 0511 (*Z. californianus californianus*). Las abreviaturas indican en sus primeras dos siglas el grupo de medición (LD: largo dorsal, AD: ancho dorsal, LL: largo lateral, AL: ancho lateral, LV: largo ventral y AV: ancho ventral), en su segunda parte el elemento óseo, Po: posición posterior, At: posición anterior, I: izquierda y D: derecha. La numeración corresponde al Cuadro3, Figura 6 y Apéndice I.

Número medida	Medida	Magnitud promedio (mm)	Error máximo (mm)	Error/Magnitud (%)	2 x Asimed (%)	Error/2 x Asimed (%)
2	LDCoI	41.00	0.00	0.00	5.92	19.43
	LDCoD	43.50	1.00	2.30		
3	ADCoI	19.00	0.00	0.00	2.60	98.72
	ADCoD	19.50	1.00	5.13		
4	LDOcI	57.00	0.00	0.00	5.13	0.00
	LDOcD	60.00	0.00	0.00		
5	ADOCi	75.50	1.00	1.32	2.01	33.00
	ADOCd	74.00	0.00	0.00		
6	LDPaI	72.00	0.00	0.00	2.82	0.00
	LDPaD	70.00	0.00	0.00		
7	ADPaI	75.00	0.00	0.00	0.66	99.67
	ADPaD	75.50	1.00	1.32		
8	LDFrI	100.00	0.00	0.00	4.40	10.87
	LDFrD	104.50	1.00	0.96		
9	ADFrI	34.50	1.00	2.90	1.46	99.28
	ADFrD	34.00	0.00	0.00		
10	LDNaI	52.00	0.00	0.00	0.96	99.52
	LDNaD	52.50	1.00	1.90		
11	ADNaI	13.00	0.00	0.00	7.41	0.00
	ADNaD	14.00	0.00	0.00		
12	LDMxI	85.00	0.00	0.00	1.18	0.00
	LDMxD	84.00	0.00	0.00		
13	ADMxI	64.00	0.00	0.00	3.08	0.00
	ADMxD	66.00	0.00	0.00		
14	LDPmI	61.00	0.00	0.00	1.65	0.00
	LDPmD	60.00	0.00	0.00		
15	ADPmI	22.50	1.00	4.44	2.20	101.11
	ADPmD	23.00	0.00	0.00		
16	LDLoI	40.00	0.00	0.00	0.00	-
	LDLoD	40.00	0.00	0.00		
17	LDPoI	55.00	0.00	0.00	0.00	-
	LDPoD	55.00	0.00	0.00		
18	LLEsI	60.50	1.00	1.65	3.36	50.01
	LLEsD	58.50	1.00	1.71		
19	ALEsI	13.00	0.00	0.00	3.92	102.00
	ALEsD	12.50	1.00	8.00		
20	LLYuI	110.50	1.00	0.90	0.45	100.23
	LLYuD	111.00	0.00	0.00		
21	ALYuI	25.00	0.00	0.00	0.00	-
	ALYuD	25.00	0.00	0.00		

22	LVBaI	90.00	0.00	0.00	0.00	-
	LVBaD	90.00	0.00	0.00		
23	AVBaI	19.50	1.00	5.13	5.00	100.06
	AVBaD	20.50	1.00	4.88		
24	LVBtI	32.50	1.00	3.08	7.41	20.77
	LVBtD	35.00	0.00	0.00		
25	AVBtI	27.50	1.00	3.64	5.31	34.24
	AVBtD	29.00	0.00	0.00		
26	LVMaI	53.50	1.00	1.87	4.78	19.53
	LVMaD	51.00	0.00	0.00		
27	AVMaI	26.00	0.00	0.00	10.10	21.06
	AVMaD	23.50	1.00	4.26		
28	LVPII	74.00	0.00	0.00	1.36	0.00
	LVPID	73.00	0.00	0.00		
29	AVPII	17.00	0.00	0.00	6.06	0.00
	AVPID	16.00	0.00	0.00		
30	LVMxI	87.00	0.00	0.00	2.33	0.00
	LVMxD	85.00	0.00	0.00		
31	AVMxI	47.00	0.00	0.00	2.15	0.00
	AVMxD	46.00	0.00	0.00		
32	LVPmI	46.00	0.00	0.00	4.44	0.00
	LVPmD	44.00	0.00	0.00		
	AVPmI	15.50	1.00	6.45	3.17	101.61
	AVPmD	16.00	0.00	0.00		
	Promedio			0.97	3.17	15.26

Cuadro 4b. Valores de error y asimetría de las medidas tomadas con vernier en el cráneo del espécimen FCMM 0511 (*Z. californianus californianus*). Las abreviaturas son las mismas del cuadro 4a.

Número medida	Medida	Magnitud promedio (mm)	Error máximo (mm)	Error/Magnitud (%)	2 x Asimpos (%)	Error/2 x Asimpos (%)
2	LDCoPoI	0.00	0.00	-	0.4000	-
	LDCoPoD	0.00	0.00	-		
	LDCoAtI	14.05	0.02	0.14		
	LDCoAtD	13.72	0.66	4.81		
3	ADCoPoI	0.00	0.00	-	0.4600	-
	ADCoPoD	0.00	0.00	-		
	ADCoAtI	16.11	0.40	2.48		
	ADCoAtD	15.93	0.06	0.38		
4	LDOcPoI	10.09	0.23	2.28	3.1800	59.48
	LDOcPoD	9.81	0.15	1.53		
	LDOcAtI	24.69	0.66	2.67		
	LDOcAtD	21.25	0.23	1.08		
5	ADOcPoI	6.30	0.37	5.88	0.3800	841.32
	ADOcPoD	5.25	0.26	4.95		
	ADOcAtI	46.84	0.64	1.37		
	ADOcAtD	47.32	0.28	0.59		

6	LDPaPoI	12.62	0.16	1.27	3.7800	13.17
	LDPaPoD	10.57	0.03	0.28		
	LDPaAtI	94.98	0.21	0.22		
	LDPaAtD	91.65	0.20	0.22		
7	ADPaPoI	56.47	0.32	0.57	1.4200	34.33
	ADPaPoD	58.43	0.17	0.29		
	ADPaAtI	61.17	0.55	0.90		
	ADPaAtD	62.16	0.12	0.19		
8	LDFrPoI	93.13	0.50	0.54	1.3200	16.60
	LDFrPoD	89.82	0.04	0.04		
	LDFrAtI	203.09	0.46	0.23		
	LDFrAtD	203.72	0.14	0.07		
9	ADFrPoI	163.67	0.23	0.14	0.9000	22.56
	ADFrPoD	164.10	0.28	0.17		
	ADFrAtI	172.66	0.08	0.05		
	ADFrAtD	171.61	0.78	0.45		
10	LDNaPoI	199.77	0.23	0.12	1.7800	8.99
	LDNaPoD	198.28	0.21	0.11		
	LDNaAtI	248.25	0.31	0.12		
	LDNaAtD	247.88	0.73	0.29		
11	ADNaPoI	247.69	0.11	0.04	3.7400	2.75
	ADNaPoD	246.88	0.17	0.07		
	ADNaAtI	248.08	0.01	0.00		
	ADNaAtD	247.88	0.73	0.29		
12	LDMxPoI	199.18	0.18	0.09	2.2600	6.65
	LDMxPoD	198.45	0.36	0.18		
	LDMxAtI	256.54	0.38	0.15		
	LDMxAtD	253.45	0.46	0.18		
13	ADMxPoI	199.23	0.28	0.14	0.6600	28.79
	ADMxPoD	198.45	0.36	0.18		
	ADMxAtI	187.20	0.52	0.28		
	ADMxAtD	187.11	0.30	0.16		
14	LDPmPoI	221.69	0.08	0.04	1.3800	10.77
	LDPmPoD	221.62	0.53	0.24		
	LDPmAtI	274.00	0.10	0.04		
	LDPmAtD	272.42	0.77	0.28		
15	ADPmPoI	256.54	0.38	0.15	9.8400	2.15
	ADPmPoD	253.36	0.64	0.25		
	ADPmAtI	273.72	0.45	0.16		
	ADPmAtD	272.42	0.77	0.28		
16	LDLoPoI	163.30	0.31	0.19	4.5000	4.09
	LDLoPoD	164.14	0.21	0.13		
	LDLoAtI	196.71	0.42	0.21		
	LDLoAtD	199.48	0.41	0.21		
17	LDPoPoI	102.54	0.32	0.31	1.5600	15.36
	LDPoPoD	103.42	0.34	0.33		
	LDPoAtI	163.30	0.31	0.19		
	LDPoAtD	164.14	0.21	0.13		

18	LLEsPol	71.54	0.42	0.59	1.3800	19.32
	LLEsPoD	75.01	0.19	0.25		
	LLEsAtI	129.47	0.08	0.06		
	LLEsAtD	127.66	0.21	0.16		
19	ALeSPol	81.84	0.57	0.70	4.5400	7.94
	ALeSPoD	82.41	0.02	0.02		
	ALeSAtI	81.84	0.57	0.70		
	ALeSAtD	82.41	0.02	0.02		
20	LLYuPol	87.13	0.49	0.56	0.5400	50.26
	LLYuPoD	88.53	0.27	0.30		
	LLYuAtI	201.64	0.35	0.17		
	LLYuAtD	201.42	0.09	0.04		
21	ALYuPol	139.68	0.37	0.26	0.2400	95.48
	ALYuPoD	139.62	0.27	0.19		
	ALYuAtI	139.68	0.37	0.26		
	ALYuAtD	139.62	0.27	0.19		
22	LVBaPol	22.91	0.58	2.53	0.9400	167.36
	LVBaPoD	22.20	0.65	2.93		
	LVBaAtI	114.37	0.68	0.59		
	LVBaAtD	113.42	0.27	0.24		
23	AVBaPol	40.91	0.52	1.27	15.1600	4.63
	AVBaPoD	37.89	0.05	0.13		
	AVBaAtI	40.91	0.52	1.27		
	AVBaAtD	37.89	0.05	0.13		
24	LVBtPol	42.62	0.22	0.52	1.9200	36.96
	LVBtPoD	40.72	0.86	2.11		
	LVBtAtI	75.63	0.08	0.11		
	LVBtAtD	76.23	0.08	0.10		
25	AVBtPol	67.09	0.40	0.60	5.1000	12.42
	AVBtPoD	65.65	0.44	0.67		
	AVBtAtI	67.09	0.40	0.60		
	AVBtAtD	65.65	0.44	0.67		
26	LVMaPol	12.87	0.44	3.42	6.5800	23.34
	LVMaPoD	16.74	0.30	1.79		
	LVMaAtI	66.93	0.48	0.72		
	LVMaAtD	69.94	0.15	0.21		
27	AVMaPol	38.75	0.38	0.98	2.6600	27.97
	AVMaPoD	39.41	0.20	0.51		
	AVMaAtI	38.75	0.38	0.98		
	AVMaAtD	39.41	0.20	0.51		
28	LVPIPol	106.61	0.73	0.68	0.7200	50.07
	LVPIPoD	106.17	0.58	0.55		
	LVPIAtI	180.35	0.20	0.11		
	LVPIAtD	179.73	0.18	0.10		
29	AVPIPol	149.82	0.24	0.16	1.6600	13.23
	AVPIPoD	149.25	0.40	0.27		
	AVPIAtI	150.28	0.20	0.13		
	AVPIAtD	151.40	0.48	0.32		

30	LVMxPol	150.13	0.10	0.07	0.4200	40.23
	LVMxPoD	151.93	0.62	0.41		
	LVMxAtI	238.86	0.38	0.16		
	LVMxAtD	237.77	0.10	0.04		
31	AVMxPoI	180.89	0.38	0.21	1.2200	16.56
	AVMxPoD	180.33	0.35	0.19		
	AVMxAtI	180.89	0.38	0.21		
	AVMxAtD	180.33	0.35	0.19		
32	LVPmPoI	226.94	0.25	0.11	0.5800	13.67
	LVPmPoD	227.45	0.18	0.08		
	LVPmAtI	274.00	0.20	0.07		
	LVPmAtD	272.97	0.15	0.05		
33	AVPmPoI	257.28	0.30	0.12	7.3600	1.48
	AVPmPoD	256.12	0.26	0.10		
	AVPmAtI	257.28	0.30	0.12		
	AVPmAtD	256.12	0.26	0.10		
Promedio				0.56	2.7681	51.50

Al comparar los valores de Asimpos y Asimed de cada medida se observa una dispersión de puntos alrededor de cero que indica el carácter fluctuante de la asimetría (Figura 8 inferior). En los casos de Asimpos extremas y en los valores globales de asimetría, la mayoría de las hembras de *Zalophus* tienen valores negativos mientras que algunos machos y otros pinnípedos tienen valores positivos. La dispersión en los carnívoros terrestres es la menor observada (Figura 8, Cuadro 5). Al comparar las desviaciones de Asimpos y Asimed, se observa que las hembras de *Zalophus* son similares al resto de los pinnípedos (Figura 8 superior) mientras que en la comparación de los valores de medidas individuales, los machos de *Zalophus* son más similares al resto de los pinnípedos (Figura 8 inferior). Todo esto sugiere la existencia de diferenciación sexual en la asimetría craneal. La similitud en la asimetría global de las hembras de *Zalophus* con los otros pinnípedos sugiere un mecanismo en el que Asimpos compensa la asimetría extrema de elementos óseos particulares lo cual puede confirmarse por la relación directa entre las desviaciones de Asimed y Asimpos. De las semejanzas en las asimetrías por medidas en los machos de *Zalophus* y los demás pinnípedos por el momento sólo puede decirse que no existen elementos óseos con asimetría extrema que necesiten ser compensados. Quizá esto explique porqué en las asimetrías globales de los machos de *Zalophus* no se observa una relación directa entre Asimpos y Asimed.

Al comparar los niveles de asimetría con las fechas de recolecta, se observa una relación directa en las hembras de *Zalophus* donde el cráneo de menor asimetría es el de California (Figura 9). Parece existir un incremento en la asimetría de estos ejemplares durante la última década. Los lobos marinos machos encontrados en la misma región y fecha que las hembras muestran tendencias similares aunque no tan bien definidas. Los cráneos del macho y la hembra de *Zalophus* procedentes de California en 1960 tienen valores de asimetría menores y similares en comparación al resto de los ejemplares. Ni en el resto de los pinnípedos ni en los carnívoros terrestres puede detectarse alguna tendencia en los niveles de asimetría en relación con el año de recolecta.

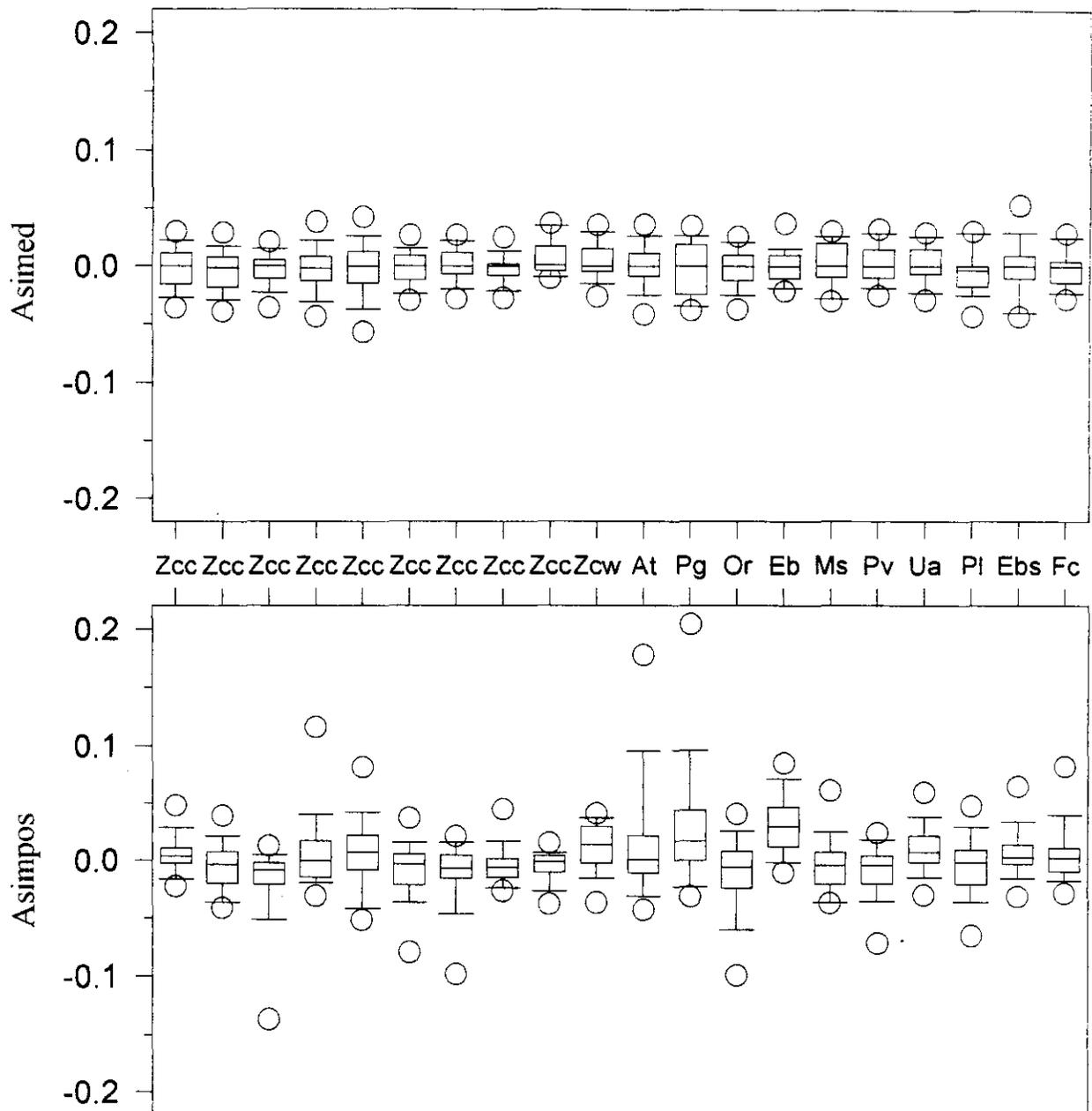


Figura 7. Diagramas de caja de la variación en las asimetrías de medidas (Asimed) y de posición (Asimpos) de los cráneos examinados. No se consideraron las asimetrías terminales para evitar efectos de pocas medidas con valores muy grandes. En las cajas se indica la línea de promedio, la barra de desviación estándar y los círculos del nivel de confianza de 95%. La línea punteada señala el valor cero de asimetría y las abreviaturas de los especímenes corresponden al orden del Cuadro 2.

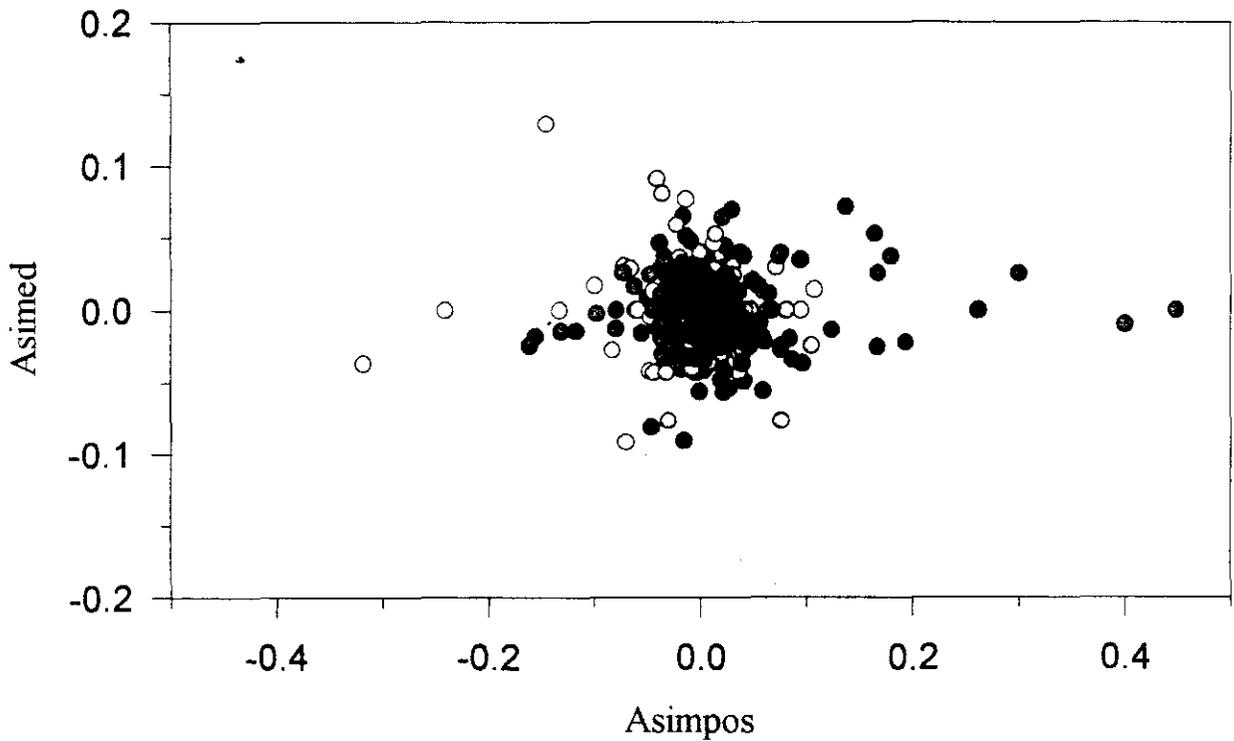
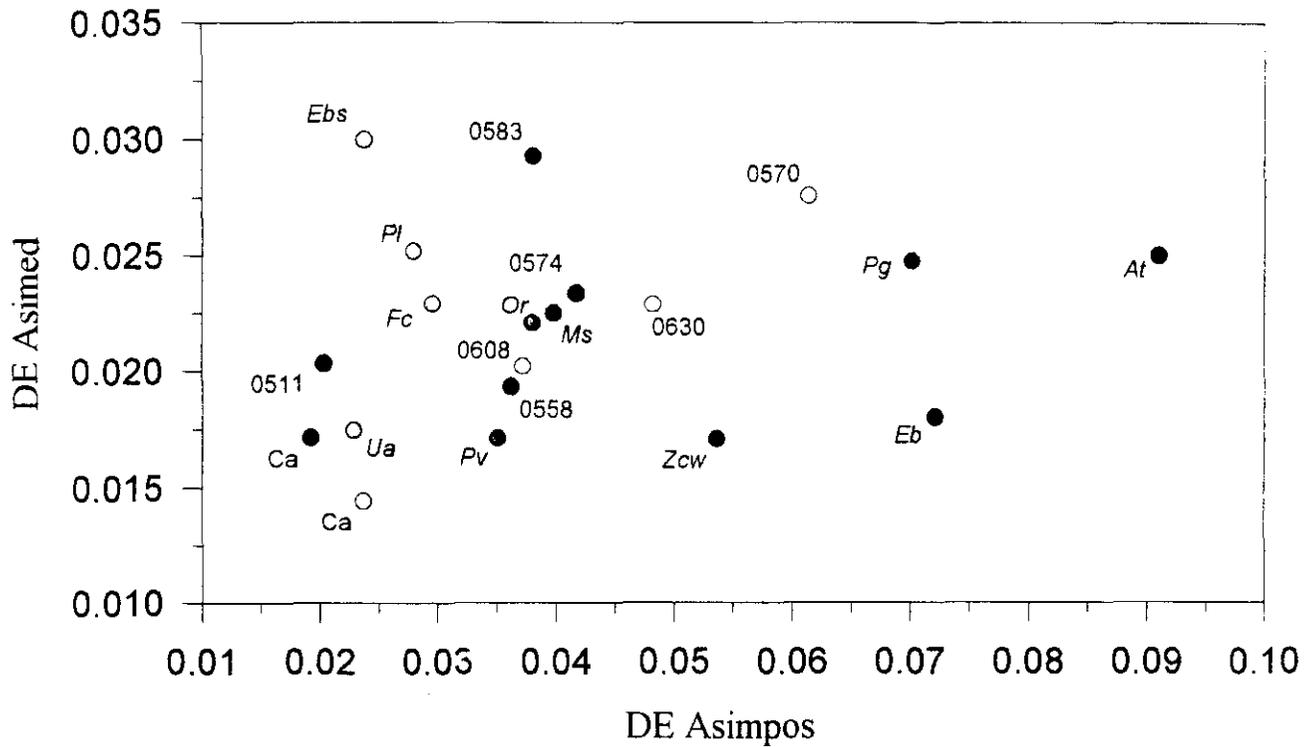


Figura 8. Relación entre los niveles de asimetría globales medidos como la desviación estándar (DE) de la asimetría (superior). Relación entre las asimetrías de medidas individuales (inferior). En negro, machos de *Z. californianus*; en blanco, hembras de *Z. californianus*; en rojo, otros pinnípedos; en amarillo, carnívoros terrestres. No se consideraron las asimetrías terminales. Ca indica los lobos marinos colectados en la Isla San Nicolás, California, los números son los del Golfo de California y las letras corresponden a las iniciales de las demás especies (Cuadro 2).

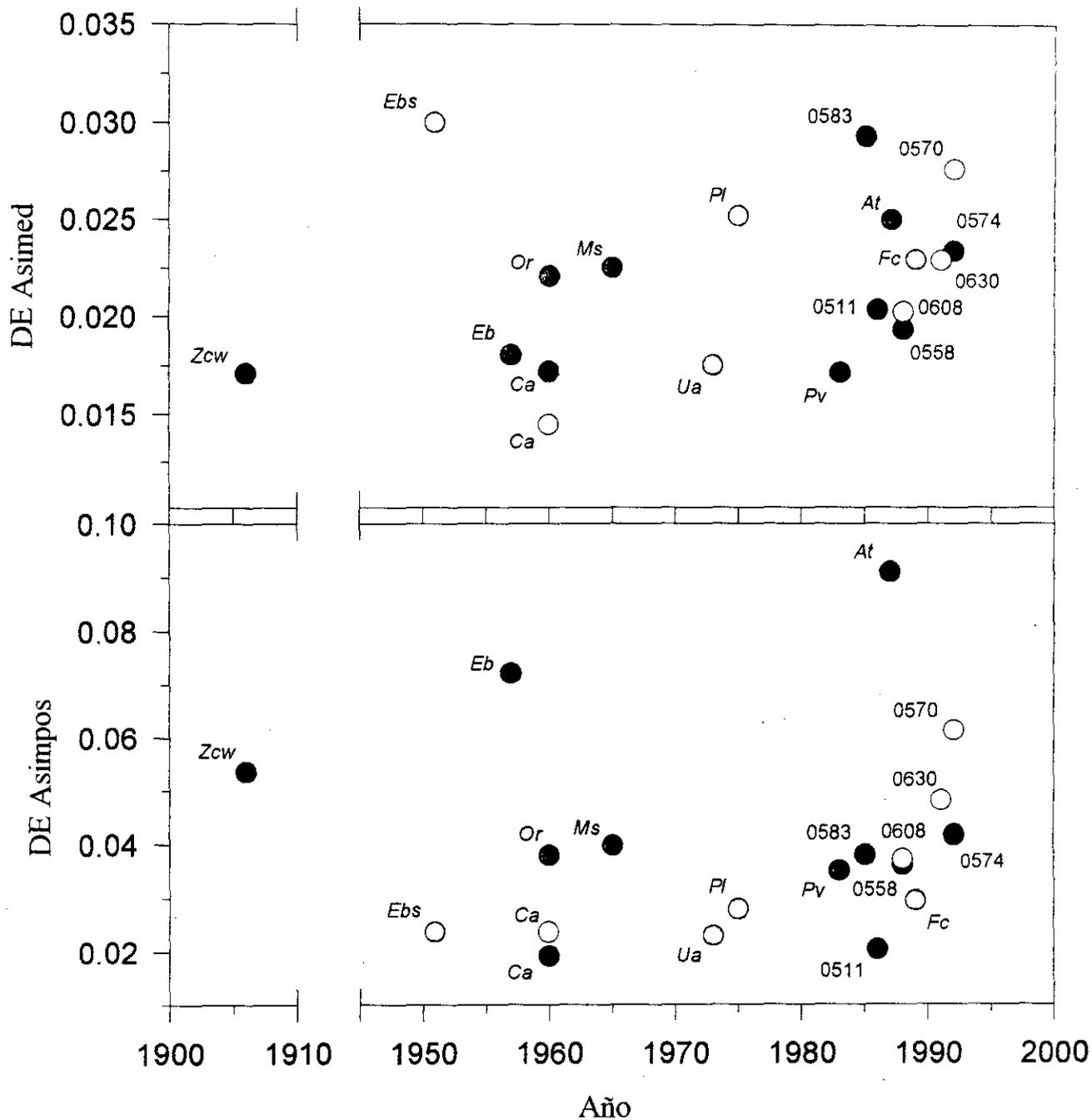


Figura 9. Fecha de recolecta y niveles de asimetrías globales en los cráneos examinados. Misma simbología que la Figura 8.

Cuadro 5. Valores globales de asimetrías craneales y sus desviaciones estándar (DE) en diferentes carnívoros.*

Especimen	Asimpos	Asimed	DE Asimpos	DE Asimed
Machos				
<i>Z. californianus</i>				
FCMM 0511	0.0064	-0.0009	0.0204	0.0203
FCMM 0558	-0.0071	-0.0050	0.0362	0.0193
FCMM 0574	0.0087	-0.0021	0.0417	0.0234
FCMM 0583	0.0082	-0.0006	0.0381	0.0293
CAS 1183	0.0160	0.0047	0.0536	0.0171
Global	0.0043	0.0005	0.0373	0.0214
Hembras				
<i>Z. californianus</i>				
FCMM 0570	-0.0251	-0.0000	0.0614	0.0276
FCMM 0608	-0.0090	-0.0001	0.0372	0.0202
FCMM 0630	-0.0170	-0.0006	0.0482	0.0229
LACM 51177	-0.0023	-0.0018	0.0237	0.0144
LACM 52412	-0.0063	0.0073	0.0192	0.0172
Global	-0.0132	-0.0006	0.0450	0.0215
Global	-0.0028	0.0000	0.0414	0.0214
<i>Z. californianus</i>				
Otros pinnípedos				
FCMM 0556	0.0248	0.0000	0.0910	0.0250
LACM 123883	0.0345	-0.0034	0.0701	0.0248
LACM M-1785	-0.0127	-0.0008	0.0380	0.0221
LACM 52322	0.0406	0.0008	0.0721	0.0180
FCMM 0555	-0.0132	0.0025	0.0350	0.0171
LACM 54384	-0.0017	0.0023	0.0398	0.0225
Global**	0.0082	0.0010	0.0634	0.0210
Carnívoros terrestres				
IBUNAM 3873	0.0104	0.0029	0.0229	0.0175
IBUNAM 16010	-0.0050	-0.0049	0.0279	0.0252
IBUNAM 9149	0.0057	-0.0002	0.0238	0.0300
IBUNAM 26622	0.0063	0.0002	0.0295	0.0229
Global	0.0044	-0.0005	0.0265	0.0242
Global**	0.0015	0.0002	0.0460	0.0219

* No se incluyen las asimetrías terminales para evitar valores extremos.

** No se incluye *Pteronarctos godertae* por el motivo anterior.

Los niveles de asimetría craneal parecen depender de la identidad de la especie, el año de colecta y el sexo de los animales. Asimismo, distintos tipos de asimetría pueden tener patrones de distribución diferentes. Es importante tener en cuenta que la relación del nivel de asimetría con el año de colecta detectado en *Zalophus*, así como la ausencia de patrones en el resto de los pinnípedos y carnívoros terrestres analizados en el presente estudio, se obtuvieron a partir de

una muestra pequeña. En general, la considerable variación en el cráneo de los pinnípedos implica que una caracterización adecuada de la asimetría craneal en relación con factores ambientales debe hacerse a partir de muestreos poblacionales amplios. Conclusiones similares han sido expuestas por Vázquez-Cuevas *et al.* (2000) estudiando el desarrollo craneal de *Zalophus*.

Un análisis de varianza anidado tipo II entre medidas, individuos y sexos en *Z. californicus*, mostró que la variación entre medidas en Asimed representa el 79% de la variación total mientras que el 21% de la variación se debe a diferencias entre sexos. No se encontró variación entre individuos. La prueba de varianzas de la distribución F no mostró significancia estadística para la variación entre sexos ($p=0.15$). Respecto a la variación de Asimpos se obtuvo una mayor variación entre sexos (49%) que fue estadísticamente significativa de acuerdo a la prueba de F ($p=0.04$). La variación entre medidas fue 51% y tampoco se encontró variación asociada a diferencias entre individuos. La diferenciación sexual de *Z. californianus* mayor en Asimpos que en Asimed se observa también en las diferencias entre las desviaciones estándar de estos valores (Cuadro 5).

Distribución de la asimetría craneal

Para detectar tendencias en la distribución de la asimetría craneal entre los distintos elementos óseos, se examinaron diagramas de caja de las 37 medidas craneales en *Zalophus* (Figura 10). Se observa que la asimetría es fluctuante siendo mayores las variaciones en Asimpos. Las medidas LLEs, ALEs, ALYu, AVMa y AVBa muestran asimetría marcada para Asimpos y Asimed. Para Asimpos las medidas con asimetría considerable son ADPa, ADN_a, ADPm y AVPm. La mayor asimetría ocurre principalmente en elementos óseos relacionados con la masticación lo cual sugiere que las estructuras con funciones mecánicas tienen mayor predisposición a modificarse. Las asimetrías terminales LD1x y LV1x son de igual manera fluctuantes y en promedio ligeramente negativas para Asimpos y Asimed. Esto significa que la parte más anterior del lado izquierdo del cráneo presenta una longitud ligeramente mayor. El número pequeño de la muestra impide por el momento determinar tendencias en la asimetría global de los cráneos.

Para examinar la distribución de la asimetría craneal por espécimen y por elemento óseo, se consideró que la asimetría de posición podría tener alguna relación con la acumulación de asimetrías de medida y por eso se contrastaron Asimpos y la sumatoria de Asimed a partir del extremo posterior (Figura 11). En el cráneo FCMM0511, por ejemplo, en todas las series de medidas Asimpos varía alrededor de cero a lo largo del cráneo excepto en las regiones anteriores y posteriores en donde se observa asimetría. En general, el perfil de la sumatoria de Asimed varía en forma opuesta al perfil de Asimpos lo que sugiere que las diferencias en magnitud de los elementos óseos ayudan a compensar la asimetría de posición para mantener una simetría craneal que resulta finalmente imperfecta. Aunque cada cráneo parece tener un patrón único se observan tres tipos de relaciones entre Asimpos y la sumatoria de Asimed: directa, inversa e indefinida.

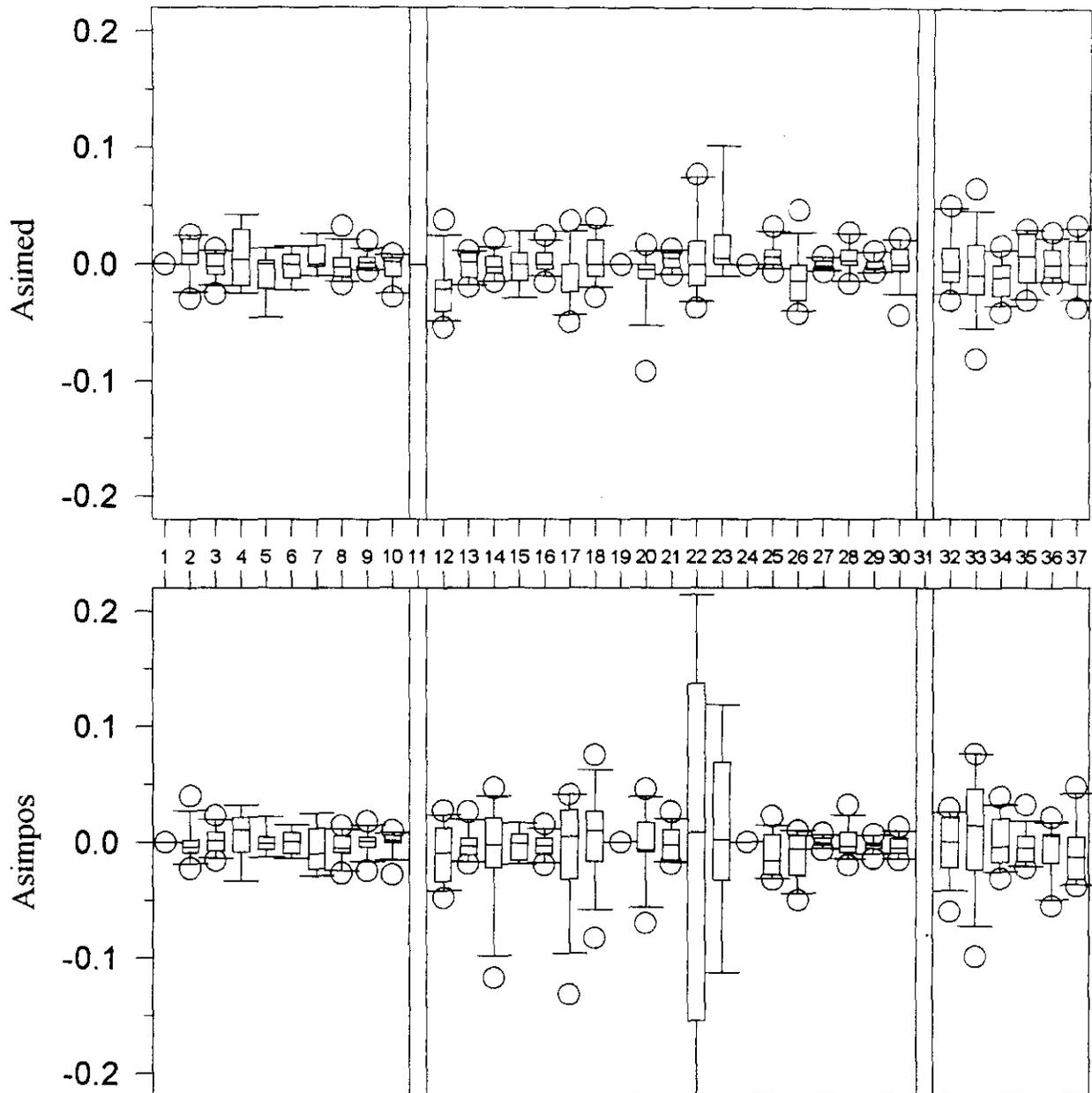


Figura 10. Diagramas de caja de la variación en Asimed y Asimpos de los elementos óseos examinados en los lobos marinos de California. En las cajas se indican la línea de promedio, la barra de desviación estándar y los círculos del nivel de confianza del 95%. Los números de las medidas corresponden a los del Cuadro 4 y el Apéndice 1.

La relación directa manifiesta aquellos elementos óseos generadores de asimetría (p.ej. las medidas LD_{Po} y LD_{Lo} en el cráneo FCMM 0511), la inversa a los elementos compensadores (p.ej. las medidas LD_{Co}, LD_{Fr}, LD_{Pa}, LD_{Pm}, LD_{Na}, y LD_{Mx} en el cráneo FCMM 0511) y en la indefinida los huesos no atienden a ningún patrón (p.ej. el cúmulo en el origen de las medidas AD del cráneo FCMM 0511) o están en la confluencia de zonas generadoras y compensadoras de asimetría (p.ej. la medida LD_{Na} en el cráneo FCMM 0511). Las relaciones de compensación de asimetría ocupan la mayor parte de las relaciones encontradas (46%) particularmente en los anchos ventrales y en especial las medidas AV_{P1} y AV_{Mx} (Cuadro 6). Otros elementos notables por compensar asimetrías son: LD_{Co}, LD_{Pa}, LD_{Lo}, LD_{Mx}, LD_{Pm}, AD_{Oc}, AD_{Pa}, LV_{Bt}, LV_{Ba}, LV_{P1}, AV_{Ma} y AV_{Bt}. Debe notarse que la mayoría de estos elementos son del aparato masticatorio. En el caso de las medidas AV_{P1} y AV_{Mx}, la heterogeneidad en la distribución de las medidas directas, inversas e indefinidas es estadísticamente significativa de acuerdo a la prueba de χ^2 ($p < 0.05$). El efecto de heterogeneidad en otras medidas no es lo suficientemente grande para detectar diferencias con significancia estadística en la muestra examinada. En las agrupaciones de medidas y en el total, la heterogeneidad en la distribución de las relaciones directas, inversas e indefinidas es estadísticamente significativa ($p < 0.05$). El tamaño de muestra es muy pequeño para detectar significancia estadística en la frecuencia de relaciones definidas en cada elemento óseo ($p = 0.13$ en el caso de las relaciones inversas de AV_{P1} y AV_{Mx}). En el cráneo del ejemplar FCMM0511, por ejemplo, al comparar directamente Asimpos y la sumatoria de Asimed en LD se observa una parte de relación inversa que incluye las medidas P_m, Fr, Na, M_x, Oc, Pa y dos partes de relación directa que incluyen las medidas Lo, y Po.

Debido a la falta de ejemplares en las demás especies de pinnípedos no es posible encontrar tendencias como en el lobo marino de California pero se observa de manera muy general cierta asimetría en los siguientes elementos: en largos dorsales, el parietal y nasal; en anchos ventrales el nasal, parietal, premaxilar y frontal; en los largos ventrales los mastoideos y las bulas timpánicas y en los anchos ventrales el mastoideo, la medida basal, el premaxilar y el maxilar. En los mamíferos terrestres se percibe una mayor asimetría en los anchos dorsales y ventrales.

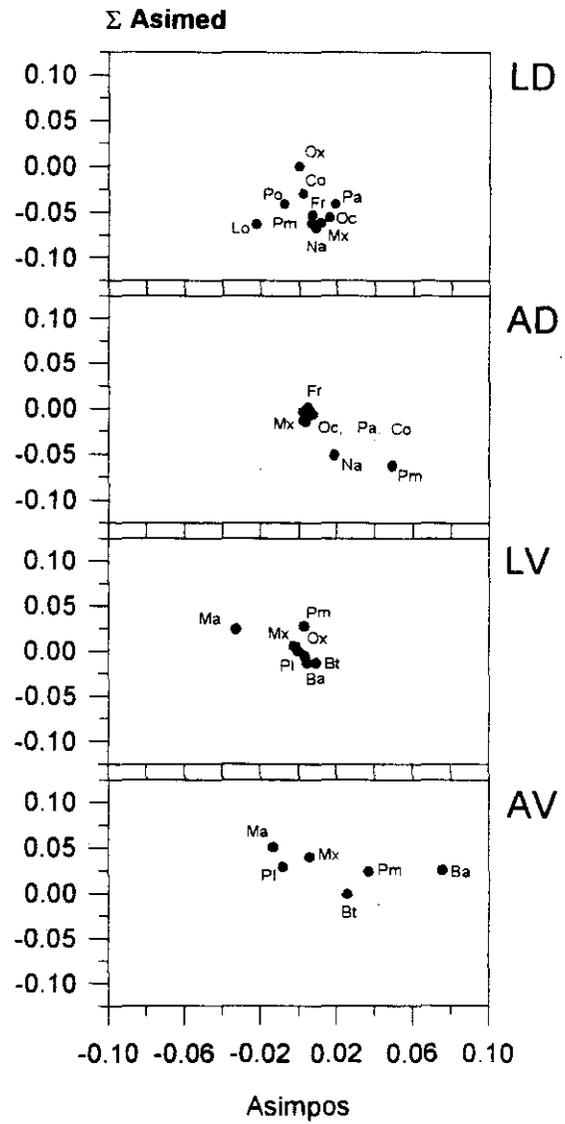
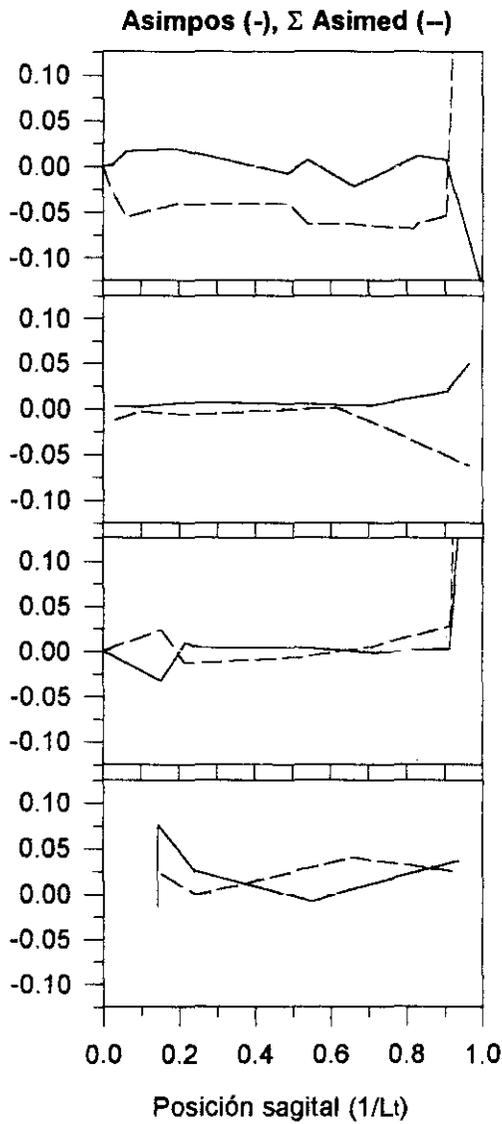
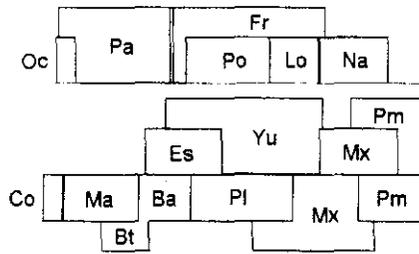
Figura 11. Perfiles individuales de Asimpos y la sumatoria de Asimed en los cráneos de los ejemplares examinados. A la izquierda se encuentran los perfiles de Asimpos (-) y de la sumatoria de Asimed (--) a lo largo de la longitud del cráneo. A la derecha está la comparación directa de estas dos variables. Las gráficas se agrupan en longitudes dorsales (LD), anchos dorsales (AD), longitudes ventrales (LV) y anchos ventrales (AV). En las comparaciones se indica la identidad de los elementos óseos y arriba a la izquierda está un diagrama con la disposición de los elementos óseos con la misma escala que las gráficas inferiores. Las abreviaturas de los huesos corresponden a las indicadas en el Cuadro 3 y en el Apéndice 1.

Zalophus californianus californianus

Macho adulto

Isla Granito, Golfo de California

FCMM 0511

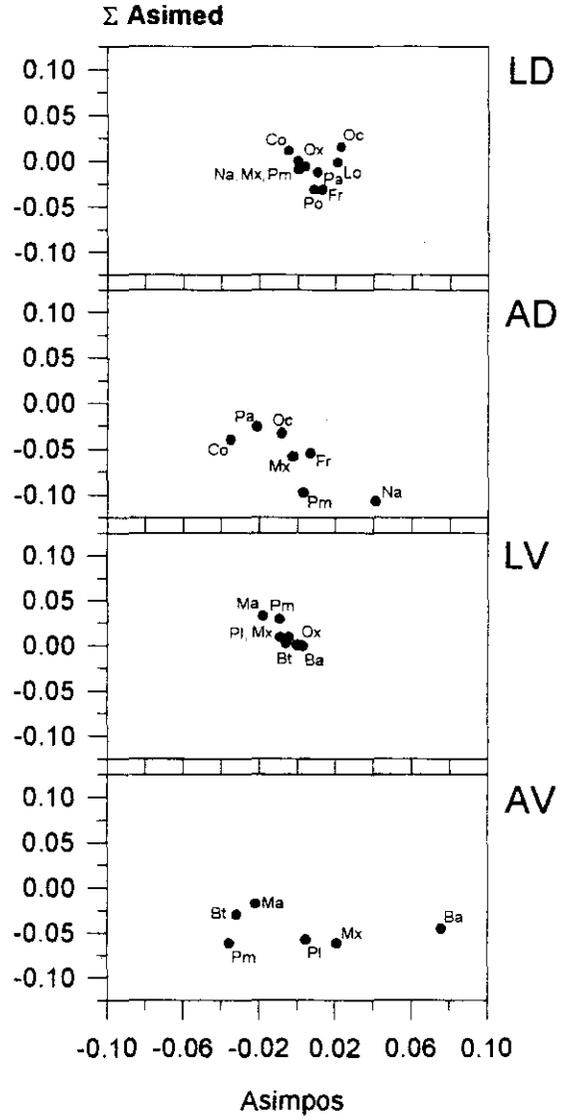
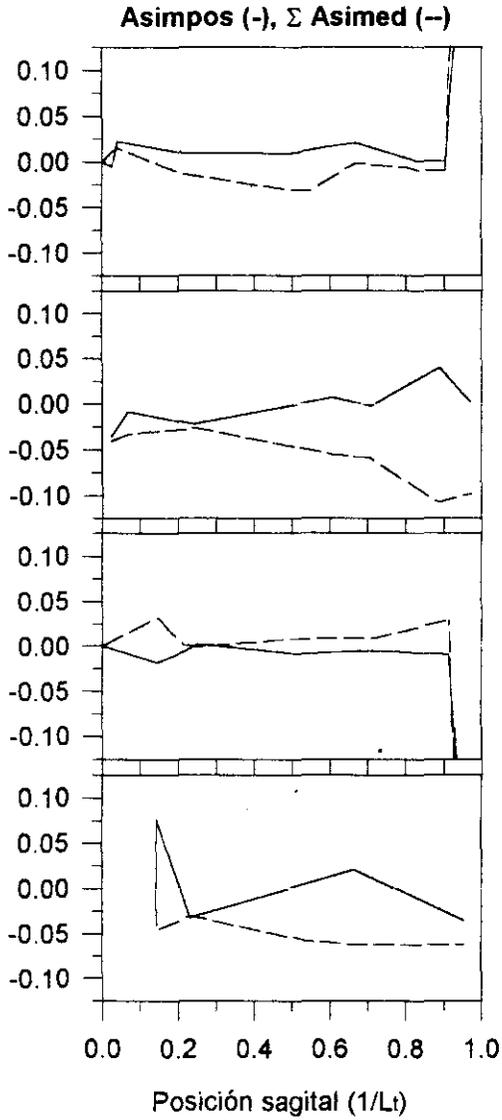
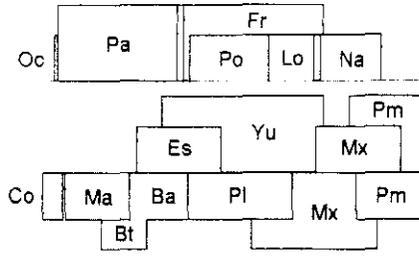


Zalophus californianus californianus

Macho adulto

Isla Angel de la Guarda, Golfo de California

FCMM 0558

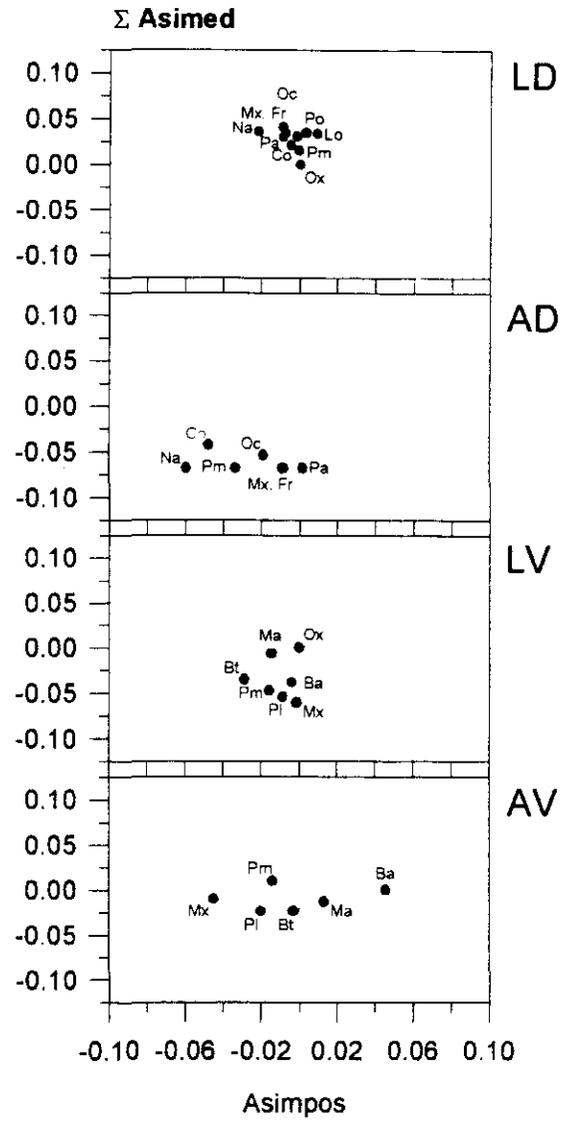
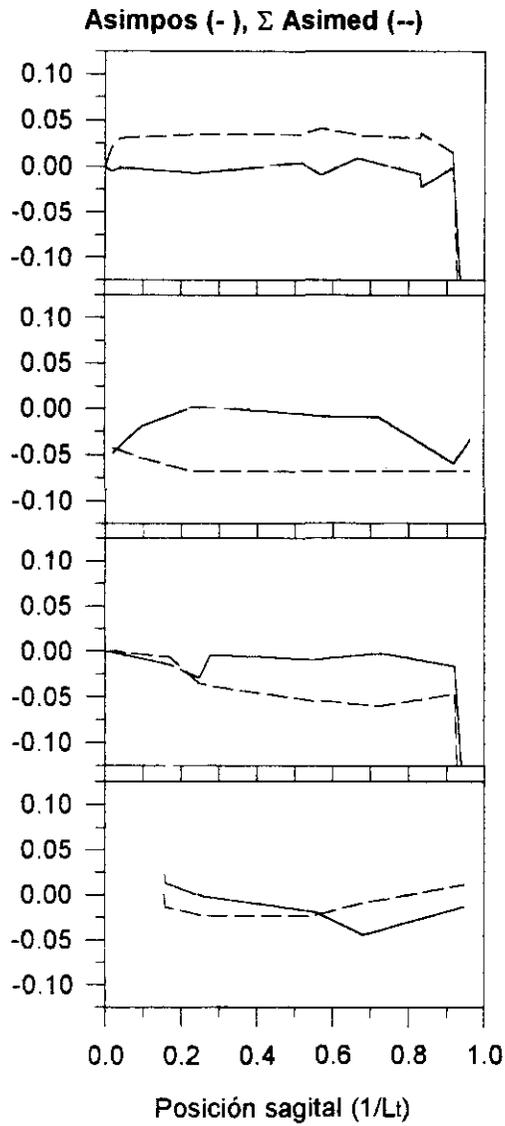
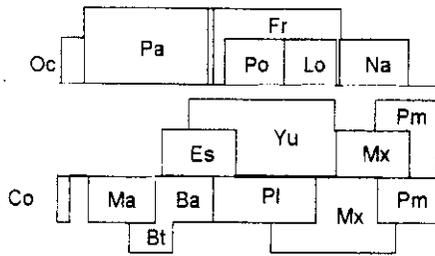


Zalophus californianus californianus

Hembra adulta

Isla Angel de la Guarda, Golfo de California

FCMM 0570

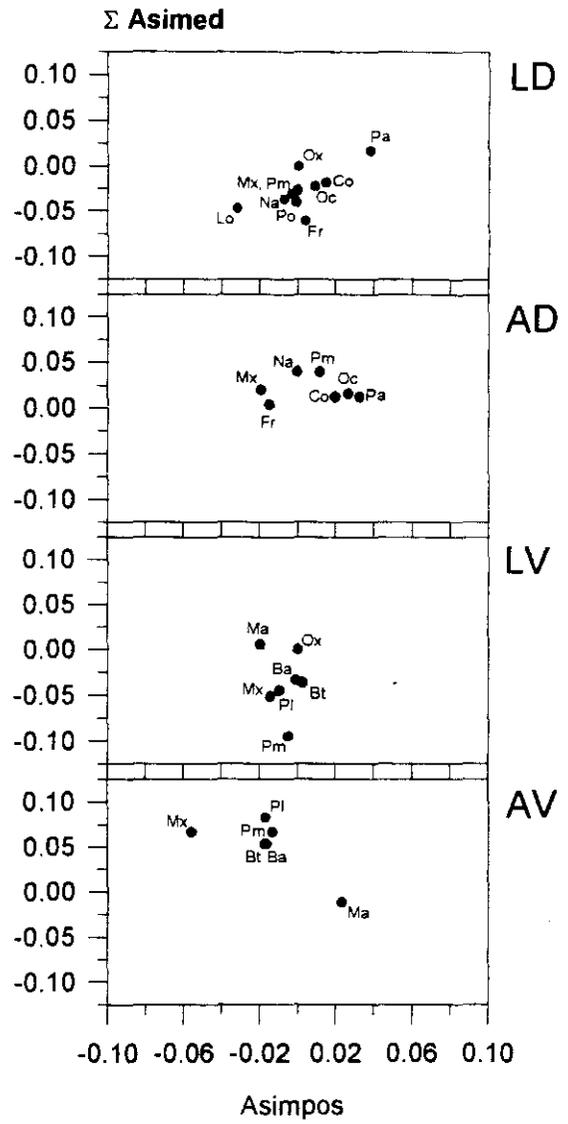
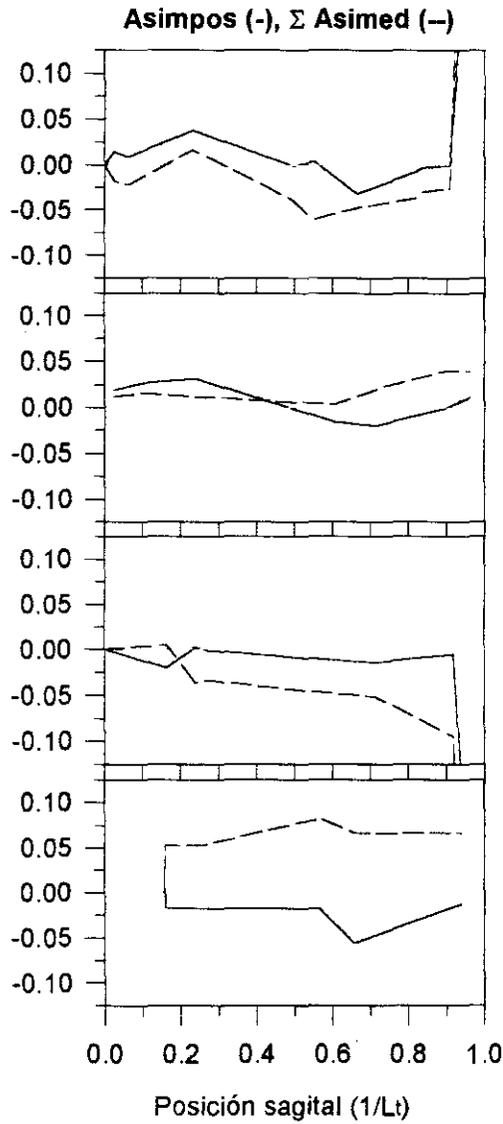
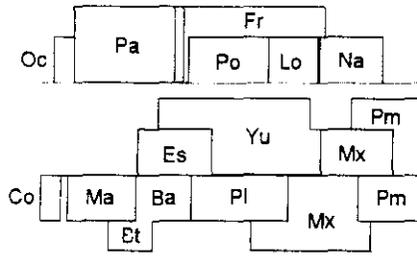


Zalophus californianus californianus

Macho adulto

Isla Angel de la Guarda, Golfo de California

FCMM 0574

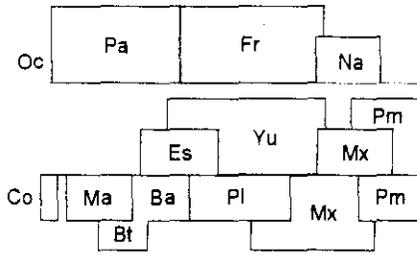


Zalophus californianus californianus

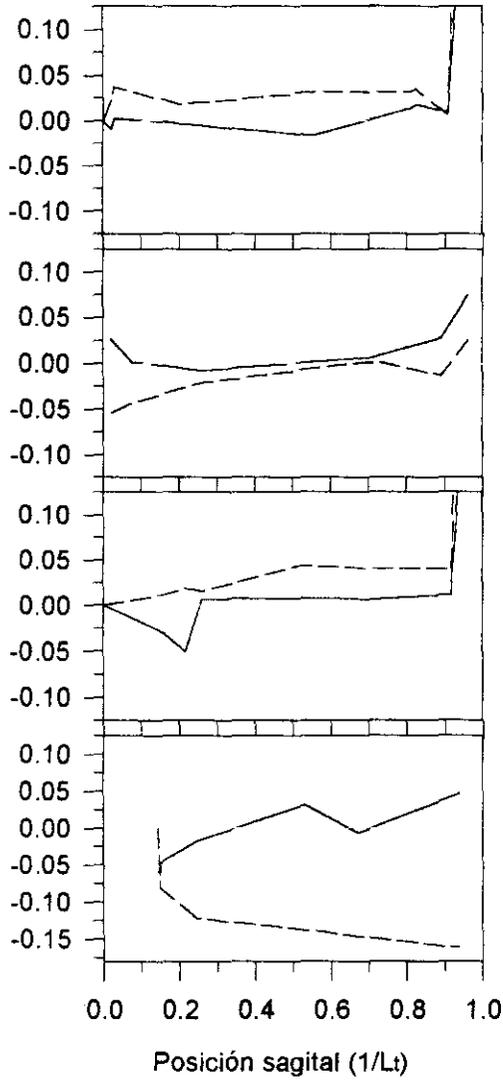
Macho adulto

Isla Angel de la Guarda, Golfo de California

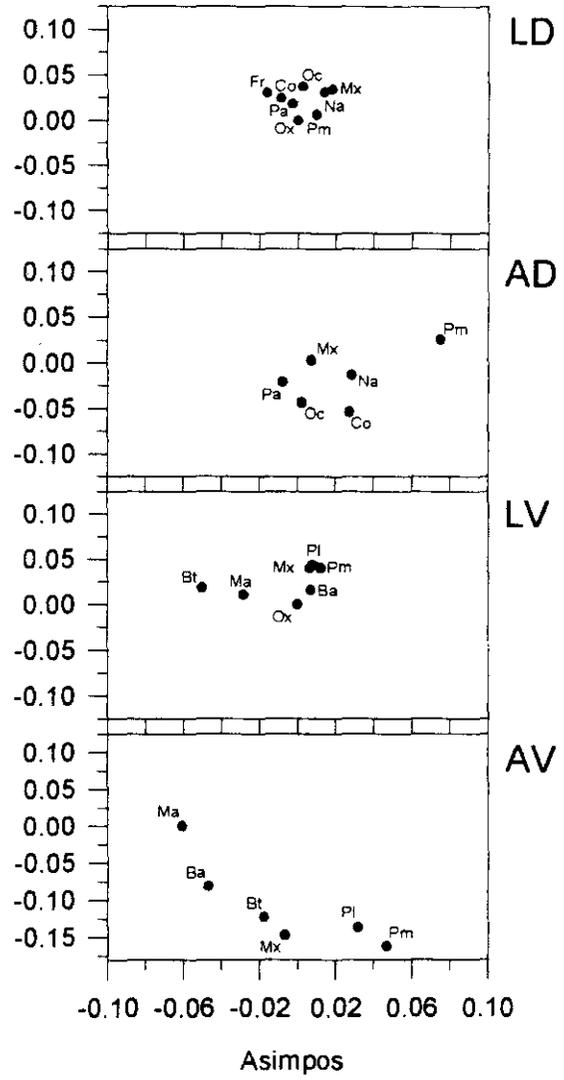
FCMM 0583

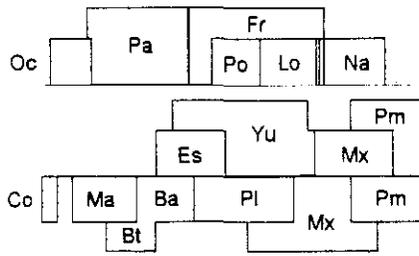


Asimos (-), Σ Asimed (--)



Σ Asimed



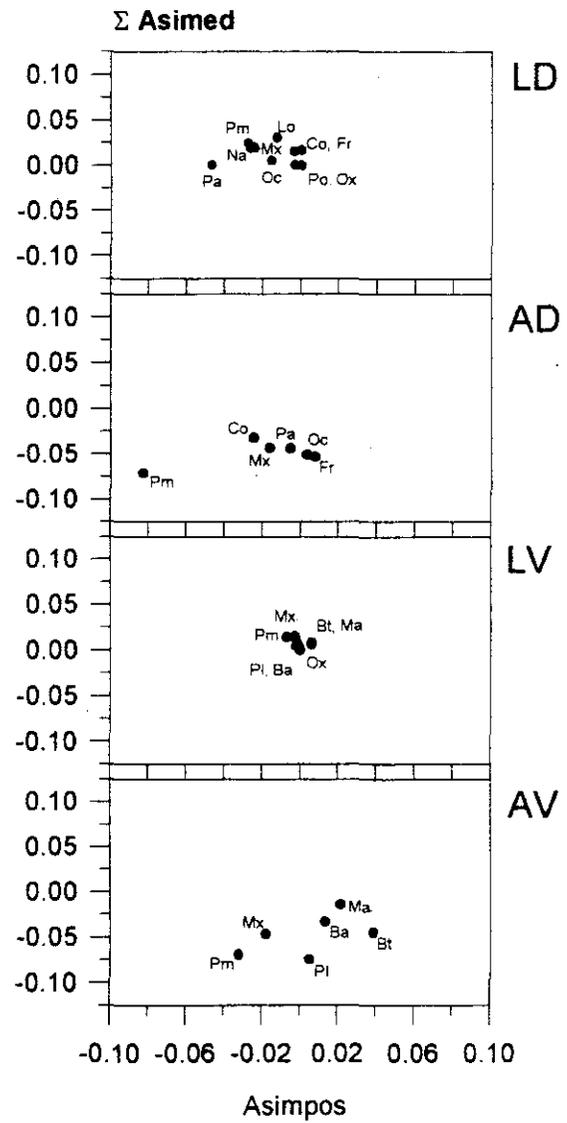
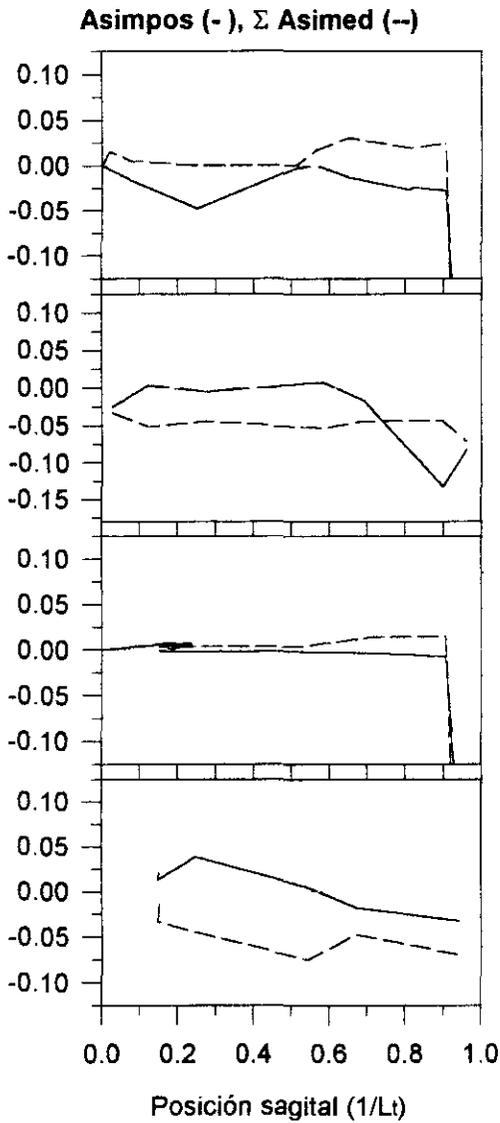


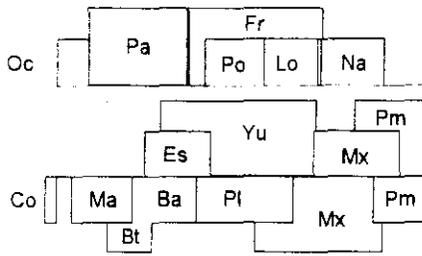
Zalophus californianus californianus

Hembra adulta

Isla Angel de la Guarda, Golfo de California

FCMM 0608





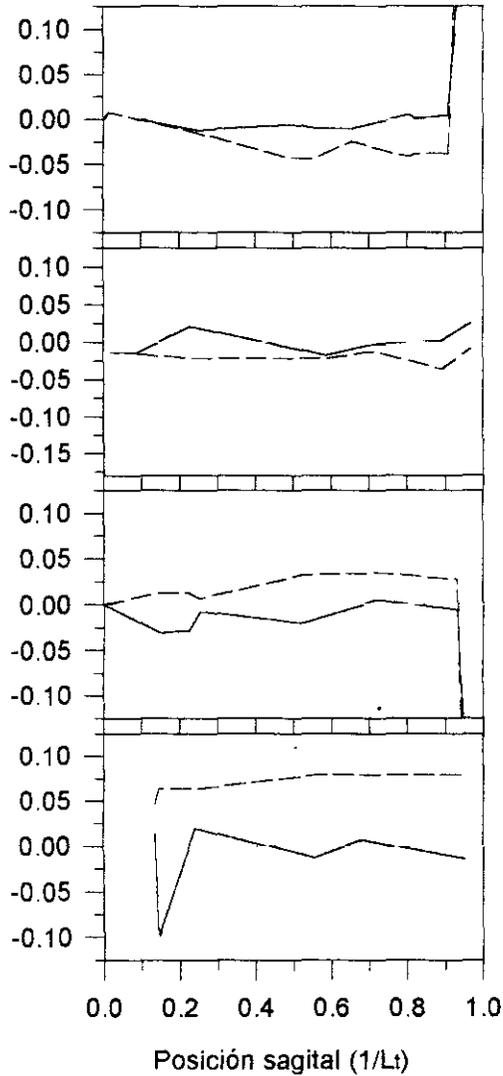
Zalophus californianus californianus

Hembra adulta

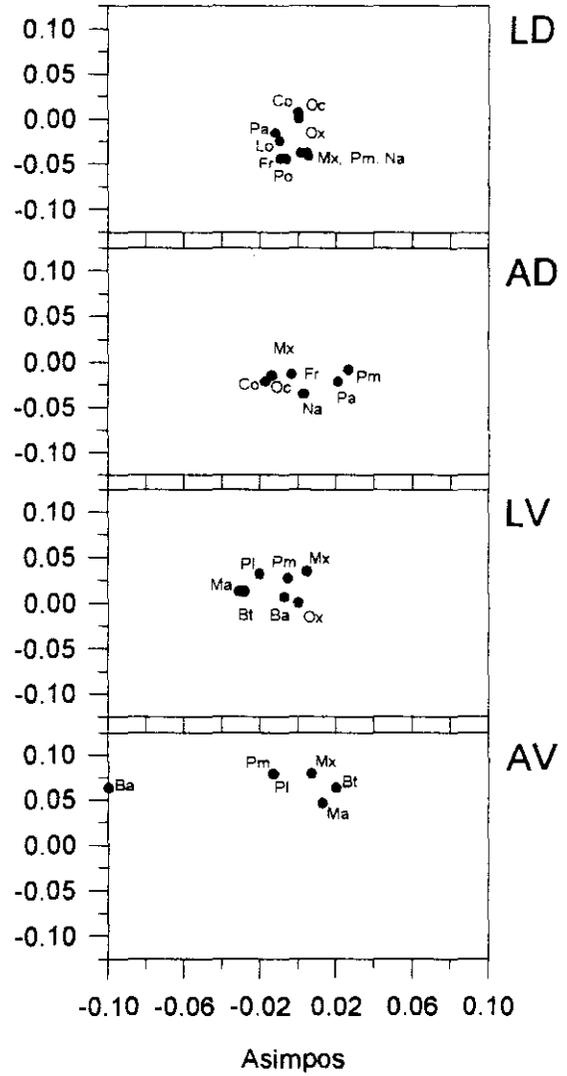
Isla Angel de la Guarda, Golfo de California

FCMM 0630

Asimpos (-), Σ Asimed (--)



Σ Asimed

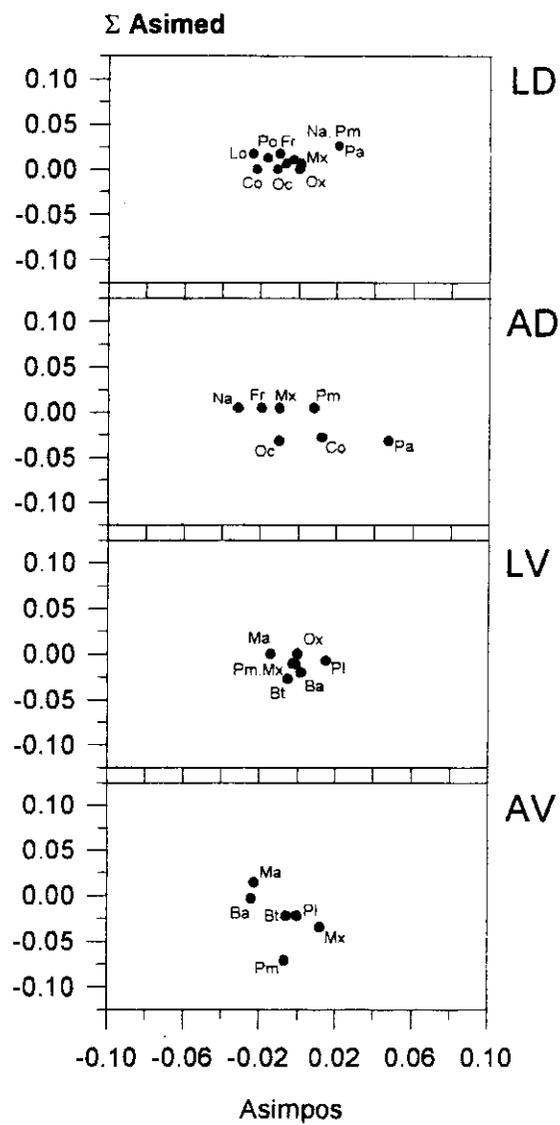
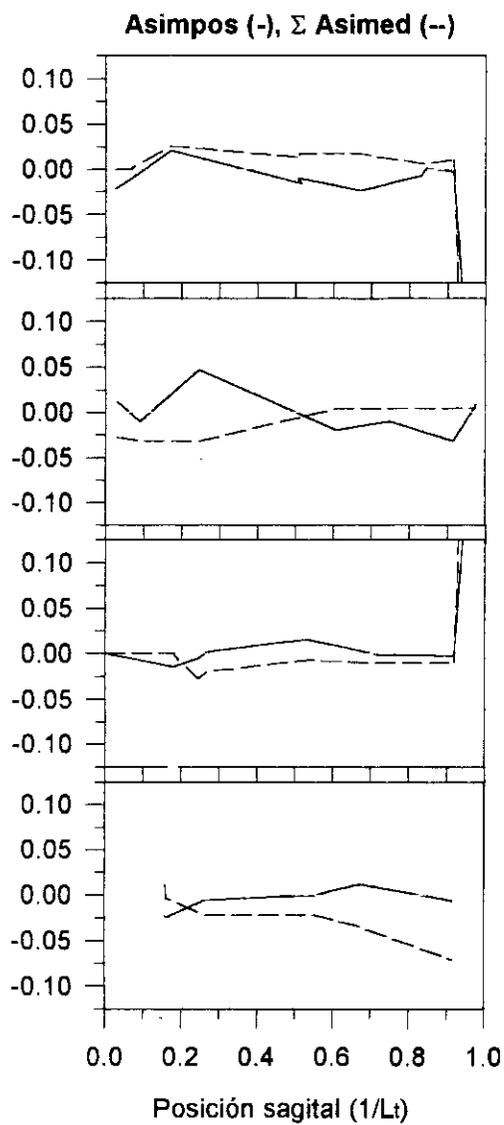
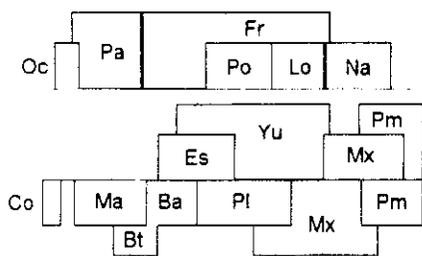


Zalophus californianus californianus

Hembra adulta

Isla San Nicolás, California

LACM 51177

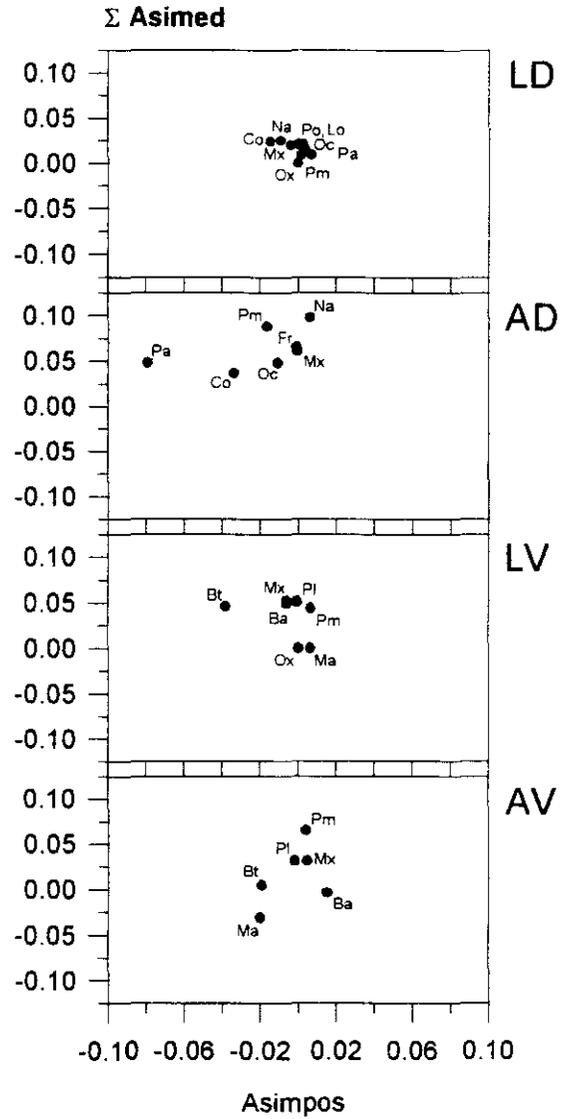
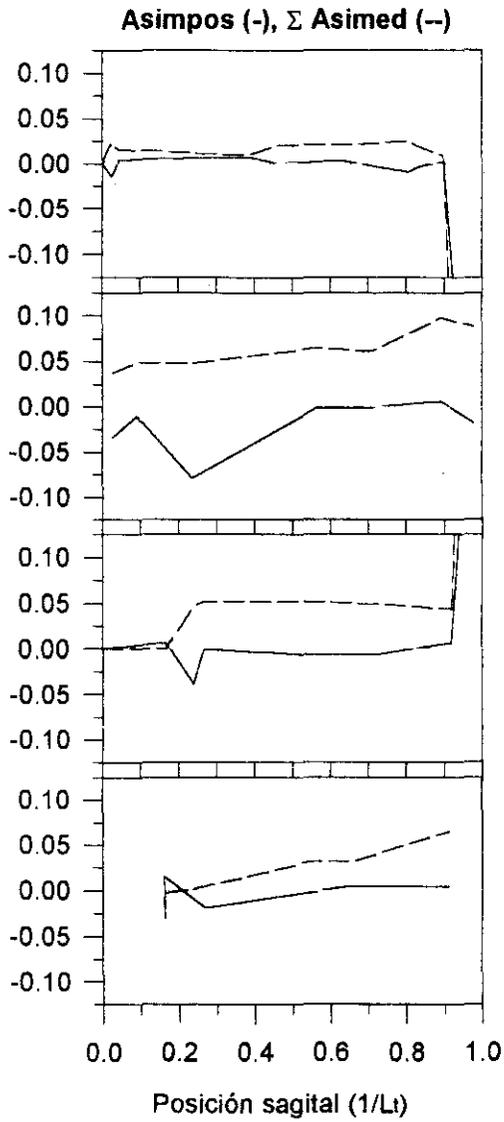
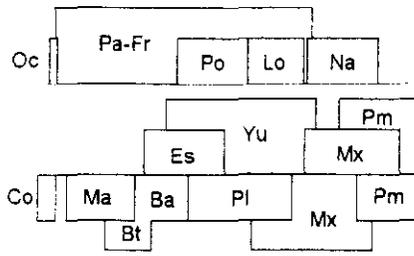


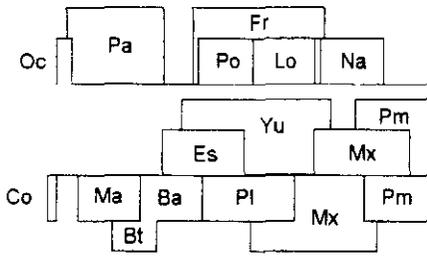
Zalophus californianus californianus

Macho adulto

Isla San Nicolás, California

LACM 52412



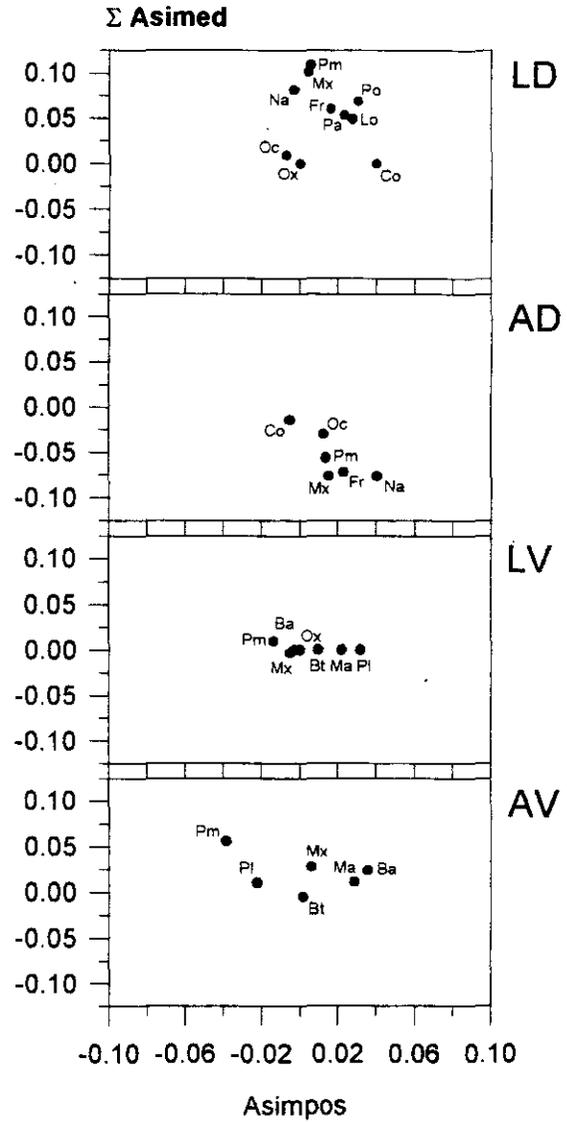
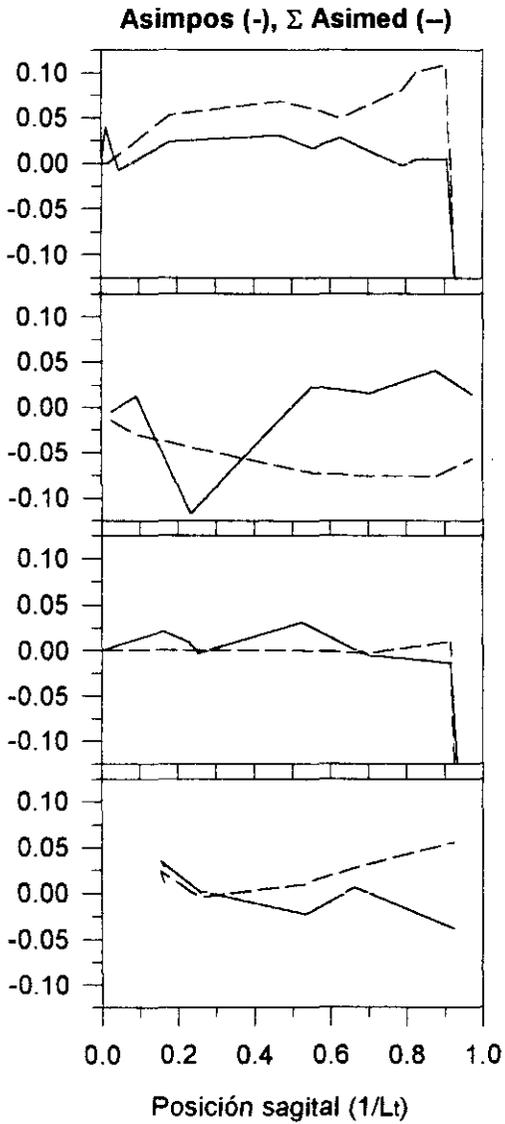


Zalophus californianus wollebaeki

Macho adulto

Abingdon, Islas Galápagos

CAS 1183

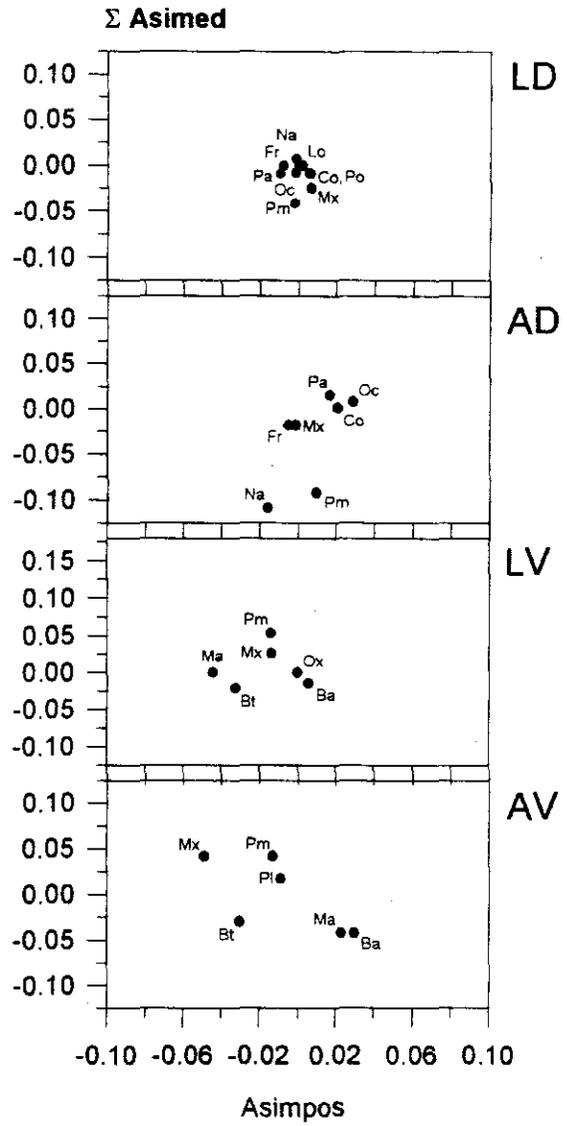
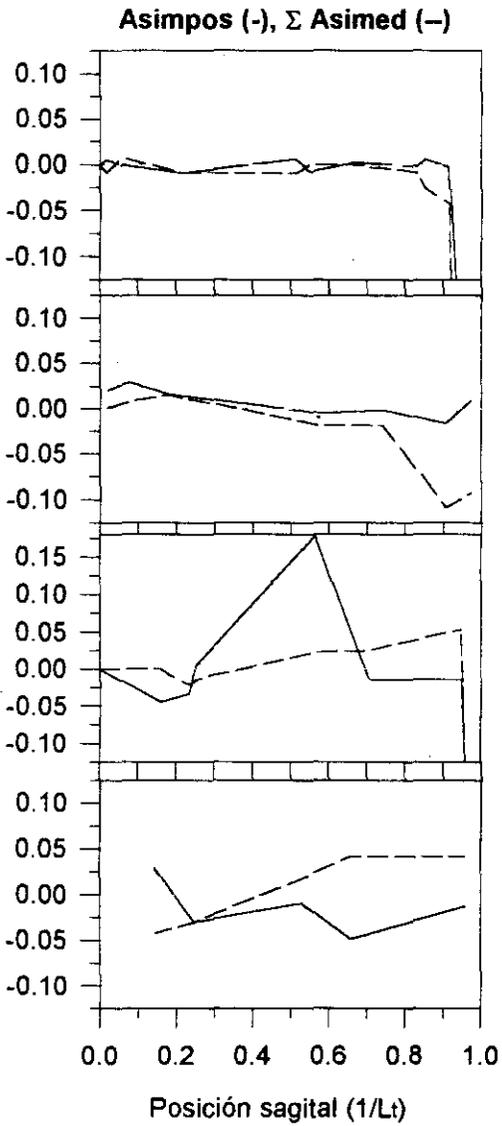
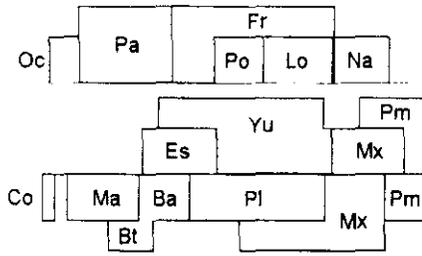


Artocephalus townsendi

Adulto

Isla Guadalupe, California

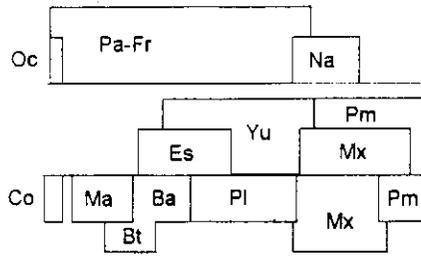
FCMM 0556



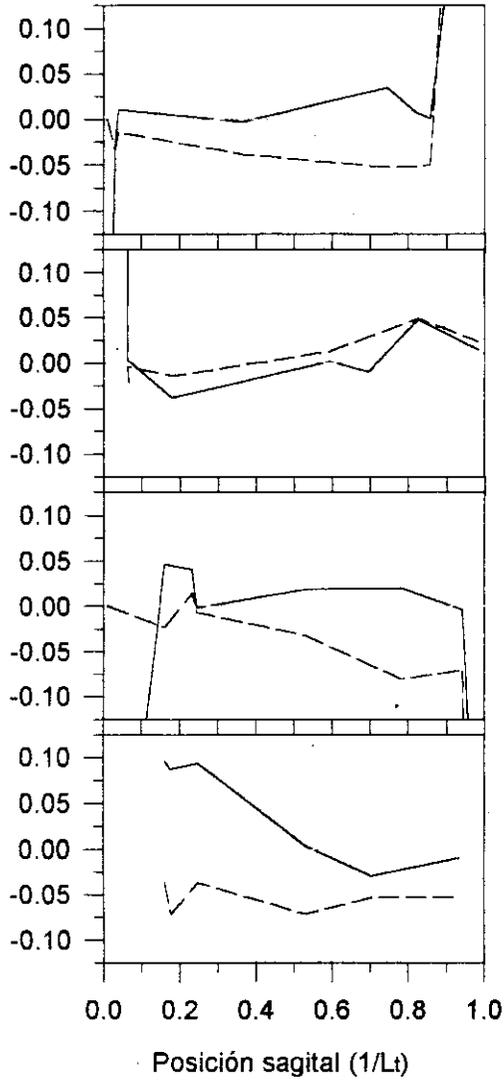
Pteronarctos godertae

Newport Lincoln County, Oregon

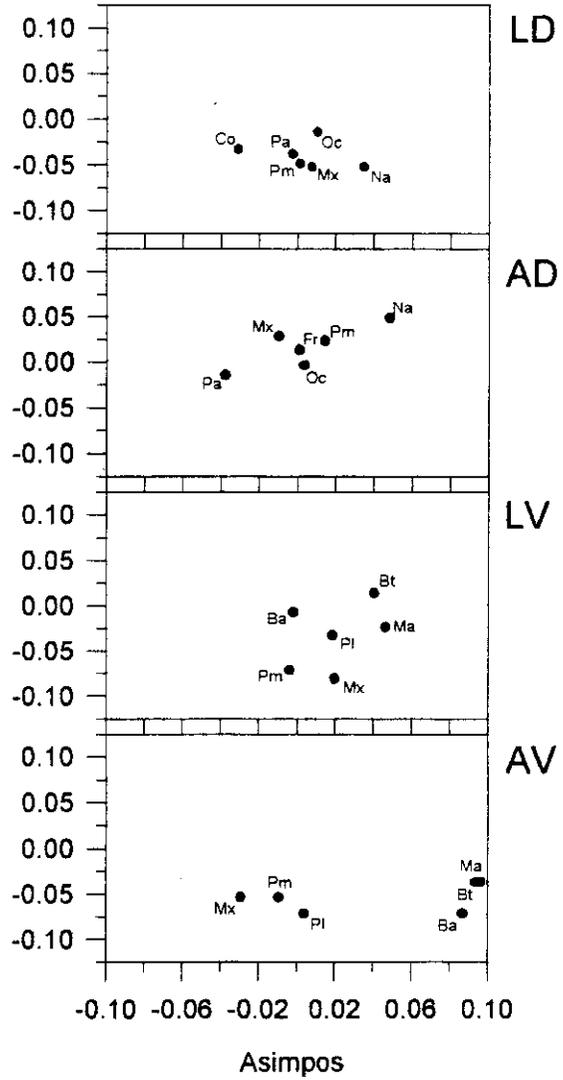
LACM 123883

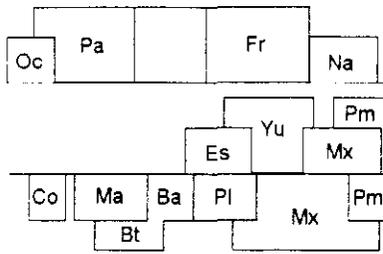


Asimos (-), Σ Asimed (--)

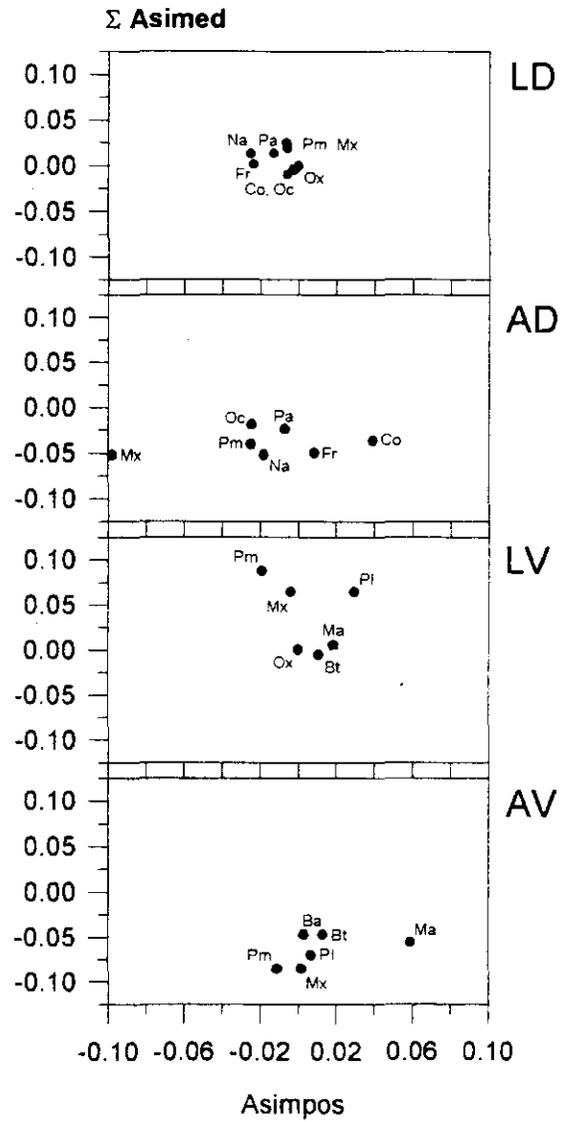
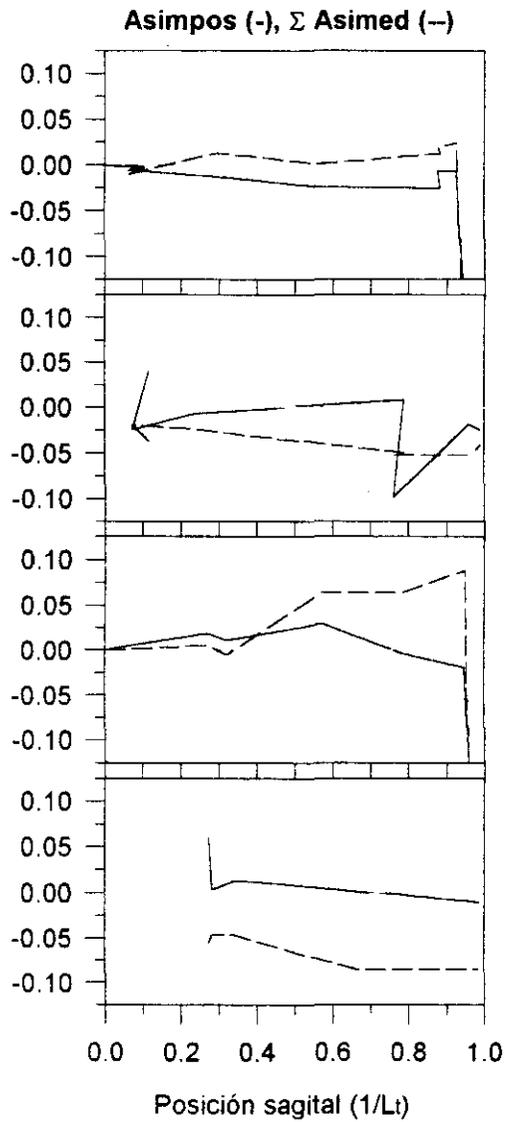


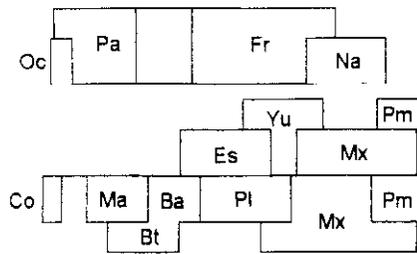
Σ Asimed





Odobenus rosmarus
 Macho cría
 Isla St. Lawrence, Alaska
 LACM M-1785



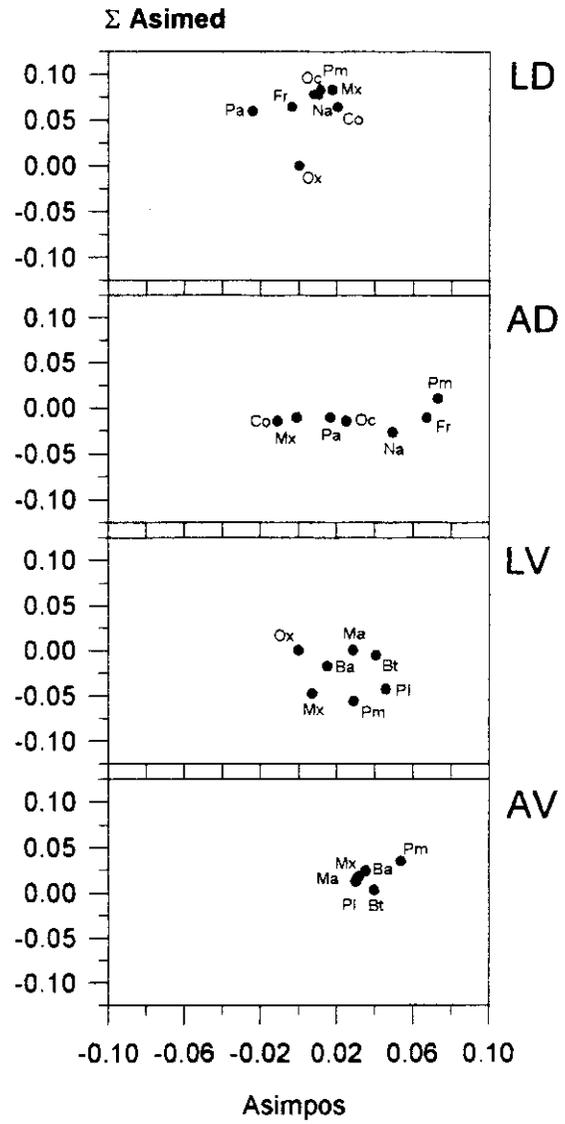
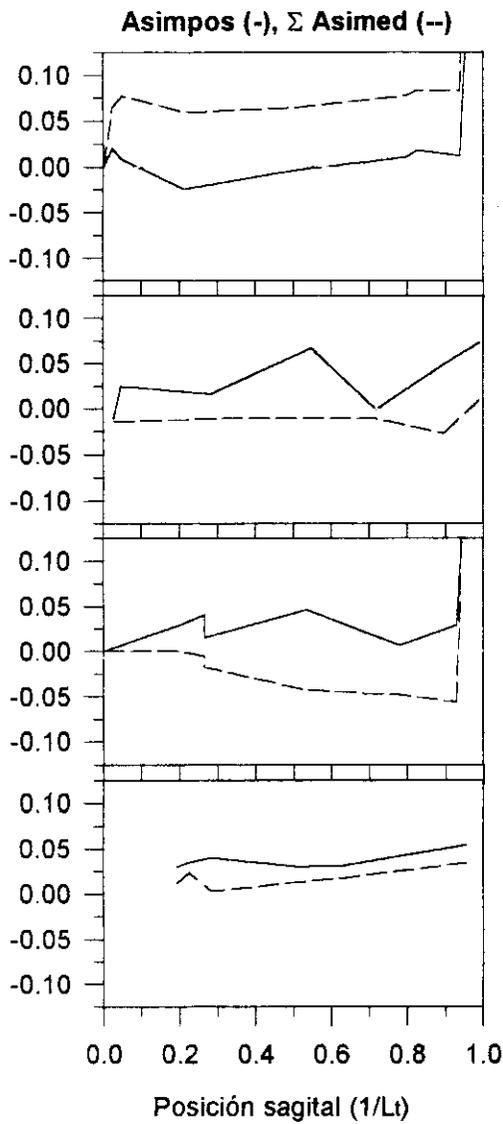


Erignathus barbatus

Adulto

Isla St. Lawrence, Alaska

LACM 52322

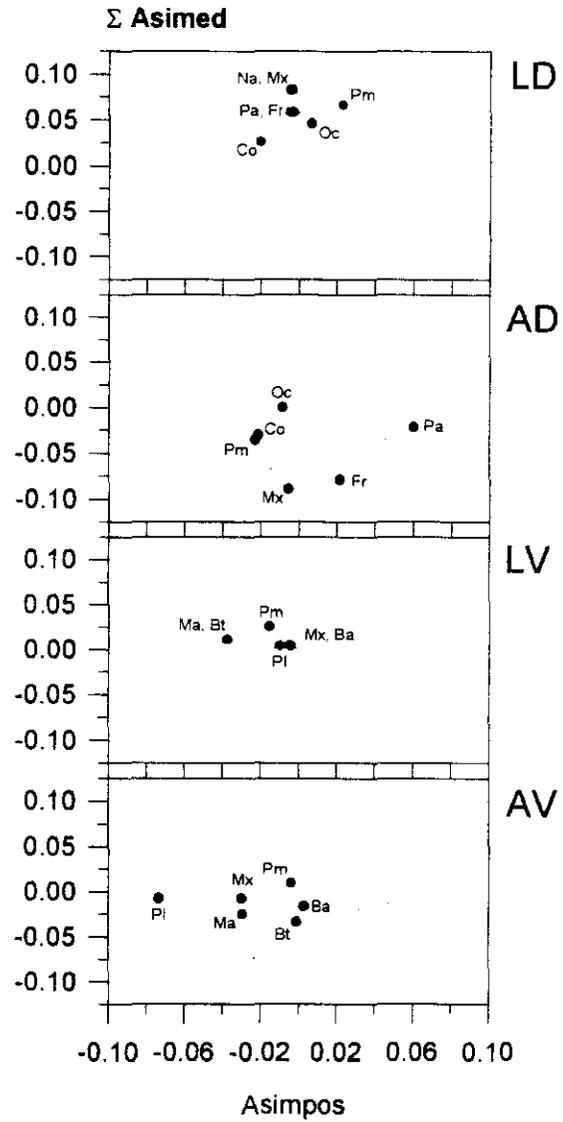
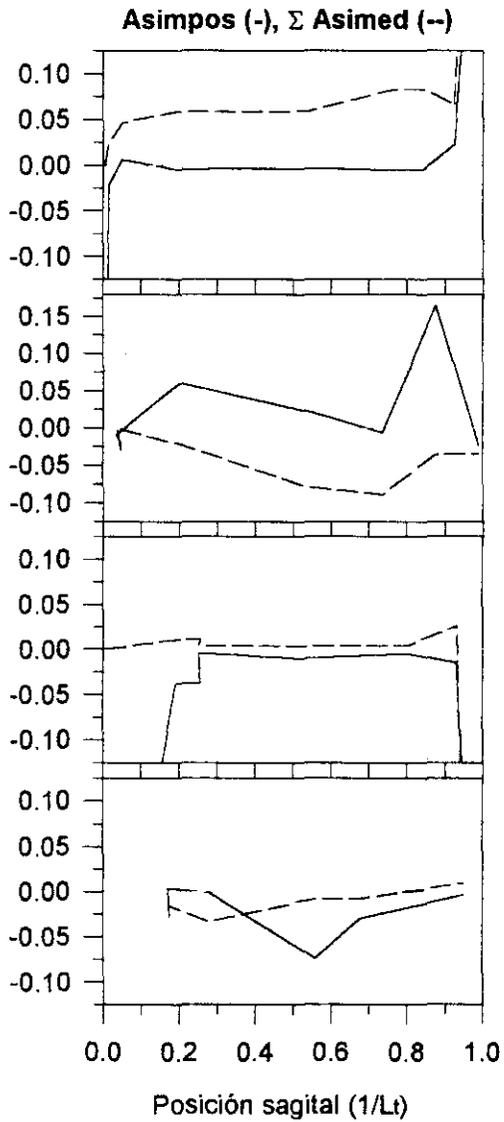
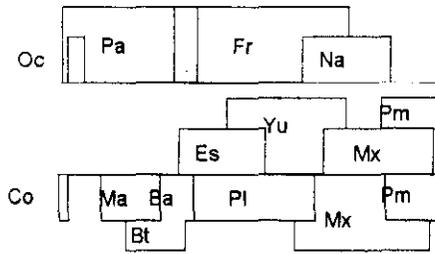


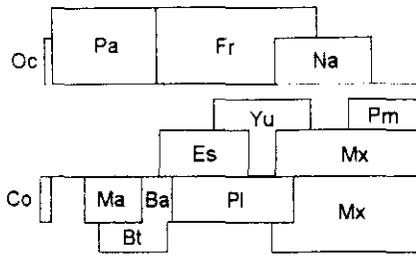
Monachus schauinslandi

Macho Adulto

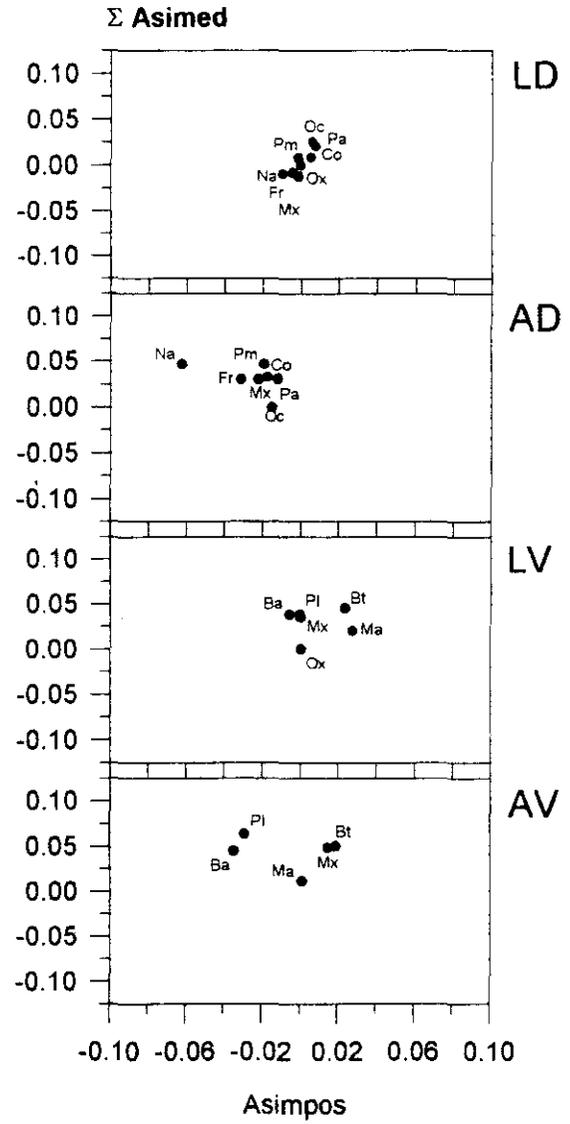
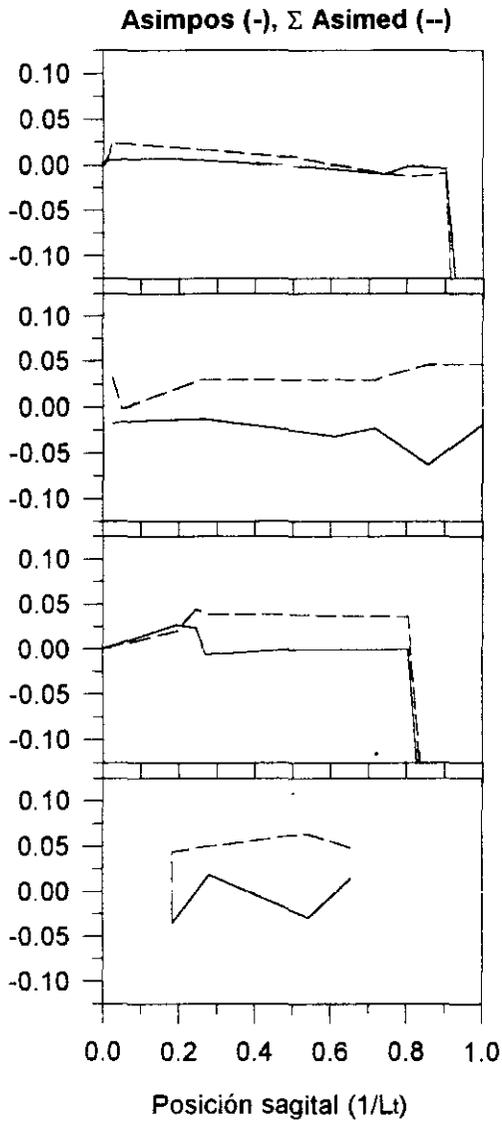
Sea Life Park, Hawaii

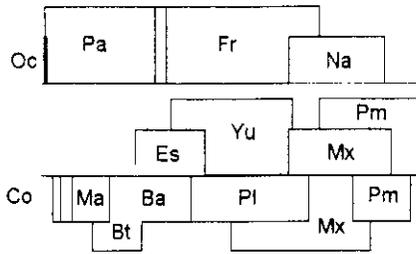
LACM 54384





Phoca vitulina
 Hembra Adulta
 Isla San Martín, California
 FCMM 0555



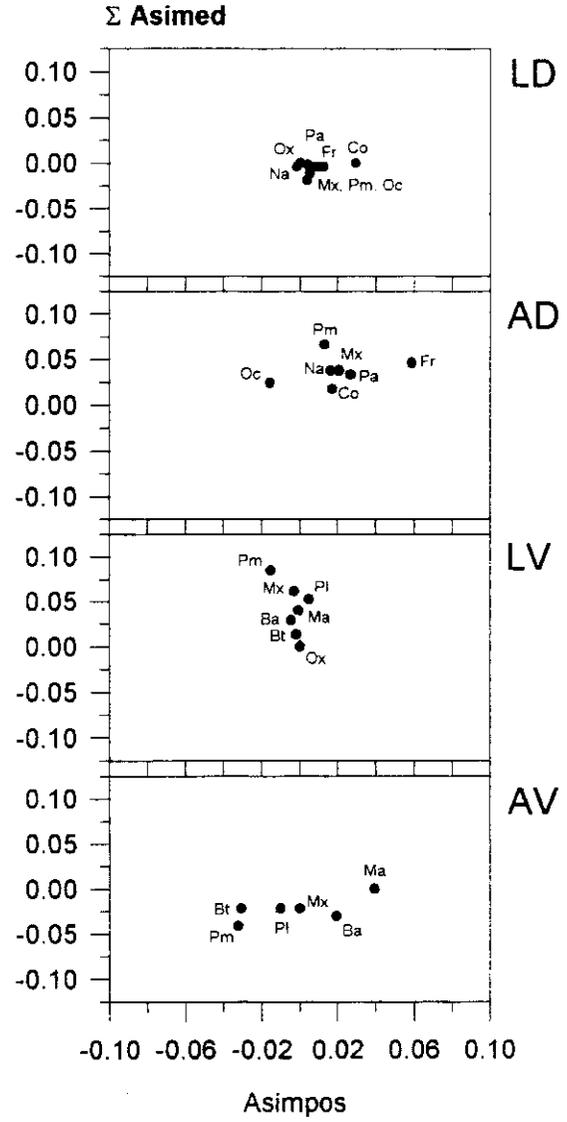
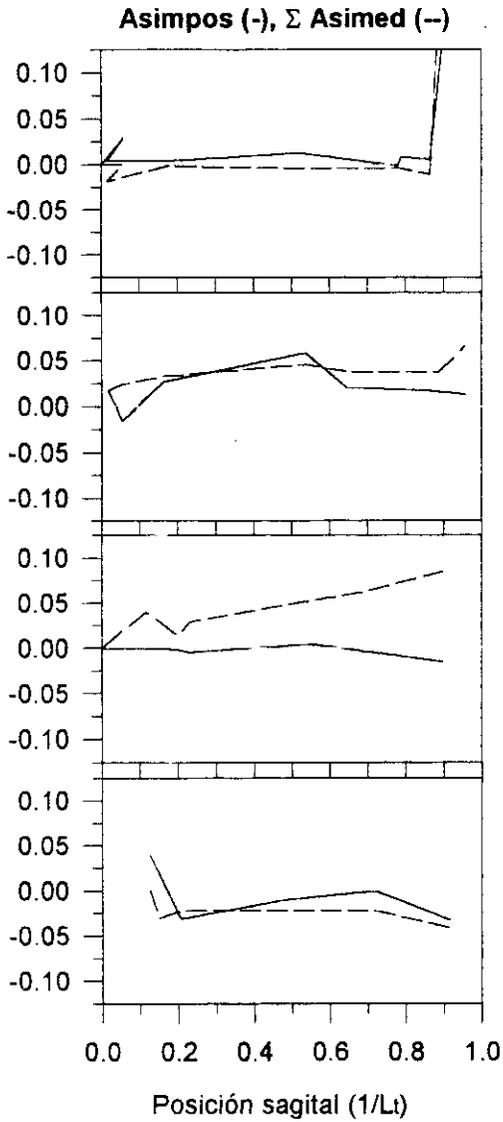


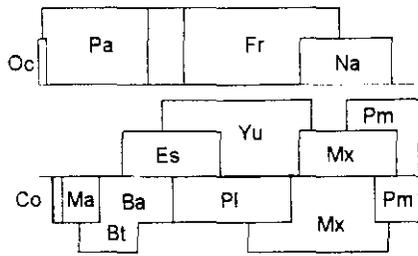
Ursus arctos nelsoni

Adulto

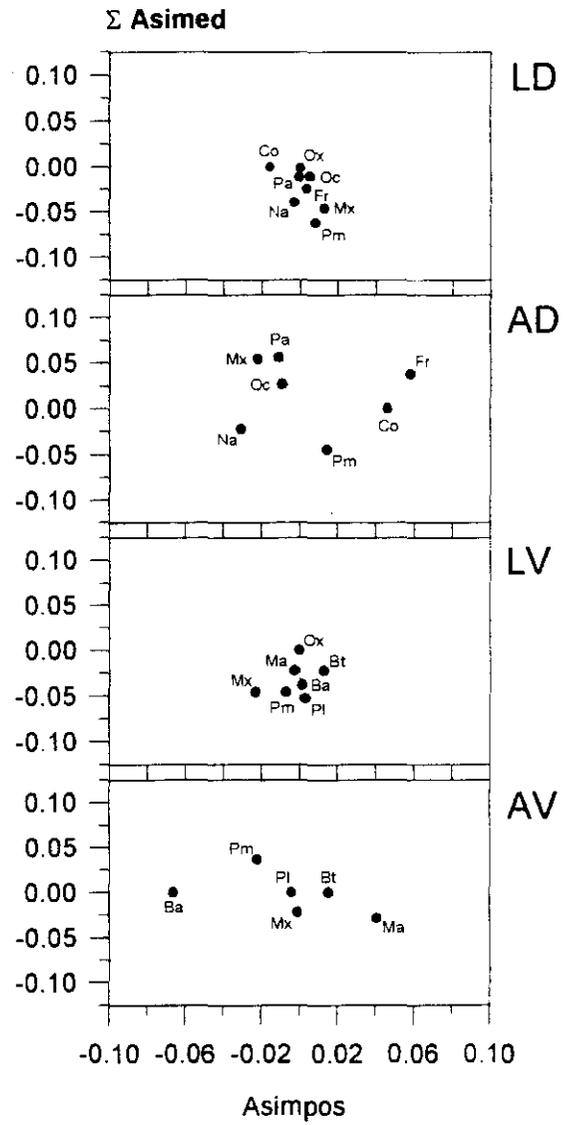
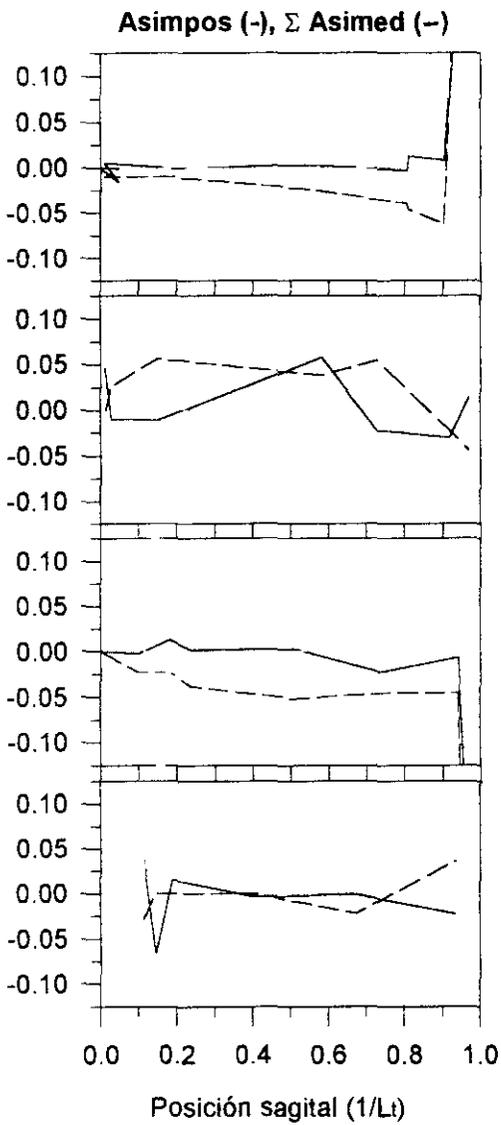
Porras de la Fuente, Coahuila

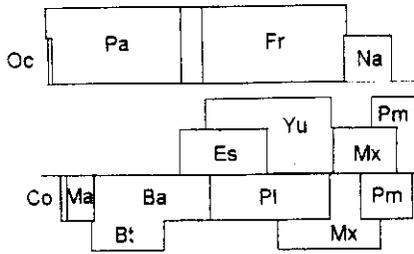
IBUNAM 3873





Procyon lotor
 Hembra Adulta
 Las Pozas, Guerrero
 IBUNAM 16010



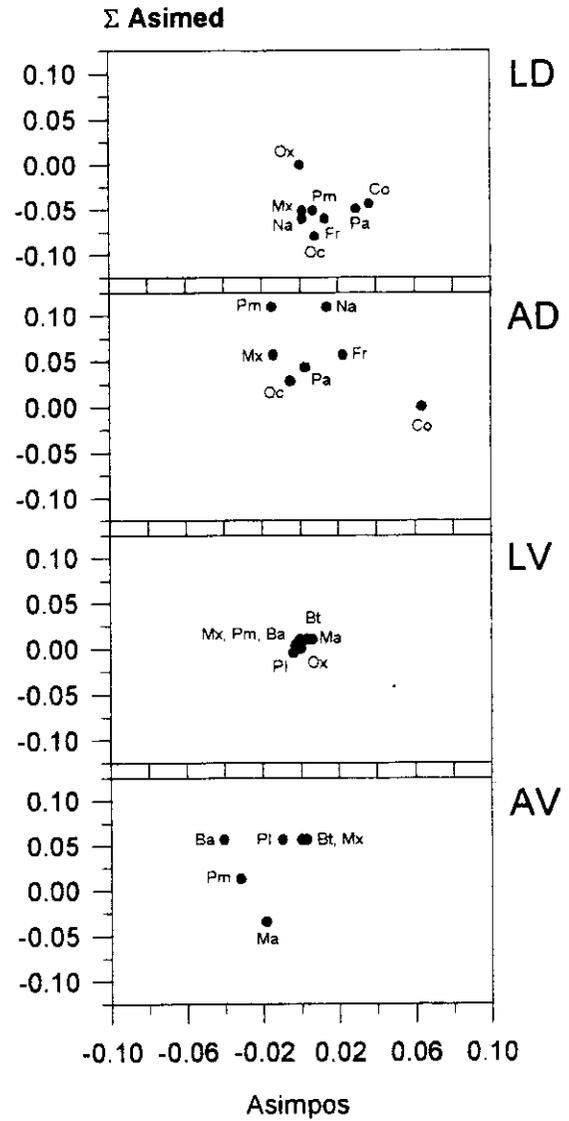
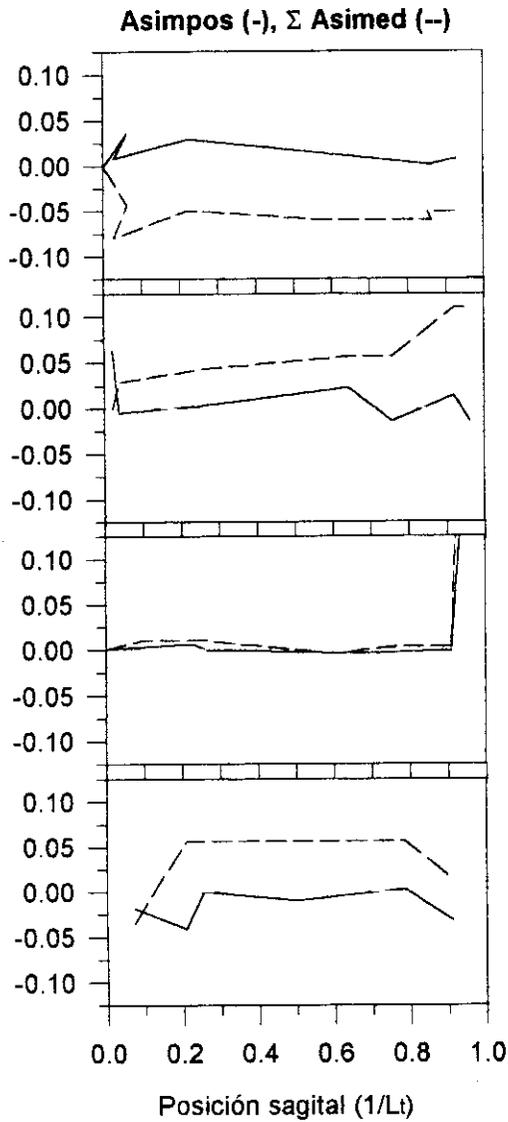


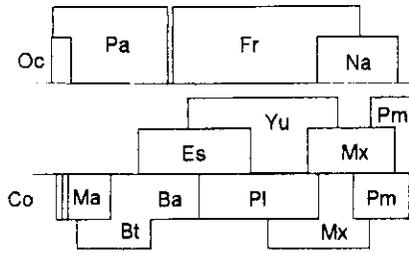
Eira barbara senex

Adulto

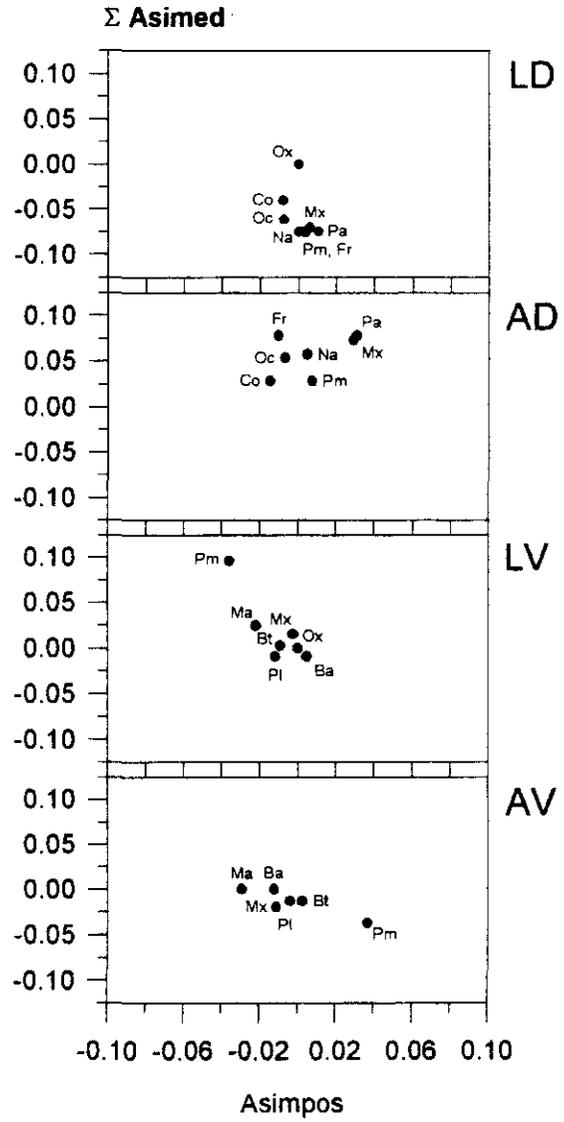
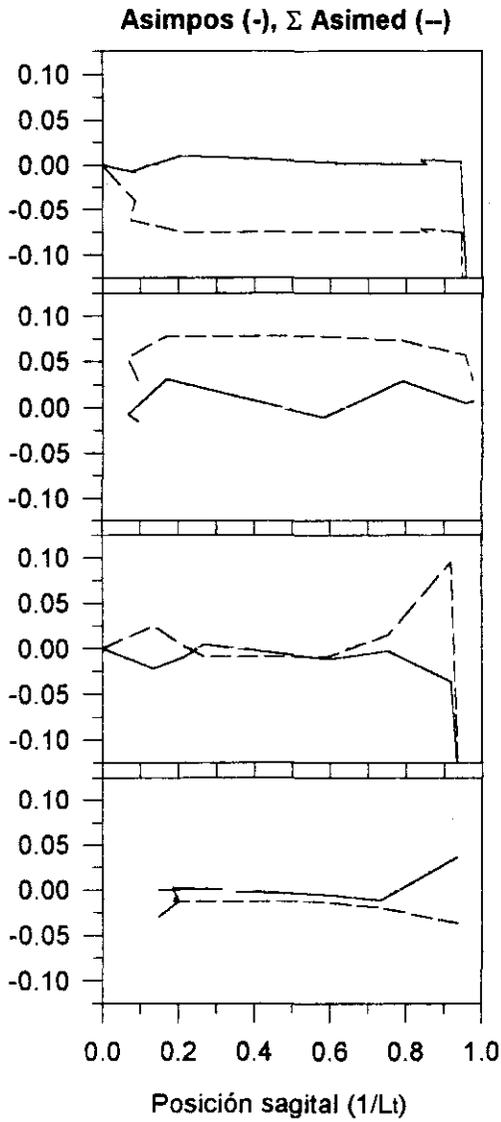
El Limón, Tamaulipas

IBUNAM 9149





Felis concolor
 Hembra Adulta
 Ocosingo, Chiapas
 IBUNAM 26622



Cuadro 6. Frecuencia de relaciones directas, inversas e indefinidas entre Asimpos y la sumatoria de Asimed en *Z. californianus* (Figura 11).

Grupo	Elemento	Directa	Inversa	Indefinida	Total
LD	Co	2	6	2	10
	Oc	4	2	4	10
	Pa	2	5	3	10
	Po	2	3	4	9
	Fr	1	4	4	9
	Lo	4	5	0	9
	Na	3	4	3	10
	Mx	4	6	0	10
	Pm	2	6	2	10
	Total	24	41	22	87
	Fracción	0.2758	0.4713	0.2529	1.0000
AD	Co	2	4	4	10
	Oc	2	6	2	10
	Pa	1	5	4	10
	Fr	2	4	3	9
	Mx	1	4	5	10
	Na	3	3	4	10
	Pm	3	4	3	10
	Total	14	30	25	69
	Fracción	0.2029	0.4348	0.3623	1.0000
LV	Ma	1	2	7	10
	Bt	1	5	4	10
	Ba	2	5	3	10
	Pl	2	5	3	10
	Mx	2	4	4	10
	Pm	2	3	5	10
	Total	10	24	26	60
	Fracción	0.1667	0.4000	0.4333	1.0000
AV	Ba	4	4	2	10
	Ma	4	5	1	10
	Bt	1	6	3	10
	Pl	0	7	3	10
	Mx	1	7	2	10
	Pm	2	4	4	10
	Total	12	33	15	60
Fracción	0.2000	0.5500	0.2500	1.000	
Total	60	128	88	276	
Fracción	0.2173	0.4638	0.3189	1.000	

Se examinó el grado de variación en la asimetría de las medidas craneales agrupadas por aparatos en *Zalophus* de acuerdo a la definición de Vázquez-Cuevas *et al.* (2000). En la caja craneana se observan los valores de Asimed y Asimpos promedio más cercanos a cero y con menos fluctuación en estas variables en machos y hembras (Figura 12). Asimed y Asimpos en el aparato auditivo de los machos y la Asimed en las hembras muestran tendencia a la direccionalidad así como un grado considerable de asimetría fluctuante. El

aparato nasal de las hembras muestra una direccionalidad y grado de asimetría fluctuante considerables en la Asimpos. La Asimpos y Asimed del aparato masticador en ambos sexos no son notables y tienen promedios cercanos a cero. Contrario a lo esperado, a excepción de la Asimpos en hembras, las partes anteriores del rostro que son las menos desarrolladas al nacer y en consecuencia las más favorecidas a los cambios (Vázquez-Cuevas *et al.*, 2000), presentan bajos niveles de asimetría. Las asimetrías terminales en promedio son distintas en los machos y las hembras y estas diferencias pueden ser un indicio de dimorfismo sexual en la asimetría y de asimetría no fluctuante. Las asimetrías terminales que tienen valores extremos corresponden a la longitud total la cual tiene una tasa de crecimiento intrínseca alta como resultado de la acumulación del crecimiento a lo largo de todo el cráneo (Vázquez-Cuevas *et al.*, 2000). El análisis de las asimetrías en machos y hembras del lobo marino común por aparatos no indica relación alguna entre el grado de asimetría, dimorfismo sexual o la forma de crecimiento descrita por Vázquez Cuevas *et al.* (2000).

Filogenia y asimetría craneal

No se observa ninguna congruencia de los dendrogramas de asimetría craneal con la filogenia de las especies siendo notable que no existe ninguna forma o nivel de agrupamiento sistemático (Figura 13). Los ejemplares de *Zalophus*, como ejemplo de variación intraespecífica, coalescen a todos los niveles del dendrograma mezclándose con especímenes de otras especies, géneros o suborden. Los dos especímenes de *Zalophus* de California que tienen valores de asimetría global similares resultan distantes en los dendrogramas y eso deriva de que la distribución de la asimetría es muy disímil. Como es de esperarse, solamente en el dendrograma de posiciones de las medidas óseas se observa cierta congruencia sistemática (Figura 13c). En este dendrograma los dos especímenes de California son muy similares y es interesante que *Z. c. wollebaeki* sea su taxón hermano. Asimismo, el que *P. lotor* se encuentre agrupado dentro de los otáridos y los fócidos y que *O. rosmarus* sea el grupo más externo dentro de los pinnípedos, puede ser indicio de monofilia en los pinnípedos. La inclusión de *F. concolor* entre los otáridos y los fócidos atenta contra esta interpretación.

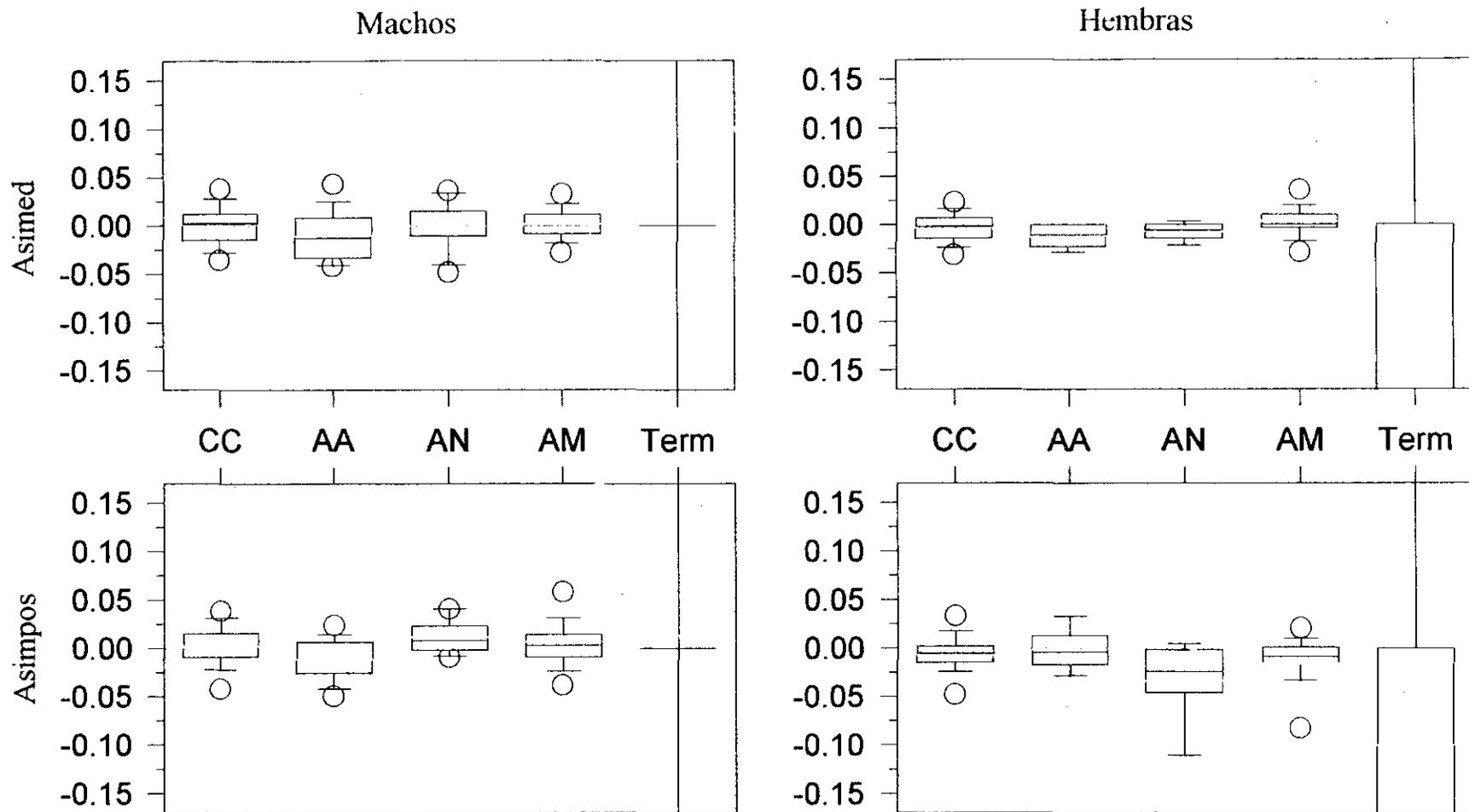


Figura 12. Diagramas de caja de la variación en Asimed y Asimpos de los aparatos craneales del lobo marino de California descritos por Vázquez-Cuevas *et al.* (2000). CC significa caja craneana, AA aparato auditivo, AN aparato nasal, AM aparato masticador y Term parte terminal del cráneo. En las cajas se indica la línea del promedio, la barra de desviación estándar y los círculos el nivel de confianza del 95%. La línea punteada señala el valor cero de asimetría.

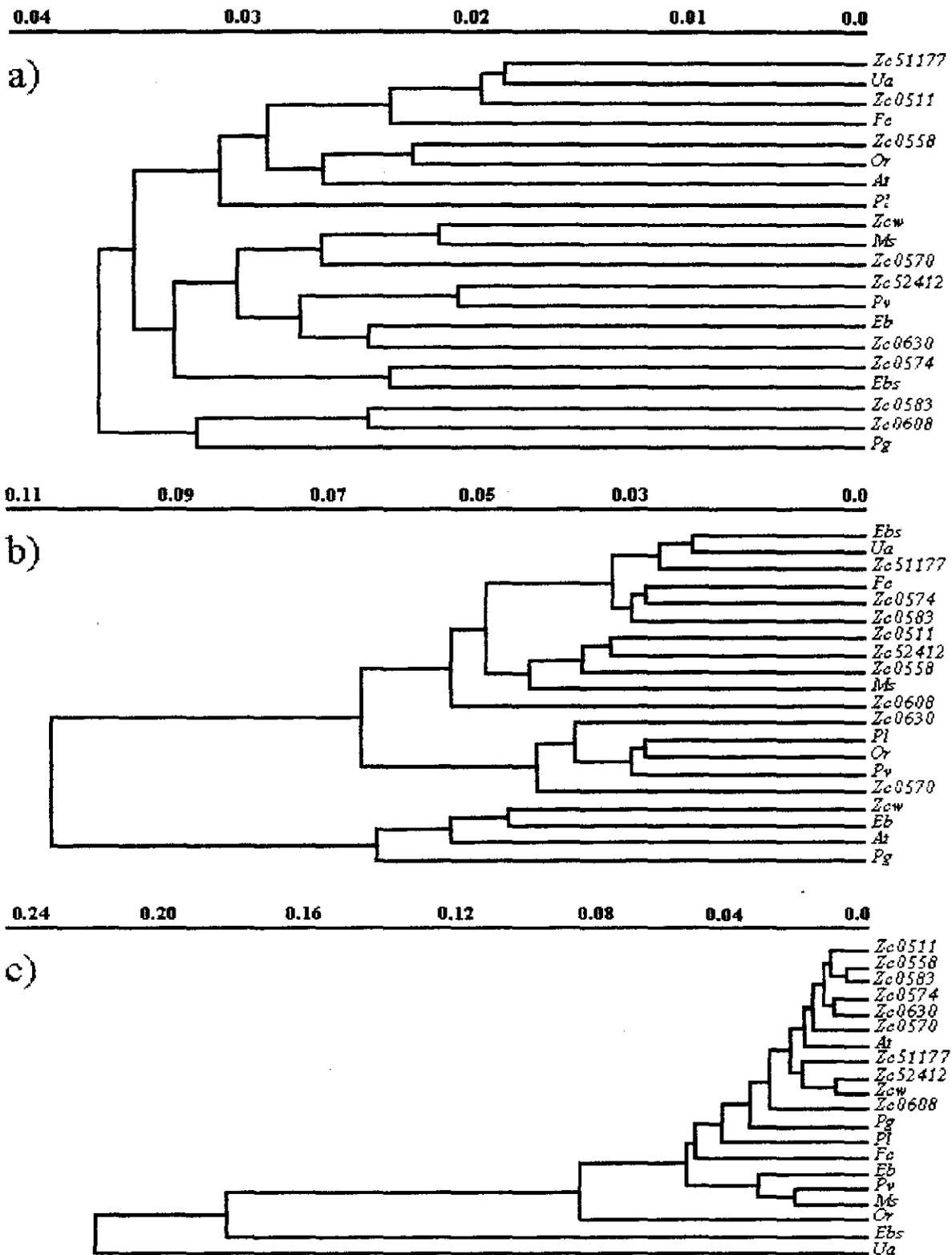


Figura 13. Dendrogramas de los especímenes generados por similitud en la distribución de Asimed (a), Asimpos (b) y de las medidas de posición (c). Las abreviaturas y los números indican la identidad de los ejemplares analizados (Cuadro 2).

DISCUSIÓN

La distribución de los niveles de asimetría craneal obtenida a partir de Asimed y Asimpos de los ejemplares analizados muestra una asimetría de tipo fluctuante *sensu* Van Valen (1962) y Parsons (1990). La menor variación obtenida en Asimed con respecto a Asimpos hace suponer que esta última podría reflejar el efecto de asimetrías de medida acumuladas. Por lo menos desde su definición, Asimpos incluye la asimetría en dos mediciones que son la anterior y posterior de un cierto elemento óseo (Figura 7). Conviene recordar que el error de medición representa una parte de la determinación de la asimetría (Cuadro 4).

Se tratan a continuación los distintos resultados sobre los niveles de asimetría obtenidos. El cráneo de *Z. californianus californianus* FCMM 0583 tiene una asimetría craneal marcada, se recolectó en 1985 y sus dientes tienen 10 estrías dentarias. Esta asociación de la edad con el año de recolecta, sugiere que este animal vivió su etapa juvenil entre 1982 y 1983, año en el que se presentó uno de los fenómenos de El Niño más severos de este siglo. El Niño es un fenómeno meteorológico y oceanográfico caracterizado por el calentamiento de aguas superficiales (Trillmich y Ono, 1991). Durante este suceso, al ocurrir un cambio en la distribución de las presas habituales de los lobos marinos, se produce un estrés alimenticio que afecta negativamente el crecimiento postnatal (Boness *et al.*, 1991). La alta dispersión observada en *Otaria byronia*, en el norte de Chile entre 1982 y 1983, que puede asociarse a un alivio de la competencia intraespecífica por la búsqueda de alimento (Guerra y Portflitt, 1991), hace suponer que la necesidad de los lobos marinos para cubrir gastos metabólicos de crecimiento puede originar una situación de estrés generalizado que afecta su desarrollo. Pankakoski (1985) observó igualmente una asociación de la disminución del índice de crecimiento (peso/edad del individuo) y el mayor grado de asimetría fluctuante con insuficiencia alimenticia en las ratas almizcleras de Finlandia.

El alto nivel de asimetría en el cráneo del lobo fino de Guadalupe, *A. townsendi*, examinado, pudiera asociarse, casi *a priori*, a un grado de heterocigosis pequeño ya que esta especie se explotó desde finales del siglo XVIII al grado de considerarse extinta. A pesar de este severo cuello de botella (Hubbs, 1956a y 1956b, citado por Torres, 1991), el lobo fino de Guadalupe presenta altos niveles de variación genética en comparación con otras especies de pinnípedos que atravesaron por situaciones similares (Bernardi *et al.*, 1998). No se ha determinado, sin embargo, el grado de heterocigosis como tal ni si la variación encontrada se encuentra en equilibrio neutral, es decir, qué tanto la variación genética se ha afectado por la reducción poblacional. Como en el caso del ejemplar FCMM 0583, el ejemplar examinado de *A. townsendi* pudo haber estado en crecimiento durante el fenómeno de El Niño de 1982 y su asimetría marcada puede derivar de esto.

La elevada asimetría craneal en *M. schauinslandi* puede relacionarse mejor con un nivel de heterocigocidad bajo asociado a un cuello de botella más severo del que la especie no parece recuperarse, a diferencia del lobo fino de Guadalupe (Bernardi *et al.*, 1998; Winning, 1998). La alta mortalidad infantil, proporción sexual inclinada hacia los machos y disminución de las poblaciones de la foca

hawaiana (Winning, 1998) hacen de esta especie un candidato interesante para efectuar estudios de asimetría fluctuante. Aparte, sería interesante hacer investigaciones donde se relacione la asimetría craneal con la capacidad de los fócidos para efectuar inmersiones más profundas y de mayor duración en comparación con los otáridos (Zapol, 1987; King, 1983).

La asimetría craneal de *O. rosmarus* sólo puede relacionarse con dificultades en la toma de medidas ocasionadas por la movilidad de los huesos en la región del rostro y que deriva de una extracción de los dientes caninos. La asimetría observada en el fósil *P. godertae* muy probablemente resulta de deformaciones causadas por la presión a la que se sometió el cráneo durante el proceso de fosilización. Sobre la notable Asimpos de *P. vitulina*, *E. barbatus* y *E. barbara senex* no es posible establecer vínculos con otros factores.

La baja asimetría de los dos ejemplares de *Z. californianus californianus* procedentes de la Isla San Nicolás, California, puede atribuirse al menor grado de contaminación y perturbación humana en general (Figuras 8 y 9). El aparente incremento de la asimetría craneal de los lobos marinos de California durante las últimas décadas, puede asociarse con el mayor estrés provocado por el incremento de la perturbación humana en el mar como el aumento en el tráfico de embarcaciones, el acelerado desarrollo de la industria pesquera y el mayor número de fábricas que vierten desechos tóxicos al océano. En adición al estrés causado por las actividades del hombre, existen fenómenos naturales, como El Niño, capaces de ejercer efectos directos o indirectos que favorecen el desarrollo de la asimetría en los organismos marinos. Como en el caso de las ratas almizcleras de Finlandia, una relación del nivel de asimetría craneal con factores ambientales se puede detectar a nivel poblacional (Pankakoski, 1985) más que individual como se hace aquí. En general, los resultados ilustran bien la necesidad de un estudio poblacional de la asimetría craneal en los lobos marinos de California.

Los valores menores tanto de Asimed como Asimpos observados en los machos en comparación con las hembras sugieren una asociación de la asimetría con el dimorfismo sexual y el desarrollo diferencial del cráneo de la especie (Lowry y Folk, 1990; Crespo, 1984; Orr y Helm, 1989). Vázquez Cuevas (1993) reportó que el cráneo de los machos, de *Z. californianus californianus* además de ser más asimétrico, se desarrolla más, crece más rápido y presenta reabsorción ósea al alcanzar la talla máxima mientras que el de las hembras tiene un crecimiento menor y de tasa más uniforme que se acerca a la estabilización. Esto permite suponer una predisposición ontogénica, distinta entre sexos, a fenómenos que generan asimetría. Un análisis de varianza mostró que, especialmente en Asimpos, el sexo es un componente de variación importante en la asimetría craneal. Los resultados de este trabajo, sin embargo, indican que el nivel de asimetría relativo es mayor en las hembras (Cuadro 5) lo que implica que si la asimetría es más evidente a simple vista en los machos, hay un desacoplamiento entre la asimetría absoluta y medidas relativas como Asimed y Asimpos. Este desacoplamiento puede deberse a que algunos elementos óseos grandes, como los del puente frontal, sean muy asimétricos en los machos mientras que en las hembras, la asimetría se distribuye en forma más o menos uniforme. Esta dificultad reclama de un estudio en el que se realice una comparación entre

medidas absolutas y relativas de asimetría de la que se obtenga información acerca de los ajustes ontogénicos de la asimetría.

El menor grado de asimetría fluctuante de los carnívoros terrestres con respecto a los pinnípedos (Cuadro 5) puede deberse a que la locomoción en tierra soporta menos los altos niveles de asimetría como lo mostró el experimento de Manning y Ockenden (1994). La mayor asimetría en los carnívoros marinos también puede ser el rastro de una incipiente asimetría direccional como se observa en el aparato auditivo de *Z. californianus californianus*. Puede pensarse así que la asimetría direccional puede originarse como resultado de condiciones en las que hay tolerancia a la existencia de asimetría fluctuante que resulta adaptativa una vez que se presenta con cierta frecuencia e intensidad. Este sería un caso de selección negativa que puede ser adaptativa como postula la teoría neutralista de la evolución (Kimura, 1981).

Los valores de asimetría más altos en los elementos óseos relacionados con funciones mecánicas de masticación y sostén de la cabeza (LLEs, ALEs, ALYu, AVMa, AVBa, ADPa, ADNa, ADPm y AVPm; Figura 10) sugieren que la lateralidad en la conducta de los animales al masticar o mantener la cabeza en determinada posición puede tener relación con la pérdida de simetría. Con base en esto, es posible proponer que la asimetría de estas medidas se inicia después del nacimiento en relación con que se desarrollan relativamente tarde, a excepción del parietal (Moore, 1981; Vázquez-Cuevas *et al.*, 2000). La tendencia hacia la direccionalidad en el aparato auditivo de hembras y machos quizá se relacione con la audición subacuática (Figura 10). En general, estos resultados también muestran la necesidad de un estudio específico sobre la ontogenia de la asimetría en el que se ponga atención al sexo, la ontogenia y el estado reproductivo de los animales. El reporte de Alados *et al.* (1995) sobre la asimetría craneal en las gacelas sugiere análisis similares. Uno de los hechos que alienta a tomar en cuenta el estado reproductivo de los individuos es que las hembras, al regresar de sus viajes de alimentación, identifican a su cría básicamente por medio de vocalizaciones (Peterson y Bartholomew, 1967). Esta necesidad de las hembras de reconocer a su propia cría entre muchas otras, aunada a la modificación de las estructuras óseas del oído para lograr una audición aceptable en los medios terrestres y acuáticos, posiblemente involucre un desarrollo del aparato auditivo diferenciado por sexos.

Por contraste, en la caja craneana se observa que Asimpos y Asimed son cercanas a cero en ambos sexos. Esto puede deberse a que la caja craneana, al ser la parte más desarrollada cerca del nacimiento (Moore, 1981), se expone menos a perturbaciones durante el crecimiento.

La relación directamente proporcional entre las desviaciones de Asimed y Asimpos, como medidas de asimetría fluctuante, en las hembras de *Z. californianus californianus* (Figura 8) sugiere la existencia de un mecanismo encargado de estabilizar las pérdidas de simetría permitiendo así conservar el desarrollo de una simetría global del cráneo. En los machos no se observa un patrón claro de relación entre asimetrías fluctuantes de medida y posición (Figura 8) debido tal vez a las variaciones inducidas por el grado de heterocigosidad y de dominancia social. Por ser *Z. californianus californianus* una especie poliginica, la heterocigosidad y la dominancia social son factores más variables en los machos

que las hembras y que predisponen su sensibilidad a perturbaciones que generan asimetría (Teska *et al.*, 1990). La prueba de esta hipótesis requiere igualmente de una muestra de cráneos mucho más amplia en la que simultáneamente se hagan análisis genéticos y patológicos de los animales.

En la distribución de la asimetría a lo largo del cráneo, aunque se observa que cada espécimen tiene un perfil único de Asimpos y Asimed, se detecta una relación en la que hay una compensación de modo que el cráneo tiene una simetría global (Figura 11). Esta relación permite identificar elementos óseos que generan asimetría y elementos óseos que la compensan siendo este papel variable en los distintos especímenes (Cuadro 6). Aparte, el análisis de varianza mostró que el mayor componente de variación es entre medidas y el análisis de cúmulos no identificó ninguna información filogenética en la asimetría craneal. Aunque el reconocimiento de la forma y proporción de las estructuras óseas del cráneo son guías importantes para la identificación de especies (Ito, 1985) los dendrogramas generados con los valores de similitud en la distribución de Asimpos y Asimed no presentan ninguna relación filogenética. Ese resultado indica que la asimetría fluctuante por sí sola no es una herramienta adecuada para estos fines. Posiblemente, el análisis del grado de asimetría direccional, como se observa en los odontocetos (Howell, 1930), sirva para establecer relaciones de filogenia.

Todo esto indica que la asimetría craneal resulta esencialmente de un conjunto de accidentes ontogénicos aleatorios que, sin embargo, están sujetos a una restricción global durante el desarrollo. En general, estos resultados muestran bien que el desarrollo del cráneo no es un proceso programado genéticamente sino un proceso dinámico autorganizado y autoregulado (Webster y Goodwin, 1996).

CONCLUSIONES

La distribución de las medidas de asimetría en los cráneos de los pinnípedos y carnívoros terrestres utilizados en este trabajo muestra una asimetría esencialmente de tipo fluctuante. En el caso de algunas estructuras relacionadas con la masticación y el sostén de la cabeza, como se observa en *Z. californianus*, hay una asimetría marcada que puede derivar de la ontogenia de sus funciones mecánicas. En el aparato auditivo, igualmente observado en *Z. californianus*, se insinúa una asimetría direccional que pudiera derivar de la adaptación al medio acuático.

En *Z. californianus* se observa que la asimetría fluctuante presenta variación entre medidas y entre sexos pero no entre individuos. Algunos resultados sobre el nivel de asimetría fluctuante en todos los especímenes analizados parecen relacionarse con factores de estrés ambiental natural, como el fenómeno de El Niño, de origen humano, como el incremento de la perturbación antropogénica en el mar y de efectos de la sobreexplotación en la estructura genética de las poblaciones. Una caracterización apropiada de la asimetría y su vínculo con factores ambientales en estos casos, depende de realizar estudios con muestreos amplios en los que se compare y analice la variación geográfica y temporal y en los que se incluyan datos genéticos, toxicológicos y patológicos de los ejemplares analizados. Especies que atraviesan por cuellos de botella severos, como la foca monje de Hawai y el lobo fino de Guadalupe, pueden ser muy informativas sobre los efectos ambientales en la asimetría craneal.

No existe ninguna regularidad filogenética en la asimetría craneal fluctuante de los carnívoros examinados y sería necesario probar si la hay en los componentes de asimetría direccional como ocurre en los odontocetos.

Las variaciones en la asimetría craneal en general, sugieren que ésta deriva de perturbaciones únicas y aleatorias en la ontogenia que se compensan con el desarrollo de asimetría en algunos elementos óseos para mantener una simetría general. Esto se contrapone a la idea de que la ontogenia es un proceso programado genéticamente.

REFERENCIAS

- Alados, C. L., Escós, J. y Emlen, J. M. 1995. Fluctuating asymmetry and fractal dimension of the sagittal suture as indicators of inbreeding depression in dama and dorcas gazelles. *Canadian Journal of Zoology* 73: 1967-1974.
- Árnason, U., Bodin, K., Gullberg, A., Ledje, C. y Mouchaty, S. 1995. A molecular view of pinniped relationships with particular emphasis on the true seals. *Journal of Molecular Evolution* 4: 78-85.
- Aryan, I. R. 1993. Asymmetry in the skulls of California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Marine Mammal Science* 9(2): 190-194.
- Barnes, L. G. 1989. A new Enaliarctine pinniped from the Astoria Formation, Oregon, and a classification of the Otariidae (Mammalia: Carnivora). Natural History Museum of Los Angeles County. Contributions in Science. 403. 26 pp.
- Berta, A. y Wyss, A. R. 1994. Pinniped phylogeny. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 29: 33-56.
- Bernardi, G., Fain, S. R., Gallo-Reynoso, J. P., Figueroa-Carranza, A. L. y Le Boeuf, B. J. 1998. Genetic variability in Guadalupe fur seals. *The Journal of Heredity* 89: 301-305.
- Boness, D. J. y Bowen, W. D. 1996. The evolution of maternal care in pinnipeds. *BioScience* 46(9): 645-654.
- Boness, D. J., Oftedal, O. T. y Ono, K. A. 1991. The effect of El Niño on pup development in the California sea lion (*Zalophus californianus*) I. Early postnatal growth. En: Trillmich, F. y Ono, K. A. (eds). *Pinnipeds and El Niño*. Springer-Verlag. Berlín. pp 173-179.
- Brüggemann, K. J. 1993. La ciudad de Tajín. *Arqueología Mexicana* 1(5): 26-30.
- Cabrera, C. R. y Cowgill, G. 1993. El templo de Quetzalcóatl. *Arqueología Mexicana* 1(1): 21-26.
- Carrasco, V. R. 1994. El gobernante de rostro escarificado de Kabah. *Arqueología Mexicana* 1(5): 75-77.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. y Albon, S. D. 1982. Reed deer. Behavior and Ecology of two sexes. Edinburgh University Press. Chicago, Ill. 378 pp.
- Cothran, E. G., Chesser, R. K., Smith, M. H. y Johns, P. E. 1983. Influences of genetic variability and maternal factors on fetal growth in white-tailed deer. *Evolution* 37(2): 282-291.

- Crespo, E. A. 1984. Dimorfismo sexual en los dientes caninos y en los cráneos del lobo marino del sur, *Otaria flavescens* (Shaw) (Pinnipedia, Otariidae). Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales 13(25): 245-254.
- Crisci, J. V. y López, A. T. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaria General de la Organización de Estados Americanos. Washington, DC. 132 pp.
- De Blase, A. F. y Martin, R. E. 1981. A manual of mammalogy with keys to families of the world. Wm. C. Brown Company Publishers. Dubuque, Iowa. 436 pp.
- De Muizon, C. 1981. El gran viaje de las focas. Mundo Científico 1: 663-665.
- Evans, W. E. y Haugen, R. M. 1963. An experimental study of the echolocation ability of a California sea lion, *Zalophus californianus* (Lesson). Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 62: 165-175.
- Garten, C. T. 1976. Relationships between aggressive behavior and genetic heterozygosity in the oldfield mouse *Peromyscus polionotus*. Evolution 30: 59-72.
- Guerra, C. G. y Portflitt, K. G. 1991. El Niño on pinnipeds in northern Chile. En: Trillmich, F. y Ono, K. A. (eds). Pinnipeds and El Niño. Springer-Verlag. Berlin. pp 47-54.
- Harrison, R. J. y King, J. E. 1980. Marine mammals. The Anchor Press. London, UK. 192 pp.
- Heyning, J. E. 1997. Sperm whale phylogeny revisited: analysis of the morphological evidence. Marine Mammal Science 13(4): 596-613.
- Horikawa, H. 1994. A primitive odobenine walrus of early Pliocene age from Japan. The Island Arc 3(4): 309-328.
- Howell, A. B. 1925. Asymmetry in the skulls of mammals. Proceedings of the United States National Museum 67: 1-18 pls. 1-8.
- Howell, A. B. 1930. Aquatic mammals: their adaptations to life in the water. Charles C. Thomas. Springfield, Ill. (Reimpreso en 1970, Dover Publications. New York, NY). 337 pp.
- Iachello, F. 1986. The mysterious world of symmetry in physics. En: Gruber, B. y Lenczewski, R. (ed). Symmetries in Science II. Plenum Press. New York, NY. pp 1-17.

- Ito, T. 1985. New cranial materials of the Japanese sea lion, *Zalophus californianus japonicus* (Peters, 1866). *Journal of Mammalogy Society of Japan* 10(3): 135-148.
- Kimura, M. 1981. Possibility of extensive neutral evolution under stabilizing selection with special reference to non random usage of synonymous codons. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 78: 5773-5777.
- King, J. E. 1983. *Seals of the world*. Natural History Museum Publications. Ithaca, NY. 240 pp.
- Kowalsky, K. 1981. *Mamíferos*. Manual de teriología. H. Blume Ediciones. Madrid. 532 pp.
- Lento, G. M., Hickson, R. E., Chambers, G. K. y Penny, D. 1995. Use of spectral analysis to test hypotheses on the origin of pinnipeds. *Molecular Biology and Evolution* 12(1): 28-52.
- Lowry, M. S. y Folk, R. L. 1990. Sex determination of the California sea lion (*Zalophus californianus*) from canine teeth. *Marine Mammal Science* 6(1): 1-13.
- Manning, J. T. y Ockenden, L. O. 1994. Fluctuating asymmetry in racehorses. *Nature* 370(21): 185-186.
- Mitton, J. B. y Grant, M. C. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 479-499.
- Moller, A. P. 1992. Parasites differentially increase the degree of fluctuating asymmetry in secondary sexual characters. *Journal of Evolutionary Biology* 5: 691-699.
- Moller, A. P. 1996. Parasitism and developmental instability of hosts: a review. *Oikos* 77: 189-196.
- Moller, A. P. 1997. Developmental stability and fitness: a review. *American Naturalist* 149(5): 916-932.
- Moore, W. J. (1981) *The mammalian skull*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 369 pp.
- Morris, F. W. 1996. Diseños e indumentaria mayas. *Arqueología Mexicana* 3(17): 48-53.
- Ness, A. R. 1967. A measure of asymmetry of the skulls of odontocete whales. *Journal of Zoology London* 153: 209-221.

- O'Brien, S. J., Roelke, M. E., Marker, L., Newman, A., Winkler, C. A., Meltzer, D., Colly, L., Evermann, J. F., Bush, M. y Wildt, D. E. 1985. A genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science* 227: 1428-1434.
- O'Brien, S. J., Wildt, D. E., Bush, M., Caro, T. M., FitzGibbons, C., Aggundey, I. y Leakey, R. E. 1987. East African cheetahs: Evidence for two population bottlenecks?. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 84: 508-511.
- O'Brien, S. J. y Evermann, J. F. 1988. Interactive influence of infectious disease and genetic diversity in natural populations. *Trends in Ecology and Evolution* 3(10): 254-359.
- Orr, R. T. y Helm, R. C. 1989. *Marine mammals of California*. University of California Press: Berkeley, Cal. 93 pp.
- Owen, R. D. y McBee, K. 1990. Analysis of asymmetry and morfometric variation in natural populations of chromosome-damaged mice. *Texas Journal of Science* 42: 319-332.
- Palmer, A. R. y Strobeck, C. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 391-421.
- Palmer, A. R. 1996. Waltzing with asymmetry. *BioScience* 46(7): 518-532.
- Pankakoski, E. 1985. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats. *Journal of Mammalogy* 66(1): 52-57.
- Parsons, P. A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biological Review* 65: 131-145.
- Pemberton, J. M., Albon, S. D., Guinness, F. E., Clutton-Brock, T. H. y Berry, R. J. 1988. Genetic variation and juvenile survival in red-deer. *Evolution* 42(5): 921-934.
- Peterson, S. y Bartholomew, G. 1967. The natural history and behavior of the California Sea Lion. Special Publication No. 1. The American Society of Mammalogists pp 1-79.
- Pilleri, G. 1990. Adaptation to water and the evolution of echolocation in the Cetacea. *Ethology, Ecology and Evolution* 2: 135-163.
- Ramirez, C. E. 1993. Serpientes de piedra. *Arqueología Mexicana* 1(3): 37-41.
- Renouf D. y Davis, M. B. 1982. Evidence that seals may use echolocation. *Nature* 300: 635-637.
- Repenning, C. A. y Tedford, R. H. 1977. Otarioid seals of the Neogene. United States Geological Survey. Professional paper 992. pp 1-24.

- Riedman, M. 1990. The pinnipeds. Seals, sea lions and walruses. University of California Press. Berkeley, Cal. 439 pp.
- Samollow, P. B. y Soulé, M. E. 1983. A case of stress related heterozygote superiority in nature. *Evolution* 37(3): 646-649.
- Sarmiento, A. 1985. La búsqueda de la superfuerza (supergravedad). *Ciencias* 7: 8-15
- Stewart, D. 1968. El Antiguo Islam. Time-Life International. Nederland. 192 pp.
- Stirling, I. 1982. The evolution of mating systems in pinnipeds. En: Einserberg, J. F. y Kleiman, D. G. (eds). Recent advances in the study of mammalian behavior. Special Publication No. 7. American Society of Mammalogists pp: 489-527.
- Teska, W. R., Smith, M. H. y Novak, J. M. 1990. Food quality, heterozygosity, and fitness correlates in *Peromyscus polionotus*. *Evolution* 44(5): 1318-1325.
- Thompson, D. W. 1979. On growth and form. Cambridge University Press. London, UK. 1116 pp.
- Torres, G. A. 1991. Estudio demográfico del lobo fino de Guadalupe *Arctocephalus townsendi* (Merriam, 1897) en la Isla Guadalupe, BC México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF. 78 pp.
- Trillmich, F. y Ono, K. A. (eds). 1991. Pinnipeds and El Niño. Springer-Verlag. Berlín. 293 pp.
- Van Valen, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16: 125-142.
- Vázquez Cuevas, M. J. 1993. El cráneo del lobo marino común *Zalophus californianus californianus* Lesson, 1828. (Carnivora: Otariidae) en el Golfo de California. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF. 178 pp.
- Vázquez-Cuevas, M. J., Aguayo-Lobo, A. y Medrano-González, L. 2000. El desarrollo del cráneo del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*). *Ciencias Marinas* 26(1). En Prensa.
- Vázquez Domínguez, E. G. 1997. Patrones de heterocigosidad y su relación con componentes de adecuación del roedor *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. Tesis doctoral. Instituto de Ecología, UNAM. México, DF. 159 pp.

- Vidal, O. 1991. Catalog of osteological collections of aquatic mammals from México. NOAA Technical Report NMFS 97. US Department of Commerce. Seattle, Wa. 36 pp.
- Wartzok, D., Schusterman, R. J. Gailey-Phipps, J. y Renouf, D. 1984. Seal echolocation?. *Nature* 308: 753.
- Wayne, R. K., Modi, W. S. y O'Brien, S. J. 1986. Morphological variability and asymmetry in the cheetah (*Acinonyx jubatus*), a genetically uniform species. *Evolution* 40(1): 78-85.
- Wayne, R. K., Benveniste, R. E., Janczewski, D. N. y O'Brien, S. J. 1989. Molecular and biochemical evolution of the Carnivora. En: Gittleman, J. L. (ed). *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Cornell University Press. New York, NY. pp 465-493.
- Webster, G. y Goodwin, B. 1996. *Form and transformation*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 287 pp.
- Weichert, C y Presch, W. 1981. *Elementos de anatomía de los cordados*. McGraw-Hill. México, DF. 531 pp.
- Weyl, H. 1982. *Symmetry*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 168 pp.
- Wildt, D. E., Bush, M., Goodrowe, K. L., Packer, C., Pusey, A. E. Brown, J. L., Joslin, P. y O'Brien, S. J. 1987. Reproductive and genetic consequences of founding isolated lion populations. *Nature*. 329: 328-331.
- Wilson, D. E. y Reeder, D. A. M. 1993. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press. Washington, DC. 1206 pp.
- Winning, B. 1998. The roller coaster ride of the hawaiian monk seal. *California Wild* 51(1):30-35.
- Yuhki, N. y O'Brien, S. J. 1990. DNA variation of the mammalian major histocompatibility complex reflects genomic diversity and population history. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 87: 836-840.
- Yurick, D. B. y Gaskin, D. E. 1988. Asymmetry in the skull of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L.) and its relationship to sound production and echolocation. *Canadian Journal of Zoology* 66: 399-402.
- Zakharov, V. M. y Yablokov, A. V. 1990. Skull asymmetry in the Baltic grey seal: Effects of environmental pollution. *Ambio* 19(5): 266-269.

- Zapol, W. M. 1987. Adaptaciones al buceo de la foca de Weddell. *Investigación y Ciencia* 131: 64-70.
- Zavala, G. A. 1990. La población del lobo marino común *Zalophus californianus californianus* (Lesson 1828) en las islas del Golfo de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF. 253 pp.
- Zavala, G. A. 1993. Biología poblacional del lobo marino de California, *Zalophus californianus californianus* (Lesson 1828), en la región de Las Grandes Islas del Golfo de California, México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF. 79 pp.

AGRADECIMIENTOS

A Luis Medrano González por dirigir mi tesis y darme la oportunidad de viajar a San Francisco y Los Angeles para obtener datos de otras colecciones osteológicas. También por ayudar en la impresión de la tesis y ser parte importante de mi formación.

A María de Jesús Vázquez Cuevas por facilitar los primeros artículos de la tesis, ayudar con la errante colección osteológica y la anatomía, así como por considerarme en sus proyectos y brindarme su amistad.

A Paloma Ladrón de Guevara Porras, de todo corazón, por escuchar mis dudas en el transcurso de la tesis y dar su opinión, por el préstamo de los libros y artículos que necesité, por transmitirme sus conocimientos desde el primer día de clases de la materia optativa y por pensar en mí como su ayudante en el semestre 98-2.

A Lilia Cruz por su ayuda en la difícil situación que atravesé en la huelga de la UNAM y por creer y confiar en mí.

A Raúl González Alpizar por sus consejos y revisar mi tesis.

A Livia León Paniagua por aceptar ser mi sinodal.

A Anabel, por su valiosa ayuda y paciencia para fotografiar todos mis cráneos. Igual les agradezco a Alejandro Martínez y Alfredo Gamboa, del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, ser mis maestros de fotografía.

A Mario Salinas por su apoyo en la salida de campo del curso de mamíferos marinos y los importantes consejos para mi primer crucero a bordo del B/O El Puma.

A Luis Baptista, Jacqueline Schonewald, Sylvia Hope, Karen Cebra, Andrea Jesse, Ray Bandar, Izzy Szczepaniak, Bety y Marcella por su apoyo durante mi estancia en San Francisco.

A John Heyning y Lawrence Barnes por dejarme trabajar con los ejemplares de las colecciones a su cargo.

A mi mamá María Trinidad por la oportunidad que me dio de estudiar pese a las situaciones difíciles que enfrentó sola y por su apoyo no sólo en la universidad sino en toda mi vida.

A mi papá Ezequiel por su ayuda en cuanto le fue posible, sobre todo en mis expediciones; a mi hermano Jorge, mi hermana Min y a Citlali, pequeña musa inspiradora de mis pininos en fotografía.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

A Genaro Cerón, Queta, Ofelia y toda su familia por su hospitalidad en Los Angeles.

A Jose, Julio, Ernesto, Berna, Jose Luis y Joselo por aceptarme como parte de la familia y todo lo que ello implica.

A Arturo con mucho amor por crecer y descubrir nuevos horizontes juntos, por transmitirme su alegría, apoyarme en mis metas, ayudarme a lidiar con la modernidad de las computadoras y el escáner. En pocas palabras, gracias por caminar a mi lado.

A Laura Sartí, Ana Rebeca Barragán, Alejandro Fallabrino y Debora por compartir conmigo su trabajo de campo; también por su apoyo y amistad.

A Paco y Archi por su amistad y sus "anécdotas de Guanadalajara".

A mis compañeros de laboratorio Karla, Ricardo Axa, Ricardo Gómez, Janet e Iván. Le doy además las gracias a Rosalba por sus atenciones cuando necesitamos trabajar en su casa.

A Ma. Esther Murillo, Rosaura Mayén, Isabel, Guillermo Salgado, Francisco Sour, Sara Barroso, Silvia Toral, María del Carmen Uribe, Aquiles Bernal, Patricia Ramos y a todos los demás profesores de la facultad.

A José Latournerie, Lulú Barbosa, Paco, Nacho, Claudia y Sofia por ayudarme con mi servicio social.

A Ma. de Jesús Hernández, Jorge Brambila, Ricardo Vargas, Claudia Valdovinos, Teresa Zariñán, Carmen Flores, Rosalía, Yuriko, Hector Vargas, Erika Santa Cruz, Roxana, Meli, Hugo, Polo, Rafa, Juanito, Rogelio, Gerardo, Lina, Rodolfo, Erick y todos mis demás compañeros de generación por ser parte de los recuerdos de mi etapa universitaria.

A la UNAM, por la felicidad de formar parte de ella, de alcanzar la satisfacción personal por medio del estudio, de caminar a través de sus jardines en cálidos días igual que bajo la lluvia y el frío. Mil gracias por todas las oportunidades ofrecidas y muchas otras cosas más.

Gloria Eunice Panecatl Urquiza.
25 de Febrero de 2000.

APÉNDICE 1

Medidas craneales empleadas en este trabajo

- 1) **Longitud total (Lt):** Desde el margen posterior de los cóndilos occipitales hasta la punta del rostro (nudo de los premaxilares). En los mamíferos terrestres desde el borde más posterior del cráneo hasta la punta del rostro
- 2) **Longitud de los cóndilos occipitales (LDCo):** Longitud máxima desde el margen condilar superior hasta el margen condilar inferior.
- 3) **Ancho de los cóndilos occipitales (ADCo):** Distancia máxima perpendicular a la longitud de los cóndilos occipitales.
- 4) **Longitud de los supraoccipitales (LDOc):** Desde el borde inferior hasta el margen superior del occipital.
- 5) **Ancho de los supraoccipitales (ADOc):** Distancia máxima del occipital a nivel de la parte media superior del *foramen magnum* hasta el borde posterior del escamoso.
- 6) **Longitud de los parietales (LDPa):** Desde el margen posterior del parietal hasta la sutura coronal.
- 7) **Ancho de los parietales (ADPa):** Desde el margen inferior de la cresta sagital a la sutura parieto temporal.
- 8) **Longitud de los frontales (LDFr):** Desde la parte posterior de la sutura coronal hasta la parte más anterior de la sutura maxilo-frontal.
- 9) **Ancho de los frontales (ADFr):** De la punta de la apófisis frontal a la línea media longitudinal dorsal del cráneo.
- 10) **Longitud de los nasales (LDNa):** Del borde posterior al borde anterior de los nasales.
- 11) **Ancho de los nasales (ADNa):** Distancia máxima del extremo anterior de los nasales.
- 12) **Longitud dorsal de los maxilares (LDMx):** De la parte posterior de la sutura dorsal maxilo frontal hasta la parte anterior dorsal del maxilar
- 13) **Ancho dorsal de los maxilares (ADMx):** De la parte posterior de la sutura maxilo frontal hasta el borde lateral más inferior del maxilar.
- 14) **Longitud dorsal de los premaxilares (LDPm):** De la parte anterior de la sutura maxilo-premaxilar hasta la punta anterior del premaxilar.

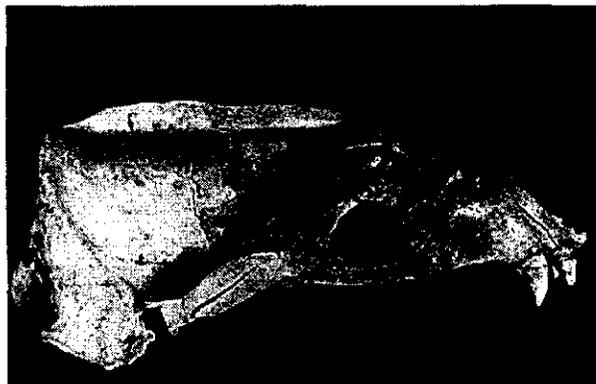
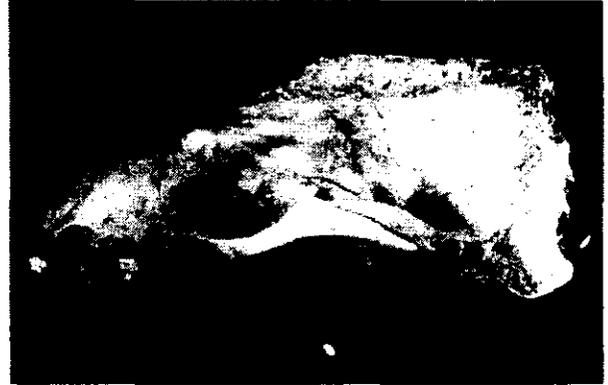
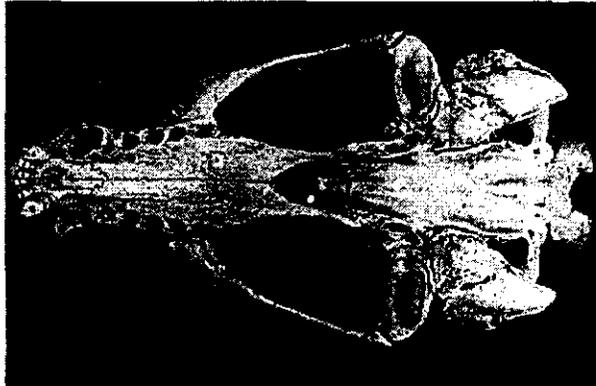
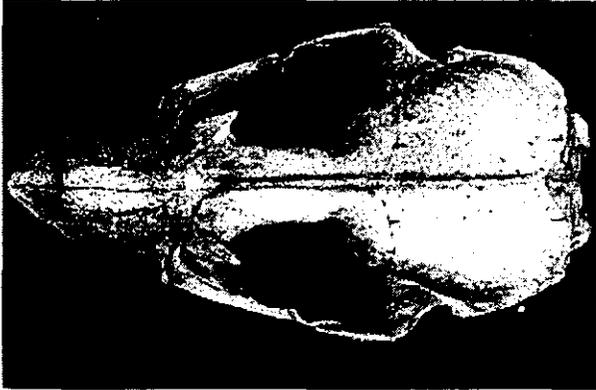
- 15) Ancho dorsal de los premaxilares (ADPm):** Del extremo dorsal anterior del premaxilar a la línea sagital del rostro.
- 16) Longitud de los lacrimorbitales (LDLo):** Desde el borde posterior del lacrimal hasta la punta del proceso orbitario.
- 17) Longitud de los postorbitales (LDPo):** De la punta del proceso postorbitario a la parte anterior de la caja craneana.
- 18) Longitud de los escamosos (LLEs):** Desde la parte más posterior hasta el borde anterior del escamoso.
- 19) Ancho de los escamosos (ALEs):** Distancia máxima entre los márgenes externos del escamoso perpendicular a su longitud.
- 20) Longitud de los yugales (LLYu):** Del margen posterior hasta el margen anterior del yugal.
- 21) Ancho de los yugales (ALYu):** Distancia máxima entre los márgenes externos del yugal.
- 22) Longitud basal (LVBa):** Del borde posterior del *pars basalis* del occipital a la sutura vómer-esfenoides.
- 23) Ancho basal (AVBa):** Distancia máxima basal a nivel del *pars basalis* del occipital.
- 24) Longitud de las bulas timpánicas (LVBt):** Longitud máxima de la bula timpánica.
- 25) Ancho de las bulas timpánicas (AVBt):** Ancho máximo de la bula timpánica perpendicular a su longitud.
- 26) Longitud de los mastoideos (LVMa):** Largo máximo de los mastoideos.
- 27) Ancho de los mastoideos (AVMa):** Distancia máxima perpendicular a su longitud.
- 28) Longitud ventral de los palatinos (LVPI):** Desde el borde posterior hasta el margen anterior del palatino.
- 29) Ancho de los palatinos (AVPI):** Distancia máxima anterior del palatino.
- 30) Longitud ventral de los maxilares (LVMx):** Desde el margen posterior hasta el margen anterior del maxilar.
- 31) Ancho ventral de los maxilares (AVMx):** Distancia máxima de la sutura de los maxilares hasta el borde externo de los mismos, perpendicular a su longitud.

32) Longitud ventral de los premaxilares (LVPm): Desde la parte más posterior del premaxilar hasta la punta anterior del mismo.

33) Ancho ventral de los premaxilares (AVPm): Ancho máximo de los premaxilares a nivel del margen anterior del diente.

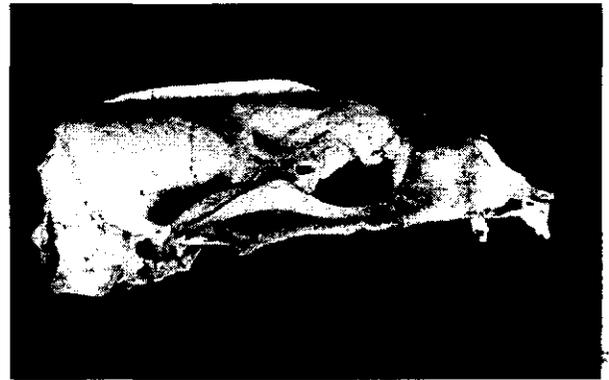
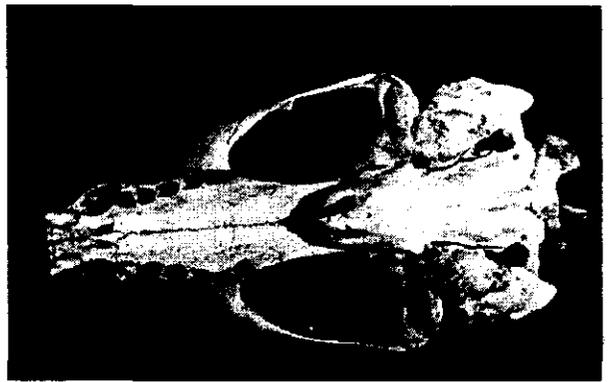
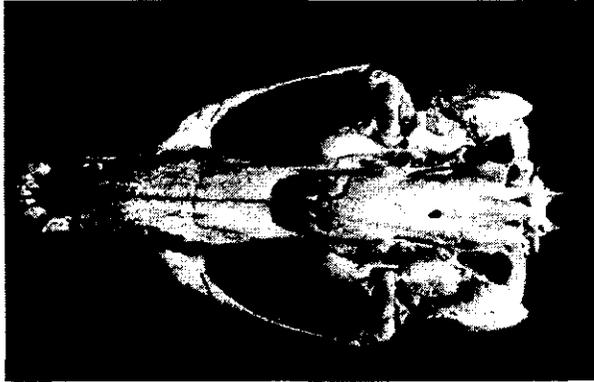
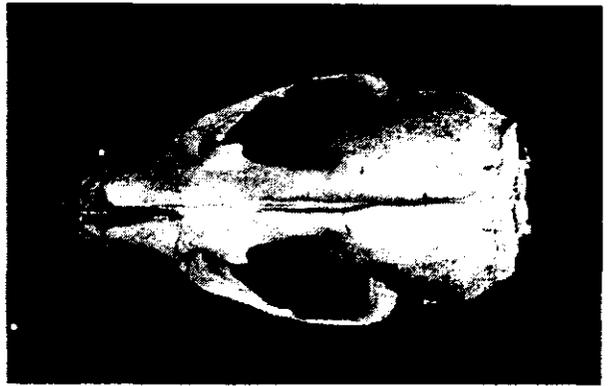
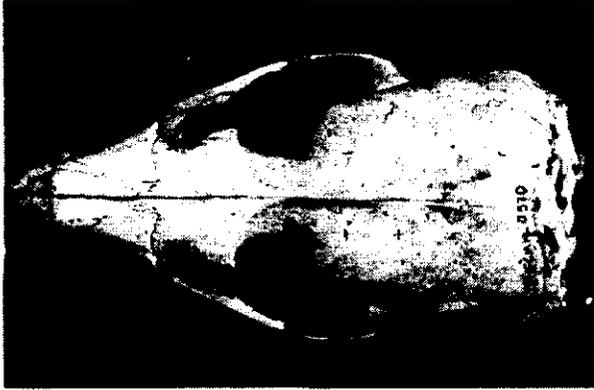
APÉNDICE 2

Fotografías de los cráneos examinados



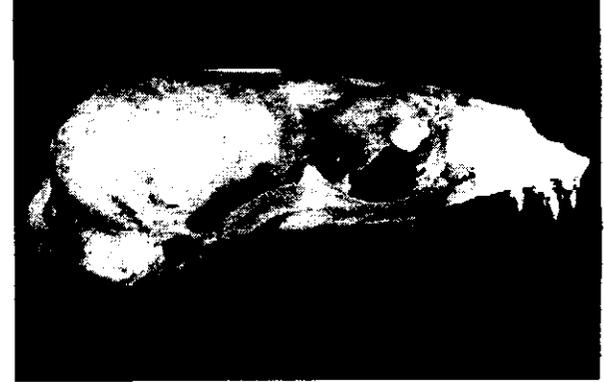
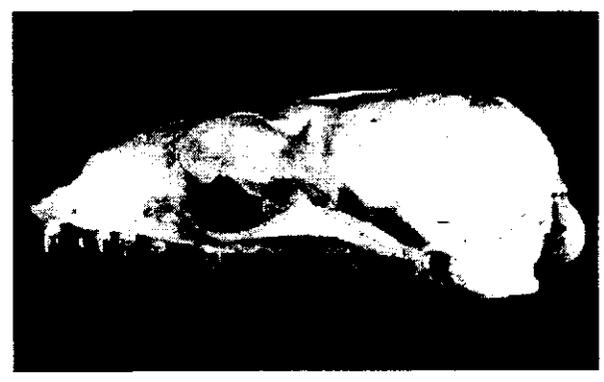
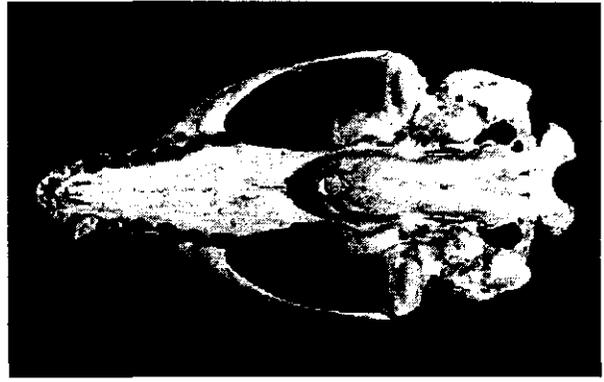
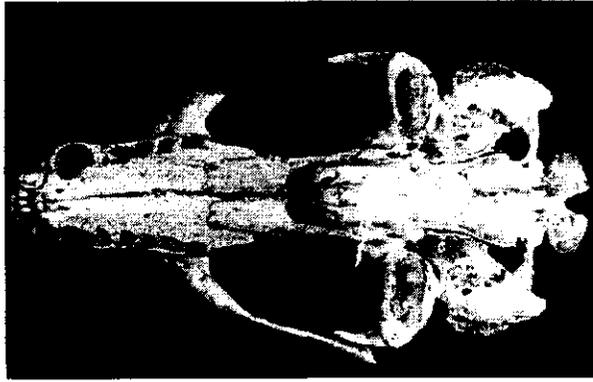
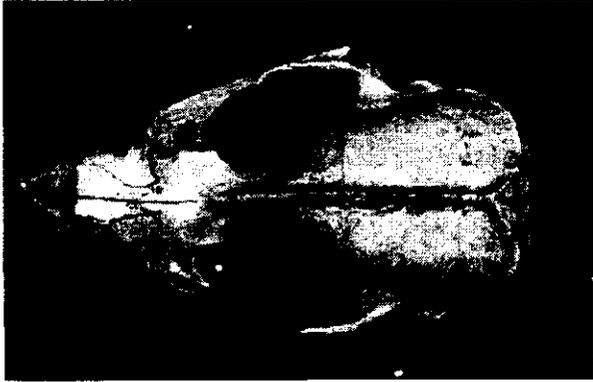
FCMM 0511

FCMM0558



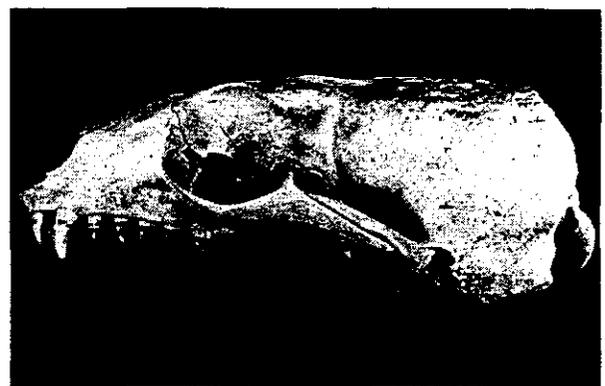
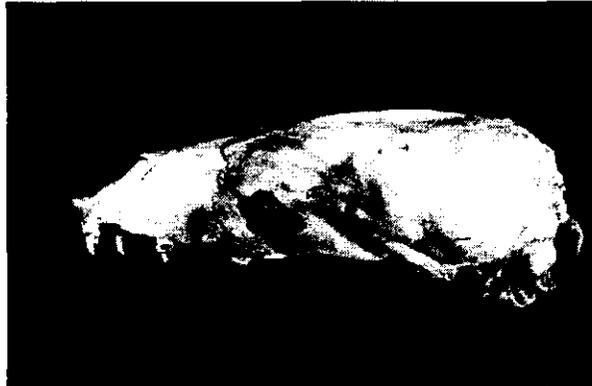
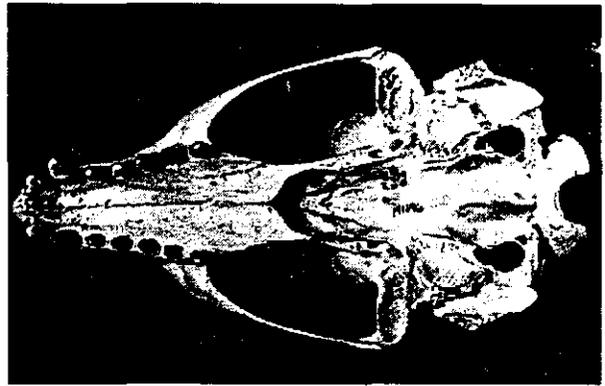
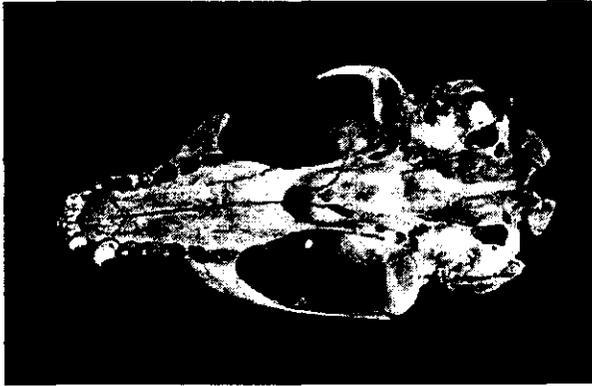
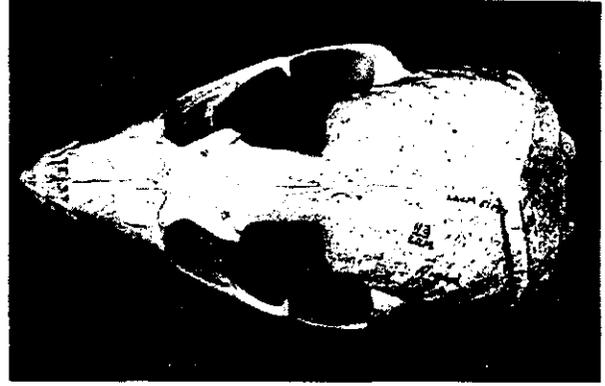
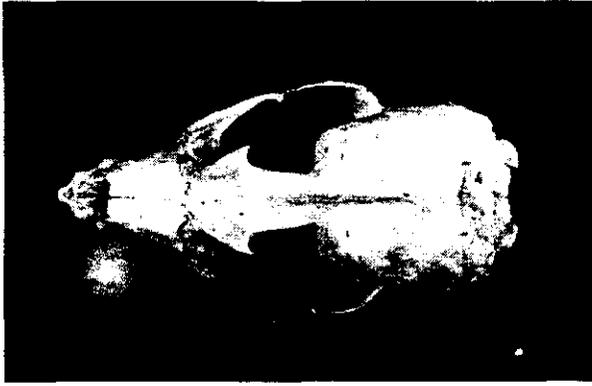
FCMM 0570

FCMM 0574



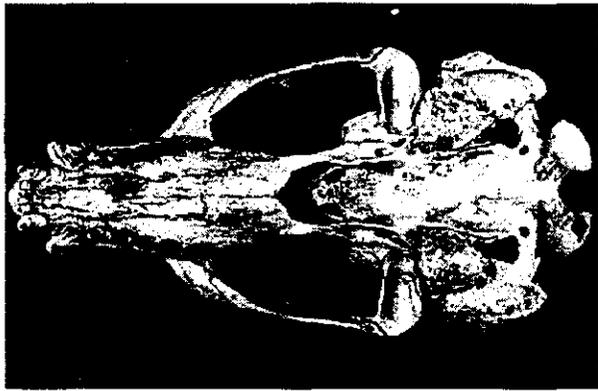
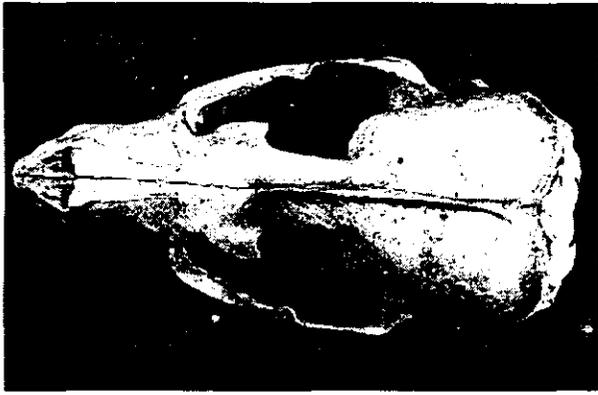
FCMM 0583

FCMM 0608



FCMM 0630

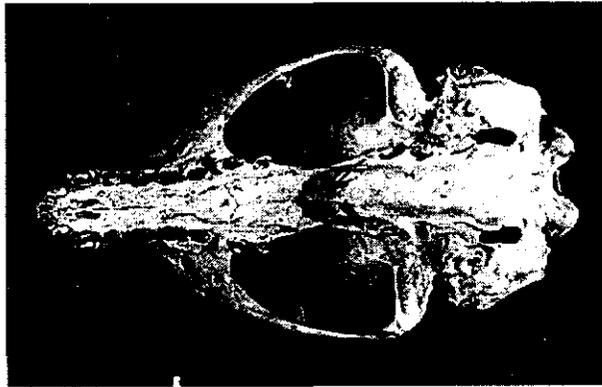
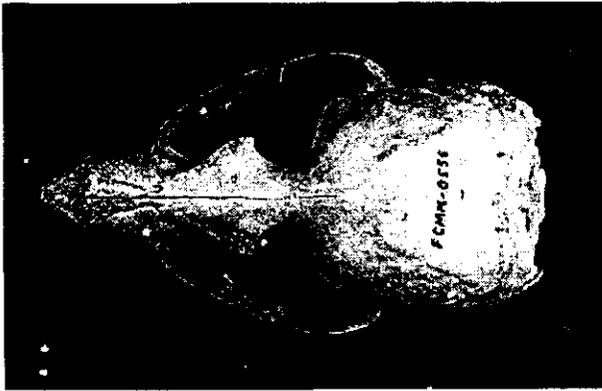
LACM 51177



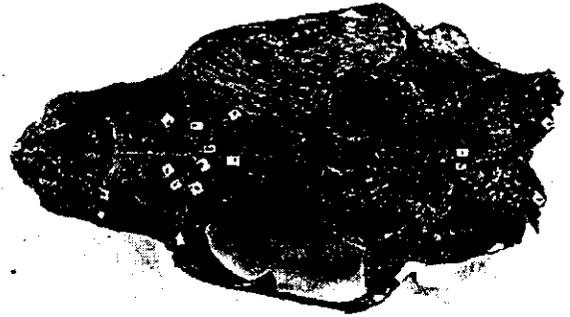
LACM 52412



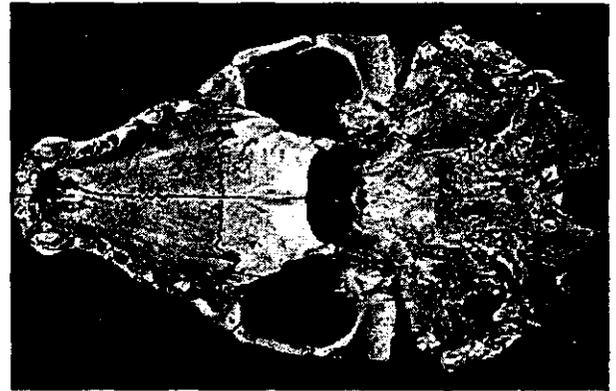
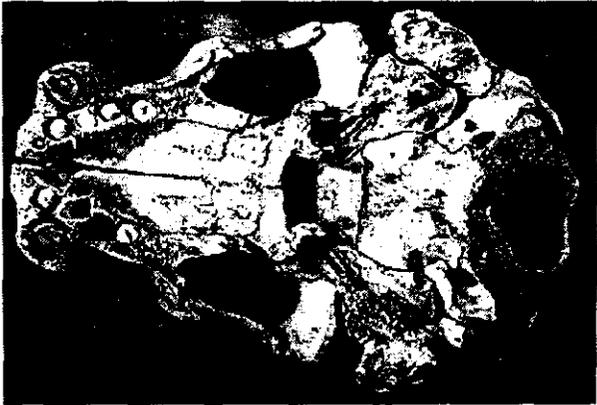
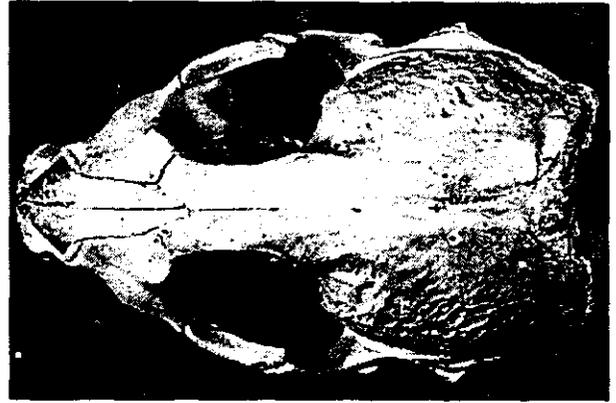
CAS1183



FCMM 0556

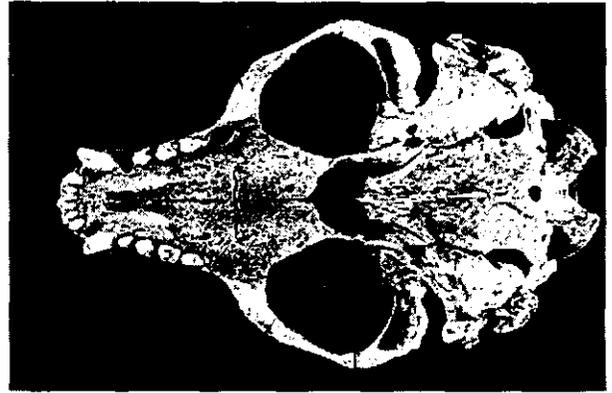
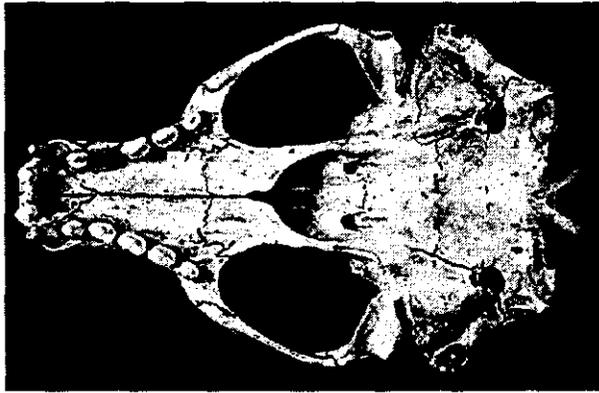
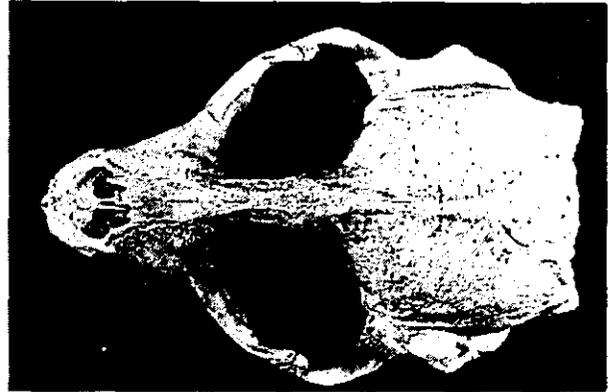
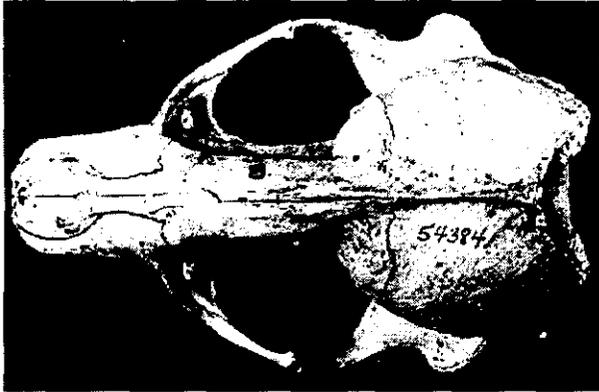


LACM 123883



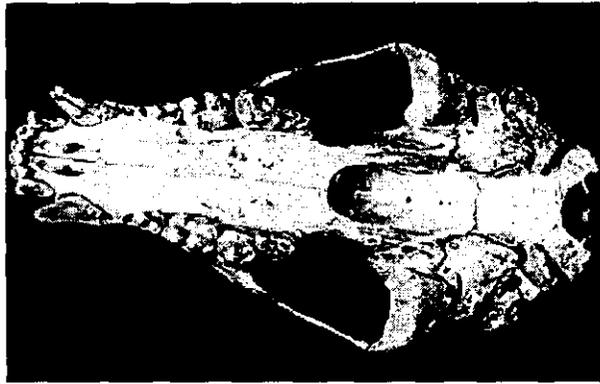
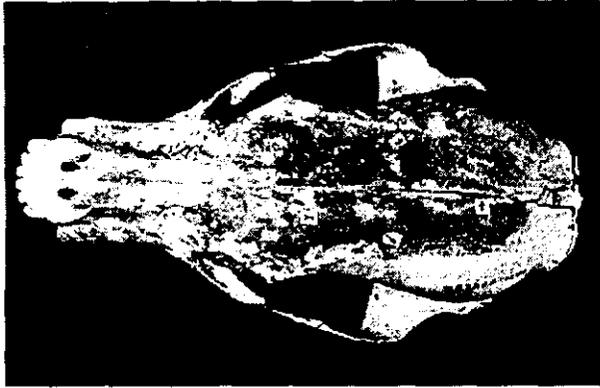
LACM M-1785

LACM 52322

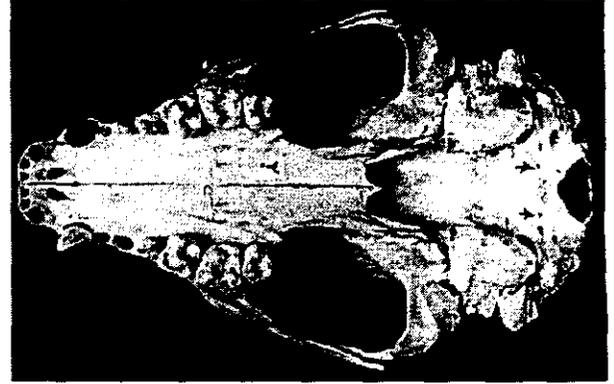
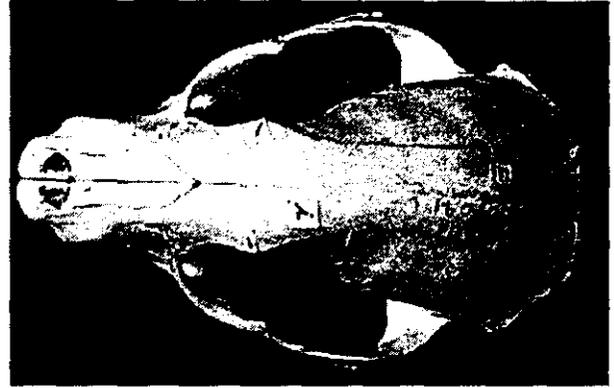


LACM 54384

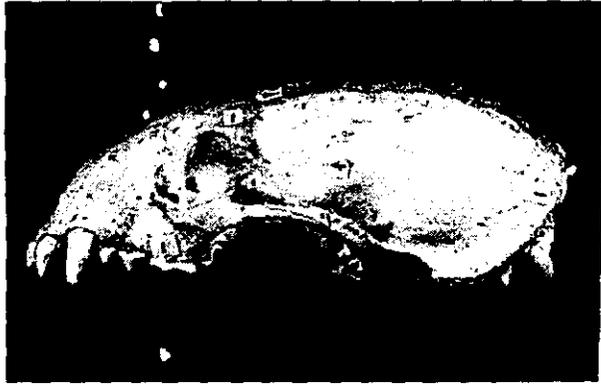
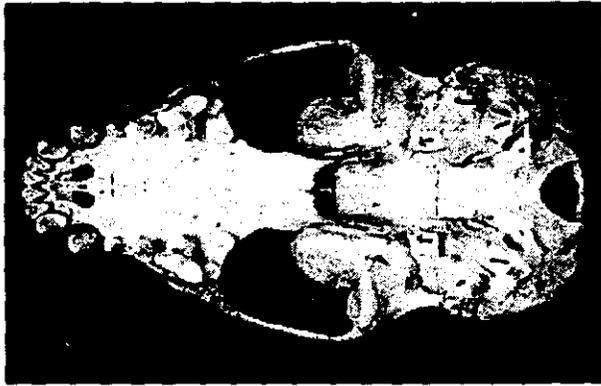
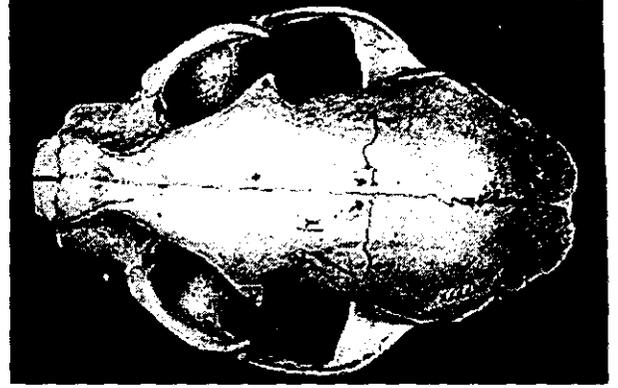
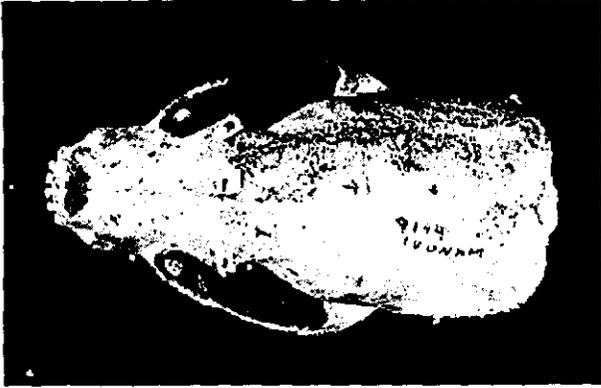
FCMM 0555



IBUNAM 16010



IBUNAM 3873



IBUNAM 9149

IBUNAM 26622