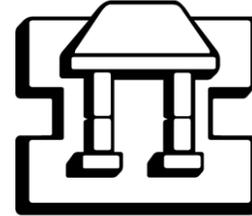




**UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE MÉXICO  
FACULTAD DE ESTUDIOS  
SUPERIORES IZTACALA**



**ANÁLISIS ALOMÉTRICO EN BULLAS TIMPÁNICAS DEL  
DELFIN NARIZ DE BOTELLA *Tursiops truncatus*  
(MONTAGU, 1821)**

**TESIS**

Que para obtener el título de

**BIÓLOGO**

Presenta

**JESÚS MANCILLA-PÉREZ**

Director de Tesis

**DR. JORGE RICARDO GERSENOWIES RODRÍGUEZ**

TLALNEPANTLA, EDO. DE MÉXICO, MÉXICO

NOVIEMBRE DE 2011



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.



# Contenido

<b>Resumen</b>	4
<b>1. Introducción</b>	5
1.1 Generalidades de alometría	5
1.2 Constricciones estructurales en mamíferos para ambientes acuáticos	11
1.3 Filogenia y generalidades de cetáceos	12
1.4 Generación y percepción de sonidos en cetáceos	15
1.5 Oído medio e interno de cetáceos	18
<b>2. Antecedentes</b>	22
2.1 Estudios sobre la audición de cetáceos	22
2.2 Estudios sobre el oído de cetáceos y otros mamíferos	22
2.3 Estudios sobre alometría en el oído de cetáceos y sus implicaciones funcionales	24
<b>3. Biología del organismo</b>	26
3.1 Clasificación total taxonómica de <i>Tursiops truncatus</i>	26
3.2 Diagnósis	26
3.2.1 Descripción	26
3.2.2 Subespecies en México	29
3.2.3 Distribución	29
3.2.4 Hábitos de alimentación	29
3.2.5 Estructura social y comportamiento	30
3.2.6 Historia de vida	30
3.2.7 Estado de conservación	31
<b>4. Justificación</b>	32
<b>5. Objetivos</b>	34
5.1 Objetivo general	34
5.2 Objetivos particulares	34
<b>6. Materiales y métodos</b>	35
6.1 Material biológico	35

6.2 Huesos y parámetros	36
6.3 Medición y cálculo de las áreas timpánicas	36
6.4 Análisis alométrico	37
6.5 Prueba de “t”	39
6.6 Atlas fotográfico	40
<b>7. Resultados</b>	<b>41</b>
7.1 Odontoceti	41
7.2 Delphinidae (incluyendo <i>Tursiops truncatus</i> )	42
7.3 Delphinidae (excepto <i>Tursiops truncatus</i> )	43
7.4 <i>Stenella clymene</i>	43
7.5 <i>Tursiops truncatus</i>	44
7.6 Hembras Delphinidae (incluyendo <i>Tursiops truncatus</i> )	45
7.7 Machos Delphinidae (incluyendo <i>Tursiops truncatus</i> )	45
<b>8. Discusión</b>	<b>47</b>
8.1 Sobre el coeficiente de alometría $\alpha$	47
8.1.1 <i>Relación entre el tamaño de la bulla y la funcionalidad del espacio del oído medio</i>	48
8.1.2 <i>Relación entre el tamaño de la placa timpánica, el tamaño de la bulla timpánica y el rango de audición</i>	50
8.1.3 <i>¿Delfínidos crías y jóvenes presentan isometría en sus bullas timpánicas?</i>	52
8.1.4 <i>¿Por qué hay alometría positiva en las bullas timpánicas de delfínidos hembras?</i>	53
8.2 Sobre el factor de escala $b$	54
8.2.1 <i>Sobre el criterio de similitud en delfínidos</i>	55
8.2.2 <i>Sobre la similitud geométrica en odontocetos</i>	56
<b>9. Conclusiones</b>	<b>59</b>
<b>10. Anexos</b>	<b>61</b>
10.1 Anexo 1	61
10.2 Anexo 2	85

10.3	Anexo 3	86
<b>11.</b>	<b>Referencias bibliográficas</b>	<b>88</b>

## Resumen

El tamaño de cada órgano tiene una relación específica con el tamaño total del cuerpo, estos patrones de proporcionalidad, tanto inter como intraespecífica, son parte de la ley alométrica que aplica en todas las especies animales, incluyendo a mamíferos acuáticos, como los cetáceos. Entre las estructuras que más llaman la atención en estos organismos, por su adaptación al medio, es el oído. El oído medio cetáceo está constituido por los huesecillos martillo, yunque y estribo que se sitúan en la cavidad del hueso o bulla timpánica. Algunos investigadores creen que ésta tiene una función en el proceso de audición cetácea, sin embargo, han sido pocos aquellos que han prestado atención en las relaciones alométricas que guarda. En la presente tesis de investigación se analizó la alometría de las bullas timpánicas del delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* y de otros odontocetos. De las 32 bullas timpánicas, proporcionadas por el Instituto Via Delphi para la Investigación de Mamíferos Acuáticos, fueron tomadas sus medidas lo que permitió el análisis alométrico. Hechas las pruebas “t” sobre el análisis, se obtuvo que: 1) en general, no sólo a nivel de especie *T. truncatus* sino a nivel de suborden Odontoceti las bullas presentan un patrón isométrico y, 2) las bullas pertenecientes a hembras Delphinidae presentan alometría positiva. Esto llevó a concluir que: 1) el tamaño de la bulla timpánica está relacionado a la sensibilidad de rangos específicos de frecuencias sonoras, 2) existe alometría positiva en las bullas de crías o jóvenes y alometría negativa en las bullas durante la ontogenia de *T. truncatus* u otros odontocetos, 3) las bullas de hembras Delphinidae presentan alometría positiva asociada a un dimorfismo sexual en el tamaño corporal y, 4) los cambios en el tamaño filogenético de Delphinidae trajeron como consecuencia las diferencias en los rangos de audición, habiendo una relación con el patrón isométrico de las bullas timpánicas hallado en el estudio.

# 1. Introducción

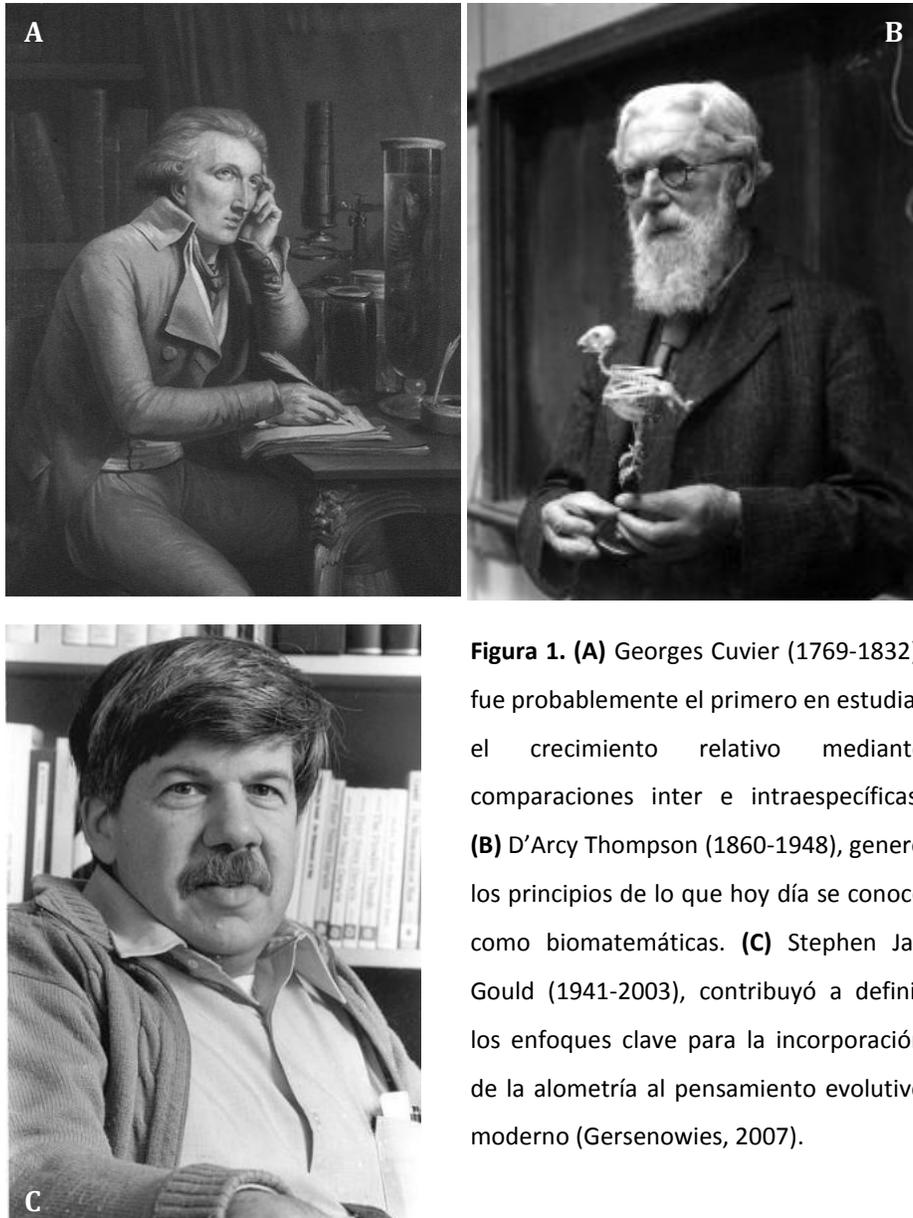
## 1.1 Generalidades de alometría

Para el fisiólogo francés, Georges Cuvier (ver Figura 1A), la historia natural debía contribuir a que conociésemos no sólo el catálogo de sus piezas, sino también los principios generales de su funcionamiento. Para esto, se valió de lo que fue probablemente, su mejor herramienta: la anatomía comparada. En ella veía, no sólo un fin meramente descriptivo, sino el único modo posible de acceder a las leyes específicas de organización y funcionamiento de los seres vivos, lo que ni la experimentación ni el cálculo podían mostrarle. A diferencia de Ernst Haeckel e incluso del mismo Charles Darwin, Cuvier no consideraba que los datos de la anatomía comparada fueran evidencias sobre la filogenia de las especies (Caponi, 2008).

Tiempo después, a principios del siglo XX, una vez que el mendelismo y el darwinismo se confrontaran, surgió una nueva rama: la genética de poblaciones. La cual al crecer, extendió sus principios a otros campos de la biología, constituyendo la síntesis moderna (Gershenowies, 2007; Feria y Nieto, 2009).

A pesar de involucrar a otras ramas y de incorporar elementos gradualistas, adaptacionistas y seleccionistas, la síntesis evolutiva moderna descuidó a la morfología y a la embriología. No obstante, en las décadas de los 50 y 60 del siglo pasado, la teoría siguió creciendo e incorporó otros mecanismos que, posiblemente, avergonzaron a muchos de los involucrados en la teoría, incluyendo a Julian Huxley, debido a la idea de que desafiaban la orientación adaptacionista total de la síntesis evolutiva (Gershenowies, 2007).

Una de estas ideas que ya llevaba tiempo desarrollándose, se basaba en el argumento de D'Arcy Thompson (ver Figura 1B) quien afirmó que las leyes matemáticas y físicas no sólo sostienen las formas biológicas, sino que las generan (Stern y Emlen, 1999). Fue Stephen Jay Gould (ver Figura 1C) quien la recapituló y renovó, siendo una de las principales figuras que jugaran un papel importante para que se completara la teoría sintética. Ésta idea trataba sobre la relación tamaño-forma en los organismos: la ley alométrica o del crecimiento relativo (Gershenowies, 2007).



**Figura 1. (A)** Georges Cuvier (1769-1832), fue probablemente el primero en estudiar el crecimiento relativo mediante comparaciones inter e intraespecíficas. **(B)** D'Arcy Thompson (1860-1948), generó los principios de lo que hoy día se conoce como biomatemáticas. **(C)** Stephen Jay Gould (1941-2003), contribuyó a definir los enfoques clave para la incorporación de la alometría al pensamiento evolutivo moderno (Gershenowies, 2007).

Gracias a la alometría, podría considerarse que la teoría sintética tomó en cuenta la morfología y la embriología (Gershenowies, 2007). Y aunque el estudio de la alometría fue originado como un problema en la morfología, casi cualquier característica de un organismo puede ser comparada con el tamaño para revelar alguna posible relación funcional (Stern y Emlen, 1999).

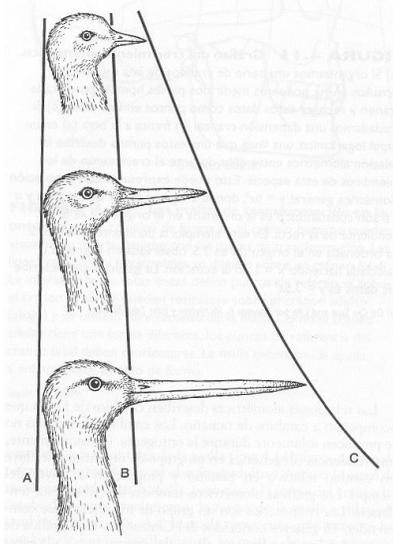
Así, la alometría ha contribuido a romper la división de las dos áreas principales de la investigación biológica: la biología funcional y la biología evolutiva (Fanjul-Moles, 2009).

La alometría está relacionada con el fenómeno donde una estructura, porción orgánica, u otro aspecto cuantitativo del organismo varían entre sí, tanto de forma inter como intraespecífica.

Por ello involucra, la comparación de dos tamaños, es decir, es una regla de proporcionalidad. Cabe resaltar que, el dominio de la alometría es totalmente morfofisiológico, y las medidas conciernen al tamaño, la forma y la función; sin incluir explícitamente la variable tiempo en el análisis, como ocurre en la heterocronía (Berge y Penin, 2004; Gerszenowies, 2007).

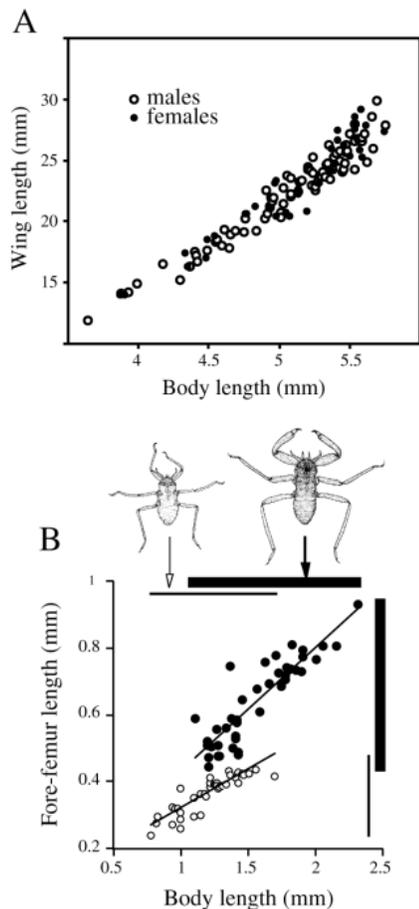
La alometría se refiere a tres fenómenos alternativos, que a su vez se refieren al tipo de alometría desde el punto de vista del material que se compara: alometría ontogenética, estática y evolutiva.

- a. La alometría ontogenética compara los caracteres medidos en el mismo individuo en diferentes momentos de su desarrollo, o si ello no es posible, diferentes sujetos de la misma especie que se encuentren en las distintas etapas de desarrollo, es decir, es la trayectoria de crecimiento de un individuo (ver Figura 2).



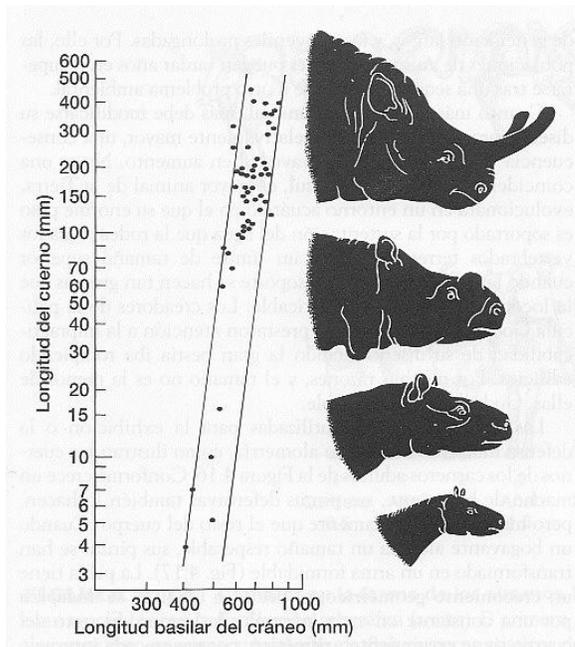
**Figura 2.** Alometría ontogenética en la cabeza de una aguja colinegra. Se compara la diferencia de crecimiento relativo entre la longitud del cráneo (líneas A y B) y la longitud del pico (líneas B y C). Véase cómo cuando crece la longitud del cráneo, el pico también crece, pero más deprisa. Como resultado, el pico es más corto que el cráneo en el pollo (arriba), pero más largo en el adulto (abajo). Tomado de Kardong (2007).

- b. La alometría estática es la relación de escala entre individuos diferentes, entre un órgano y el tamaño total corporal, o entre dos órganos, ya sea después que el crecimiento haya cesado o en un estado de desarrollo en particular (ver Figura 3). A su vez puede dividirse en dos subtipos: interespecífica, los individuos que se comparan frecuentemente son adultos, en un mismo estado de desarrollo, pero de diferente especie; o intraespecífica, los individuos que se comparan frecuentemente son adultos, en un mismo estado de desarrollo, y de la misma especie.



**Figura 3.** Ejemplos de alometría estática. **(A)** El tamaño de las alas del escarabajo, *Onthophagus acuminatus* (Scarabaeidae), covaría con el tamaño del cuerpo. **(B)** La longitud del fémur anterior covaría con la longitud del cuerpo en el áfido soldado-productor, *Pseudoregma alexanderi*, los soldados (símbolos en negrita) siguen una alometría diferente a la de los no-soldados (símbolos abiertos). Las líneas de arriba y de la derecha indican los rangos de datos para cada forma. Tomado de Stern y Emlen (1999).

- c. La alometría evolutiva, o filogenética, es la relación de tamaño entre órganos en distintos individuos que forman series filéticas, de preferencia adultos y en el mismo estado de desarrollo, incluyendo tanto individuos fósiles como actuales (Stern y Emlen, 1999; Gershenowies, 2007; ver Figura 4).



**Figura 4.** Tendencias alométricas en filogenia. La longitud del cráneo y los cuernos de los titanoterios, una familia extinta de mamíferos, se han llevado a una gráfica. La longitud del cuerno aumenta alométricamente con el aumento de tamaño del cráneo en cada especie. Tomado de Kardong (2007).

También existe otro tipo de clasificación de la alometría, desde el punto de vista del valor de la pendiente de la recta de regresión: isometría, alometría positiva y alometría negativa. La isometría corresponde a la proporción ( $Y/X$ ) que relaciona la magnitud morfofisiológica del órgano en cuestión ( $Y$ ) con respecto al tamaño total u otra medida de referencia, ( $X$ ) es la misma cualquiera que sea el tamaño de los individuos comparados. La alometría positiva se da cuando la proporción ( $Y/X$ ) es mayor conforme es mayor el tamaño corporal del individuo (ver Figuras 2 y 4). Y la alometría negativa es cuando la proporción ( $Y/X$ ) es menor conforme es mayor el tamaño corporal del individuo, lo que no indica necesariamente que exista correlación negativa (Gershenowies, 2007).

El fenómeno alométrico está descrito por la ecuación de alometría simple (ver Figura 5), utilizada por primera vez por Snell en 1891 y hecha famosa por Julian Huxley en sus obras de 1924 y 1932. En ésta función potencial se observan dos parámetros alométricos de gran importancia:  $\alpha$  y  $b$ . En cuanto a la primera, Julian Huxley y Georges Teissier en 1936 cuando revisaron la

terminología para la alometría, acordaron que si “ $\alpha > 1$ ”, se dice que tiene alometría positiva con respecto a “ $x$ ”, y la proporción “ $y/x$ ” aumentarán a través del periodo de crecimiento. Recíprocamente, existe alometría negativa, si “ $0 < \alpha < 1$ ”, y el valor de “ $y/x$ ” disminuirá a través del periodo de crecimiento. Si “ $\alpha = 1$ ”, los caracteres son isométricos y sólo los tamaños absolutos de “ $x$ ” y “ $y$ ” cambian durante el crecimiento, porque la proporción “ $y/x$ ” es constante, y por consecuente no hay polaridad ontogénica. El coeficiente  $\alpha$  es el que proporciona la información sobre el cambio ontogénico en la magnitud relativa de “ $y$ ” contra “ $x$ ” (Gould, 1971; Gersnowies, 2007).

$$y = bx^{\alpha} \tag{1}$$

$$\log y = \alpha(\log x) + \log b \tag{2}$$

**Figura 5.** Ecuación de alometría simple (1) y su transformación logarítmica (2).

La otra constante,  $b$ , ha sido discutida por varios autores: Snell en 1891 al medir el peso del cerebro versus el peso del cuerpo, arguyó que el coeficiente  $b$  representa la parte del peso cerebral que es independiente del peso corporal, es decir, era el factor independiente del tamaño; para Huxley en 1936, esta constante no tenía ninguna importancia biológica, no era más que el valor de “ $y$ ” cuando “ $x=1$ ”, era arbitraria y dependía solamente de la unidad de medida elegida; para Teissier en el mismo año, desde un punto de vista estadístico, alegó que podría tener un significado biológico; por su parte en 1949, Norman Newell argumentó que éste parámetro podría también cambiar a consecuencia de la selección natural (Gould, 1971; Gersnowies, 2007).

Influenciado fuertemente por Newell y Teissier, Gould en su artículo de 1971 pudo precisar el significado de la constante  $b$  en la ecuación alométrica, diciendo: “En teoría, los cambios en  $b$  pueden reflejar diferencias de tamaño entre las regresiones.”, es decir, representa el tamaño global del organismo. Así, los cambios en  $b$ , no suceden por evolución no adaptativa u ortogénica, sino por el contrario, por evolución gradual que involucra selección intraespecífica o selección entre especies estrechamente relacionadas; a su vez, éste significado vincula entre sí a los tres tipos de alometría, ya que la variación en los procesos ontogénicos proporciona la variación estática en donde la selección natural actúa para producir el cambio evolutivo (Gould, 1971; Gersnowies, 2007).

Además de contribuir al significado de  $b$  y establecer las relaciones entre los diversos tipos de alometría, Gould también determinó la relación entre la alometría y la evolución adaptativa. Siendo que cuando existe alometría, es con mayor frecuencia una fuente de cambio evolutivo no adaptativo. Tal cambio es una consecuencia mecánica del aumento en el tamaño, un aumento que es en sí mismo adaptable. En consecuencia, la alometría frecuentemente es una fuente de diversidad biológica; pero una vez que el aumento ha tenido lugar, los organismos tienden a compensar los efectos no adaptativos de la alometría. En ambientes constantes, en particular, los parámetros alométricos,  $\alpha$  y  $b$ , estarán sujetos a la selección natural (Gershenowies, 2007).

Los planes corporales, o *Baupläne*, de los organismos están tan integrados y tan repletos de restricciones a la adaptación, que los estilos convencionales de los argumentos selectivos adaptacionistas no bastan para explicar los *Baupläne* y la transición evolutiva entre ellos. Éste pensamiento de la *Naturphilosophie* no niega que los cambios, cuando ocurren, pueden ser mediados por la selección natural, no obstante sostiene que las restricciones, filéticas o arquitectónicas, limitan caminos posibles y modos de cambio tan fuertemente que las restricciones mismas, también llamadas constricciones, se convierten en el aspecto más esencial de la evolución (Gould y Lewontin, 1979; Cachón, 2008).

Estas constricciones internas son más obvias en las transiciones evolutivas de un *Bauplan* terrestre bien definido, a un *Bauplan* acuático.

## **1.2 Constricciones estructurales en mamíferos para ambientes acuáticos**

La evolución de la vida en tierra a la vida en el agua no es rara entre organismos del grupo de los vertebrados, y entre ellos existe una gran diversidad de taxones y modos de vida acuáticos. Sin embargo, son pocas las especies de mamíferos que viven en el mar, actualmente cuando mucho 150 y todas placentadas, entre un total de 4630 especies de la clase Mammalia (Medrano, 2009).

Vivir en un medio marino presenta constricciones estructurales para un mamífero en:

1. La locomoción en un medio sin puntos de apoyo y con una alta resistencia al movimiento que resulta de ser el agua 800 veces más densa que el aire y con una viscosidad 30 veces mayor.
2. La pérdida de calor que en el agua es 29 veces mayor que en el aire ante un determinado diferencial térmico del ambiente por debajo del intervalo neutral que en los mamíferos es generalmente alrededor de 20°C.

3. Los efectos hiperosmóticos del agua del mar cuya concentración de solutos es entre tres y cuatro veces mayor que los líquidos corporales de los mamíferos.
4. El buceo con respiración aérea y para el cual se enfrenta un almacenamiento limitado de oxígeno así como los efectos mecánicos y fisiológicos de la presión hidrostática que se incrementa en 1 kg/cm<sup>2</sup> cada 10 m de profundidad.
5. La percepción y la orientación en un medio en el que casi no hay puntos de referencia, donde la visibilidad no supera 50 m (en los ríos suele ser menor a 1 m), donde la luminosidad disminuye drásticamente con la turbidez y la profundidad siendo casi nula a 200 m de profundidad en un día soleado y también la velocidad del sonido es más de cuatro veces mayor que en el aire, impide identificar la dirección de donde proviene el sonido (Medrano, 2009).

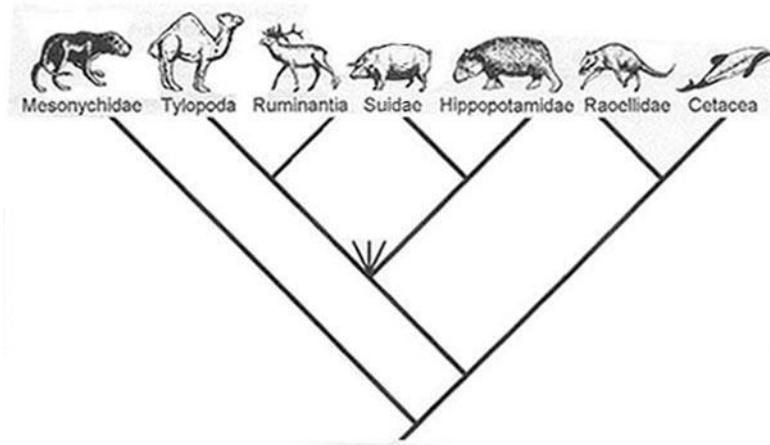
Adaptación a alguna forma de vida marina en los mamíferos ha ocurrido en pinnípedos, nutrias, osos, zorros (orden Carnivora), sirenios (orden Sirenia), el extinto orden Desmostylia y murciélagos pescadores (orden Chiroptera). Sin embargo, existe un grupo en específico que a lo largo de su filogenia, tal ha sido su cambio tanto morfológico como fisiológico debido a los diferentes mecanismos evolutivos adaptativos y no adaptativos, que ha intrigado en muchas formas a numerosas culturas a través de la historia de la humanidad, estos son: los cetáceos (Vaughan, 1988; Medrano, 2009).

### **1.3 Filogenia y generalidades de cetáceos**

El orden Cetacea incluye actualmente unas 90 especies agrupadas en 42 géneros, 14 familias y dos subórdenes: los cetáceos con dientes (Odontoceti o Cetodonta), que son un grupo heterogéneo formado por delfines oceánicos, marsopas, belugas, narvales, delfines de río, zifios y cachalotes; y los cetáceos con barbas o ballenas (Mysticeti o Mysticoceti), formado por ballenas francas, los rorcuales y la ballena gris. El orden también incluye el suborden ancestral Archaeoceti (Vaughan, 1988; Medrano, 2009).

Distintos estudios paleontológicos y citológicos han establecido la monofilia de los cetáceos, habiéndose caracterizado el orden Archaeoceti que se originó en el Eoceno temprano hace 50 millones de años en los márgenes asiáticos del Mar de Tethys. Desde hace tiempo se ha encontrado evidencia, tanto genética como paleontológica, sobre el origen de los cetáceos a partir del orden Artiodactyla (ungulados de pezuñas en número par: camélidos, rumiantes, cerdos e hipopótamos), el cual se observa en su organización social, ecología de forrajeo, reproducción,

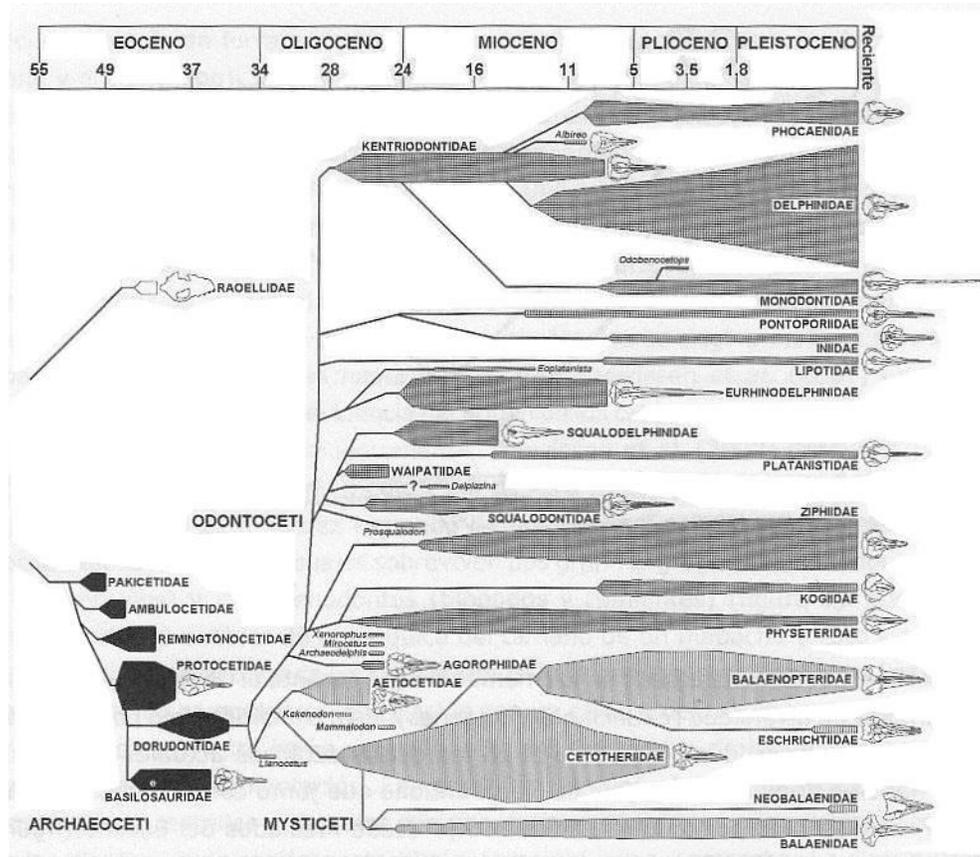
anatomía, fisiología y bioquímica. Se sabe que los ancestros artiodáctilos de los cetáceos en el Paleoceno ya eran acuáticos, mediante el descubrimiento de un pequeño ungulado anfibio de agua dulce perteneciente a la extinta familia Raoellidae del Eoceno medio y sur de Asia, hermano filogenético de los demás artiodáctilos que radiaron en el Eoceno temprano y de los cetáceos (Ketten, 1992a; Ketten, 1992b; Medrano, 2009; ver Figura 6).



**Figura 6.** Filogenia de las principales familias de cetáceos. El ancho de las ramas es proporcional al número de géneros y con las líneas se señalan relaciones filogenéticas inferidas para las cuales no hay registro fósil. Se indican los subórdenes de cetáceos en negro y diferentes ashurados así como el taxón artiodáctilo hermano en blanco. Nótese la radiación y la escasez de registros fósiles durante el Oligoceno. Tomado de Medrano (2009).

Los arqueocetos se extinguieron durante un periodo con varias glaciaciones hace 30 m. a., habiendo vivido en los climas cálidos del Eoceno, mientras que los cetáceos existentes se originaron durante el Oligoceno. Ésta transición dejó pocos registros fósiles y muchas dudas sobre el origen de los cetáceos actuales, los cuales parecen haberse originado de la familia Dorudontidae que se distribuía por todo el Mar de Thetys desde mediados del Eoceno (ver Figura 7). La discontinuidad ambiental y del registro fósil de los cetáceos se asocia a una divergencia drástica en el modo de alimentación de estos organismos que originó por un lado a los odontocetos que son nectófagos y por otros a los misticetos que se alimentan de zooplancton. El grupo de los cetáceos por lo tanto, no se originó en relación con un cambio del medio terrestre al acuático como tradicionalmente se ha pensado, sino con un cambio de hábitos siendo ya acuáticos (Vaughan,

1988; Bianucci y Landini, 2007a; Medrano, 2009). No obstante, durante este cambio tuvieron que lidiar con las constricciones, anatómicas y fisiológicas, que poseían como mamíferos terrestres.



**Figura 7.** Filogenia de las principales familias de cetáceos. El ancho de las ramas es proporcional al número de géneros y con las líneas se señalan relaciones filogenéticas inferidas para las cuales no hay registro fósil. Se indican los subórdenes de cetáceos en negro y diferentes ashurados así como el taxón artiodáctilo hermano en blanco. Nótese la radiación y la escasez de registros fósiles durante el Oligoceno. Tomado de Medrano (2009).

Con el tiempo, los cetáceos durante su evolución superaron éstas constricciones, convirtiéndose en los mamíferos mejor adaptados a la vida acuática, a tal punto que actualmente son organismos totalmente acuáticos, incapaces de moverse, reproducirse o alimentarse en tierra. Entre las características anatómicas y fisiológicas que evolucionaron en la adaptación a la vida en el mar en estos organismos, fueron:

1. La distintiva morfología fusiforme.
2. El gran tamaño corporal.

3. El desarrollo de grandes almacenes de grasa, particularmente una gruesa capa subcutánea.
4. El distintivo riñón multi-lobulado.
5. La disminución del volumen pulmonar relativo y el desarrollo de grandes almacenes de oxígeno en la sangre y los músculos.
6. El desarrollo de la ecolocación y la audición en general (Vaughan, 1988; Ketten, 1992a; Medrano, 2009).

La percepción del entorno acuático por los cetáceos, se ha modificado mucho con respecto a los mamíferos terrestres. Al ser animales de respiración aérea, no pueden olfatear bajo el agua y asociado a ello, el epitelio olfativo y el nervio olfatorio han desaparecido en los odontocetos aunque las regiones cerebrales relacionadas con este sentido, persisten en forma reducida; mientras que los misticetos conservan un olfato muy reducido. Los cetáceos en general no mastican su alimento ni tragan agua pero conservan algunas papilas gustativas que les dan información química de su alimento y del ambiente. El tacto está bien desarrollado y es importante en la socialización, particularmente en el contacto entre hembras y sus crías. Con excepción de los delfines de río en los que la visión está muy reducida tanto en la anatomía ocular como en las estructuras nerviosas relacionadas, en los cetáceos la vista es buena en el agua y en el aire por igual; sin embargo, la visibilidad en el agua es limitada y los índices de refracción del aire y el agua, debido a su turbidez, son tan diferentes que difícilmente se puede tener una visión aguda en ambos medios. Por esto, la audición constituye la principal forma de percepción y comunicación en estos organismos, siendo el sistema auditivo cetáceo el mejor adaptado entre todos los mamíferos marinos (Ketten, 1992a; Medrano, 2009).

#### **1.4 Generación y percepción de sonidos en cetáceos**

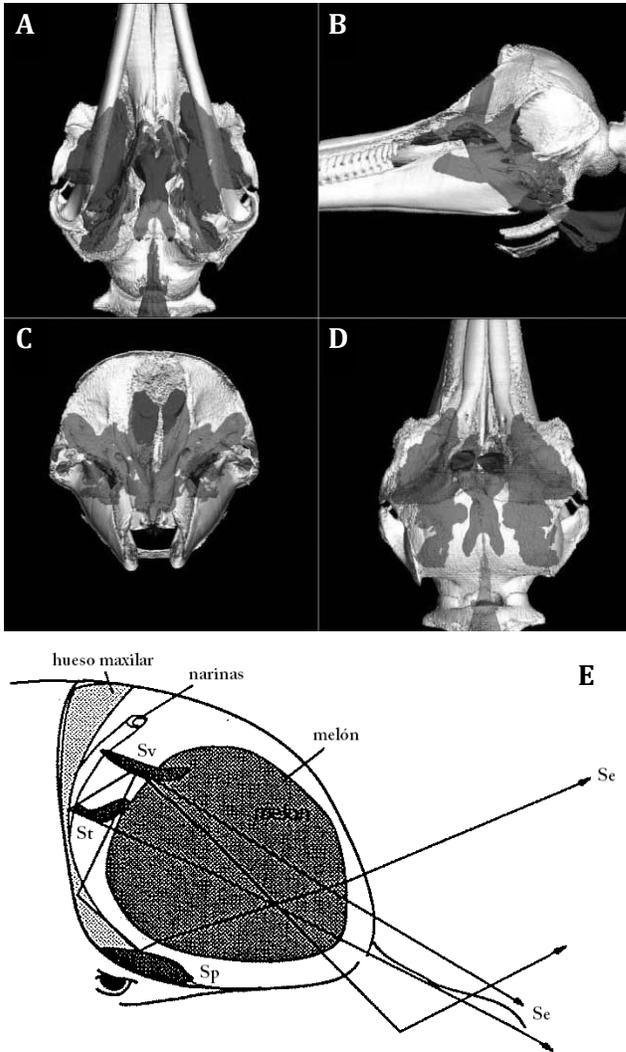
La evolución de este taxón se relaciona estrechamente al desarrollo de una audición muy fina en coordinación con una gran capacidad de generar señales ultrasónicas cuyo eco les da una percepción con tanta resolución como la vista humana y a la que se denomina ecolocación, la cual se sabe está presente en todos los odontocetos pero no en misticetos, que probablemente usan frecuencias infrasónicas (Vaughan, 1988; Ketten, 1992a; Bianucci y Landini, 2007a; Montgelard *et al.*, 2007; Medrano, 2009).

El desarrollo de la audición ha implicado también que la fonación sea el principal medio de comunicación en estos animales y que en la emisión de sonidos ocurran fenómenos de

diferenciación y transmisión cultural como los dialectos en los sonidos de identificación tribal de las orcas, las codas de sonidos pulsados de los cachalotes que parecen ser parte de un medio de coordinación en la alimentación y los cantos de las ballenas jorobadas, que son parte de una refinada competencia sexual. Los sonidos de ecolocación se han registrado entre 20 y 200 KHz., mientras que las emisiones de comunicación se encuentran en un rango de 4 a 12 KHz. (Ketten, 1992a; Medrano, 2009).

La mayoría de las características sinapomórficas craneales comunes a todos los cetáceos se asocian a la telescopización del cráneo en el cual, los huesos maxilares se expandieron hacia la parte superior del cráneo cubriendo los huesos frontales. Al mismo tiempo, el *rostrum* se alargó y la bóveda del cráneo se acortó y ensanchó lateralmente, llevando a los orificios nasales hacia atrás a una posición superior detrás de los ojos. El producto, es un cráneo comprimido y cóncavo con orificios nasales dorsales que permiten ventilación con sólo la superficie más dorsal de la cabeza sobre el agua. Así como la telescopización que está claramente relacionada con cambios en la ruta respiratoria, también tuvo consecuencias significativas en la canalización del sonido, dentro y fuera de la cabeza cetácea (Ketten, 1992a; Bianucci y Landini, 2007a; Montgelard *et al.*, 2007; Medrano, 2009).

En los odontocetos, la telescopización evolucionó en paralelo con el desarrollo de varios sacos nasales y el melón, una masa multicapas, elíptica y única de tejido fibroso y grasas. Los sacos nasales actúan como generadores sonoros de presión impulsada que producen chasquidos cuando el bloqueo neumático de los labios nasales es forzado a abrirse por la explosión súbita de aire proveniente de los sacos y previamente de los pulmones. Cada saco ventral premaxilar se cree que actúa, en conjunto con el melón, como un lente acústico que enfoca y dispara las señales ultrasónicas salientes. En los delfines se ha observado que los sacos de un lado emiten los sonidos de ecolocación y los del otro lado emiten los silbidos de comunicación (Ketten, 1992a; Medrano, 2009; ver Figura 8).

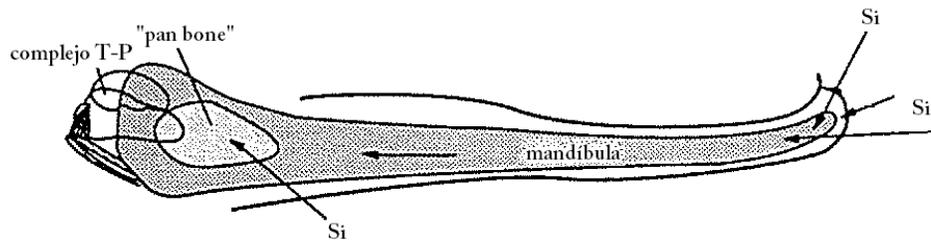


**Figura 8.** Relación espacial y morfológica del espacio aéreo craneal contiguo al cráneo de *Tursiops truncatus*. Vistas **(A)** ventral, **(B)** lateral, **(C)** anterior y **(D)** dorsal. Esquemas tomados de Houser *et al.*, 2004. **(E)** Relación del espacio aéreo craneal con el melón y la emisión de sonidos de alta frecuencia en odontocetos. (Sv) saco nasal vestibular, (St) saco nasal tubular, (Sp) saco premaxilar y (Se) sonido emitido. Basado en Ketten, 1992a.

Para la recepción de los pulsos de ecolocación, de comunicación social y, en general, de los sonidos provenientes del ambiente, el desarrollo de estructuras craneales para la recepción sonora fue de vital importancia. En ninguna especie odontoceta o misticeta existe pina, pero hay un pequeño meato externo en todas las especies que conecta con un canal auditivo relativamente estrecho, sugiriéndose que no es funcional. En odontocetos, el canal externo es excepcionalmente angosto y conectado con restos celulares y cerumen denso (Ketten, 1992a; Rosowski, 1994).

Se sabe que la mandíbula inferior de los cetáceos, además de servir como estructura de alimentación, transmite el sonido al oído medio e interno. Se ha especulado que el canal graso que corre por la mandíbula inferior actúa, como una guía de onda acústica y que la región posterior ovoide de la misma mandíbula (*pan bone*), como una ventana acústica a través de la cual el sonido

es preferentemente canalizado a la bulla periótica-timpánica que se encuentra detrás de la mandíbula (Ketten, 1992a; Rosowski, 1994; Medrano, 2009; ver Figura 9).



**Figura 9.** Relación de la transmisión del sonido incidente (Si) de alta frecuencia y los componentes morfológicos en cetáceos. Basado en Ketten, 1992a.

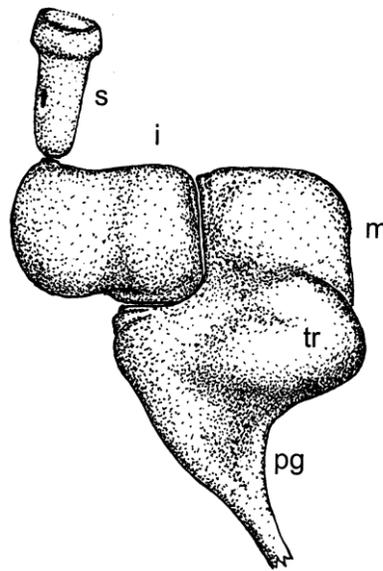
Los problemas inherentes en un medio acuático para un oído terrestre sin modificar son considerables:

1. El oído medio mamífero proporciona la potencia que se acumula a la ventana oval, la diferencia resultante del estímulo de presión entre las ventanas oval y redonda pone al fluido coclear en movimiento y estimula la partición coclear, las presiones de sonido idénticas llevadas a ambas ventanas resultan en una respuesta coclear degradada; en oídos en donde el estímulo llega al oído interno mediante vías no-osiculares, las diferencias en los estímulos en las dos ventanas y la moción resultante de los fluidos cocleares pueden ser pequeñas.
2. En el agua, el sonido se transmite más de cuatro veces más rápido que en el aire y en esas condiciones, junto con la estimulación simultánea de ambos oídos a través de la mandíbula, un mamífero típico no puede determinar la dirección del sonido.
3. Además, las longitudes de onda sonoras en un medio acuático para cualquier frecuencia son cuatro veces más largas que las del aire, y las señales direccionales se reducen. Las adaptaciones que hacen frente a estos problemas, son evidentes en la conformación del oído medio e interno (Ketten, 1992a; Rosowski, 1994; Medrano, 2009).

### **1.5 Oído medio e interno de cetáceos**

Ambos oídos se encuentran situados en el complejo timpánico-periótico (T-P), que no es más que la porción petrosa del hueso temporal de los cetáceos. Dicho complejo es distintivo y

denso, diferenciándose de las bullas auditivas de los mamíferos terrestres y marinos no-cetáceos en apariencia, construcción, asociaciones craneales y, en algunos aspectos, función. En todos los cetáceos, la bulla está separada del cráneo y compuesta de dos elementos óseos, el periótico y el timpánico, ambos construidos de hueso excepcionalmente denso y compacto, los cuales rodean a la cavidad del oído medio y los huesecillos u osículos- martillo (*malleus*), yunque (*incus*) y estribo (*stapes*). La mitad dorsal compacta, el hueso periótico, encierra al oído interno. El hueso timpánico de forma de tazón es de origen ectotimpánico y forma la parte auditiva bullar del oído cetáceo (Ketten, 1992a; Rosowski, 1994; Meraz, 2004; Montgelard *et al.*, 2007; Medrano, 2009; ver Figuras 10 y 11).

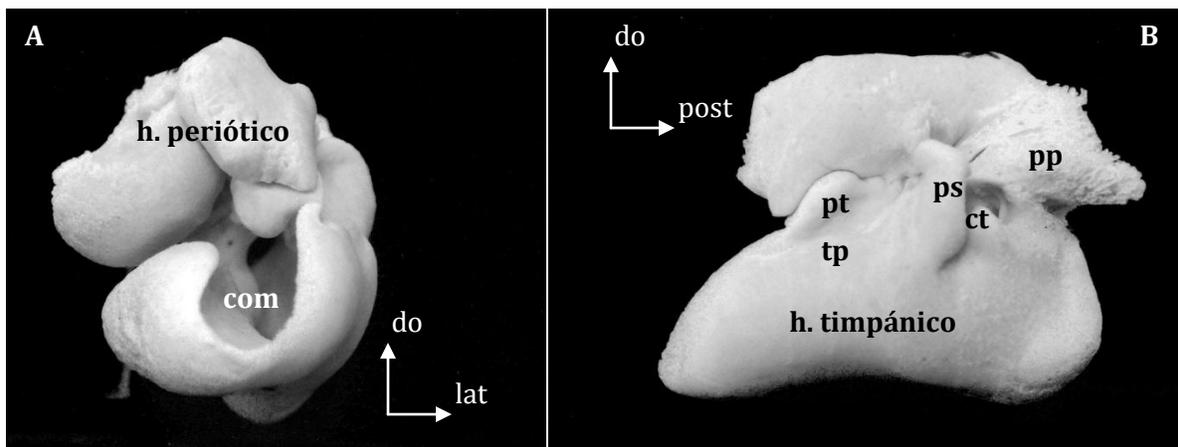


**Figura 10.** Esquema por cámara de luz de la cadena osicular izquierda de un odontoceto (de Nummela *et al.*, 1999a). (s) estribo, (i) yunque, (m) martillo, (pg) *processus gracilis* y (tr) parte transversal del martillo.

El complejo T-P está situado en una cavidad peribullar extensa formada por expansiones de los espacios del oído medio, siendo en los odontocetos proporcionalmente grande, rodeando completamente a la bulla, y, excepto en fisetéridos, ningún elemento óseo conecta la bulla al cráneo. El complejo T-P está suspendido por 5 o más conjuntos de ligamentos en un plexo peribullar de densa espuma albuminosa que llena la cavidad, la cual retrasa la llegada del sonido al oído medio permitiendo distinguir la dirección de la que provienen los sonidos, es decir funciona como un aislante acústico. La membrana timpánica es prácticamente irreconocible,

permaneciendo como un ligamento calcificado o como timpánico fusionado en los márgenes ventrales y distales con la bulla timpánica y su unión a los huesecillos es tenue (Ketten, 1992a; Rosowski, 1994; Meraz, 2004; Montgelard *et al.*, 2007; Medrano, 2009).

La forma y el tamaño del complejo T-P son características específicas de cada especie, pero hay caracteres generales que diferencian las bullas de misticetos y odontocetos, a grosso modo, el hueso timpánico de misticetos es hemisférico y casi el doble de volumen del periótico, el cual parece una pirámide rechoncha con el ápice apuntando medialmente. En odontocetos, el timpánico y el periótico son casi iguales en volumen, aunque el periótico es de pared más gruesa y por tanto es más masivo. El timpánico es cónico, adelgazándose anteriormente, mientras que el periótico es ovoide con un promontorio coclear distintivo. Las especies se diferencian en: la solidez de la sutura periótica-timpánica, los volúmenes relativos del timpánico y del periótico, la complejidad de características de la superficie, y el grado de unión al cráneo (Ketten, 1992a; Rosowski, 1994; ver Figura 11).



**Figura 11.** Complejo timpánico-periótico de *Tursiops truncatus*. Vistas (A) anterior y (B) lateral. (com) cavidad del oído medio, (pt) *processus tubarius*, (tp) placa timpánica, (ps) *processus sigmoideus*, (ct) cono timpánico y (pp) *processus petrosus*.

*In vivo*, todas las bullas cetáceas están orientadas con el periótico dorsal al timpánico. El periótico es relativamente uniforme en grosor y encierra los componentes, coclear y vestibular. El eje bullar dorsoventral está rotado medialmente de 15° a 20° y el eje largo se ubica ventromedialmente, el cual coloca el ápice coclear ventral al estribo, ortogonal a los patrones convencionales de mamíferos terrestres. La concha o caparazón del hueso timpánico está alineado

con el *corpus cavernosum* o cono timpánico, que es una lámina fibrosa delgada en misticetos pero es sustancialmente más gruesa y altamente vascularizada en odontocetos. En todas las bullas de odontocetos examinadas *in situ*, una banda de tejido fibroso, une el borde posterolateral de la bulla timpánica al margen posterior de la rama mandibular y el complejo stilo-basihial, alineando la bulla con el canal sonoro grueso de la mandíbula, con el fin de que el sonido incidente pueda ser concentrado en la bulla auditiva (Ketten, 1992; ver Figura 9).

El oído medio, en los cetáceos ha evolucionado para resistir los grandes cambios de presión. En todas las especies, los osículos son grandes, de forma inusual, excepcionalmente densos y duros (paquiossteoescleróticos), y en odontocetos, las estructuras sugieren un arreglo entre sensibilidad y fuerza. Los osículos así como sus uniones en un oído medio lleno de aire no podrían soportar los cambios de presión en una inmersión. En los odontocetos los osículos son más masivos que en cualquier mamífero terrestre; el *processus gracilis*, un borde óseo, fusiona el martillo a la pared de la bulla timpánica, mientras que en los misticetos está unido por cartílago; las uniones inter-osiculares están rígidas con ligamentos y una vaina membranosa. Este conjunto rígido de uniones es suficiente para transmitir altas frecuencias. En algunas especies, el estribo está totalmente anquilosado; en otras, es móvil con un ligamento anular convencional (Ketten, 1992a).

Basados en estudios fisiológicos disponibles de delfínidos, existen dos posibilidades para la función del oído medio: conducción ósea de traslación o moción osicular convencional. La primera depende de la conducción del tejido y en un rezago inercial de los fluidos cocleares en una bulla vibratoria, asumiendo uniones timpánico-perióticas fijas o fusionadas; la segunda teoría depende en la resonancia diferencial de los huesos timpánico y periótico, requiriendo un estribo de libre movimiento y suturas timpánico-perióticas flexibles (Ketten, 1992a).

En la medida en que la información puede extrapolarse a partir de los datos anatómicos disponibles, sobre que la anatomía del oído medio de todos los cetáceos se adapta, en parte, para soportar las presiones medioambientales, la masividad y la complejidad de las estructuras osiculares, implica que el oído medio tiene por lo menos alguna función mínima. En realidad, sin embargo, la función del oído medio se ha mantenido en gran medida incomprensible para cualquier cetáceo y la búsqueda de datos para su teorización, es esencial (Ketten, 1992a).

## 2. Antecedentes

A continuación se presentan algunos de los antecedentes científicos más relevantes y directamente relacionados al tema de investigación del presente trabajo.

### 2.1 Estudios sobre la audición de cetáceos

- Houser y sus colaboradores en 2004 investigaron la anatomía y fisiología *in vivo* con respecto a estructuras importantes para la audición y ecolocación en *Tursiops truncatus*, mediante escaneos CT, SPECT y PET. Pudieron encontrar que:
  - 1) Existen pasajes y senos para-nasales que contribuyen a la capacidad de audición del delfín mientras simultáneamente provee del gas necesario para dar potencia a la fuente neumática de los pulsos bisonares.
  - 2) Hay un gran flujo de sangre en cuerpos grasos metabólicamente inertes (sobre el melón y en las regiones posteriores de la mandíbula baja) que funciona como un control termorregulador de la densidad lipídica para mantener los gradientes de velocidad acústica.
- Solntseva y Rodionov en 2007, estudiaron la organización estructural y funcional de los órganos de generación, transmisión y percepción en diferentes especies de delfines (incluyendo *T. truncatus*), mediante histotopografías. Demostrando una amplia gama de cambios adaptativos en todos los componentes de la parte periférica del sistema auditivo mamífero basado en las variaciones de su estructura y funciones, al grado de la formación, en cetáceos, de estructuras accesorias totalmente nuevas que están ausentes en especies terrestres.

### 2.2 Estudios sobre el oído de cetáceos y otros mamíferos

- Ketten y Wartzok en 1990, reportaron un estudio basado en anatomía comparada del oído, enfatizando en el interno, de diferentes especies de delfín (incluyendo *T. truncatus*), mediante reconstrucciones tridimensionales CT. En cuanto a la bulla timpánica, difiere de la de mamíferos terrestres en apariencia, construcción, locación, orientación, y, en algunos aspectos, función; debido a su adaptación para el aislamiento acústico y para las presiones encontradas en un ambiente acuático.

- Ketten en 1992b, describió el sistema auditivo periférico en especies representativas de mysticetos y odontocetos actuales, y lo comparó con la anatomía del oído de cetáceos extintos, mediante microscopía de luz y escaneo CT. Halló que las influencias acuáticas son evidentes en la anatomía de los sistemas auditivos cetáceos, por ejemplo el complejo periótico-timpánico está separado completamente y aislado acústicamente del cráneo; y que, basado en formatos cocleares, probablemente el ancestro terrestre de los cetáceos fue un mamífero carnívoro con capacidad auditiva de alta frecuencia que explotaba un nicho acuático.
- Ketten y sus colaboradores en 1992, describieron los principales tejidos duros y blandos del sistema auditivo periférico de *Trichechus manatus*, mediante escaneo CT, disección convencional y microscopía de láminas delgadas. Encontraron que debido a la morfología del oído medio, del complejo periótico-timpánico, del oído medio y del oído interno- en algunos aspectos parecidos al de los cetáceos- estos animales poseen un oído esencialmente acuático pero no-preciso, de baja frecuencia con un rango relativamente corto, sensibilidad pobre, y habilidad pobre de localización. Lo que indica que estos organismos se desarrollaron evolutivamente en un medio ambiente relativamente estable con pocos depredadores.
- Nummela y sus colaboradores en 1999a efectuaron una descripción cualitativa detallada de la estructura ósea del oído de *Orcinus orca*, mediante dibujos por cámara de luz y tomografías computarizadas (CT) en secciones del complejo tímpano-periótico (T-P). Encontrando que:
  - 1) Las conexiones extra-osciculares consisten en láminas óseas delgadas y plegadas, permitiendo conformidad en los contactos óseos timpánico-periótico y haciendo posible la vibración de la placa en relación al hueso periótico.
  - 2) Forman una unión, la cabeza redonda del yunque en combinación con una depresión de ajuste redonda del lado periótico, creando una palanca que produce una amplificación de la velocidad de vibración a nivel de la ventana oval.
- Molero y Carbó en 2005, realizaron estudios experimentales, en tanque de agua, del nivel de retrodifusión de las ondas acústicas, así como del tiempo de llegada de la onda retrodifundida en función de la posición angular de la bulla timpánica de *T. truncatus*. Se encontró que la respuesta en frecuencias de retrodifusión muestra varias resonancias y

evidencia su geometría irregular en la variación de la respuesta angular comparada con la de una esfera.

- Miller y sus colaboradores en 2006, midieron la rigidez del oído medio de *T. truncatus*, mediante la medición directa de elasticidad (KM) con una sonda de fuerza. Hallando que la rigidez promedio fue de 1.37 N/μm. La relación entre la rigidez del oído medio y el cierre de audición de bajas frecuencias en *T. truncatus*, mostró ser comparable a la de los mamíferos terrestres.
- Sassu y Cozzi en 2007, describieron la morfología del oído externo y medio de *Stenella coeruleoalba* mediante muestras histológicas del meato auditivo, cavidad del oído medio y *corpus cavernosum*. Sugiriendo un posible rol para éste último, como regulador de presión durante la inmersión.

### **2.3 Estudios sobre alometría en el oído de cetáceos y sus implicaciones funcionales**

- Hemilä y sus colaboradores en 1999 presentaron un análisis conceptual y paramétrico de las demandas impuestas por la alta sensibilidad acústica sobre los mecanismos del oído medio en odontocetos. Elaboraron un modelo mecánico basado en la anatomía del complejo T-P, que consiste en cuatro unidades de hueso rígido, incluyendo el hueso timpánico, conectados a través de uniones elásticas. La isometría en el oído medio es importante pues, en parte, limita la audición de alta-frecuencia en los odontocetos.
- Nummela y sus colaboradores en 1999b realizaron un estudio sobre la proporción del oído medio de cetáceos, odontocetos y misticetos. Determinaron las masas del hueso timpánico y periótico y de los osículos, el volumen ocupado por el hueso timpánico, las áreas de la placa timpánica y de la ventana oval, el grosor de la placa timpánica y las densidades de los osículos. Se encontró que hay una proporción aproximadamente isométrica en ambos subórdenes cetáceos, lo que provee una base para los modelos funcionales descritos por Hemilä y sus colaboradores (1999).
- Hemilä y sus colaboradores en 2002 con base en sus estudios antes publicados y de otros autores sobre la audición y el oído en cetáceos y mamíferos terrestres, afirmaron que podría construirse un audiograma universal odontoceto. Esto, asumiendo que las intensidades de umbral de la cóclea son iguales, así como las amplificaciones de intensidad y que oídos de diferente tamaño son isométricos. Esto permitiría la predicción

del audiograma de cualquier odontoceto, mientras se conozcan las masas óseas del oído y mientras la isometría se mantenga en éste.

## 3. Biología del organismo

A continuación se presentan la clasificación total taxonómica (de Vaughan, 1988; Ketten *et al.*, 2007) y diagnóstico del principal organismo de estudio de ésta tesis de investigación, el delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821).

### 3.1 Clasificación total taxonómica de *Tursiops truncatus*

Reino Animal

Phylum Chordata

Clase Mammalia - Mamíferos

Subclase Theria

Infraclase Eutheria - Placentarios

Orden Cetacea - Ballenas y delfines

Suborden Odontoceti - Ballenas dentadas (Odontocetes)

Superfamilia Delphinoidea - Delfines y pequeñas ballenas dentadas

Familia Delphinidae - Delfines (Delfínidos)

Subfamilia Delphininae

Género *Tursiops*

Especie *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) -

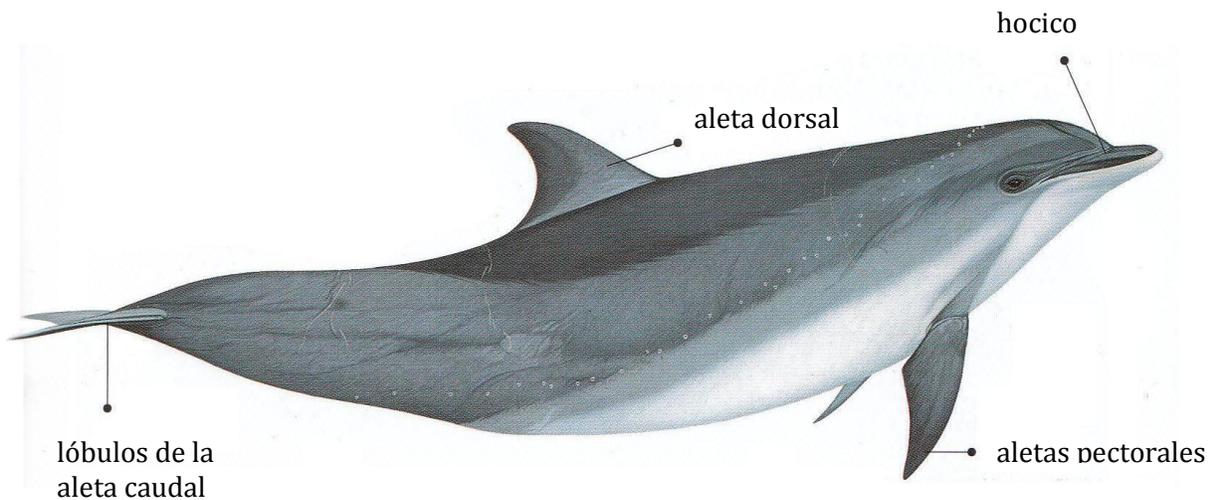
Delfín nariz de botella, tonina, tursión, delfín mular

### 3.2 Diagnósis

#### 3.2.1 Descripción

La tonina es un delfín robusto de tamaño mediano. Los adultos macho miden en promedio 2.58 m de longitud total pudiendo llegar a 2.9 m, mientras que el promedio en hembras es de 2.39 m y alcanzando 2.76 m; otros autores mencionan que pueden alcanzar, sin especificar el sexo, hasta los 4 m. En general, el peso oscila entre los 150 y 350 Kg.; no obstante, algunos individuos alcanzan los 600 Kg. La aleta dorsal mide 0.3 m de altura aprox., es triangular, falcada hacia atrás, de base ancha y situada en la porción central del dorso. El largo de las aletas pectorales es de 0.3 a 0.5 m aprox., son convexas y ligeramente curvadas en el margen delantero y su punta es afilada. El ancho de las aletas caudales es de 0.6 m aprox., están sinuosamente curvadas en el margen posterior y separadas por una muesca profunda. El rostro está bien definido, es ancho comparado

con otros delfines y tiene un melón voluminoso. Poseen un hocico pequeño y prominente. El pedúnculo caudal se adelgaza abruptamente en su extremo terminal como si estuviese truncado y la parte del cuerpo posterior a la aleta dorsal es más delgada que la región torácica que es de aspecto robusto. La boca está curvada hacia arriba en una permanente “sonrisa” (Walker, 1975; Leatherwood y Reeves, 1982; Nieto, 1991; Redford y Eisenberg, 1992; Ceballos y Oliva, 2005; Crespo *et al.*, 2008; ver Figura 12).

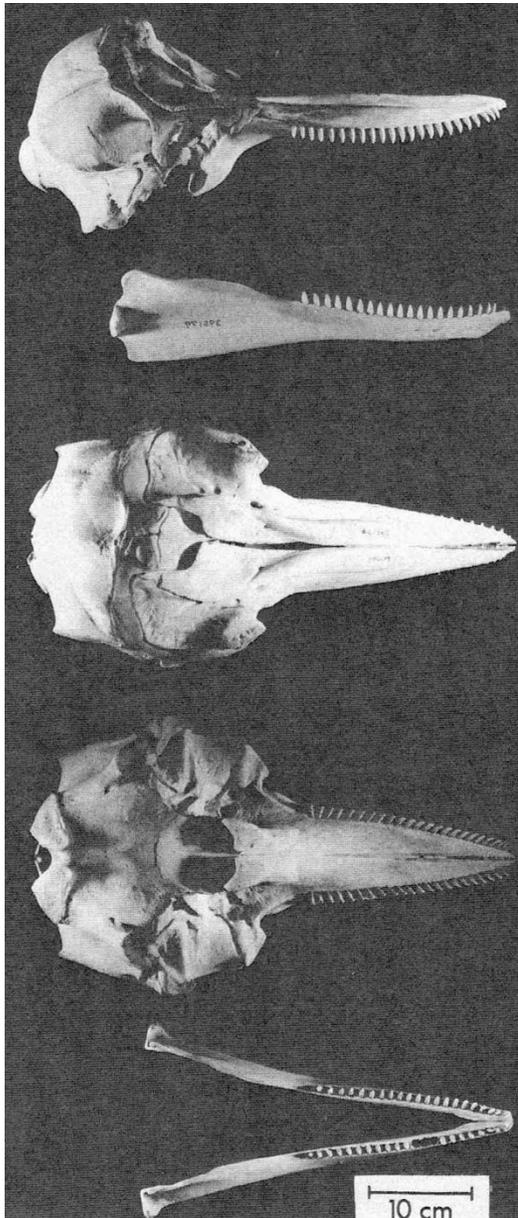


**Figura 12.** Delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). Esquema tomado de Clutton-Brock (2002).

La coloración es muy variable, el dorso es gris oscuro, aunque hay ejemplares negros, parduscos, de tono gris púrpura, gris acero azulado y gris pizarra. Mientras que la zona ventral y de los costados cambia a un tono de gris claro casi blanco. La zona del vientre tiene una coloración rosada. La cabeza y el hocico son oscuros, pero los bordes del labio superior y toda la mandíbula inferior son blancos. En el melón existen unas estrías de coloración oscura que varían individual y geográficamente (Redford y Eisenberg, 1992, Ceballos y Oliva, 2005).

Sobre las características generales del cráneo y el esqueleto incluyen: una longitud del rostro de más de 2.2 veces su amplitud, que es una gran longitud de menos de la mitad de la longitud condilobasal; y la sínfisis mandibular es menos de la quinta parte de la longitud mandibular. Los dientes cónicos son relativamente grandes, de 3-4 cm de longitud y 10-11 mm de diámetro, la fórmula dentaria es 19-25/19-24. Las aletas tienen 5 dígitos; los carpianos son huesos

separados; y, específicamente en los dígitos 3 de en medio, los metacarpianos pueden ser indistinguibles de falanges proximales. El conteo de vértebras se reportan como 63-64, compuestas de 7 cervicales, 12-14 torácicas, 15-17 lumbares, y 26-30 caudales. La vértebra cervical está fusionada “sin ningún patrón aparente”, excepto que todas las siete vértebras están rara vez anquilosadas (Leatherwood y Reeves, 1982; Ceballos y Oliva, 2005; ver Figura 13).



**Figura 13.** Cráneo de delfín nariz de botella *Tursiops truncatus*. De arriba a abajo: vista lateral del cráneo, vista lateral de la mandíbula, vista dorsal del cráneo, vista ventral del cráneo, vista dorsal de la mandíbula. Tomado de Leatherwood y Reeves (1982).

### 3.2.2 *Subespecies en México*

Es una especie monotípica. La sistemática del delfín nariz de botella es compleja y se han descrito diversas especies y subespecies. Actualmente, al menos en forma provisional, se tiende a considerar una sola especie con distintas formas geográficas que en general se distinguen como variaciones de un prototipo costero y otro oceánico (Ceballos y Oliva, 2005).

### 3.2.3 *Distribución*

*Tursiops truncatus* habita en áreas costeras y oceánicas a lo largo de mares tropicales, subtropicales y templados de todo el planeta, ocasionalmente permanecen en áreas más frías. Se les conoce en el Atlántico, Mediterráneo, Índico, y Pacífico, desde el norte de Japón y el sur de California hasta Nueva Zelanda y Chile. Se trata de una especie cosmopolita, con una gran variación poblacional y local (Leatherwood y Reeves, 1982; Redford y Eisenberg, 1992; Ceballos y Oliva, 2005; Crespo *et al.*, 2008). En raras ocasiones ascienden ríos (Walker, 1975).

El género es común en aguas costeras y oceánicas mexicanas en el Pacífico, Golfo de México y Mar Caribe mexicano. En el Pacífico mexicano la población de hábitos costeros se distribuye en toda la costa incluyendo el Golfo de California. La forma oceánica habita en los mares templados del norte y tiene su límite sur en la Isla de Guadalupe. La otra población habita en la costa oeste de Baja California (Ceballos y Oliva, 2005).

### 3.2.4 *Hábitos de alimentación*

Consumen de 6 a 15 Kg. de alimento al día. En cuanto a la dieta su plasticidad le permite consumir una variedad grande de presas dependiendo de la zona en cuestión. Hacen uso de toda una gama de estrategias para la captura de su alimento. Generalmente forman pequeños grupos de ataque, aunque algunas veces cazan en conjunto en dependencia de la abundancia de presas. Se ha documentado se alimenta de peces, crustáceos y cefalópodos como: corvina (*Micropogonias furnieri*), brótola (*Urophysis brasiliensis*), pescadillas común (*Cynoscion guatucupa*) y real (*Macrodon ancylodon*), calamar (*Loligo sanpaulensis* y *L. gahi*), lamprea (*Geotria australis*), pulpo (*Octopus tehuelchus*), mero (*Acanthistius brasilianus*), merluza (*Merluccius hubbsi*), así como nototénias, poliquetos, camarones y cangrejos. Por esto, los ítem-presas encontrados sugieren una alimentación bentónica (Leatherwood y Reeves, 1982; Ceballos y Oliva, 2005; Crespo *et al.*, 2008).

### 3.2.5 Estructura social y comportamiento

La forma costera forma grupos de hasta 50 individuos pero la unidad social común es de 12 a 15 delfines. La forma oceánica se agrega en cientos de individuos. Estos delfines son altamente gregarios y tienen un sistema de comunicación complicado incluyendo vocalizaciones, contacto y exhibición visual (Redford y Eisenberg, 1992).

Las toninas de tipo costero, pasan más del 90% de su tiempo en aguas de menos de 10 m de profundidad. Por lo general, realizan migraciones estacionarias de larga distancia en forma paralela a la costa y a profundidad constante. Estos movimientos varían con la marea, el alimento y la topografía del fondo. Durante las mañanas se observa por lo general que los animales tienen movimientos lentos y comportamiento de descanso, mientras que la alimentación, los despliegues aéreos y las interacciones sociales entre los individuos se dan más frecuentemente durante la tarde (Leatherwood y Reeves, 1982; Ceballos y Oliva, 2005; Crespo *et al.*, 2008).

Se asocian frecuentemente a barcos camaroneros y a diferentes tipos de redes, interacción que se considera como competencia con las pesquerías. Además, suelen asociarse con delfines de dientes rugosos *Steno*, calderones *Globicephala*, ballenas francas *Eubalaena*, ballenas grises *Eschrichtius* y ballenas jorobadas *Megaptera* (Ceballos y Oliva, 2005).

### 3.2.6 Historia de vida

La longevidad de esta especie es de 25 a 30 años. La madurez sexual se alcanza a los 5-12 años en las hembras, y a los 10-13 años en los machos. Hay dos picos de reproducción, uno en primavera y otro en otoño con nacimientos en verano e incluso en invierno. El cortejo se inicia con una postura precopulatoria flexionando el cuerpo en forma de "S". Los individuos mantienen roces frecuentes en la región genital para después copular por 10 a 30 segundos. El período de gestación es de 11 a 18 meses. Las crías nacen dentro de un grupo social en donde los delfines emiten sonidos alrededor de la madre preñada mientras dos hembras adultas se mantienen cerca del parto. Los individuos miden al nacer 1 m y pesan 12 Kg. El periodo de lactancia dura un promedio de 18 a 20 meses pero los animales pueden permanecer cerca de sus madres hasta dos o tres años. El intervalo entre cada parto es de 18 a 20 meses con hasta ocho crías producidas durante toda su vida (Leatherwood y Reeves, 1982; Redford y Eisenberg, 1992; Ceballos y Oliva, 2005; Crespo *et al.*, 2008).

Las subespecies costeras y oceánicas tienen diferentes tipos de nemátodos, céstodos y tremátodos que parasitan los senos aéreos, pulmones, cavidad abdominal y urogenital. Tienen

ectoparásitos del género *Xenobalanus* en la punta de la aleta dorsal. En el Golfo de México tienen epizootias recurrentes de morbilivirus. Se conoce poco si en condiciones naturales la depredación de orcas y tiburones es importante en la mortalidad de *T. truncatus*, debido a su alta interacción y a evidencias directas e indirectas (Leatherwood y Reeves, 1982; Ceballos y Oliva, 2005).

### 3.2.7 *Estado de conservación*

Es la especie que mejor se adapta al cautiverio y su conducta naturalmente activa en superficie ha permitido que se utilice ampliamente en parques y acuarios de todo el mundo, siendo probablemente el más popular. En Nueva Zelanda, el turismo para observar estos delfines en vida al aire libre está particularmente desarrollado. En México existe una actividad regulada de captura de toninas para mantenerse en cautiverio e incluso para exportarse. También en México, como en otros países, las toninas interaccionan con varias pesquerías por lo que son matadas, además de morir en artes de pesca como redes agalleras. Se capturan asimismo para usarse como carnada en la pesca de tiburón (Nieto, 1991; Ceballos y Oliva, 2005).

## 4. Justificación

El delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* es importante en diferentes niveles: social, económico y ecológico. En primera instancia social, ya que la especie llega a ser capturada en países como México, Japón, Cuba y Estados Unidos para su uso en actividades recreativas, tales como la exhibición en acuarios y parques acuáticos, tan solo en E.U. se capturaron en 1980 más de 1500 ejemplares (IFAW; IUCN, 2011). Sobre su importancia económica, resaltan los conflictos con las pesquerías, *e. g.* en 1976 se estimó que causaron \$441,000 (USD) en daños a la industria pesquera (Leatherwood y Reeves, 1982). Su importancia ecológica radica en su rol como depredador potencial, convirtiéndolo en el último eslabón de las cadenas tróficas, y por lo que en la zona norte de Veracruz, ha comenzado a utilizarse como bioindicador del estado de salud del ecosistema marino, ya que en ésta zona se realizan actividades pesqueras y petroleras de gran impacto económico para la región (Valdes-Arellanes *et al.*, 2011).

El estado de las poblaciones de *Tursiops truncatus* y de otros odontocetos se desconoce en territorio mexicano, debido a la falta de estudios completos que aporten información acerca de las poblaciones, a pesar de que esta especie se encuentra clasificada por la IUCN (2011) en estado de menor preocupación, en CITES (2011) dentro del Apéndice II, y en la NOM-ECOL-059-2001 (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2002) como sujeta a protección especial. Por esto, es importante conocer no sólo la información demográfica de las especies sino también su información morfológica, en el caso de la presente tesis, aquella relacionada a las estructuras implicadas en las funciones auditivas en los cetáceos, como el oído y sus componentes.

El oído cetáceo es diferente estructuralmente entre especies, lo cual puede estar relacionado a diferencias en el rango de frecuencia de audición, al aislamiento acústico del complejo T-P y a características de recepción (Ketten, 1992a). Sin embargo, pocos son los estudios que incorporan la ley de la alometría en las investigaciones de anatomía comparada del oído en cetáceos y otros mamíferos (Hemilä *et al.*, 1995; Nummela, 1995; Hemilä *et al.*, 1999; Nummela *et al.*, 1999b; Stern y Emlen, 1999; Hemilä *et al.*, 2001, 2002).

A pesar de esto, muchos de los trabajos realizados en la décadas de los 80 y los 90 del siglo pasado sobre los mecanismos fisiológicos y embriológicos en diversos organismos, han mostrado que son causa inmediata de la alometría (Gershenowies, 2007), demostrando su importancia en diversos fenómenos biológicos. Asimismo, el enfoque alométrico sobre la morfología de los organismos, es una contribución invaluable a los campos de desarrollo y evolución (Galis, 1996).

Con base en lo anterior, el presente trabajo vendría siendo parte de las investigaciones hechas en las últimas décadas, sobre la información del grupo de los cetáceos que va desde la sistemática a la ecología, desde la biología evolutiva a la paleontología, y desde la conducta a la morfología funcional (Bianucci y Landini, 2007b).

## 5. Objetivos

### 5.1 Objetivo general

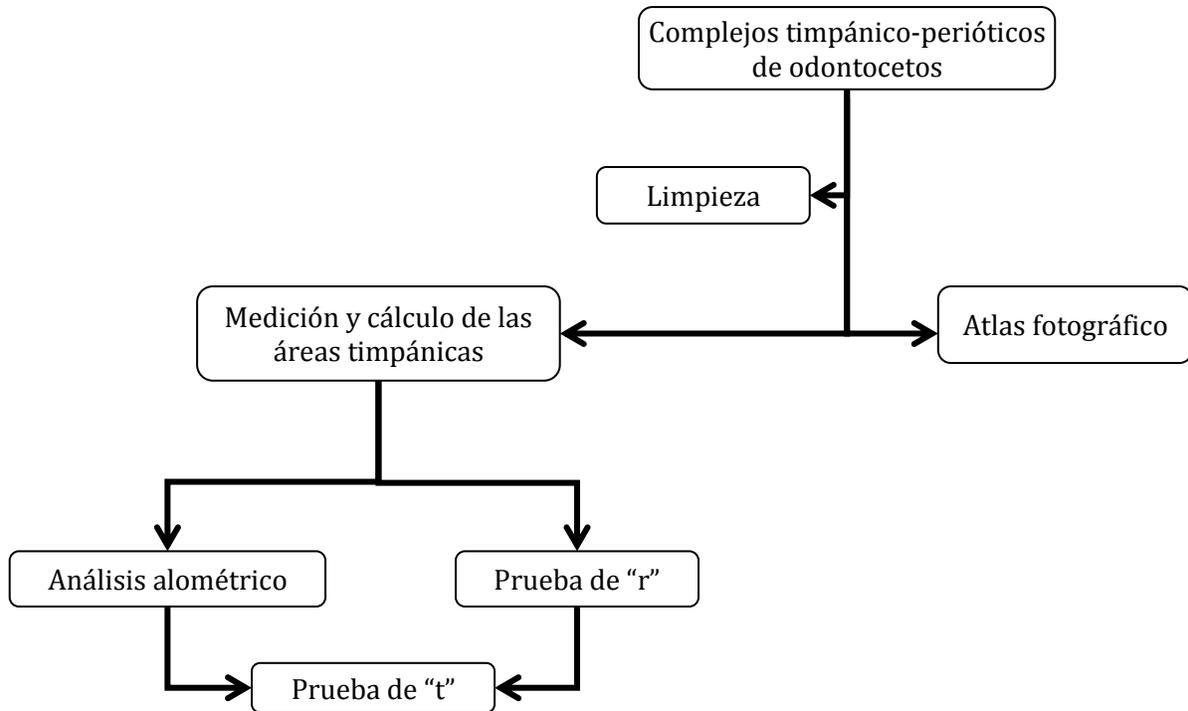
Determinar las relaciones alométricas en las bullas timpánicas del delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* y otros odontocetos, y elaborar un atlas fotográfico de dichas estructuras.

### 5.2 Objetivos particulares

- Realizar un atlas fotográfico de las bullas timpánicas del delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* y otros odontocetos.
- Describir la morfología de las bullas timpánicas del delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* y otros odontocetos.
- Determinar la relación alométrica en las bullas timpánicas del delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* y otros odontocetos.

## 6. Materiales y métodos

A continuación se presenta un diagrama de flujo, donde se explica de forma general lo realizado en el presente estudio, seguido de la descripción detallada de los materiales y métodos de cada procedimiento.



### 6.1 Material biológico

Tras el convenio de colaboración entre la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (FES Iztacala) y el Instituto Via Delphi para la Investigación de los Mamíferos Acuáticos A.C. (del parque ecológico Xcaret), el material biológico ocupado para este estudio fue proporcionado al Laboratorio de Morfología Animal Comparada de la Unidad de Morfología y Función (UMF) de la FES Iztacala UNAM (Universidad Nacional Autónoma de México) por el mismo Instituto Via Delphi. Las muestras fueron colectadas y etiquetadas por el Dr. Alberto Delgado Estrella y el Biol. Arturo Romero Tenorio (clave de la muestra, especie a la que pertenece y sexo; ver Tabla del Anexo 2).

## 6.2 Huesos y parámetros

El material consistió en 14 pares y 4 impares de complejos T-P (timpánico-periótico) de odontocetos, correspondientes a: 12 delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*), 2 cachalotes pigmeos (*Kogia breviceps*), 3 delfines clymene (*Stenella clymene*) y 1 delfín de dientes rugosos (*Steno bredanensis*). Estos complejos T-P incluían, en su mayoría, el hueso timpánico (o bulla timpánica), el hueso periótico y los tres osículos del oído medio (cadena osicular): el martillo, el yunque y el estribo (ver Figuras 10 y 11 y Tabla del Anexo 2).

Previo a su medición, aquellos complejos T-P con tejido suave adherido, fueron sometidos a limpieza. Para el ablandamiento del tejido, se sumergieron en agua de llave por un mes, cambiándola cada semana. Con pinzas de disección y bisturí, se retiró el tejido suave con sumo cuidado de no maltratar los huesos; en caso de que el tejido fuera todavía muy rígido, se siguió sumergiendo en agua hasta poderlo remover por completo.

Una vez limpios de tejido suave, con un calibrador vernier universal, se midieron los parámetros siguientes (símbolo y unidad dados entre paréntesis): área de la placa timpánica (A1, cm<sup>2</sup>) y área oval del hueso timpánico (A2, cm<sup>2</sup>; Nummela, 1995; Nummela *et al.*, 1999b).

## 6.3 Medición y cálculo de las áreas timpánicas

El área de la placa timpánica (A1) fue medida del lado lateral externo de la bulla timpánica, a lo largo y ancho. Las regiones timpánicas más gruesas, ocurriendo en los extremos anteriores y/o posteriores, fueron excluidas (Nummela *et al.*, 1999b). Obteniéndose el área como (ver Figura 14A):

$$A1 \text{ (cm}^2\text{)} = \pi * \frac{1}{4} (W * L) \quad (3)$$

Dónde:

W= ancho (cm)

L= largo (cm)

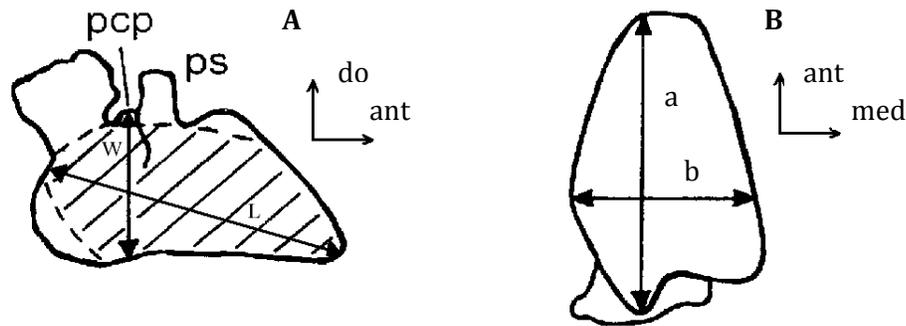
El área oval del hueso timpánico (A2) fue medida del lado externo ventral de la bulla timpánica, tanto el eje mayor como el eje menor. El área fue obtenida como (ver Figura 14B):

$$A2 \text{ (cm}^2\text{)} = \pi * \frac{1}{4} (a * b) \quad (4)$$

Dónde:

a= eje mayor (cm)

b= eje menor (cm)



**Figura 14.** Ejes perpendiculares: (W) ancho, (L) largo, (a) eje mayor y (b) eje menor, medidos del hueso timpánico para calcular las áreas timpánicas. **(A)** vista lateral; el área bordeada es el área de la placa timpánica (A1). **(B)** vista ventral; área oval del hueso timpánico (A2). (pcp) *processus conicus posterior* y (ps) *processus sigmoideus*. Basado en Nummela *et al.* (1999b).

Los datos obtenidos de todas las bullas timpánicas medidas se registraron en dos tablas (ver Tablas del Anexo 3), una por cada par de oído (derecho e izquierdo), para luego ser analizados alométricamente.

#### 6.4 Análisis alométrico

El análisis alométrico, incluyendo los criterios y las fórmulas, fue tomado de Gershenowies (2007). Bajo los siguientes criterios, se determinó cuál de las variables correspondió a la variable independiente “x”, y cuál a la dependiente “y”:

- “x” es una variable que puede cambiar exista o no cambio en la variable “y”, recíprocamente, la variable “y” sólo cambia si existe un cambio en la variable “x”.
- “x” corresponde a la variable que representa la mayor porción orgánica, o que se encuentra asociada con un órgano de mayor importancia; mientras “y” es la variable que representa la menor porción orgánica o se encuentra asociada con un órgano de menor importancia.

Siendo A2 la variable independiente “x” y A1 la variable dependiente “y”, se realizaron las transformaciones siguientes:

$$X = \text{Log}_{10}(x) \quad Y = \text{Log}_{10}(y) \quad (5)$$

Según la tabla modelo siguiente, se elaboraron tablas por nivel taxonómico y sexo, de bullas timpánicas derechas e izquierdas de: Odontoceti, Delphinidae (incluyendo *T. truncatus*), Delphinidae (excepto *T. truncatus*), *T. truncatus*, *S. clymene*, machos (solamente Delphinidae) y hembras (solamente Delphinidae); donde n=número de datos por columna:

X	Y	XY	X <sup>2</sup>	Y <sup>2</sup>
X1	Y1	X1Y1	(X1) <sup>2</sup>	(Y1) <sup>2</sup>
X2	Y2	X2Y2	(X2) <sup>2</sup>	(Y2) <sup>2</sup>
...	...	...	...	...
Xn	Yn	XnYn	(Xn) <sup>2</sup>	(Yn) <sup>2</sup>
ΣX	ΣY	ΣXY	ΣX <sup>2</sup>	ΣY <sup>2</sup>

Se utilizó el método de los mínimos cuadrados para obtener los valores de “b” y “α”, sustituyendo las sumas en las fórmulas siguientes:

$$\alpha = (n\Sigma XY - \Sigma X \Sigma Y) / (n\Sigma X^2 - (\Sigma X)^2) \quad (6)$$

$$b = \text{anti log} ((\Sigma Y - \alpha \Sigma X) / n) \quad (7)$$

Se obtuvo el coeficiente de correlación con la fórmula siguiente:

$$r = (n\Sigma XY - \Sigma X \Sigma Y) / (\sqrt{(n\Sigma X^2 - (\Sigma X)^2)(n\Sigma Y^2 - (\Sigma Y)^2)}) \quad (8)$$

Para evaluar la significancia del coeficiente de correlación se calcularon los grados de libertad (gl), de la manera siguiente:

$$gl = n - 2 \quad (9)$$

Con este valor, se obtuvo de la tabla de significación del coeficiente de correlación para una  $\alpha=0.05$  el valor de " $r_{0.05}$ " y se aplicó la siguiente regla de decisión:

- Si " $-r_{0.05} < r < r_{0.05}$ " la correlación no es significativa, por tanto, la ecuación no es válida.
- Si " $r < -r_{0.05}$ " o " $r_{0.05} < r$ " la correlación es significativa, por tanto, la ecuación es válida.

Por último, se determinó el tipo de comportamiento alométrico de la relación, siendo:

- $\alpha = 1$  isométrico
- $\alpha > 1$  alométrico positivo
- $\alpha < 1$  alométrico negativo

Para lo cual, se realizó la siguiente prueba de "t".

### 6.5 Prueba de "t"

La prueba de "t" fue aplicada para señalar estadísticamente las diferencias en los resultados obtenidos de las muestras con el objeto de verificar el tipo de comportamiento alométrico de la relación.

Por cada tabla a nivel taxonómico y sexo, de bullas timpánicas derechas e izquierdas, se elaboró la tabla modelo siguiente:

$y - \hat{y}$	$(y - \hat{y})^2$
$y - \hat{y}_1$	$(y - \hat{y})^2_1$
$y - \hat{y}_2$	$(y - \hat{y})^2_2$
...	...
$y - \hat{y}_n$	$(y - \hat{y})^2_n$
	$\Sigma(y - \hat{y})^2$

Dónde:

$$\hat{y} = (\alpha * X) + \text{Log}_{10} b \quad (10)$$

Obtenido  $\Sigma (y - \hat{y})^2$ , se utilizó en la siguiente ecuación:

$$S\alpha = \sqrt{\left(\frac{\sum (y - \hat{y})^2}{(n - 2)}\right) / \left(\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}\right)} \quad (11)$$

Una vez calculado  $S\alpha$ , se utilizó en la siguiente ecuación, siendo “ $\alpha$  teórica= 1”:

$$t_{\text{calculada}} = (\alpha - \alpha_{\text{teórica}}) / S\alpha \quad (12)$$

Finalmente, se calcularon los grados de libertad de la ecuación (9), se obtuvo el valor de “ $t_{0.05}$ ” (0.025 para una serie unilateral) de la tabla de valores críticos de t (de Scheffler, 1981 y Durán *et al.*, 2009) y se aplicó la siguiente regla de decisión:

- a. Si “ $t_{\text{calculada}} > t_{0.05}$ ” la relación existente es del tipo alométrica positiva.
- b. Si “ $t_{\text{calculada}} < -t_{0.05}$ ” la relación existente es del tipo alométrica negativa.
- c. Si “ $-t_{0.05} < t_{\text{calculada}} < t_{0.05}$ ” la relación existente es del tipo isométrica.

## 6.6 Atlas fotográfico

Para la elaboración del atlas fotográfico (ver Anexo 1) así como de las fotos incorporadas a lo largo de la obra, se tomaron solamente las bullas timpánicas, a menos que estuvieran adheridas al hueso periótico. Las tomas fueron hechas desde seis vistas diferentes: anterior, posterior, lateral, medial, ventral y dorsal.

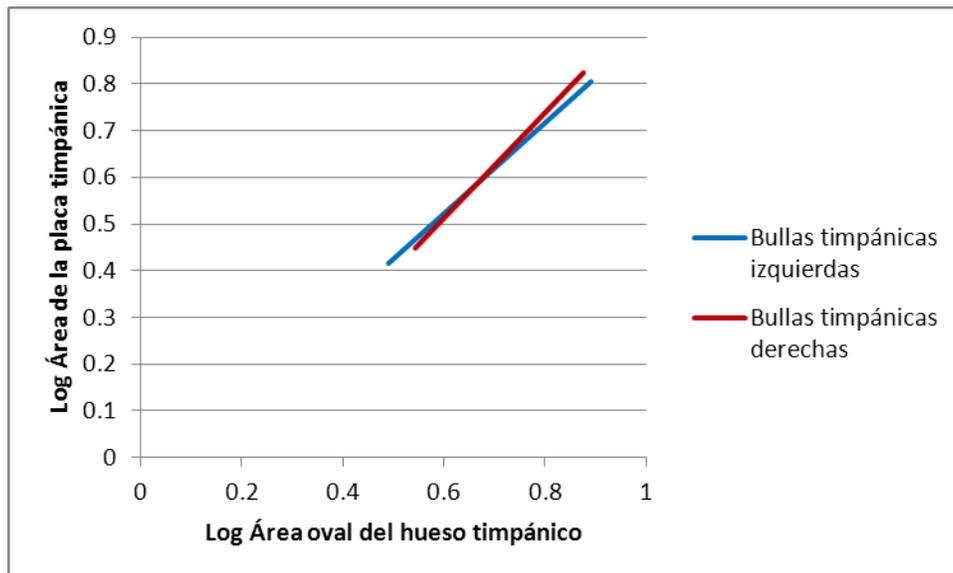
Se usó una cámara SLR 35mm Canon AE-1 montada sobre un trípode, conectada a un cable disparador sencillo de 25cm. Los objetivos usados fueron: un Canon Macro Lens FD 50mm 1:3.5 montado sobre un Commander Auto Tele Converter 2x; además se usó un filtro Kenko 82A 52mm. En cuanto a los rollos fotográficos usados, fueron Kodak Professional Proimage ISO 100/21 de 36 exposiciones cada uno.

## 7. Resultados

Una vez terminada la medición de las estructuras y el análisis alométrico de las medidas, se obtuvieron los siguientes resultados.

### 7.1 Odontoceti

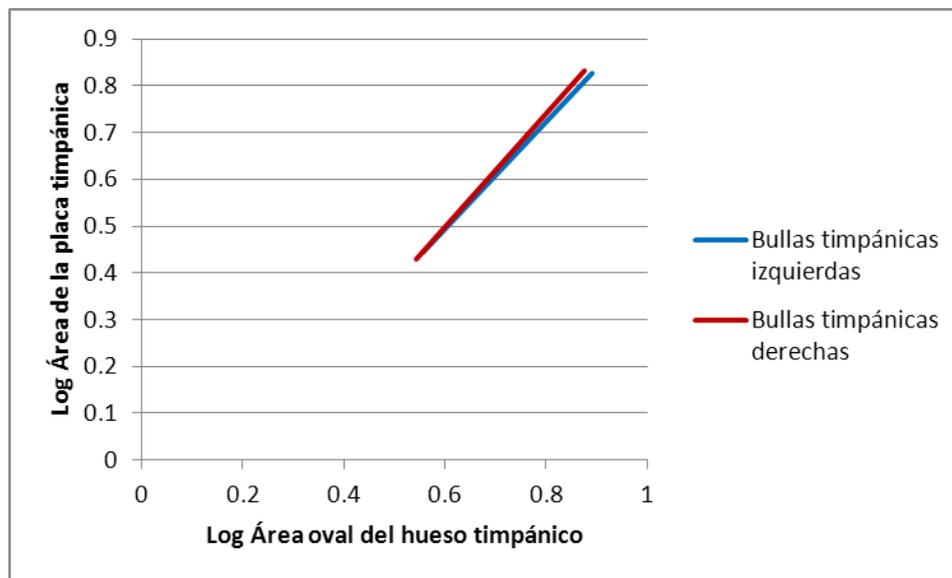
A nivel del suborden Odontoceti de ambos sexos: en las bullas timpánicas derechas se obtuvo que el coeficiente de alometría (valor- $\alpha$ ) fue de 1.12708199 y el factor de escala (valor- $b$ ) de 0.68526152, siendo la ecuación válida ( $r= 0.9635034 > r_{0.05}= 0.497$ ), indicando una relación isométrica ( $t_{calculada}= 1.51846141 < t_{0.05}= \pm 2.145$ ; ver Figura 15); en las bullas timpánicas izquierdas se encontró que el coeficiente de alometría fue de 0.97209996 y el factor de escala de 0.87018787, siendo la correlación significativa ( $r= 0.94035081 > r_{0.05}= 0.497$ ), mostrando una relación isométrica ( $t_{calculada}= -0.29682843 < t_{0.05}= \pm 2.145$ ; ver Figura 15).



**Figura 15.** Relación interespecífica entre el área oval del hueso timpánico y el área de la placa timpánica de las bullas timpánicas derechas ( $y=0.6852x^{1.127}$ ) e izquierdas ( $y=0.8701x^{0.972}$ ) en odontocetos de ambos sexos.

## 7.2 Delphinidae (incluyendo *Tursiops truncatus*)

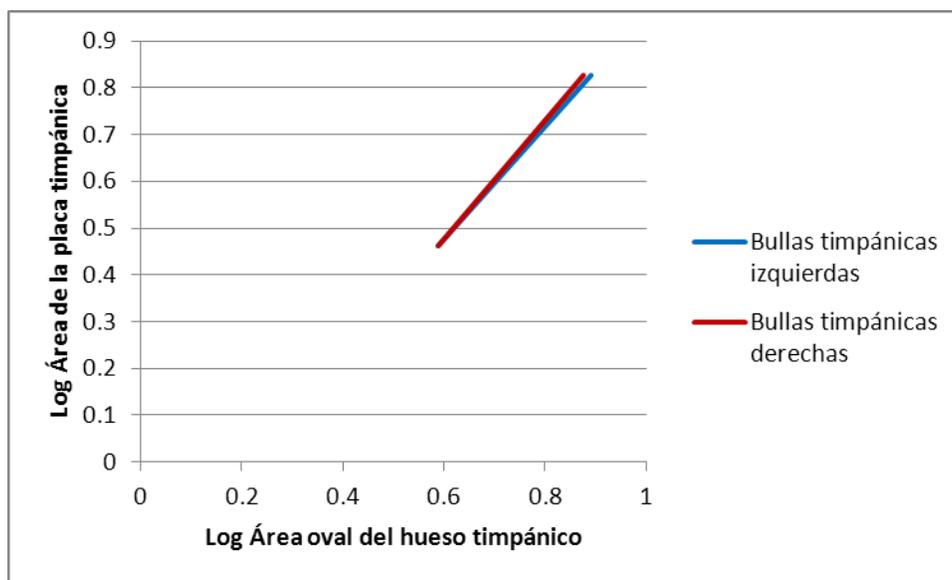
A nivel familia Delphinidae (incluyendo *T. truncatus*) de ambos sexos: en las bullas timpánicas derechas se halló que el coeficiente de alometría fue de 1.21597809 y el factor de escala de 0.58466788, la correlación fue significativa ( $r = 0.97111978 > r_{0.05} = 0.514$ ), encontrándose que es una relación alométrica positiva ( $t_{\text{calculada}} = 2.60658374 > t_{0.05} = \pm 2.160$ ; ver Figura 16); en las bullas timpánicas izquierdas el coeficiente de alometría fue de 1.14434095 y el factor de escala de 0.64059193, mientras que la ecuación se encontró válida ( $r = 0.96496634 > r_{0.05} = 0.514$ ), existiendo una relación isométrica ( $t_{\text{calculada}} = 1.67262142 < t_{0.05} = \pm 2.160$ ; ver Figura 16).



**Figura 16.** Relación interespecífica entre el área oval del hueso timpánico y el área de la placa timpánica de las bullas timpánicas derechas ( $y = 0.5846x^{1.2959}$ ) e izquierdas ( $y = 0.5405x^{1.1443}$ ) en delfínidos (incluyendo *T. truncatus*) de ambos sexos.

### 7.3 Delphinidae (excepto *Tursiops truncatus*)

A nivel familia Delphinidae (excepto *T. truncatus*) de ambos sexos: en las bullas timpánicas derechas se encontró que el coeficiente de alometría fue de 1.27543845 y el factor de escala de 0.51264268, siendo la ecuación válida ( $r = 0.96601546 > r_{0.05} = 0.95$ ), existiendo una relación isométrica ( $t_{calculada} = 1.1413793 < t_{0.05} = \pm 4.303$ ; ver Figura 17); en las bullas timpánicas izquierdas se obtuvo que el coeficiente de alometría fue de 1.20221175 y el factor de escala de 0.56904456, la correlación fue significativa ( $r = 0.96136319 > r_{0.05} = 0.95$ ), habiendo isometría ( $t_{calculada} = 0.8307078 < t_{0.05} = \pm 4.303$ ; ver Figura 17).



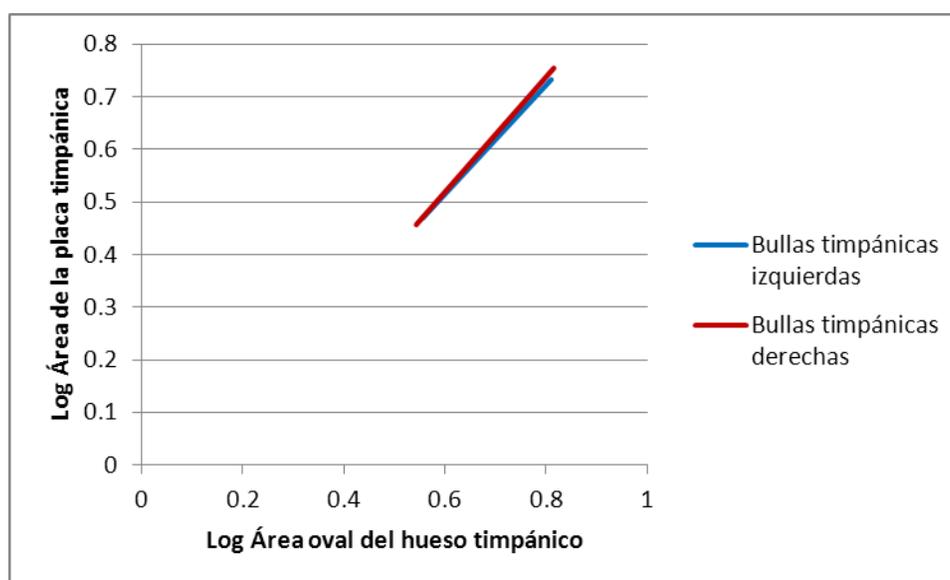
**Figura 17.** Relación interespecífica entre el área oval del hueso timpánico y el área de la placa timpánica de las bullas timpánicas derechas ( $y = 0.5126x^{1.2754}$ ) e izquierdas ( $y = 0.569x^{1.2022}$ ) en delfínidos (excepto *T. truncatus*) de ambos sexos.

### 7.4 *Stenella clymene*

A nivel especie *Stenella clymene* de ambos sexos: en ambas bullas timpánicas, derechas e izquierdas, las correlaciones no fueron significativas ( $r = 0.90146801 < r_{0.05} = 0.997$  y  $r = 0.87362437 < r_{0.05} = 0.997$  respectivamente), por lo que ambas ecuaciones alométricas no son consideradas válidas.

## 7.5 *Tursiops truncatus*

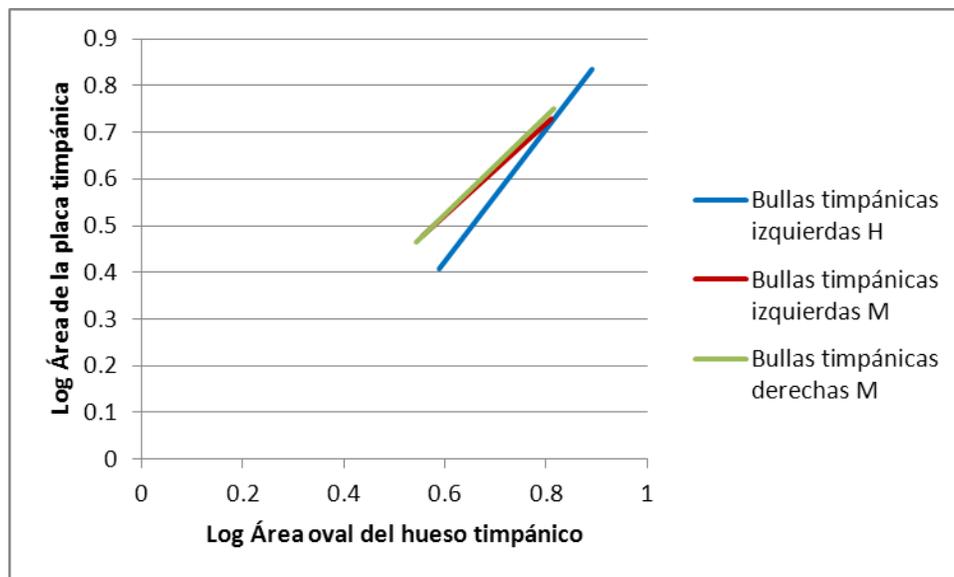
A nivel especie *Tursiops truncatus* de ambos sexos: en las bullas timpánicas derechas se halló que el coeficiente de alometría fue de 1.09799715 y el factor de escala de 0.72492618, la correlación fue significativa ( $r= 0.99092666 > r_{0.05}= 0.602$ ), mostrando isometría ( $t_{calculada}= 1.97407519 < t_{0.05}= \pm 2.262$ ; ver Figura 18); en las bullas timpánicas izquierdas se encontró un coeficiente de alometría de 1.03280325 y un factor de escala de 0.78404142, la correlación resultó ser significativa ( $r= 0.97673113 > r_{0.05}= 0.602$ ), mostrando isometría ( $t_{calculada}= 0.43394447 < t_{0.05}= \pm 2.262$ ; ver Figura 18).



**Figura 18.** Relación intraespecífica entre el área oval del hueso timpánico y el área de la placa timpánica de las bullas timpánicas derechas ( $y=0.7249x^{1.0979}$ ) e izquierdas ( $y=0.784x^{1.0328}$ ) en *Tursiops truncatus* de ambos sexos.

## 7.6 Hembras Delphinidae (incluyendo *Tursiops truncatus*)

En la categoría hembras de la familia Delphinidae (incluyendo *T. truncatus*): en las bullas timpánicas derechas se halló que la correlación no fue significativa ( $r = 0.9961529 < r_{0.05} = 0.99692$ ), lo que significa que la ecuación alométrica no es válida; en contraparte, en las bullas timpánicas izquierdas hubo significancia en la correlación ( $r = 0.99986699 > r_{0.05} = 0.99692$ ) validando la ecuación alométrica, el coeficiente de alometría fue de 1.48686919 y el factor de escala de 0.37976089, existiendo una relación alométrica positiva ( $t_{calculada} = 17.7295783 > t_{0.05} = \pm 12.706$ ; ver Figura 19).



**Figura 19.** Relación interespecífica entre el área oval del hueso timpánico y el área de la placa timpánica de las bullas timpánicas en delfínidos (incluyendo *T. truncatus*) hembras (H) y machos (M); bullas timpánicas izquierdas H ( $y = 0.3797x^{1.4868}$ ), derechas M ( $y = 0.7782x^{1.0538}$ ) e izquierdas M ( $y = 0.862x^{0.979}$ ).

## 7.7 Machos Delphinidae (incluyendo *Tursiops truncatus*)

En la categoría machos de la familia Delphinidae (incluyendo *T. truncatus*): en las bullas timpánicas derechas se encontró que el coeficiente de alometría fue de 1.05385699 y el factor de escala de 0.77823254, la correlación se mostró significativa ( $r = 0.98892892 > r_{0.05} = 0.7545$ ), siendo isométrica ( $t_{calculada} = 0.96330938 < t_{0.05} = \pm 2.306$ ; ver Figura 19); en las bullas timpánicas izquierdas el coeficiente de alometría fue de 0.97904745 y el factor de escala de 0.86208995, siendo la

ecuación válida ( $r = 0.98256072 > r_{0.05} = 0.602$ ), mostrando isometría ( $t_{calculada} = -0.33926284 < t_{0.05} = \pm 2.262$ ; ver Figura 19).

En la mayoría de las categorías propuestas para el análisis alométrico de las bullas timpánicas, derechas e izquierdas, se puede observar que a nivel taxonómico (suborden Odontoceti, familia Delphinidae y especie *T. truncatus*) y en la categoría machos Delphinidae, existe una relación isométrica; sin embargo se registraron dos categorías con alometría positiva y ninguna con alometría negativa (ver Tabla 1).

	Izquierda	Derecha
Odontoceti	I	I
Delphinidae (incluyendo <i>T. truncatus</i> )	I	A+
<i>Stenella clymene</i>	I*	I*
<i>Tursiops truncatus</i>	I	I
Delphinidae (excepto <i>T. truncatus</i> )	I	I
Delphinidae ♀	A+	I*
Delphinidae ♂	I	I

**Tabla 1.** Relación del tipo de alometría encontrada a nivel taxonómico y categoría sexo en las bullas timpánicas, derechas e izquierdas. Alometría positiva (A+), isometría (I), alometría negativa (A-), (\*) correlación no significativa.

## 8. Discusión

A continuación se discutirán los resultados del análisis alométrico de las bullas timpánicas del delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* y de otros odontocetos, incluyendo delfínidos de ambos sexos, y sus implicaciones estructurales, funcionales y evolutivas.

### 8.1 Sobre el coeficiente de alometría $\alpha$

En contraste a otros estudios que sólo hacen la división de muestras por especie, el presente estudio es único por su diseño del análisis alométrico, ya que se toma en cuenta el sexo y el par (izquierdo o derecho) al que pertenece la muestra, permitiendo observar la existencia de diferencias entre sexos y ambos pares de bullas timpánicas.

Como se mencionó anteriormente, el coeficiente alométrico  $\alpha$  en las bullas timpánicas derechas de delfínidos (incluyendo *T. truncatus*) mostró un patrón de alometría positiva, siendo un dato no reportado, lo cual puede tener varios significados. Entre ellos, una preferencia de giro a un lado, sin embargo esto involucraría una diferencia de rangos auditivos entre ambos oídos y por tanto, todo el proceso de audición y ecolocación. Existe también la posibilidad que exista un sesgo estadístico en el muestreo por parte de las muestras hembras, debido a que en la mayoría de los demás niveles analizados se registró isometría excepto en las bullas timpánicas izquierdas Delphinidae hembras, donde se observó alometría positiva, la cual se discutirá en la sección 8.1.4.

Por lo que la asimetría bilateral característica del cráneo de los odontocetos, relacionada a la reducción de uno de los pasajes nasales, no afectaría de ninguna manera las proporciones de ambas bullas timpánicas, siendo principalmente un fenómeno superficial sobre el aspecto dorsal del cráneo (Walker, 1975; Romero, 2000).

En el presente trabajo, sustentó que las bullas timpánicas de *Tursiops truncatus* y de otros odontocetos son isométricas respecto al tamaño total del organismo. Ésta afirmación está respaldada por diversos estudios morfométricos y morfofisiológicos, en los que se expone que: 1) el hueso timpánico es isométrico en relación al periótico y 2) que todo el complejo T-P muestra una escala isométrica con el tamaño del animal (Ketten y Wartzok, 1990; Ketten, 1992a, b; Wartzok y Ketten, 1999; Nummela *et al.*, 1999b; Hemilä *et al.*, 1999; Ketten, 2000; Hemilä *et al.*, 2001, 2002; Meraz, 2004).

Por lo expuesto arriba, se puede concluir de forma general que estructuralmente todos los delfínidos y, posiblemente la mayoría de los odontocetos actuales, han acabado con una solución similar a los problemas acústicos en un ambiente acuático (Nummela *et al.*, 1999b).

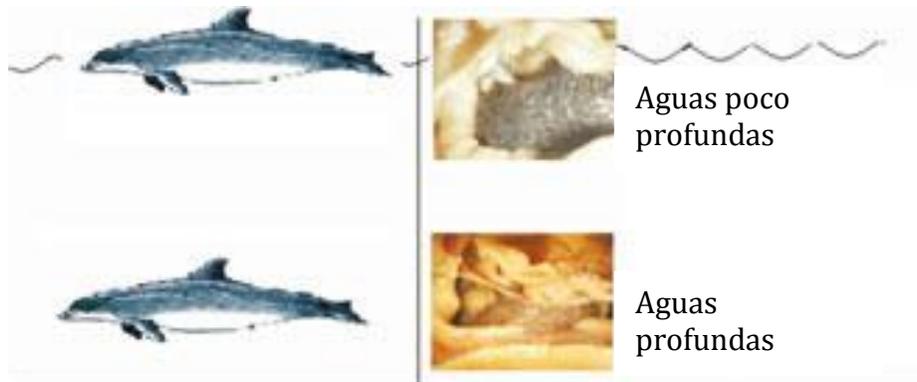
Esto lleva a la pregunta: ¿Qué importancia morfofisiológica tiene la isometría de la bulla timpánica de los delfínidos, incluyendo al delfín nariz de botella *Tursiops truncatus*?

### 8.1.1 *Relación entre el tamaño de la bulla y la funcionalidad del espacio del oído medio*

Entre las 65 especies de odontocetos, se encuentran especies adaptadas para sumersiones rápidas, de largos periodos y de gran profundidad. Lo que involucra la compresión del aire, y de los tejidos blandos relacionados (Nummela *et al.*, 1999a; Ketten, 1994, 1997).

Para evitar esto, la cavidad del oído medio se mantiene llena de aire mediante el reabastecimiento de gas de los pulmones vía la trompa de Eustaquio. Sin embargo, la presencia de aire en el oído medio altera sus características de resonancia, alterando la sensibilidad auditiva, representando una dificultad acústica potencial en la ausencia de un dispositivo de compensación activa que ajuste el volumen o la presión durante el descenso (Nummela *et al.*, 1999a; Wartzok y Ketten, 1999; Sassu y Cozzi, 2007).

En los odontocetos, ésta regulación puede ser efectuada por el *corpus cavernosum*, tejido fibroso grueso vascularizado que está dentro de la cavidad del oído medio rodeando el *processus gracilis* del martillo y el ligamento timpánico, formando un complejo rígido que promueve los movimientos vibratorios en la cadena osicular con energía mínima, teniendo mejor percepción de altas frecuencias. La capacidad auditiva de odontocetos no es influenciada por la profundidad, incluso se ha sugerido que incrementa su sensibilidad a frecuencias bajas en aguas profundas. Si el *corpus cavernosum* no está turgente a profundidad, la cadena osicular es más libre para moverse. Al contrario, la sensibilidad auditiva está a favor de altas frecuencias en aguas poco profundas, cuando el *corpus cavernosum* está más turgente y la cadena osicular más rígida. Es decir, el *corpus cavernosum* trabaja como un tipo de sistema de “bolsa de aire” (Ketten, 2000; Sassu y Cozzi, 2007; ver Figura 20).



**Figura 20.** Representación esquemática de las posibles variaciones funcionales del *corpus cavernosum* durante la inmersión, i.e. turgente en aguas poco profundas (donde cubre a la cadena osicular y al ligamento timpánico) y estrecho en aguas profundas (dando a la cadena osicular y al ligamento mayor libertad de movimiento). Basado en Sassu y Cozzi (2007).

Ambos mecanismos, tanto el reabastecimiento de aire procedente de los pulmones (ajuste de la presión) así como los movimientos del *corpus cavernosum* (ajuste de la presión y del volumen del aire), dependen de un factor físico: el volumen de la cavidad del oído medio; i. e. del tamaño de la bulla timpánica.

Se podría decir que el tamaño del oído refleja el tipo de sumersión que puede realizar el organismo. Por ejemplo, se ha registrado que el cachalote *Physeter catodon* (o *P. macrocephalus*) realiza sumersiones de aproximadamente 1 hora a más de un kilómetro de profundidad mientras que la tonina *Tursiops truncatus* y otros delfínidos las realizan a menos de 10 m de profundidad y no mayores a 12 min (Tyack *et al.*, 2006; Watwood *et al.*, 2006). El volumen del hueso timpánico de *P. catodon* es 5 veces mayor al de *T. truncatus*, por tanto el *corpus cavernosum* del cachalote posee un volumen inicial mayor al de la tonina en aguas poco profundas. Al ir descendiendo en una profundidad “x”, el *corpus cavernosum* de *T. truncatus* no se podrá contraer más y aunque se proveyera de aire de los pulmones para regular la presión, no se podría regular el volumen de aire, afectando la sensibilidad a frecuencias altas; en esta misma profundidad “x”, el *corpus cavernosum* de *P. catodon* tendría todavía cierta turgencia, lo que le permitiría compensar a profundidades mayores, manteniendo un rango de audición ultrasónica óptima.

El volumen de aire del oído medio ha sido un tema de debate acerca del oído cetáceo, por esto es importante recordar que:

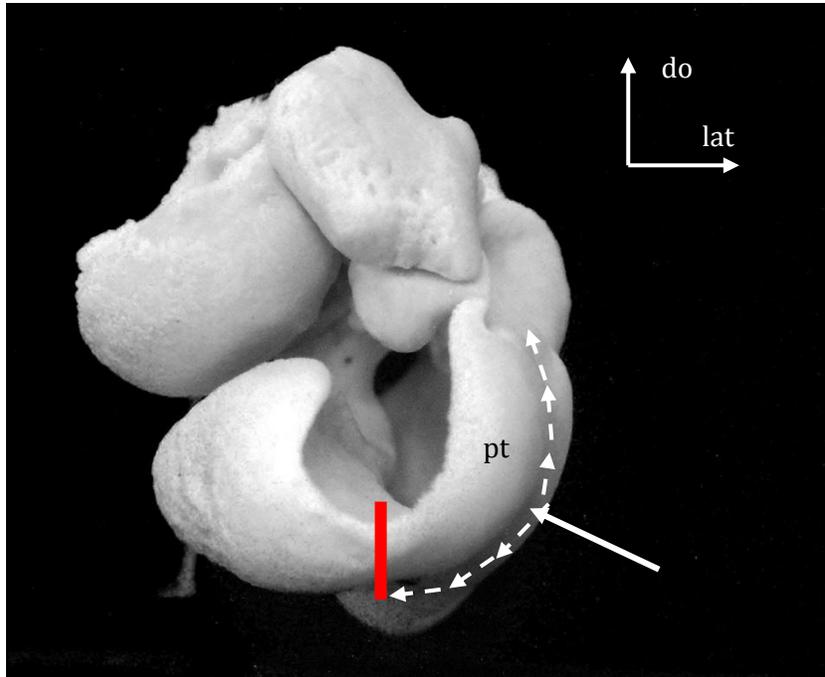
1. Para entender el espacio funcional del oído medio, se deben considerar las influencias de tejido blando, en este caso, del *corpus cavernosum* (Ketten, 2000).
2. El *corpus cavernosum* es también un tejido eréctil y que, como tal, su turgencia no solo depende en factores físicos tales como la presión, sino también en la irrigación de sangre.
3. Existen otros factores biológicos que delimitan las sumersiones en los cetáceos, como su tasa metabólica de sumersión y la disponibilidad de alimento en esas profundidades (Watwood *et al.*, 2006).

### 8.1.2 *Relación entre el tamaño de la placa timpánica, el tamaño de la bulla timpánica y el rango de audición*

El ajuste de impedancia, de una alta (agua y canal graso) a una baja (cóclea), es el objetivo de la región del oído medio odontoceto, compuesta por el complejo T-P y la cadena osicular, formando un mecanismo de transferencia de la energía sonora. Tal mecanismo, en resumen, comienza cuando el sonido incidente pone en vibración a la pared delgada de la región lateral del hueso timpánico, la placa timpánica. La vibración pasa a través del *processus gracilis*, produciendo un movimiento rotatorio del complejo martillo-yunque y un efecto de palanca, amplificando la velocidad de vibración a nivel de la placa basal (Nummela *et al.*, 1999a, b; Hemilä *et al.*, 2001, 2002).

Pocos estudios enfatizan en el rol primario de la placa timpánica, ya que funciona como un primer amplificador de velocidad, ocurriendo en serie con el mecanismo de palanca antes mencionado.

La estimulación acústica es centrada en medio de la placa timpánica convexa altamente mineralizada, y como la inercia del borde voluminoso timpánico medial previene vibraciones de alta frecuencia de ese lado del hueso timpánico, el lado opuesto de la placa timpánica vibrará con mayor amplitud (ver Figura 21). Ésta amplificación de velocidad doble contribuye a la compensación de impedancia y a la transferencia eficiente de la energía acústica (Nummela *et al.*, 1999a, b; Hemilä *et al.*, 2001, 2002).



**Figura 21.** Representación esquemática de la funcionalidad de la placa timpánica (pt) odontoceta. Estimulación acústica (flecha recta), vibraciones de alta frecuencia (flechas punteadas), inercia (línea gruesa roja) del borde voluminoso medial.

Dicho mecanismo afecta la sensibilidad a ciertas frecuencias sonoras, por lo que el tamaño, o mejor dicho, las proporciones de la placa timpánica y del complejo T-P nos pueden indicar el rango de frecuencias que procesa.

De hecho, Hemilä y sus colaboradores (2001) propusieron que se puede construir un audiograma odontoceto universal, asumiendo que:

1. Todos los oídos medios odontocetos son estrictamente isométricos.
2. Las intensidades de umbral de la cóclea son iguales.
3. Las amplificaciones de intensidad ocurridas en las estructuras precedentes al oído medio son iguales.

No obstante, constan dos problemas con el primer supuesto. Primero, el cachalote posee un complejo T-P con una masa comparable al de la orca, aunque el tamaño de su cuerpo es igual al de los mysticetos, lo que nos habla de un complejo T-P proporcionalmente pequeño respecto al cuerpo, es decir, presente alometría negativa. Esto nos demuestra que no todas las especies odontocetas presentan isometría y que probablemente exista un límite máximo en el tamaño del

oído relacionado a la audición de altas frecuencias (Nummela *et al.*, 1999b); por lo que en especies más grandes que la orca (como los zífidos y cachalotes), se esperaría observar alometría negativa. Se ignora si existe un límite mínimo en el tamaño del oído.

Segundo, si la placa timpánica es isométrica respecto al complejo T-P y a su vez éste lo es respecto al tamaño del organismo, entonces comparando tamaños entre especies odontocetas se puede saber cuál de ellas posee un rango auditivo mayor, ya que se sabe que el rango de audición es mayor conforme el tamaño del oído disminuye. Aun así, en la tonina (longitud corporal de 3 a 4m) y el delfín del Amazonas (longitud corporal de 2-2.6m) no ocurre esto; el primero tiene un límite de alta frecuencia mayor que el segundo ( $55904\text{ s}^{-1} > 53157\text{ s}^{-1}$ ). Lo más seguro es que hay diferencias estructurales pequeñas que resultan en estas variaciones (Hemilä *et al.*, 1999).

Cabe recordar que, a pesar de tener una función primaria, la placa timpánica no es el único factor influyente, sino uno de tantos que conforman el mecanismo auditivo de los odontocetos. Factores como la masa de las diversas unidades óseas y las uniones elásticas del complejo T-P y del complejo osicular, tienen un efecto importante en la audición de altas frecuencias (Hemilä *et al.*, 1999, 2001, 2002).

### 8.1.3 ¿Delfínidos crías y jóvenes presentan isometría en sus bullas timpánicas?

Hasta donde se sabe, no existe ningún estudio que trate sobre el crecimiento del oído en las diferentes etapas del desarrollo postnatal en Cetacea. Sin embargo existe información, incluyendo la del presente estudio, que permite un acercamiento del tema.

En el manatí de las Indias Occidentales *Trichechus manatus*, el complejo T-P es desproporcional en especímenes jóvenes, constituyendo el 14% del peso del esqueleto. Indicando que poseen oídos precoces, i. e. el sistema auditivo es estructuralmente maduro y totalmente funcional desde el nacimiento (Ketten *et al.*, 1992).

Se sabe que Cetacea junto con Pinnipedia y Artiodactyla, son especies que nacen maduras. En la etapa 20 del desarrollo prenatal en Odontoceti, el complejo T-P se separa del cráneo, marcando el fin de la embriogénesis temprana del sistema auditivo periférico; por lo que el proceso principal de la formación de los oídos externo, medio e interno se ha completado (Solntseva, 1999).

Fundamentándose en lo anterior, si se realizara un análisis alométrico intraespecífico en las bullas timpánicas de *T. truncatus* (u otro odontoceto) crías o jóvenes, se observaría alometría positiva. Mientras que, si se realizara un análisis alométrico ontogenético se registraría alometría

negativa. Ambos patrones se explicarían por la nula o poca variación en las dimensiones de la bulla durante el crecimiento. Por ejemplo, en *T. manatus* hay poca diferencia en el tamaño y peso entre los complejos T-P adultos, variando menos del 20% entre neonatos y adultos (Ketten *et al.*, 1992).

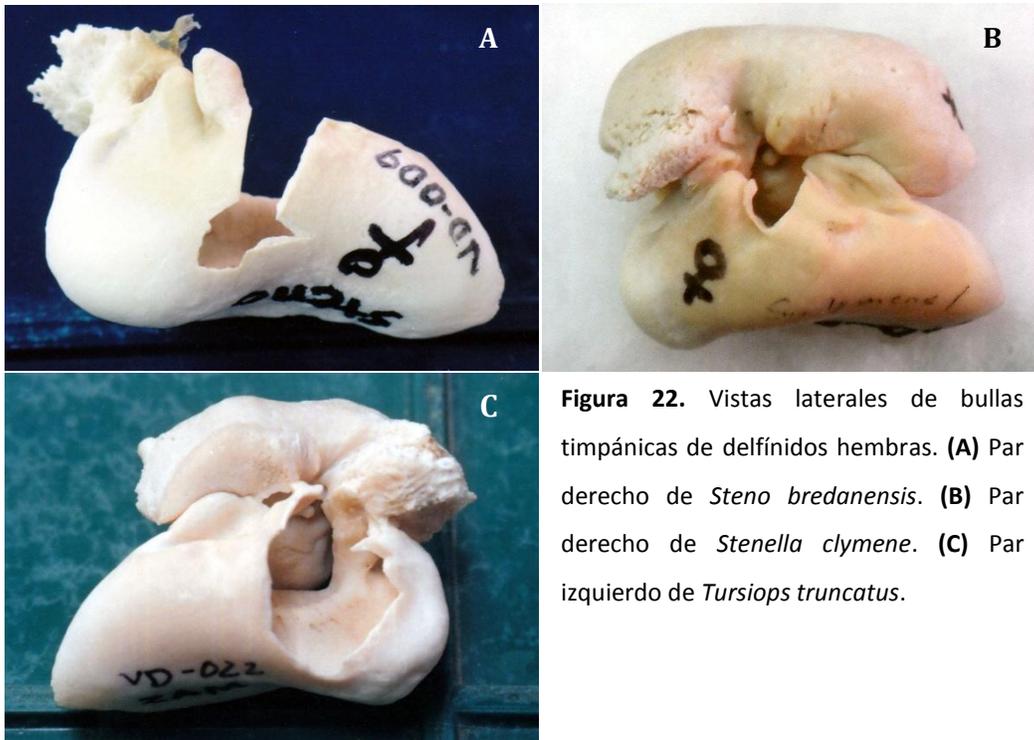
De hecho, en caso de registrarse cierta variación sería debida a que, ciertas características morfológicas que se forman en las primeras etapas de desarrollo, continúan desarrollándose en la embriogénesis tardía, del feto, y en los primeros periodos postnatales (Solntseva, 1999).

Recordemos que la audición en los cetáceos es de suma importancia, siendo su sentido mejor desarrollado. En ella dependen no sólo la percepción del medio, sino también la obtención de alimento (mediante la ecolocación) y la comunicación entre individuos (Ketten, 1992a; Medrano, 2009), por lo que un oído maduro desde el nacimiento es vital.

Las muestras usadas, de haber sido identificadas su edad o etapa de desarrollo, hubieran permitido un mejor análisis del tema. A pesar de esto, los registros obtenidos y la información disponible permitieron que éste sea el primer estudio que presente predicciones sobre los patrones alométricos en las bullas timpánicas de *Tursiops truncatus* y, posiblemente, de otros odontocetos en sus diferentes etapas ontogénicas postnatales y sus implicaciones.

#### *8.1.4 ¿Por qué hay alometría positiva en las bullas timpánicas de delfínidos hembras?*

El estudio contó con tres pares de bullas timpánicas pertenecientes a hembras de tres especies delfínidas (ver Tabla del Anexo 2 y Figura 22). El análisis alométrico reveló que los pares izquierdos de éstas bullas, muestran alometría positiva; i. e., hay una desproporción del complejo T-P respecto al cuerpo (ver Figura 19).



**Figura 22.** Vistas laterales de bullas timpánicas de delfínidos hembras. **(A)** Par derecho de *Steno bredanensis*. **(B)** Par derecho de *Stenella clymene*. **(C)** Par izquierdo de *Tursiops truncatus*.

De acuerdo a lo expuesto anteriormente, existe una relación del tamaño del complejo T-P (por tanto de la bulla timpánica) con la sensibilidad a ciertos rangos de frecuencias sonoras. Además en las tres especies analizadas, como en varios delfínidos, existe un dimorfismo sexual en el tamaño, siendo más grandes los machos que las hembras (Leatherwood y Reeves, 1982; Jefferson y Curry, 2003; Jefferson, 2009a, b).

Lo anterior es importante, pues si las bullas fueran isométricas en hembras, sus bullas serían más pequeñas que las de los machos, habiendo una diferencia en los rangos de audición entre ambos sexos. De presentarse isometría, sólo se explicaría por cierta plasticidad en la relación tamaño de la bulla/rango de audición o por existir poca variación en los tamaños corporales entre machos y hembras.

## 8.2 Sobre el factor de escala $b$

“Geometric Similarity in Allometric Growth: A Contribution to the Problem of Scaling in the Evolution of Size” de Stephen Jay Gould (1971), es probablemente el artículo de mayor trascendencia en el análisis de la alometría, en específico del factor  $b$  de la ecuación de alometría simple.

Es irónico que a pesar de ser el factor más discutido a lo largo de la historia de la alometría, ningún estudio revisado tome en cuenta el factor  $b$  en el análisis de sus resultados, siendo  $\alpha$  (coeficiente de alometría), el único analizado. En el presente estudio, intentaré incorporar los tratados de Gould sobre el factor  $b$  en el análisis morfométrico de las bullas timpánicas de *Tursiops truncatus* y los demás odontocetos estudiados.

### 8.2.1 Sobre el criterio de similitud en delfínidos

Según Gould (1971): "...,  $b$  es un factor de escala; cambia como la unidad arbitraria de cambios en la medición y cuando el tamaño de los objetos, pero no el rango de sus formas, es alterado." (p.119). Es decir, cada vez que se modifique el tamaño y solamente el tamaño,  $b$  y solamente  $b$  cambiará. Si  $\alpha$  es la misma para todas las regresiones, entonces los animales más grandes deben permanecer en las regresiones con los valores más altos. Si la diferencia real en el tamaño de los animales en dos regresiones es igual a la diferencia de tamaño de forma constante, entonces un cambio de escala ha producido el cambio en  $b$ , para los animales en las dos curvas se constituyen en similitud geométrica, la cual se traduce en la ecuación (13) del criterio de similitud (s):

$$s = (b_1/b_2) (1/(1-\alpha)) \quad (13)$$

Algunas veces  $s$  es más apropiada o demostrativa para la comparación usual entre valores de  $b$  (Gould, 1971). Para aclarar esto de mejor manera, se aplicará el criterio de similitud a las regresiones de las bullas timpánicas derechas de los grupos Delphinidae (excepto *T. truncatus*) y *Tursiops truncatus*:

$$\begin{aligned} y &= 0.724x^{1.097} \text{ para } Tursiops \text{ truncatus} \\ y &= 0.512x^{1.275} \text{ para Delphinidae (excepto } T. \text{ truncatus)} \end{aligned} \quad (14)$$

La comparación estándar para estos dos grupos sería mediante la división de los dos valores- $b$ , e indicando que la bulla timpánica de *T. truncatus* es 1.4 veces (140%) aproximadamente más grande que la de cualquiera de las dos especies incluidas en el otro grupo (*Steno bredanensis* y *Stenella clymene*). Pero el criterio de similitud,  $s$ , ofrece otra comparación. De (14):

$$s = (0.724 / 0.512) (1 / (1 - 1.186)) = 0.1552$$

Así, un delfín nariz de botella promedio tiene 0.1552 veces (16%) más área corporal que un delfínido (*S. bredanensis* o *S. clymene*) promedio de la misma proporción área de la placa timpánica/ área oval del hueso timpánico (tamaño corporal). Dado que el área es proporcional al cuadrado de una longitud ( $L^2$ ), una tonina *Tursiops truncatus* es 0.3939 veces (39%) más largo que un delfínido (*S. bredanensis* o *S. clymene*) con la misma área relativa de la placa timpánica.

Como dice Gould, ambas comparaciones son “correctas” pero ¿Cuál es más esclarecedora? Si el hueso timpánico evolucionó manteniendo una relación constante con el tamaño corporal durante el incremento del tamaño filogenético, a mi juicio creo que el criterio de similitud ofrece una comparación más significativa ya que mide el incremento en el tamaño.

### 8.2.2 Sobre la similitud geométrica en odontocetos

El criterio de similitud puede ser usado para demostrar que la magnitud de una transposición entre regresiones de  $\alpha$  constante es tal, que animales en un rango de tamaño nuevo permanecen geoméricamente similares a formas emparentadas en el rango original. La transposición alométrica es el desplazamiento de la línea de regresión, sin cambio de pendiente que da lugar a formas funcionales, por un cambio en los valores de  $b$  (Gould, 1971).

Si se realizara una relación alométrica de Delphinidae e incluso de todo el linaje actual de Odontoceti, se observaría que la  $\alpha$  interespecífica sería isométrica (con un valor cercano a 1). Los animales de menor tamaño se situarían en los valores- $b$  más bajos mientras que los animales de mayor tamaño en los valores- $b$  más altos, sin embargo se mantendría una similitud geométrica entre la mayoría de las especies.

Es generalizado en los mamíferos que durante el Oligoceno ocurrieron varios cambios de diversidad (extinciones y orígenes). Esta transición dejó pocos restos fósiles y muchas incertidumbres sobre el origen de los cetáceos actuales los cuales parecen haberse originado de la familia Dorudontidae que junto a los demás arqueocetos se extinguieron debido a las diversas glaciaciones ocurridas en ese entonces. La discontinuidad ambiental y del registro fósil de los cetáceos en el Oligoceno se asocia a una divergencia drástica en el modo de alimentación de estos organismos que originó por un lado a los odontocetos que son nectófagos y por otro a los

misticetos que se alimentan de zooplancton, pequeños peces y anfípodos bentónicos (Medrano, 2009; ver Figura 7).

Los odontocetos radiaron en siete superfamilias pero las relaciones filogenéticas entre estos siete clados y sus orígenes están todavía indeterminadas. Se piensa que esta radiación está asociada a una diversificación de su alimentación pero a diferencia de los misticetos en donde los taxones se han diferenciado por especialización reconociéndose las familias en modos alimentarios primarios y luego los géneros y las especies en submodos, en los odontocetos algunas familias presentan varias formas alimentarias primarias y a su vez, algunas de estas formas han evolucionado independientemente en más de una familia (Medrano, 2009).

Junto con la diversificación de los modos de alimentación, o como consecuencia de ésta o viceversa, se dieron cambios en el tamaño filogenético manteniéndose una similitud geométrica. De la manera en que haya ocurrido, los cambios en el tamaño y la preservación de la forma fueron resultado de las variaciones en  $b$ , que pueden reflejar efectos de un solo gen (Sinnott y Dunn, 1935 citado por Gould, 1971 pp.130-131) que controle simples mecanismos hormonales o respuestas fenotípicas a ambientes variados como los ocurridos en el Oligoceno (Gould, 1971; Medrano, 2009).

La preservación de la forma no es el resultado anticipado del cambio en tamaño, y no puede ser considerado como la manera más fácil de alterar el tamaño, debido a que:

1. La manera más directa para incrementar el tamaño no produce similitud geométrica, la mayoría del crecimiento individual está repleto de fuerte alometría en muchas de sus características.
2. Ni siquiera es la mejor manera, ya que los animales grandes deben cambiar su forma para poder funcionar tal como los animales pequeños construidos bajo el mismo *Bauplan*.

Lo que hace de la similitud geométrica un problema, no una expectativa (Gould, 1971).

Pese a esto, la similitud geométrica puede tener ventaja como adaptación, pues trae consigo varias consecuencias para la macroevolución. Permite la evolución rápida del tamaño, desacoplando la correlación común de crecimiento y desarrollo (Gould, 1971); además, puede producir una mejora evolutiva en la forma, es decir, el mantenimiento de la forma en un aumento de tamaño no produce una gran variedad de formas que sean mecánicamente similares, requiriendo de crecimiento alométrico negativo para una similitud mecánica (Gould, 1966 citado por Gould, 1971 p.132).

Según lo expuesto anteriormente, las bullas timpánicas de delfínidos e incluso de la mayoría de odontocetos, mantienen una correlación isométrica con el tamaño corporal. Evolutivamente, esto involucró a la audición pues a pesar de conservar la base mecánica en los diferentes complejos T-P, los rangos auditivos se vieron afectados al existir una relación morfofisiológica con el tamaño del complejo T-P (ver sección 8.1.2).

Tal cambio es una consecuencia mecánica del cambio en el tamaño, un aumento que fue en sí mismo adaptable. Demostrando que la alometría frecuentemente es una fuente de diversidad biológica; pero una vez que el aumento de tamaño ha tenido lugar, los organismos tienden a compensar los efectos no adaptativos de la alometría (Gershenowies, 2007), como ocurrió en las bullas timpánicas y complejos T-P de odontocetos. De haberse mantenido un solo tamaño en los complejos T-P, hubiera implicado fuertes cambios genéticos así como en las etapas de desarrollo prenatal, donde se da la formación del sistema auditivo periférico (Solntseva, 1999).

## 9. Conclusiones

A continuación se exponen las conclusiones, incluyendo hipótesis y sugerencias a trabajos futuros relacionados al tema de investigación.

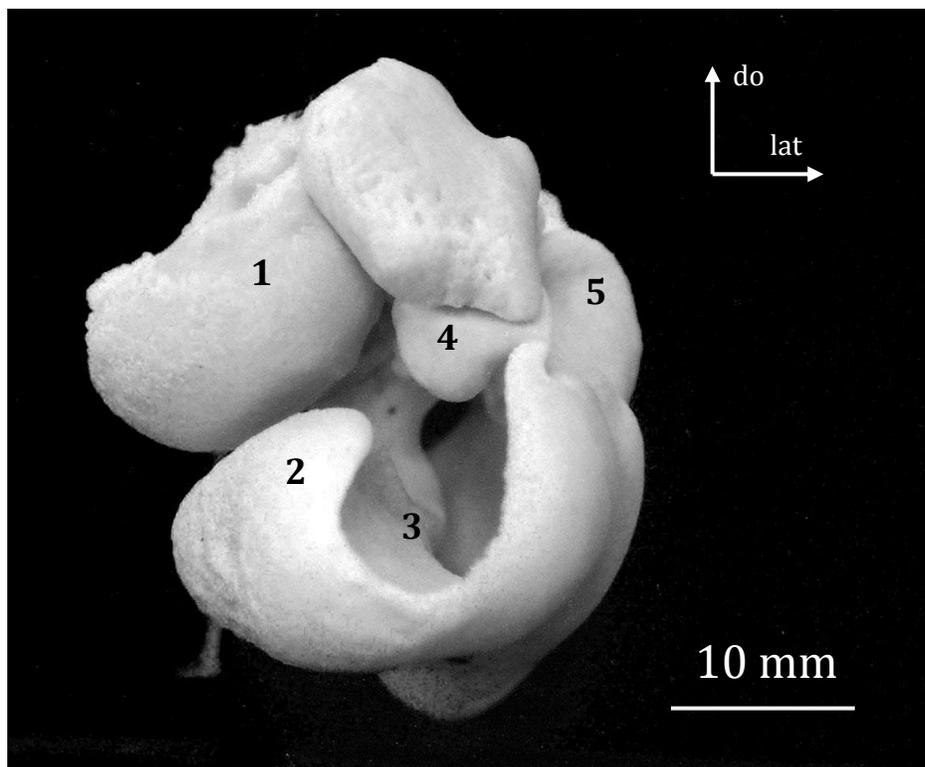
- Actualmente se ignora el estado de las poblaciones de delfines y otros odontocetos en México, permitiéndose sólo su aprovechamiento con fines científicos, por lo que es fundamental conocer, no sólo el estado de sus poblaciones sino también los otros caracteres biológicos de cada especie, garantizando las condiciones necesarias para el correcto manejo y conservación de éstas. Siendo el presente trabajo, una aportación al entendimiento de la morfología, fisiología y evolución de los odontocetos, desde un punto de vista poco atendido, el alométrico.
- A manera de colección de láminas, anexa al trabajo, se realizó un atlas fotográfico de 24 láminas de las bullas timpánicas de las cuatro especies odontocetas.
- El atlas fotográfico puede servir como referencia gráfica en la descripción de la morfología de las bullas timpánicas odontocetas.
- La condición general de las bullas timpánicas de delfinidos e incluso de la mayoría de odontocetos es la isometría, siendo consistente con lo anteriormente reportado. Existiendo la posibilidad de presentarse también alometría positiva, no reportada previamente.
- La asimetría del cráneo odontoceto no afecta las proporciones de las bullas timpánicas en las especies odontocetas analizadas, siendo una referencia no discutida anteriormente.
- En hembras de la familia Delphinidae, las bullas timpánicas presentan un patrón alométrico positivo, siendo un dato nunca reportado.
- Es posible exista una relación entre el tamaño corporal y el tipo de presión que se pueda resistir a cierta profundidad y cierto tiempo en odontocetos, mientras se presente isometría en sus bullas timpánicas.
- Es posible que el patrón isométrico de la bula timpánica sólo se presenta en un rango máximo de tamaño corporal en odontocetos.
- Es posible que el tamaño de la bula timpánica en odontocetos esté relacionado a la sensibilidad de rangos específicos de frecuencias sonoras, lo que concuerda con otros estudios.

- Si se realizara un análisis alométrico intraespecífico en las bullas timpánicas de *Tursiops truncatus* u otros odontocetos crías o jóvenes, se observaría alometría positiva, lo que estaría de acuerdo con otros trabajos.
- Si se realizara un análisis alométrico ontogenético en las bullas timpánicas de *Tursiops truncatus* u otros odontocetos, se registraría alometría negativa, siendo consistente con la literatura consultada sobre biología del desarrollo en cetáceos.
- El criterio de similitud ofrece una comparación interespecífica más significativa, ya que mide los cambios en el tamaño filogenético de Delphinidae.
- La similitud geométrica en la filogenia de los odontocetos trajo como consecuencia, cambios en los rangos de audición debido a la condición isométrica de las bullas timpánicas.
- Se recomienda para trabajos posteriores, un mayor número de especies odontocetas y de muestras de cada una, permitiendo observar la tendencia alométrica en toda la línea filogenética, inter e intraespecíficamente.
- Se recomienda para investigaciones futuras, contar con muestras identificadas por sexo y edad o etapa de desarrollo, facultando un análisis alométrico ontogenético más profundo.

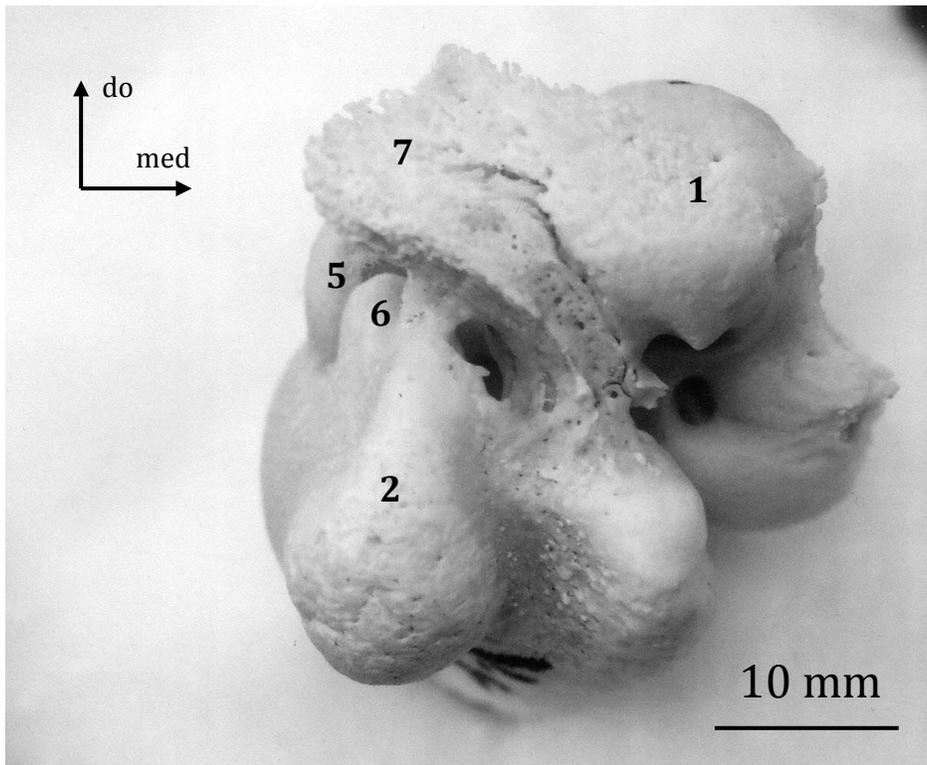
## 10. Anexos

### 10.1 Anexo 1

Atlas compuesto por 24 fotografías de las seis vistas de cuatro bullas timpánicas pertenecientes a las cuatro especies odontocetas analizadas (ver Tabla del Anexo 2).



**Figura 23.** Vista anterior del par izquierdo de YIKAL (*Tursiops truncatus*). Etiquetas para las figuras del atlas fotográfico: (1) hueso periótico, (2) hueso timpánico o bula timpánica, (3) cavidad del oído medio, (4) *processus tubarius*, (5) *processus sigmoideus*, (6) cono timpánico, (7) *processus petrosus* y (8) placa timpánica.



**Figura 24.** Vista posterior del par izquierdo de YIKAL (*T. truncatus*).

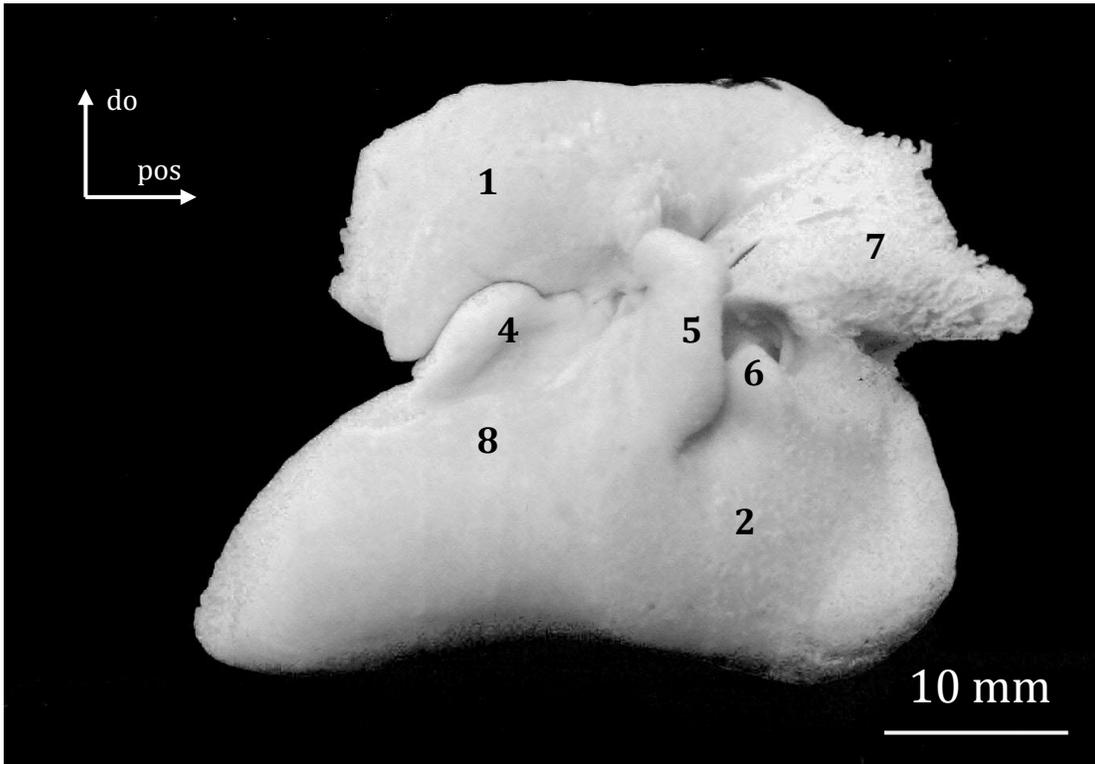
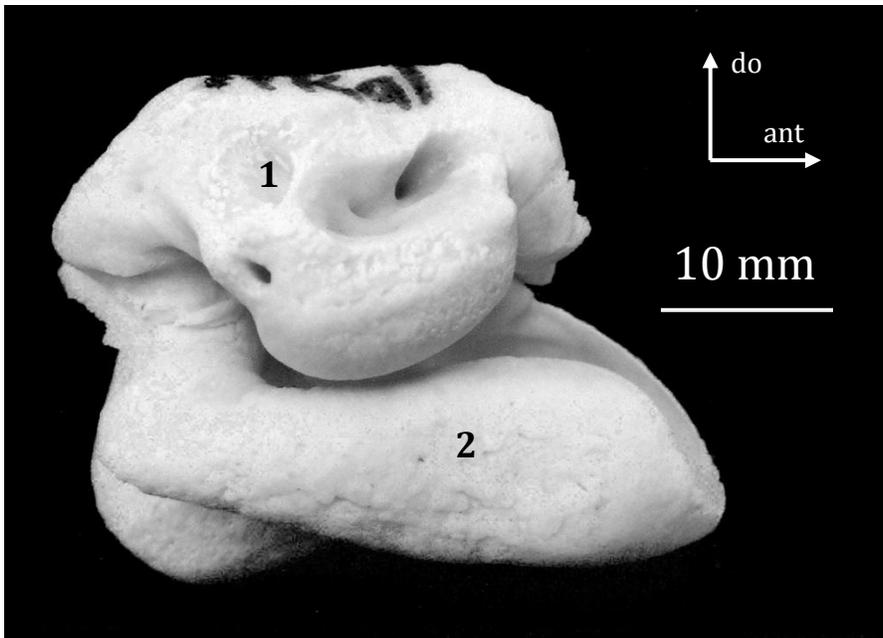


Figura 25. Vista lateral del par izquierdo de YIKAL (*T. truncatus*).



**Figura 26.** Vista medial del par izquierdo de YIKAL (*T. truncatus*).

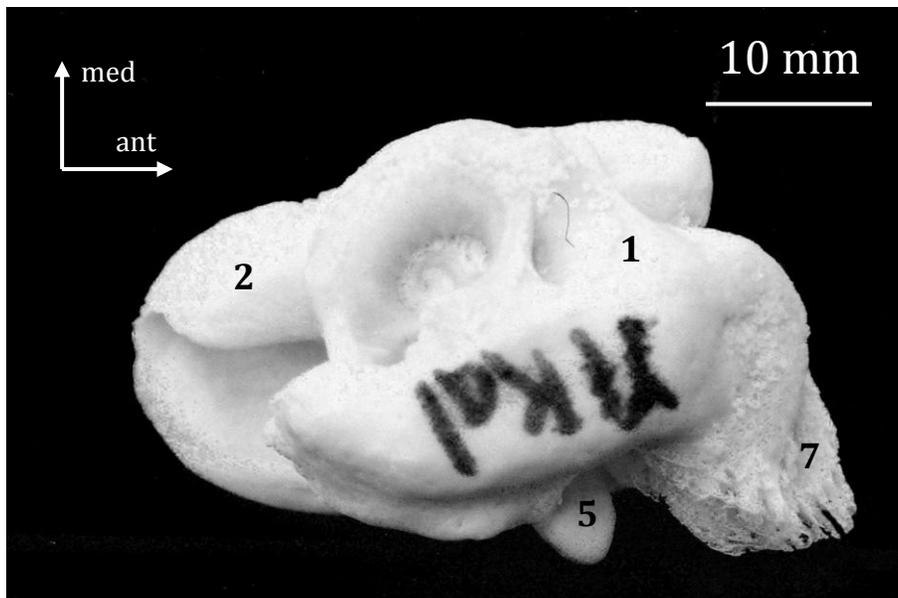
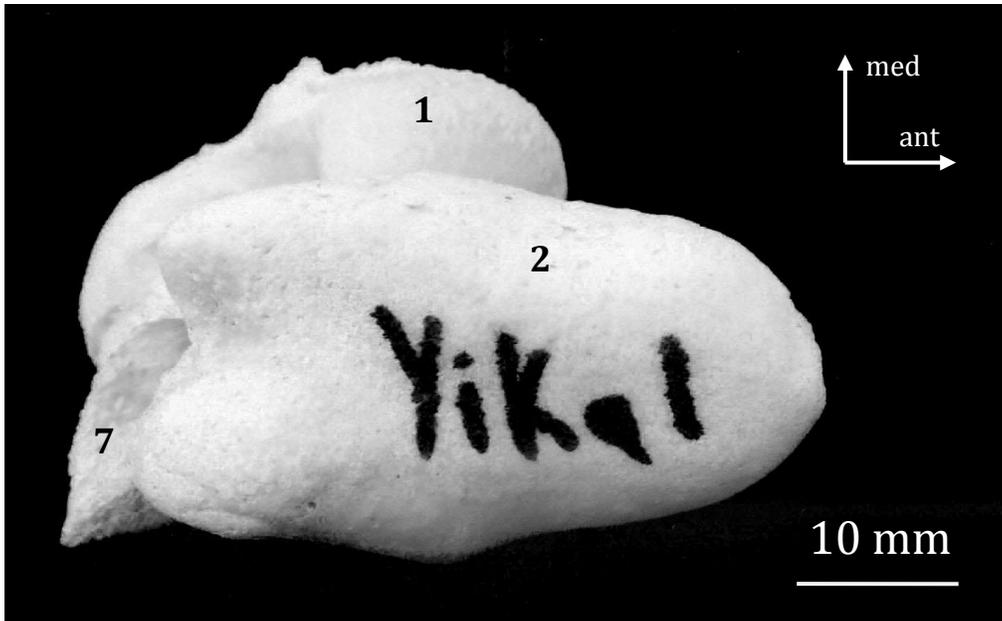
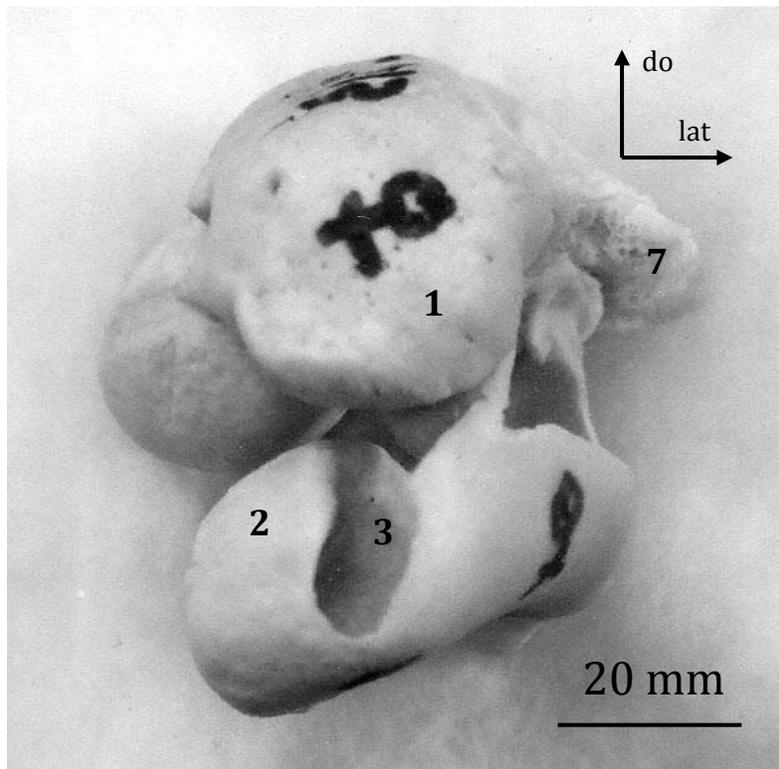


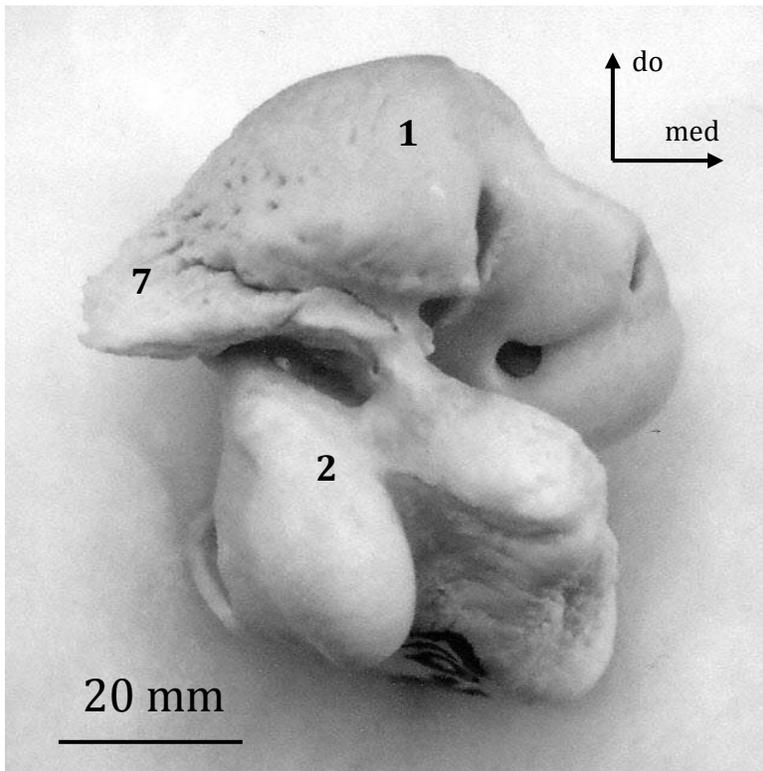
Figura 27. Vista dorsal del par izquierdo de YIKAL (*T. truncatus*).



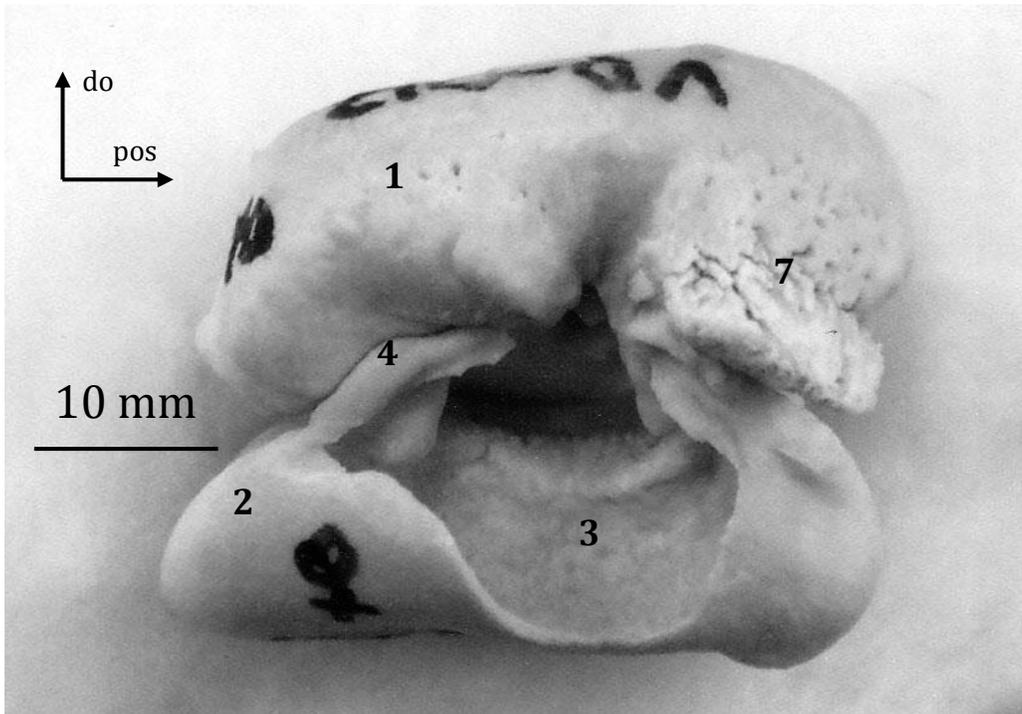
**Figura 28.** Vista ventral del par izquierdo de YIKAL (*T. truncatus*).



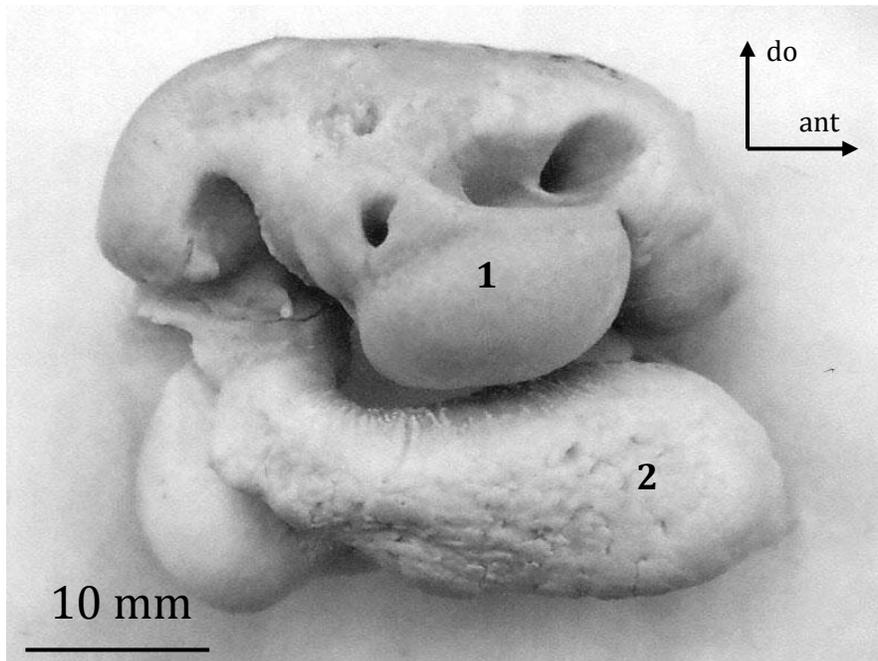
**Figura 29.** Vista anterior del par izquierdo de VD013 (*Stenella clymene*).



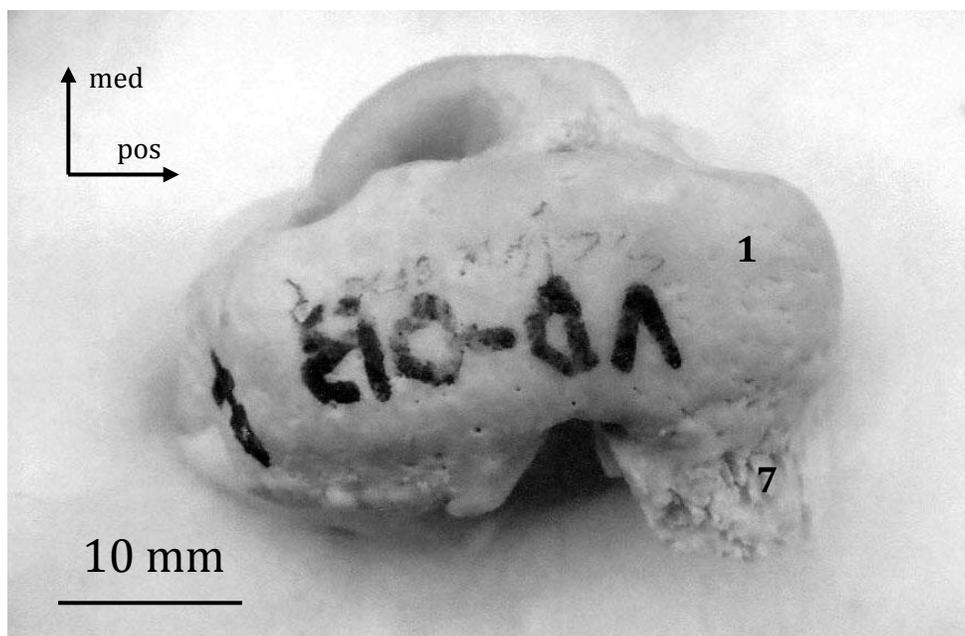
**Figura 30.** Vista posterior del par izquierdo de VD013 (*S. clymene*).



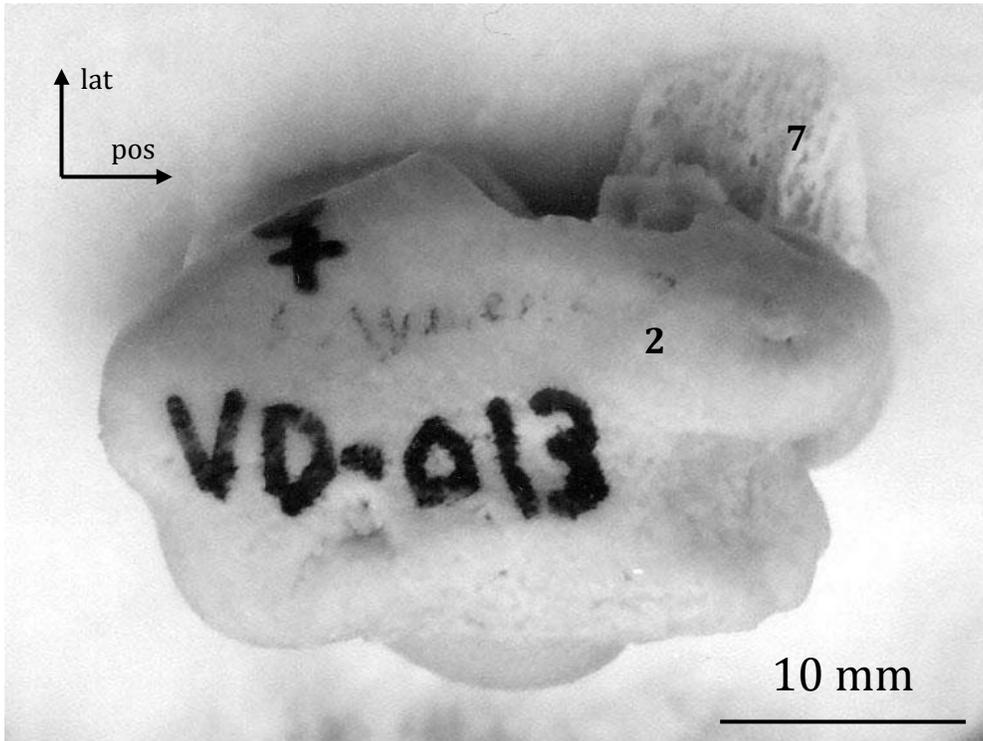
**Figura 31.** Vista lateral del par izquierdo de VD013 (*S. clymene*).



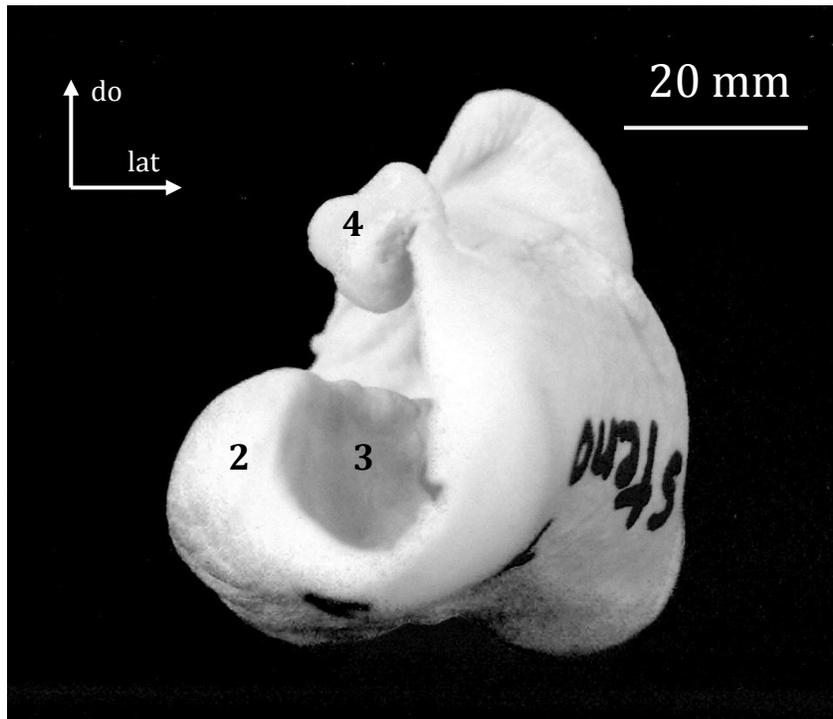
**Figura 32.** Vista medial del par izquierdo de VD013 (*S. clymene*).



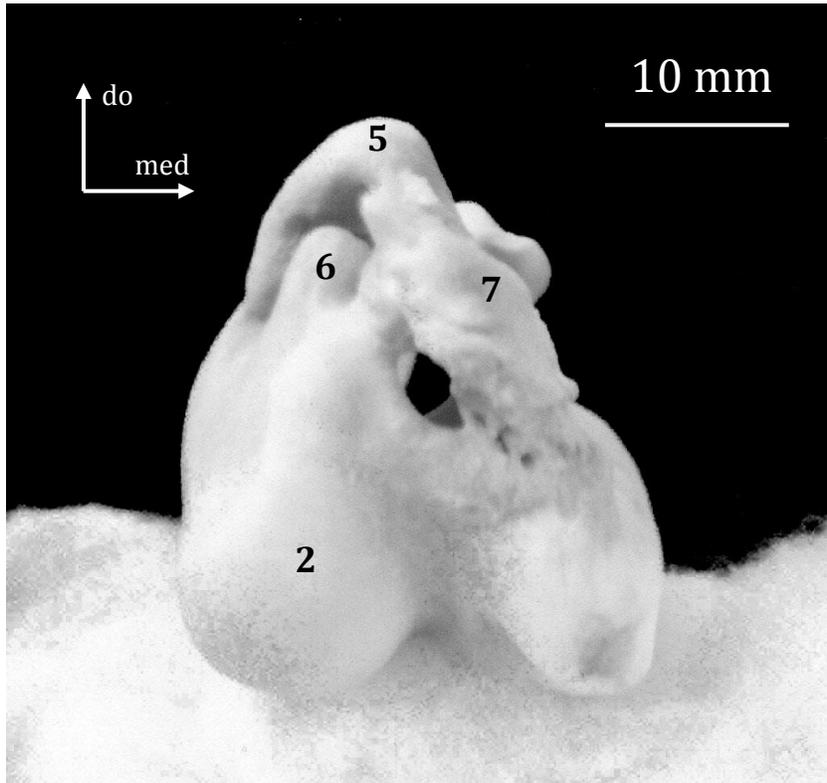
**Figura 33.** Vista dorsal del par izquierdo de VD013 (*S. clymene*).



**Figura 34.** Vista ventral del par izquierdo de VD013 (*S. clymene*).



**Figura 35.** Vista anterior del par izquierdo de VD009 (*Steno bredanensis*).



**Figura 36.** Vista posterior del par izquierdo de VD009 (*S. bredanensis*).

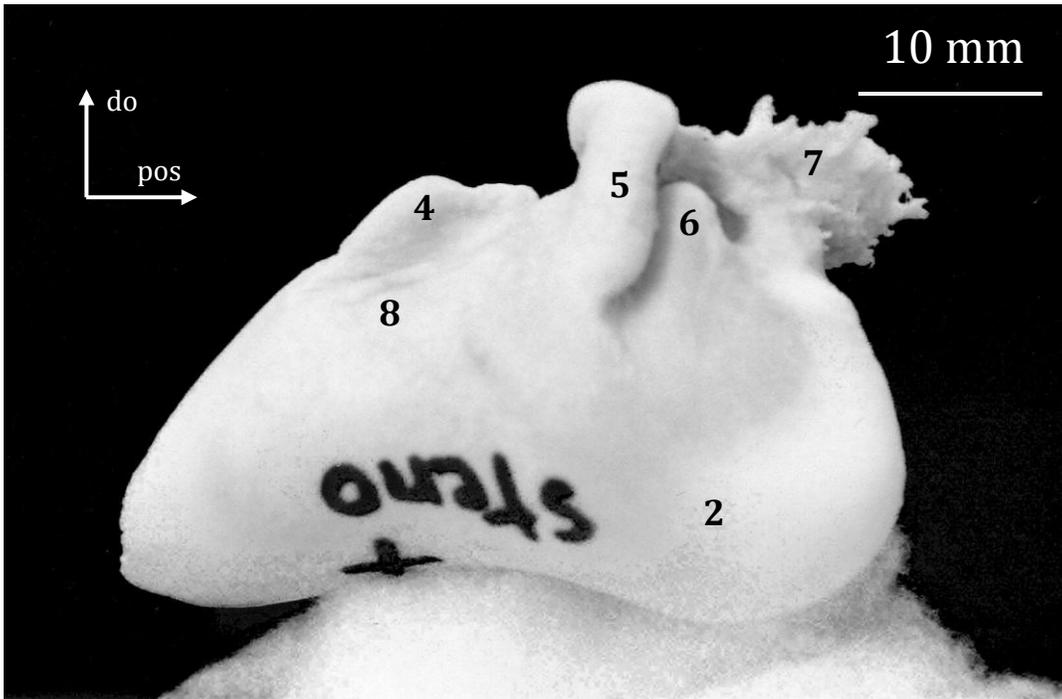
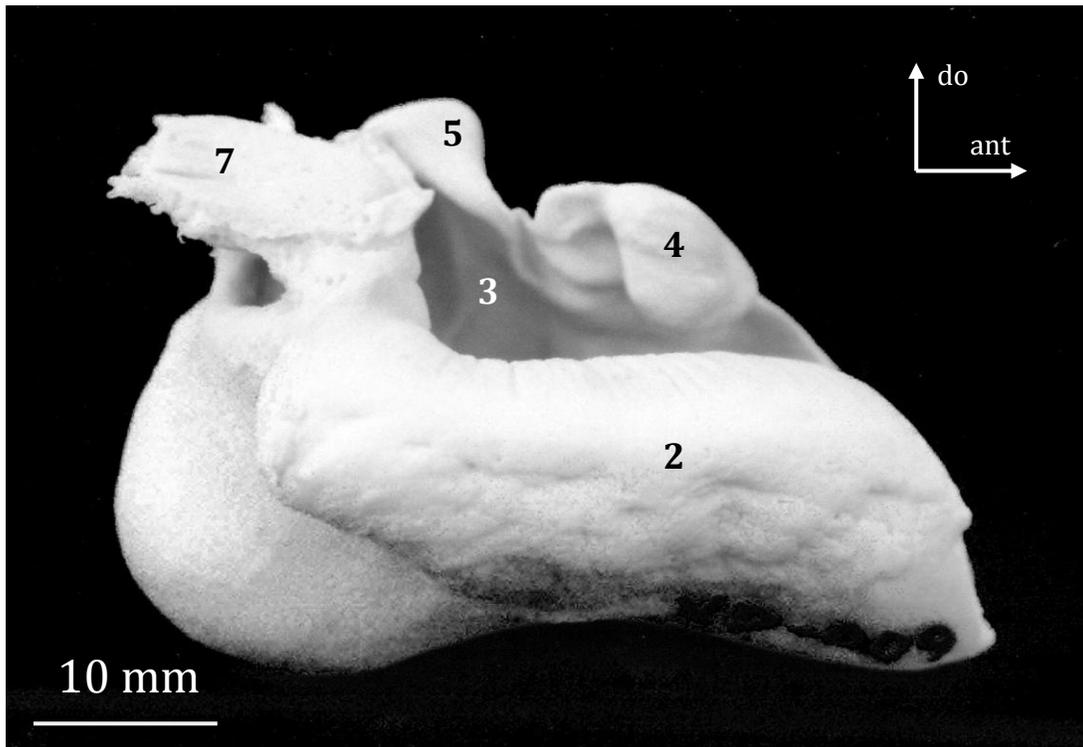
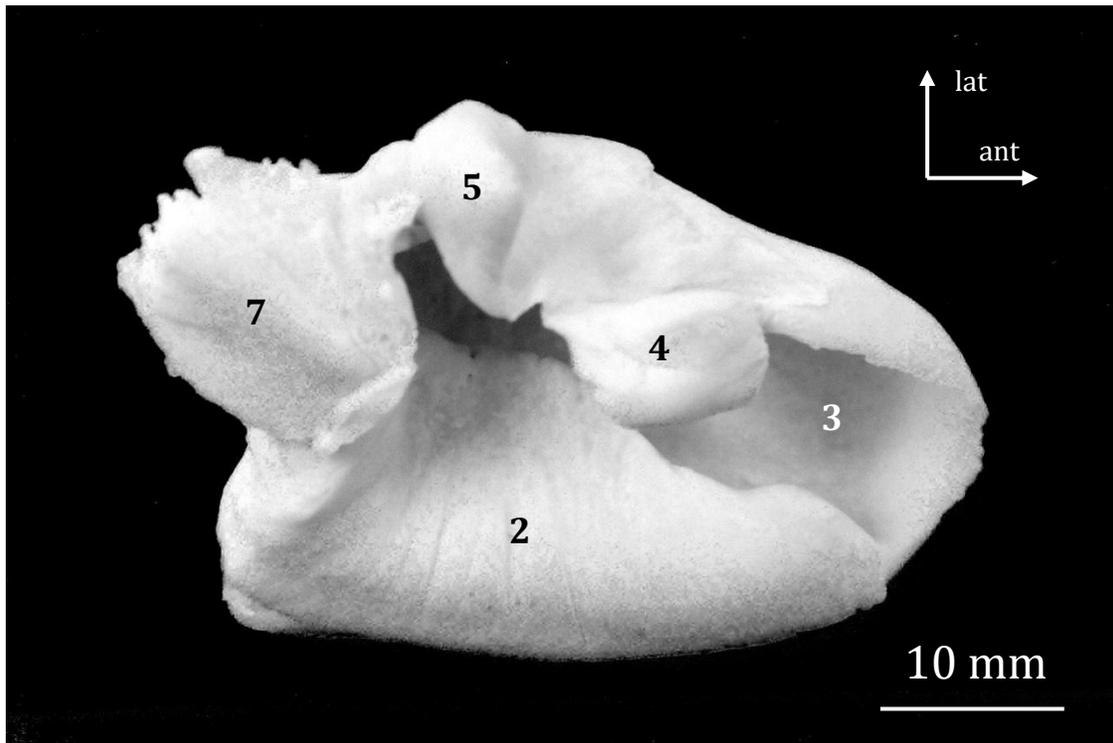


Figura 37. Vista lateral del par izquierdo de VD009 (*S. bredanensis*).



**Figura 38.** Vista medial del par izquierdo de VD009 (*S. bredanensis*).



**Figura 39.** Vista dorsal del par izquierdo de VD009 (*S. bredanensis*).

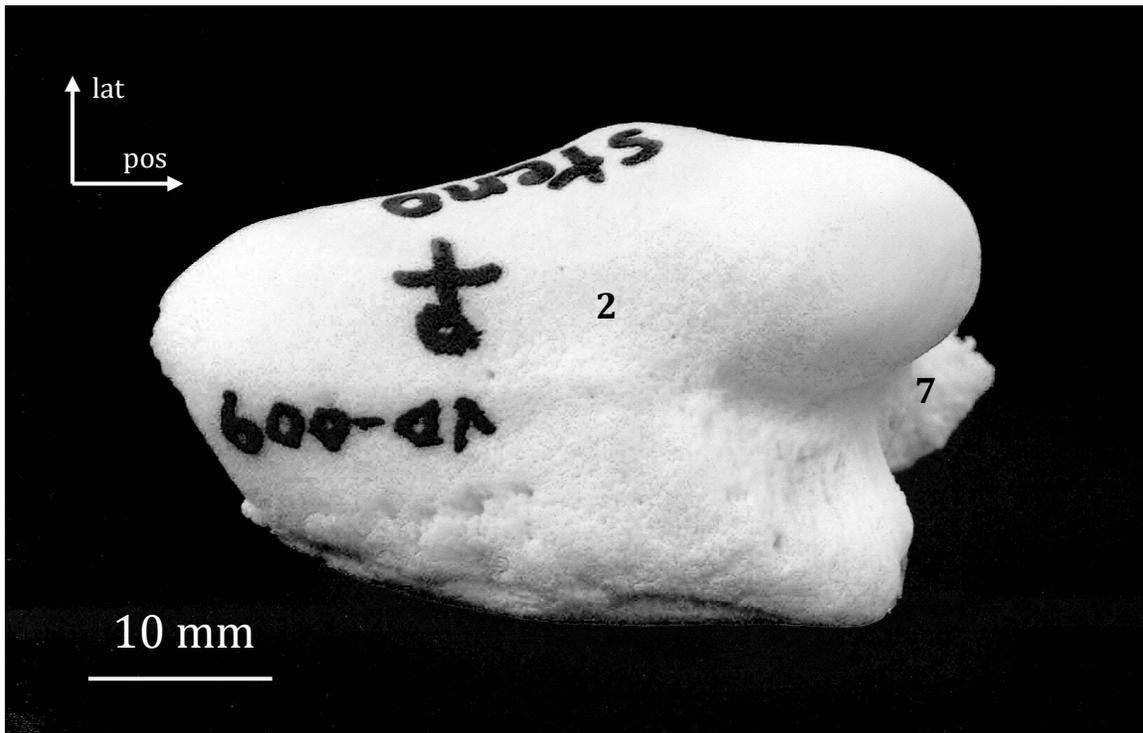
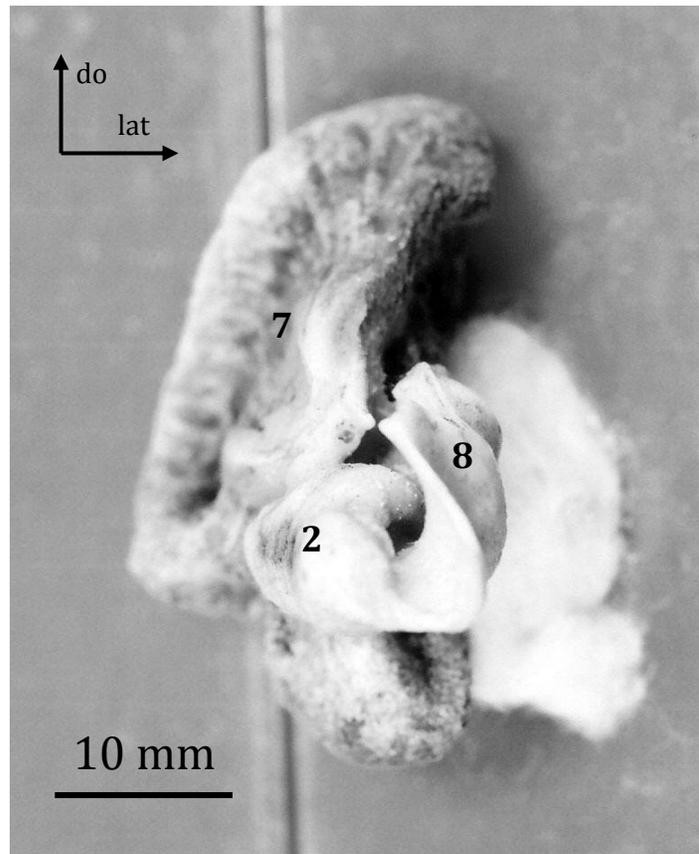
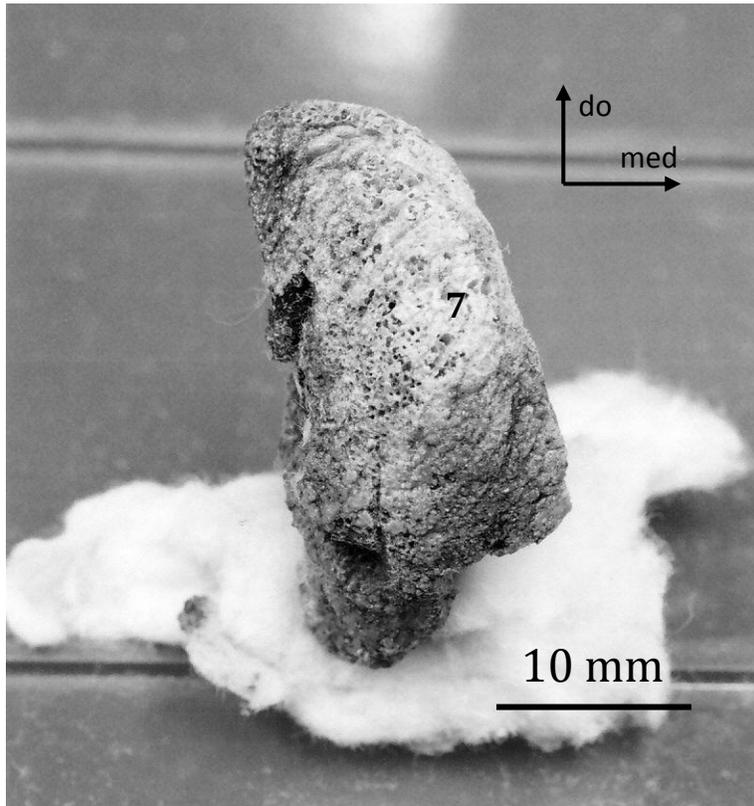


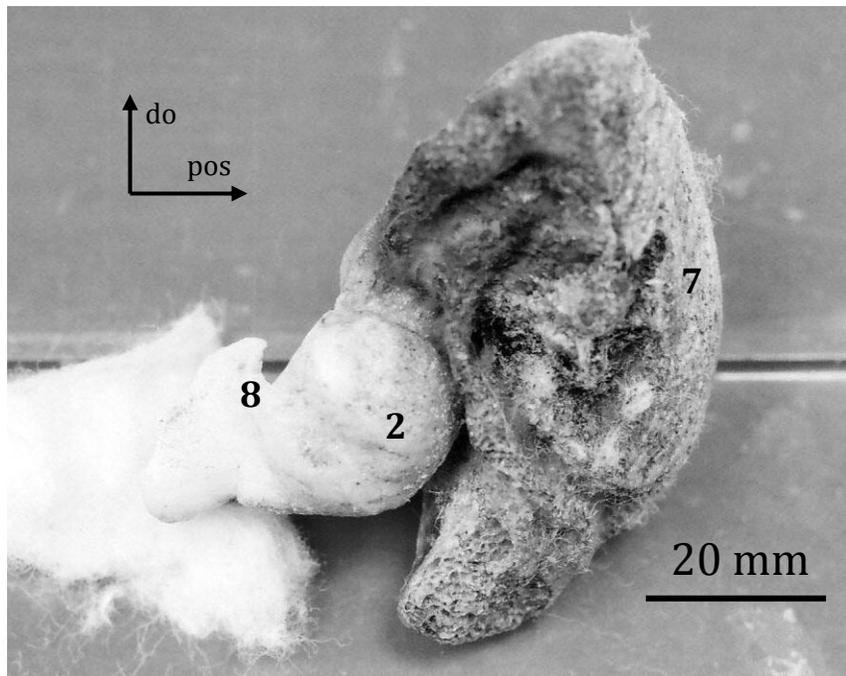
Figura 40. Vista ventral del par izquierdo de VD009 (*S. bredanensis*).



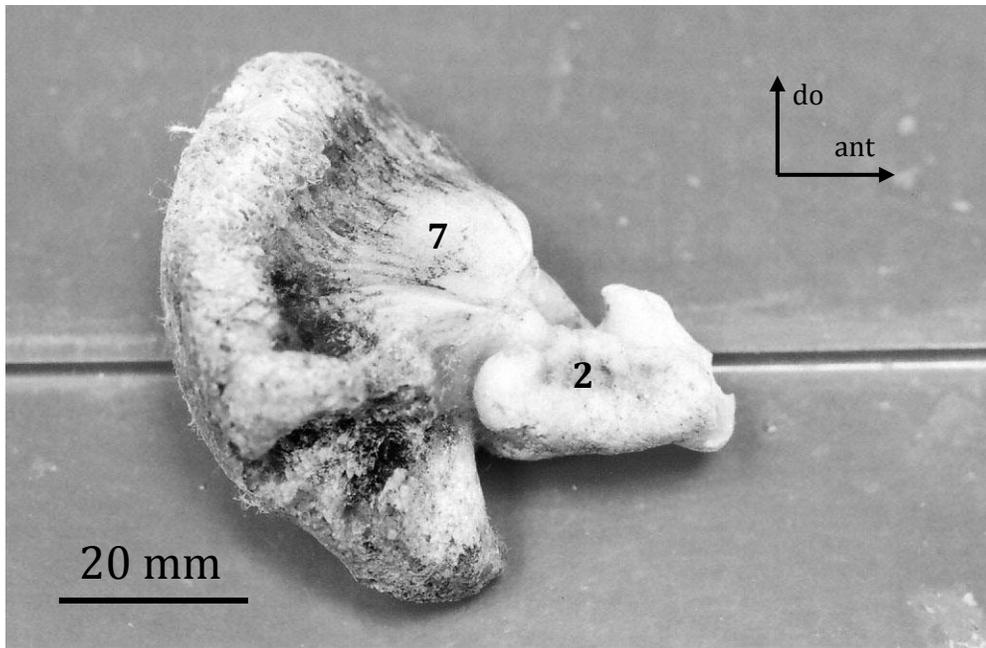
**Figura 41.** Vista anterior del par izquierdo de VD003 (*Kogia breviceps*)



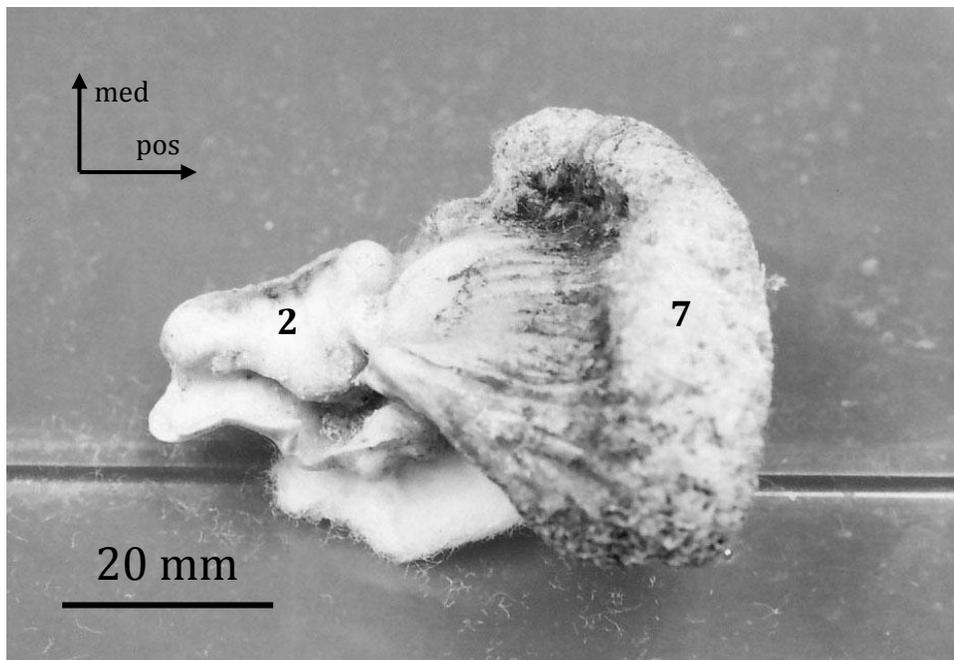
**Figura 42.** Vista posterior del par izquierdo de VD003 (*K. breviceps*)



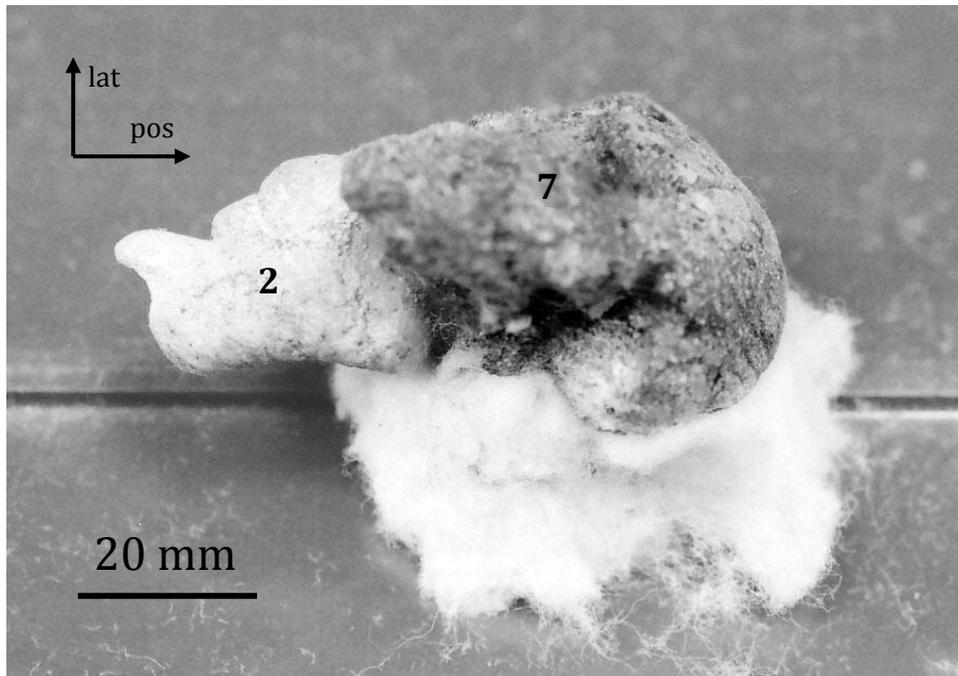
**Figura 43.** Vista lateral del par izquierdo de VD003 (*K. breviceps*)



**Figura 44.** Vista medial del par izquierdo de VD003 (*K. breviceps*)



**Figura 45.** Vista dorsal del par izquierdo de VD003 (*K. breviceps*)



**Figura 46.** Vista ventral del par izquierdo de VD003 (*K. breviceps*)

## 10.2 Anexo 2

**Tabla de especificaciones de las bullas timpánicas colectadas de odontocetos (incluyendo *T. truncatus*); (♂) macho, (♀) hembra y (?) desconocido.**

<i>Especie</i> (FAMILIA)	Nombre común	Clave de ID	Sexo	Izquierda	Derecha
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	VD011	?	Si	Si
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	VD001	♂	Si	Si
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	CUBANO	♂	Si	Si
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	VD022	♀	Si	Si
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	VD019	♂	Si	Si
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	VD010	♂	Si	Si
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	VD012	♂	Si	Si
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	VD005	♂	Si	Si
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	VD015	?	No	Si
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	YIKAL	♂	Si	No
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	XIB	♂	Si	Si
<i>Tursiops truncatus</i> (DELPHINIDAE)	Delfín nariz de botella	KANAMPAL	♂	Si	Si
<i>Stenella clymene</i> (DELPHINIDAE)	Delfín clymene	VD002	♂	Si	Si
<i>Stenella clymene</i> (DELPHINIDAE)	Delfín clymene	VD013	♀	Si	Si
<i>Stenella clymene</i> (DELPHINIDAE)	Delfín clymene	VD014	♂	Si	Si
<i>Steno bredanensis</i> (DELPHINIDAE)	Delfín de dientes rugosos	VD009	♀	Si	Si
<i>Kogia breviceps</i> (PHYSETERIDAE)	Cachalote pigmeo	VD003	♂	Si	No
<i>Kogia breviceps</i> (PHYSETERIDAE)	Cachalote pigmeo	VD021	?	No	Si

### 10.3 Anexo 3

**Tablas de registro de las medidas y áreas (A2, área oval del hueso timpánico; A1, área de la placa timpánica) de las bullas timpánicas (derechas e izquierdas) de *Tursiops truncatus* y otros odontocetos.**

En ambas tablas, las muestras con (\*) son aquellas pertenecientes a *Tursiops truncatus*; “a”, es el eje mayor de A2; “b”, es el eje menor de A2; “W”, es el ancho de A1; y “L”, es el largo de A1.

**Bullas timpánicas derechas**

C. I.	a (mm)	b (mm)	A2 (mm <sup>2</sup> )	L (mm)	W (mm)	A1 (mm <sup>2</sup> )
VD013	2.85	1.74	3.89478949	2.73	1.19	12.0687423
VD001*	3.48	1.99	5.43903936	3.47	1.72	21.1555635
CUBANO*	3.48	1.95	5.32971194	3.57	1.68	21.6475369
VD022*	3.59	2.05	5.78013778	3.64	1.74	22.7328786
VD019*	3.6	2.16	6.10725612	3.64	1.92	24.2794847
VD010*	3.51	2.15	5.92700724	3.56	1.76	22.228653
VD012*	3.83	2.17	6.52752268	3.73	1.94	25.249687
VD005*	3.52	2.04	5.63978713	3.59	1.72	22.1451652
VD015*	3.65	2.07	5.93407582	3.74	1.77	23.8447668
VD014	2.89	1.71	3.88135918	2.71	1.56	14.3200862
VD009	4.01	2.39	7.52717746	3.94	2.21	29.705722
VD011*	3.61	1.99	5.64222187	3.52	1.73	21.6475369
VD021	2.67	1.69	3.54395213	2.66	1.55	13.9204756
XIB*	3.65	2.08	5.96274286	3.59	1.76	22.4800589
KANAMPAL*	2.8	1.59	3.49659262	2.63	1.38	12.629281
VD002	3.65	2.03	5.81940769	3.58	1.68	21.7300822

**Bullas timpánicas izquierdas**

<b>C. I.</b>	<b>a (mm)</b>	<b>b (mm)</b>	<b>A2 (mm<sup>2</sup>)</b>	<b>L (mm)</b>	<b>W (mm)</b>	<b>A1 (mm<sup>2</sup>)</b>
VD013	2.84	1.74	3.88112356	2.75	1.18	12.1303961
VD001*	3.45	2.01	5.44634356	3.35	1.67	19.79234788
CUBANO*	3.49	2.07	5.67395195	3.51	1.68	21.15556347
VD022*	3.51	2.07	5.70646744	3.58	1.58	20.91169734
VD019*	3.67	2.19	6.31248066	3.63	1.91	24.10512627
VD010*	3.56	2.12	5.92755702	3.54	1.75	21.97866075
VD012*	3.84	2.14	6.45408795	3.71	1.95	25.16070141
VD005*	3.54	2.06	5.72743757	3.51	1.78	21.97866075
YIKAL*	3.69	2.23	6.46280587	3.59	1.84	23.15738631
VD014	2.91	1.73	3.95392997	2.72	1.61	14.72535163
VD009	4	2.48	7.79114978	3.91	2.21	29.41661697
VD011*	3.62	2.01	5.71471412	3.57	1.75	22.22865298
VD003	2.36	1.67	3.09541124	2.44	1.64	13.07405199
XIB*	3.67	2.05	5.90894308	3.64	1.7	22.39609987
KANAMPAL*	2.84	1.61	3.59115456	2.65	1.43	13.07405199
VD002	3.61	2.02	5.72728049	3.53	1.63	20.91169734

## 11. Referencias bibliográficas

- Berge, C. y Penin, X. (2004) "Ontogenetic Allometry, Heterochrony, and Interspecific Differences in the Skull of African Apes, Using Tridimensional Procrustes Analysis." *American Journal of Physical Anthropology* 124: 124-138.
- Bianucci, G. y Landini, W. (2007a) "Fossil History." En: Miller, D. L. (ed.) *Reproductive Biology and Phylogeny of Cetacea*, Science Publishers, India, pp. 35-93.
- Bianucci, G. y Landini, W. (2007b) "Cetacea: An Historical Overview." En: Miller, D. L. (ed.) *Reproductive Biology and Phylogeny of Cetacea*, Science Publishers, India, pp. 1-33.
- Cachón, V. (2008) *La teoría del equilibrio puntuado y el neodarwinismo: Historia de una controversia científica*. Limusa, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 262 p.
- Caponi, G. (2008) *Georges Cuvier: Un fisiólogo de museo*. Limusa, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 160 p.
- Ceballos, G. y Oliva, G. (2005) *Los mamíferos silvestres de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica. Hong Kong. 986 p.
- CITES (2011) *The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora*, <http://www.cites.org/index.php>, consultado el 9 de septiembre de 2011.
- Clutton-Brock, J. (2002) *Manuales de identificación: Mamíferos*. Ediciones Omega. Barcelona. 400 p.
- Crespo, E.A., García, N.A., Dans, S.L. y Pedraza, S.N. (2008) "Mamíferos marinos." En: Boltovskoy D. (ed.) *Atlas de sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino*, CONICET, Argentina, pp. 1-6.
- Durán, A., Cisneros, A.E. y Vargas, A. (2009) *Formulario y tablas estadísticas*. Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México (2da. edición). 27 p.
- Fanjul-Moles, M.L. (2009) "Evolución, fisiología y adaptación." En: Morrone, J. J. y Magaña, P. (eds.) *Evolución biológica: Una visión actualizada desde la revista Ciencias*, Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias, México, pp. 241-254.
- Feria, O.M. y Nieto, A. (2009) "Mendelismo y darwinismo: Confrontación y síntesis de dos teorías." En: Morrone, J.J. y Magaña, P. (eds.) *Evolución biológica: Una visión actualizada*

desde la revista Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias, México, pp. 103-121.

- Galis, F. (1996) "The application of functional morphology to evolutionary studies." Trends Ecol. Evol. 11 (3): 124-129.
- Gersenowies, J.R. (2007) Alometría. Lecturas de anatomía animal No. 2. Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México. 142 p.
- Gould, S.J. (1966) "Allometry and size in ontogeny and phylogeny." Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 41:587-640.
- Gould, S.J. (1971) "Geometric Similarity in Allometric Growth: A Contribution to the Problem of Scaling in the Evolution of Size." American Naturalist 105 (942): 113-136.
- Gould, S.J. y Lewontin, R.C. (1979) "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme." Proc. R. Soc. Lond. B 205 (1161): 581-598.
- Hemilä, S., Nummela, S. y Reuter, T. (1999) "A model of the odontocete middle ear." Hearing Research 133: 82-97.
- Hemilä, S., Nummela, S. y Reuter, T. (2001) "Modeling whale audiograms: effects of the bone mass on high-frequency hearing." Hearing Research 151: 221-226.
- Hemilä, S., Nummela, S. y Reuter, T. (2002) "Audiograms of Whales and Dolphins: Effects of Ear Size and Predictions Based on a Middle Ear Model." Polarforschung 72 (2/3): 93-94.
- Houser, D.S., Finneran, J., Carder, D., Van Bonn, W., Smith, C., Hoh, C., Mattrey, R. y Ridgway, S. (2004) "Structural and functional imaging of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) cranial anatomy." The Journal of Experimental Biology 207: 3657-3665.
- IFAW (2011) Internacional para la Protección de los Animales y su Hábitat, [http://www.ifaw.org/ifaw\\_latin\\_america/save\\_animals/dolphins/delfn\\_nariz\\_de\\_botella\\_%28mular%29.php](http://www.ifaw.org/ifaw_latin_america/save_animals/dolphins/delfn_nariz_de_botella_%28mular%29.php), consultado el 8 de septiembre de 2011.
- IUCN (2011) International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, <http://www.iucnredlist.org/>, consultado el 8 de septiembre de 2011.
- Jefferson, T.A. (2009a) "Rough-toothed dolphin- *Steno bredanensis*." En: Perrin, W.F., Würsig B. y Thewissen, J.G.M. (eds.) Encyclopedia of marine mammals, Academic Press, Amsterdam (2da. edición), pp. 990-992.

- Jefferson, T.A. (2009b) "Clymene dolphin- *Stenella clymene*." En: Perrin, W.F., Würsig B. y Thewissen, J.G.M. (eds.) Encyclopedia of marine mammals, Academic Press, Amsterdam (2da. edición), pp. 241-243.
- Jefferson, T.A. y Curry, B.E. (2003) "*Stenella clymene*." Mamm Spec. 726: 1-5.
- Kardong, K.V. (2007) Vertebrados: Anatomía comparada, función y evolución. McGraw-Hill. España (4a. edición). 782 p.
- Ketten, D.R. (1992a) "The marine mammal ear: Specializations for Aquatic Audition and Echolocation." En: Webster, D.B., Fay, R.R. y Popper, A.N. (eds.) The Evolutionary Biology of Hearing, Springer-Verlag, United States of America, pp. 717-750.
- Ketten, D.R. (1992b) "The cetacean ear: Form, frequency, and evolution." En: Thomas, J. *et al.* (eds.) Marine Mammal Sensory Systems, Plenum Press, New York, pp. 53-75.
- Ketten, D.R. (1994) "Functional Analyses of Whales Ears: Adaptations for Underwater Hearing." I. E. E. E. Proceedings in Underwater Acoustics 1: 264-270.
- Ketten, D. R. (1997) "Structure and function in whale ears." The International Journal of Animal Sound and its Recordings 8: 103-135.
- Ketten, D. R. (2000) "Cetacean Ears." En: Au, W., Fay, R. y Popper, A. (eds.) Hearing by Whales and Dolphins, SHAR Series for Auditory Research, Springer-Verlag, pp. 43-108.
- Ketten, D.R., Cramer, S. y Arruda, J. (2007) A manual for the removal, fixation and preservation of cetacean ears. Woods Hole Oceanographic Institution. United States of America. 21 p.
- Ketten, D.R., Odell, D.K. y Domning, D.P. (1992) "Structure, function, and adaptation of the manatee ear." En: Thomas, J. *et al.* (eds.) Marine Mammal Sensory Systems, Plenum Press, New York, pp. 77-95.
- Ketten, D.R. y Wartzok, D. (1990) "Three-dimensional reconstructions of the dolphin ear." En: Thomas, J. y Kastelein, R. (eds.) Sensory Abilities of Cetaceans, Plenum Press, New York, pp. 81-105.
- Leatherwood, S. y Reeves, R.R. (1982) "Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*) and Other Toothed Cetaceans." En: Chapman, J. A. y Feldhamer, G. A. (eds.) Wild Mammals of North America, The Johns Hopkins University Press, United States of America, pp. 369-414.
- Medrano, L. (2009) "La evolución de los cetáceos." En: Morrone, J.J. y Magaña, P. (eds.) Evolución biológica: Una visión actualizada desde la revista Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias, México, pp. 539-588.

- Meraz, J. (2004) "Descripción del Complejo Periótico-Timpánico en Odontoceti, con énfasis en la Orca falsa, *Pseudorca crassidens* (Owen, 1846)." *Ciencia y mar* 23: 53-62.
- Miller, B.S., Zosuls, A.L., Ketten, D.R. y Mountain, D.C. (2006) "Middle-ear stiffness of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*." *IEEE Journal of Oceanic Engineering* 31 (1): 87-94.
- Molero, A.C. y Carbó, R. (2005) "Comportamiento acústico de la Bulla Timpánica en el *Tursiops truncatus*." *Revista de acústica* 36 (1 y 2): 26-30.
- Montgelard, C., Douzery, E.J.P. y Michaux, J. (2007) « Classification and Molecular Phylogeny." En: Miller, D.L. (ed.) *Reproductive Biology and Phylogeny of Cetacea*, Science Publishers, India, pp. 95-125.
- Nieto, A. (1991) *Los delfines: Una mente misteriosa*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 107 p.
- Nummela, S. (1995) "Scaling of the mammalian middle ear." *Hearing Research* 85: 18-30.
- Nummela, S., Reuter, T., Hemilä, S., Holmberg, P. y Paukku, P. (1999a) "The anatomy of the killer whale middle ear (*Orcinus orca*)." *Hearing Research* 133: 61-70.
- Nummela, S., Wägar, T., Hemilä, S. y Reuter, T. (1999b) "Scaling of the cetacean middle ear." *Hearing Research* 133: 71-81.
- Popper, A.N. y Ketten, D.R. (2008) "Underwater Hearing." En: Basbaum, A.I., Kaneko, A., Shepherd, G.M. y Westheimer, G. (eds.) *The Senses: A Comprehensive Reference*, Vol. 3, Audition, Dallos, P. y Oertel, D. Academic Press, San Diego, pp. 225-236.
- Redford, K.H. y Eisenberg, J.F. (1992) *Mammals of the Neotropics Vol. 2*. The University of Chicago Press. United States of America. 430 p.
- Romero, T.A. (2000) "Determinación de edad y crecimiento alométrico en cráneos de delfín de dientes rugosos *Steno bredanensis* (Lesson, 1828) de Campeche México." Tesis de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México Escuela Nacional de Estudios Profesionales Campus Iztacala. México. Pp. 8-9.
- Rosowski, J.J. (1994) "Outer and Middle Ears." En: Fay, R.R. y Popper, A.N. (eds.) *Comparative Hearing: Mammals*, Springer-Verlag, United States of America, pp. 172-248.
- Sassu, R. y Cozzi, B. (2007) "The external and middle ear of the striped dolphin *Stenella coeruleoalba* (Meyen 1833)." *Anat. Histol. Embryol.* 36: 197-201.
- Scheffler, W.C. (1981) *Bioestadística*. Fondo Educativo Interamericano. México. 266 p.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (2002) Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna

silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-  
Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación (2da. sección), 6 de marzo.

- Sinnott, E.W. y Dunn, L.C. (1935) "The effect of genes on the development of size and form." *Biol. Rev.* 10:123-151.
- Solntseva, G.N. (1999) "Development of the auditory organ in terrestrial, semi-aquatic, and aquatic mammals." *Aquatic mammals* 25 (3): 135-148.
- Solntseva, G.N. y Rodionov, V.A. (2007) "Structural and functional organization of sound generation and sound perception organs in dolphins." *Doklady Biological Sciences* 417: 476-479.
- Stern, D.L. y Emlen, D.J. (1999) "The developmental basis for allometry in insects." *Development* 126: 1091-1101.
- Tyack, P.L., Johnson, M., Aguilar, S.N., Sturlese, A. y Madsen, P.T. (2006) "Extreme diving of beaked whales." *The Journal of Experimental Biology* 209: 4238-4253.
- Valdes-Arellanes, M.P., Serrano, A., Heckel, G., Schramm, Y. y Martínez-Serrano, I. (2011) "Abundancia de dos poblaciones de toninas (*Tursiops truncatus*) en el norte de Veracruz, México." *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 227-235.
- Vaughan, T.A. (1988) *Mamíferos*. McGraw-Hill. México. 587 p.
- Walker, E.P. (1975) *Mammals of the World*. The Johns Hopkins University Press. United States of America (3ra. edición). 644 p.
- Wartzok, D. y Ketten, D.R. (1999) "Marine Mammal Sensory Systems." En: Reynolds, J. y Rommel, S. (eds.) *Biology of Marine Mammals*, Smithsonian Institution Press, pp. 117-175.
- Watwood, S.L., Miller, P.J.O., Johnson, M., Madsen, P.T. y Tyack, P.L. (2006) "Deep-diving foraging behaviour of sperm whales (*Physeter macrocephalus*)." *Journal of Animal Ecology* 75: 814-825.