



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA

“Estudio de la Musculatura Craneal y
Cervical de la Vaquita Phocoena sinus,
Norris and McFarland 1958 (Cetacea:
Phocoenidae)”

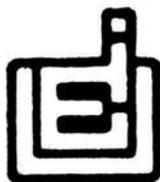
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

ROSA ELENA ESCATEL LUNA



MEXICO, D. F.

1995



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mis padres con cariño e infinito agradecimiento.

A los profesionales de la esperanza...

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi mayor agradecimiento al Dr. Bernardo Villa Ramírez por permitirme ingresar a su laboratorio y por la invaluable dirección de este trabajo. Agradezco al Biol. Jorge Gersenowies Rodriguez los estímulos y valiosos consejos otorgados. Al maestro Jaime Kurtz G. y al Laboratorio de Anatomía Animal Comparada de la ENEPI. Al Dr. Santiago Aja Guardiola siempre le agradeceré su valiosa orientación y comentarios que mejoraron el escrito. A los Biólogos Mónica Gonzáles, Mario Cárdenas y Antonio Cisneros por sus observaciones en el manuscrito. Al M. en C. Lorenzo Rojas y al M.V.Z. Joel Nuñez por su colaboración al permitirme el acceso a los ejemplares de la UABC Ensenada. Agradezco también a Mario Peralta, Alberto Delgado, Joel Ortega, Reyna García, Griselda Moreno y Alejandro Sanchez, compañeros y amigos del Lab. de Mastozoología Marina del Instituto de Biología. Finalmente agradezco el apoyo otorgado por DGAPA a este trabajo.

LISTA DE FIGURAS

- 1.- Area de distribución de Phocoena sinus
- 2.- Músculos cutáneos de vaquita, P. sinus
- 3.- Músculos superficiales de la región cervical del ejemplar UABC♂ de vaquita
- 4.- Musculatura cervico-torácica del ejemplar UABC ♀
- 5.- Inserciones musculares en el cráneo de vaquita
- 6.- Algunos músculos craneales en vista lateral derecha de P. sinus
- 7.- Inserciones musculares en escápula y mandíbula de vaquita
- 8.- Area de inserción de los músculos en aparato hioideo y esternón de P. sinus
- 9.- Músculos hioideos de vaquita
- 10.- Musculatura extrínseca de la lengua de vaquita
- 11.- Sacos nasales del ejemplar IB4048 de P. sinus
- 12.- Sacos nasales vestibulares de P. sinus
- 13.- Músculos faciales superficiales del ejemplar IB4048 de vaquita
- 14.- Musculatura facial y estructuras faciales profundas de Phocoena sinus
- 15.- Número de dermoglifos en la marsopa común, Phocoena phocoena
- 16.- Músculo bucinador del narval, Monodon monoceros

LISTA DE CUADROS

- 1.- Nomenclatura de los músculos de cuello y cabeza de vaquita, P. sinus
- 2.- Músculos y sacos faciales cuyo nombre fue modificado en este trabajo

INDICE

Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	8
Objetivos	11
Material y Métodos	12
Resultados:	
Tegumento	16
Miología	17
Músculos cervicales dorsales	21
Músculos cervicales laterales	25
Grupo Masticatorio	26
M. Infrahioideos	29
M. Laríngeos	31
M. Suprahioideos	32
M. Extrínsecos de la lengua	34
M. Faríngeos	36
M musculatura facial y estructuras anexas	37
Discusión	46
Conclusiones	63
Literatura citada	64

RESUMEN

Se diseccionaron los músculos de las regiones cráneo-cervicales de cuatro ejemplares de Phocoena sinus, realizando la descripción de un total de treinta y un músculos craneales y tres músculos faciales, así como algunas estructuras de la anatomía facial. Se obtuvieron mediciones del tegumento y de los sacos o divertículos nasales.

Se realizó una compilación de la literatura disponible, en especial de la familia Phocoenidae. Cada uno de los músculos descritos para P. sinus fueron comparados con las descripciones para otras marsopas. Se sugieren las funciones de los músculos descritos.

P. sinus presenta variantes específicas importantes.

El músculo hiogloso tiene características muy peculiares. El músculo bucinador está inusualmente bien desarrollado. La capa intermedia (*pars intermedius*) de la musculatura facial está ausente. El sostén del músculo de los tapones nasales es una estructura novedosa.

En base a la morfología se infieren las estrategias alimentarias de la vaquita.

INTRODUCCION

El sistema muscular tiene gran importancia funcional y el movimiento es su manifestación más directa (Romer y Parsons, 1977), varía considerablemente en los diferentes grupos de mamíferos encontrándose influenciado básicamente por el tipo de locomoción (Kowalsky, 1985).

Como nadadores secundarios, la musculatura locomotriz de los cetáceos está muy modificada con relación a la de tetrapodos, ya que ha sufrido transformaciones, como son la disposición de la musculatura axial en dos grandes masas alrededor de la columna vertebral, lo que les permite efectuar movimientos dorsales y ventrales del pedúnculo y la aleta caudal (Crovetto, 1990; Pabst, 1990).

El arreglo de la musculatura torácica, le confiere a las aletas torácicas su función hidroplaneadora. Los músculos de extensión están poco desarrollados, y el trapecio es vestigial (o ausente), la mayoría del trabajo de extensión se lleva a cabo por la presión del agua en la superficie ventral del tórax y las aletas torácicas. Los músculos de flexión, adducción y circumducción (todos antagonistas a la presión del agua) están bien desarrollados (Purves, 1963).

La ausencia de un cuello funcional entre los cetáceos es una de las adaptaciones (junto con el moldeamiento de la musculatura del cuerpo y la distribución de la grasa) a la forma hidrodinámica del cuerpo, para reducir el arrastre (Hildebrand, 1988).

Dado que los cetáceos no mastican su alimento, tienen músculos mandibulares comparativamente débiles y una articulación mandibular simple que permite el movimiento sólo en dirección vertical. La mandíbula tiene una estructura más simple que en los mamíferos terrestres (Slijper, 1979).

La cara del cetáceo se ha especializado como resultado de las demandas de la existencia acuática y presenta numerosas diferencias con los mamíferos terrestres. Los cetáceos son, de hecho, uno de los pocos grupos de mamíferos incapaces de expresión facial, las áreas de la boca y los ojos son relativamente inmóviles (Mead, 1975). Las orbitas se han movido lateral y ventralmente y ahora mantienen una mayor relación con la base del cráneo que con el resto de la cara. La telescopización de los elementos craneales, como la elongación caudal del maxilar y el premaxilar sobre el cráneo (Miller, 1923), han hecho que la región nasal ocupe una posición dorsal más que una posición terminal en el rostro.

Estos cambios en los odontocetos, han producido adaptaciones estructurales únicas en los pasajes nasales, la musculatura asociada ha incrementado en talla y complejidad desarrollándose una serie de complicados divertículos (Curry, 1991).

Las evidencias de que la región facial, además de la función primaria de la respiración, es responsable de la producción del sonido, pueden ser clasificadas en dos amplias categorías: anatómicas y experimentales (Heyning, 1989).

Entre los odontocetos existen diferencias significativas en la anatomía facial, por ello, la comparación de estructuras faciales específicas es útil en el análisis funcional y filogenético (Curry, 1992). La anatomía facial de la familia Phocoenidae está altamente especializada y presenta algunas similitudes con delfínidos del género Cephalorhynchus. Por otra parte Cephalorhynchus spp. produce sonidos de alta frecuencia similares a Phocoenidae y también tiene hábitos costeros en aguas turbias (Watkins *et al.*, 1977; Silber, 1991).

Barnes (1985) reconoce dos subfamilias (Phocoeninae y Phocoenoidinae) para las seis especies de la familia Phocoenidae (Delphinoidea). Phocoeninae contiene las especies Phocoena phocoena, P. spinipinnis, P. sinus y Neophocoena phocoenoides. Phocoenoidinae incluye a Australophocoena dioptrica y Phocoenoides dalli.

La vaquita, cochito, duende o marsopa del Golfo de California (Phocoena sinus) fue descrita como una especie distinta por Norris y McFarland en 1958 (Magatagan *et al.*, 1984). La especie es endémica del Golfo de California y todos los avistamientos recientes han sido en el norte del Golfo. Su amplitud geográfica es la distribución natural más restringida para cualquier cetáceo conocido (Fig. 1) (Villa, 1976; Brownell, 1986; Silber, 1990). Se desconoce el límite sur de su distribución y probablemente éste fue más austral (Silber y Norris, 1991). Actualmente su distribución se limita casi enteramente a la esquina noroeste del Golfo (Gerrodette, *et al.*, 1993).

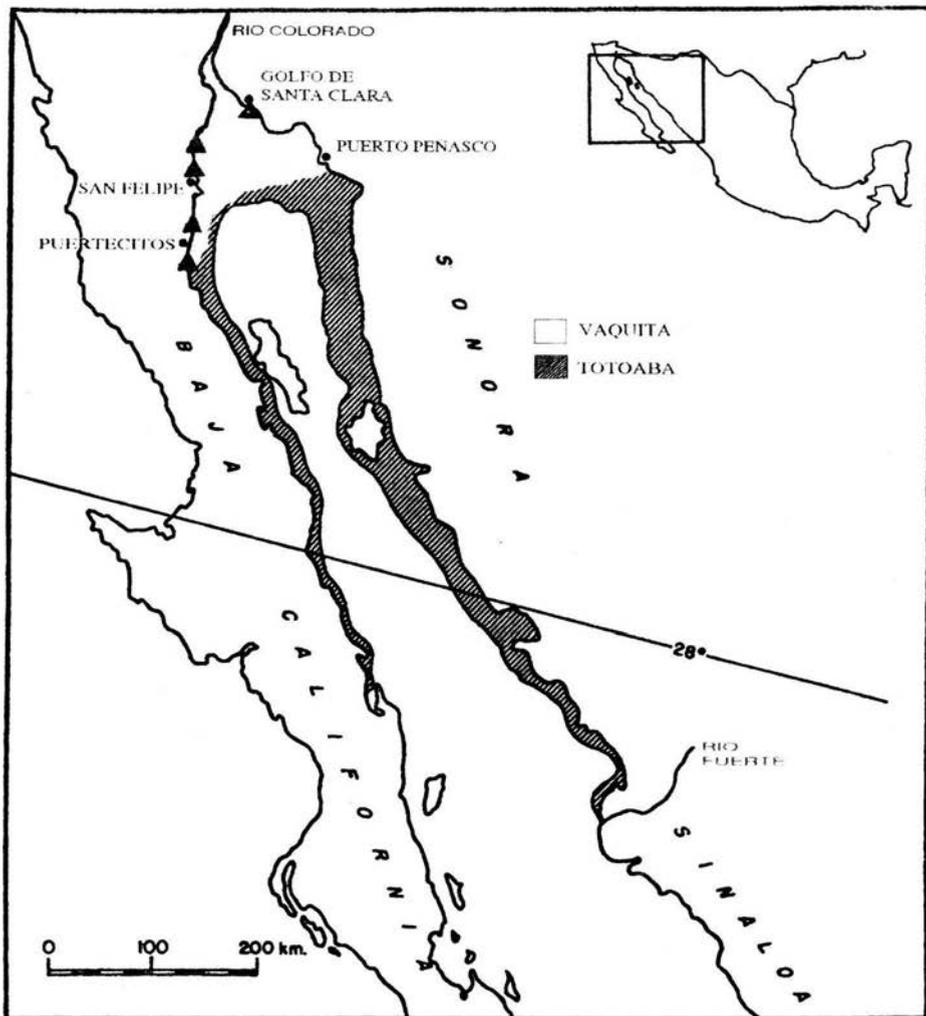


FIGURA 1. Area de distribución actual de la vaquita en el Golfo de California, mostrando la antigua área de actividad pesquera de Totoaba macdonaldi (Modificado de Perrin, 1976).

El área ocupada por la vaquita presenta aguas someras (de 10 a 60m de profundidad), de gran turbidez, amplias mareas y fuertes corrientes y vientos. Los bajos niveles de precipitación, y la alta radiación solar originan condiciones que indican que P. sinus posee alta resistencia a gran salinidad y elevadas temperaturas (Villa, en prensa).

Como P. sinus fue descrita en 1958, el conocimiento de ella aún es escaso. Las limitadas observaciones de la especie, pueden atribuirse a la severa reducción de la población, a que sus grupos son característicamente pequeños, y a la baja silueta que sobresale de la superficie (Silber *et al.*, 1988).

Aunque el tamaño poblacional de la vaquita no ha sido establecido, se estima que no es mayor de unos cuantos centenares de animales (Gerrodette *et al.*, 1993). Hohn *et al.* (1993b) sugieren que la baja abundancia de la vaquita puede ser consecuencia del bajo éxito reproductivo.

Se cree que P. sinus es una especie relativamente joven, originada en los últimos periodos glaciales del Pleistoceno, divergente de una población ancestral de Phocoena spinipinnis que cruzó el ecuador y quedó atrapada en el Golfo de California (Norris and McFarland, 1958; Magatagan *et al.*, 1984; Barnes, 1985; Rosel, 1992).

La baja variabilidad genética de la especie se atribuye al aislamiento de la población, y al pequeño número de individuos que la conforman (Rosel, 1992).

P. sinus es el cetáceo marino más pequeño que se conoce, alcanzando un máximo de 1.53m de longitud total (Magatagan *et al.*, 1984). Brownell *et al.* (1987) estiman que las hembras pueden alcanzar una talla aproximada de 1.5m y los machos de 1.4m, pesando hasta 46.5kg. El tamaño de los neonatos varía de 70 a 75cm (Hohn *et al.*, 1993a).

La población de la vaquita se ha visto afectada principalmente por la muerte incidental en redes agalleras para totoaba (Totoaba macdonaldi), con la cual parece estar ligada ecológicamente de manera indirecta, y en menor grado en redes para tiburón e incluso para camarón (Brownell, 1983; Magatagan *et al.*, 1984; Villa, en prensa). Además, la vaquita puede estar afectada por la alteración de su habitat. Esta alteración puede atribuirse a la disminución drástica del flujo del Río Colorado que proveía de agua dulce y nutrientes, al acarreamiento de fertilizantes químicos, contaminantes organoclorados y metales pesados, y al impacto que causa la captura de camarón por redes de arrastre (Villa, en prensa).

P. sinus fue enlistada como vulnerable en 1978 por la International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (Red Data Book). B. Villa-Ramírez la colocó dentro de las Especies Mexicanas de Vertebrados Silvestres raras o en Peligro de Extinción (1978), y esta en la lista del Apéndice I de la International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES) desde 1979 (Magatagan *et al.*, 1984).

La reciente declaración de la Reserva de la Biosfera del Alto Golfo de California, reconoce que la restricción del uso de redes es la única forma de asegurar la futura sobrevivencia de la vaquita (Read, 1993).

ANTECEDENTES

Gran número de los estudios sobre la anatomía de cetáceos tuvieron lugar durante el siglo XIX, cuando investigadores como Tuner, Flower, Murie, Rapp, Kukenthal, Stannius y otros, produjeron cientos de páginas de anatomía descriptiva. Durante el siglo XX este trabajo fué continuado por Howell, Schulte, Beddard, Huber, Slijper y otros (Mead, 1975).

Las mejores descripciones de la miología de pequeños cetáceos son de animales raros o poco comunes (por ejemplo Kogia breviceps, Schulte y Smith, 1918; Neophocoena phocoenoides, Howell, 1927; Monodon monoceros, Howell, 1930 y Huber, 1934), por lo cual se basaron en el estudio de un sólo ejemplar, en ocasiones pobremente preservado.

La mayor parte de la literatura escrita sobre la musculatura de odontocetos se refiere a la musculatura axial y locomotriz, incluyendo una revisión de los movimientos involucrados en la locomoción de estos animales. Las especies estudiadas son: Phocoena phocoena (Browne, 1971; Smith *et al.*, 1976); Delphinus delphis y Platanista indi (Pilleri *et al.*, 1976); Pontoporia blainvillei (Strickler, 1978; 1980); Tursiops truncatus (Pabst, 1990); Cephalorhynchus eutropia (Crovetto, 1990).

Relativamente pocos de los numerosos informes relacionados con la anatomía de cetáceos contienen información acerca de la musculatura de la región craneal, algunos de estos corresponden a los primeros trabajos en anatomía general como el de Stannius (1849), Schulte y Smith (1918) y Howell (1927 y 1930).

Desde el descubrimiento de la posibilidad de ecolocación en odontocetos en los 50's (Kellog *et al.*, 1953; Lawrence y Schevill, 1956) y su demostración experimental en 1961 (Norris *et al.*, 1961), la anatomía de las estructuras potencialmente involucradas en la producción y la recepción del sonido (anatomía facial), ha despertado gran interés entre los anatomistas.

Lawrence y Schevill (1956) y Mead (1975) presentan descripciones detalladas de la anatomía facial de delfínidos con una nomenclatura utilizable desde ambas perspectivas, estructural y funcional. Recientemente, Heyning (1989) compara la anatomía facial de los zífidos (Ziphiidae) con otros odontocetos, utilizando esta nomenclatura y estudiando las homologías de las estructuras faciales.

Para la familia Phocoenidae, la anatomía facial ha sido descrita, en Phocoena phocoena, por numerosos autores (Von Baer, 1826; Kükenthal, 1893; Gruhl, 1911; Rawitz, 1900; Moris, 1969; Schenckan, 1973; Mead, 1975; Heyning, 1989; Curry, 1991).

Los restantes miembros de esta familia han sido poco estudiados: Mead (1975), Heyning (1989) y Curry (1991) realizan revisiones de Phocoenoides dalli; Gallardo (1913) describe los pasajes y sacos nasales de Australophocoena dioptrica; y Neophocoena phocoenoides es estudiada primero por Howell (1927) y posteriormente por Gao y Zhou (1988 y 1989).

La musculatura facial de los focénidos sólo ha sido descrita en forma detallada por Gao y Zhou (1988) para N. phocoenoides y por Curry (1991 y 1992) para Phocoena phocoena y Phocoenoides dalli. No existe ninguna publicación sobre la musculatura facial de Australophocoena dioptrica, de Phocoena spinipinnis, ni de Phocoena sinus.

En cuanto a la musculatura craneal de las marsopas, P. phocoena es la única especie que ha sido descrita completamente (Stannius, 1849; Boenninghaus, 1902; Moris, 1969) dada su abundancia a lo largo de la costa Europea. El trabajo de Stannius (1849), netamente descriptivo, trata la musculatura completa de P. phocoena con excepción de los músculos auriculares, pero no presenta esquemas. Boenninghaus (1902) realiza un excelente trabajo sobre la garganta de esta marsopa, describiendo el complejo funcionamiento de los músculos de esta región. Moris (1969) hace un estudio topográfico completo de la cabeza de esta especie, sin embargo, en su revisión de la musculatura no presenta la descripción detallada necesaria para realizar una comparación más precisa.

La otra especie de marsopa cuya musculatura craneal ha sido descrita es Neophocoena phocoenoides, Howell (1927) realiza una descripción completa de su miología y presenta dibujos de excelente calidad.

Actualmente, la musculatura craneal de Phocoenoides dalli, Australophocoena dioptrica, Phocoena spinipinnis y Phocoena sinus no ha sido descrita.

OBJETIVOS

La finalidad del presente trabajo es contribuir al conocimiento de la musculatura cefálica de la vaquita, Phocoena sinus, planteandose los siguientes objetivos particulares:

- Describir la musculatura cráneo-cervical de P. sinus.
- Comparar esta musculatura con la descrita para Phocoena phocoena y otras especies del mismo género.
- Inferir sobre el funcionamiento de algunos de los músculos descritos y su importancia adaptativa.

MATERIAL Y METODOS

En este trabajo se utilizaron cuatro ejemplares de Phocoena sinus colectados en el Golfo de Santa Clara, Sonora, en distintas fechas. Estos animales quedaron atrapados en redes de pescadores artesanales.

Dos ejemplares pertenecen a la Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada. Se trata de una hembra, joven (UABC_Q) y un macho, cría (UABC_♂), de 113 y 78cm de longitud respectivamente. Los organismos se mantuvieron congelados para después ser fijados en formol al 10% y conservados en un baño de formol al 20%. El estado de preservación de estos ejemplares es bueno.

Los otros dos ejemplares forman parte de la Colección Mastozoológica del Instituto de Biología, UNAM, con número de catalogo IB4048 (hembra joven de 122cm de longitud) y IB26556 (hembra cría ó neonato de 75cm). Ambos fueron congelados, fijados en formol al 4% y posteriormente almacenados en etanol al 70%. Los ejemplares se trasladaron al Laboratorio de Anatomía Animal Comparada de la ENEP Iztacala. El estado de preservación de estos no era adecuado, por lo que fueron inyectados intramuscularmente y conservados en formol al 4%.

Se desolló la porción cefálica de los organismos procediendo a medir la piel y grasa con ayuda de un vernier, se trabajaron las aponeurosis y músculos, plano por plano, mediante técnicas en disección. Se utilizó instrumental de macrodisección identificando las estructuras con base en esquemas de Schulte y Smith (1918), Howell (1927) y Curry (1992). Se registraron observaciones apoyándose en esquemas y fotografías.

Se obtuvieron mediciones de los sacos o divertículos nasales con ayuda de un vernier (Figura 11).

De los ejemplares trabajados en el Laboratorio de Vertebrados de la UABC Ensenada, no se estudiaron los músculos nasales, ya que estos estaban destinados a otro investigador. Las observaciones tomadas de la hembra, se hicieron con base en la disección de su mitad izquierda, mientras que las del macho fueron de la mitad derecha. La musculatura de las mitades complementarias había sido retirada previamente.

Dado que existen distintas referencias bibliográficas para los nombres de los músculos, se homologaron usando la Nomina Anatómica Veterinaria (1983), y con la comúnmente usada (Cuadro 1). Sin embargo, en cada caso se hace referencia a aquella utilizada por Schulte y Smith (1918), Howell (1927), Moris (1969), Pilleri *et al.* (1976), y Curry (1992).

MUSCULO EN <i>P. SINUS</i>	SINONIMOS EN LA LITERATURA
<i>Transverso spinalis capitis</i>	<i>Transverso spinalis capitis</i> (Vallois, <u>Tursiops</u> , citado por Grassé, 1968) <i>Semispinalis capitis</i> (Schulte y Smith 1918, <u>Kogia</u> ; Howell 1930, <u>Monodon</u>) <i>Biventer cervicis</i> + <i>Complexus</i> (Howell 1927, <u>Neophocoena</u>) <i>Spinalis</i> + <i>semispinalis capitis</i> Slijper, <u>Phocoena</u> , citado por Grassé, 1968) <i>Grand complexus</i> (Moris 1969, <u>Phocoena</u>)
<i>Longissimus capitis</i>	<i>Iliocostalis capitis</i> (Howell 1930, <u>Monodon</u>)
<i>Levator scapulae</i>	<i>Atlantoscapularis</i> (Howell 1930, <u>Monodon</u>)
<i>Mastoidehumeralis</i>	<i>Brachiocephalicus</i> (Moris 1969, <u>Phocoena</u>) <i>Cephalohumeralis</i> (Murie 1873, <u>Globicephala</u>)
<i>Sternomastoideus</i>	<i>Sternocephalicus</i> (Moris 1969, <u>Phocoena</u>)
<i>Scalenus dorsalis</i>	<i>Scalenus medialis</i> (Schulte y Smith 1918, <u>Kogia</u>)
<i>Scalenus ventralis</i>	<i>Scalenus posticus</i> (Schulte y Smith 1918, <u>Kogia</u>)
<i>Hiomandibularis</i>	<i>Monogastricus</i> (Howell 1927, <u>Neophocoena</u> ; Howell 1930, <u>Monodon</u>)
<i>Timpanohyoideus</i>	<i>Hyocephalicus</i> (Moris 1969, <u>Phocoena</u>) <i>Occipitohyoideus</i> (Stannius 1849, <u>Phocoena</u>) <i>Depressor mandibulae</i> (Schulte y Smith 1918, <u>Kogia</u>)
<i>Ceratohyoideus</i>	<i>Stylohyoideus</i> (Moris 1969, <u>Phocoena</u>) <i>Interhyoideus</i> (Murie 1873, <u>Globicephala</u>)

<i>Occipitoauricularis profundus</i>	<i>Occipitoauricularis profundus</i> (Pilleri <i>et al.</i> 1976, <u>Platanista</u>) <i>Occipitoauricularis</i> (Boenninghaus 1903, <u>Phocoena</u>) <i>Retrahens</i> (Murie 1873, <u>Globicephala</u>) <i>Auricularis externus</i> (Beauregard 1894)
<i>Sphincter colli</i>	<i>Platisma</i> (Howell 1927, <u>Neophocoena</u>) <i>Sphincter colli</i> (Howell 1930, <u>Monodon</u>) <i>Panniculus carnosus</i> (Schulte y Smith 1918, <u>Kogia</u> ; Pilleri <i>et al.</i> 1976, <u>Platanista</u> y <u>Delphinus</u> ; Crovetto 1990, <u>Cephalorhynchus</u>)
<i>Cutaneus trunci</i>	<i>Panniculus carnosus</i> (Schulte y Smith 1918, <u>kogia</u> ; Howell 1927, <u>Neophocoena</u> ; Howell 1930, <u>Monodon</u> ; Pilleri <i>et al.</i> 1976, <u>Platanista</u> y <u>Delphinus</u> ; Crovetto 1990, <u>Cephalorhynchus</u>)
<i>Orbicularis oris</i>	<i>Maxillae superioris</i> (Stannius 1849, <u>Phocoena</u>)
<i>Auricularis superior</i>	<i>Auricularis superior</i> (Pilleri <i>et al.</i> 1976, <u>Platanista</u>)

Cuadro 1. Nomenclatura de los músculos del cuello y la cabeza de Phocoena sinus que ameritan estandarización en su nombramiento.

RESULTADOS

De la disección y medición de los ejemplares se obtuvieron los siguientes resultados:

TEGUMENTO:

El grosor del tegumento varía en diferentes partes de la cabeza (7-16 mm), siendo más delgado en la periferia del ojo (2-3.2 mm), alrededor del respiráculo (3-6.4 mm) y, en el rostro (2.4-7.6 mm). El espesor de la epidermis es uniforme (0.6-0.8 mm), adelgazándose cerca del ojo, el respiráculo y el rostro, siendo el mínimo grosor en la comisura de la boca (*angulus oris*) (0.3 mm).

La grasa subcutánea (*panniculus adiposus*) varía con relación al grosor del tegumento y representa entre 90-92% de su espesor. Esta capa adiposa se engrosa caudalmente a la cara, en la región cervical (*regiones colli*), en la porción torácica y en la base de los miembros torácicos (*regio articulationis humeri*) (16-17 mm). Además, es posible que su espesor varíe con la edad, ya que las medidas mayores se obtuvieron de una de las crías (UABC♂).

Por la proporción de fibras conectivas que presenta el pániculo adiposo, se distinguen al menos dos regiones: una, caudal a la cara, de mayor grosor; y otra (limitada por una línea que sale del respiráculo, pasando caudalmente al ojo y dirigiéndose a la mandíbula) en la cara, con mayor porcentaje de fibras conectivas, las cuales forman un enrejado cerrado, duro y de menor grosor (más resistente en labios <*labia oris*>), que se vuelve particularmente compacto y rígido en la porción caudal del melón.

En las regiones occipital (*regio occipitalis*) y cervico-dorsal (*regio colli dorsalis*), se encuentra distribuida gran cantidad de grasa, en ocasiones, dispuesta en capas. Esta modalidad, se observa también en la región cervico-ventral y en la región laríngea (*regio laryngea*).

Otros depósitos de grasa, de especial importancia, se ubican ventralmente al ojo, en el tercio medio-lateral del hueso dentario (grasa extramandibular) (Fig. 6) y alrededor de la bulla timpánica.

MIOLOGIA:

MUSCULOS SUPERFICIALES

Entre las capas de grasa superficial y profunda, se encuentra los músculos cutáneos (*mm. cutanei*) (Fig. 2). El músculo esfínter del cuello (*sphincter colli*) se divide parcialmente en dos porciones: una lateral y otra ventral.

La porción ventral se extiende sin interrupción, desde la región intermandibular hasta la torácica, en donde se continúa con el músculo cutáneo del tronco (*m. cutaneus trunci*). Las fibras transversales en las regiones intermandibular y cervical, se continúan de lado a lado sin presentar división aparente en la línea mediana ventral.

La porción lateral del músculo esfínter del cuello, se inicia desde el meato auditivo externo (*meatus acusticus externus*) y se prolonga caudalmente, continuándose con el m. cutáneo del tronco. Dorsalmente las fibras musculares llegan hasta el nivel de los procesos transversos de la vértebras cervicales y primeras torácicas.

Craneal al esternón, las porciones ventral y lateral del m. esfínter del cuello, se unen formando una capa continua.

El músculo cutáneo del tronco no se extiende sobre la aleta torácica, sino que rodea proximalmente al húmero y se une mediante aponeurosis a la superficie distal de este hueso. Superficialmente a la escápula y caudal a ella, las fibras adquieren una ligera inclinación semicircular cráneo-dorsal.

Dentro de la capa profunda de grasa, se encuentran dos cintas musculares cortas, cuyas fibras tienen orientación dorso-ventral y se sitúan en la porción caudo-lateral de la región cervical. Estos músculos, aparentemente no se insertan a la musculatura cutánea, ni a la musculatura axial, por lo que es difícil inferir su función (Fig. 3).

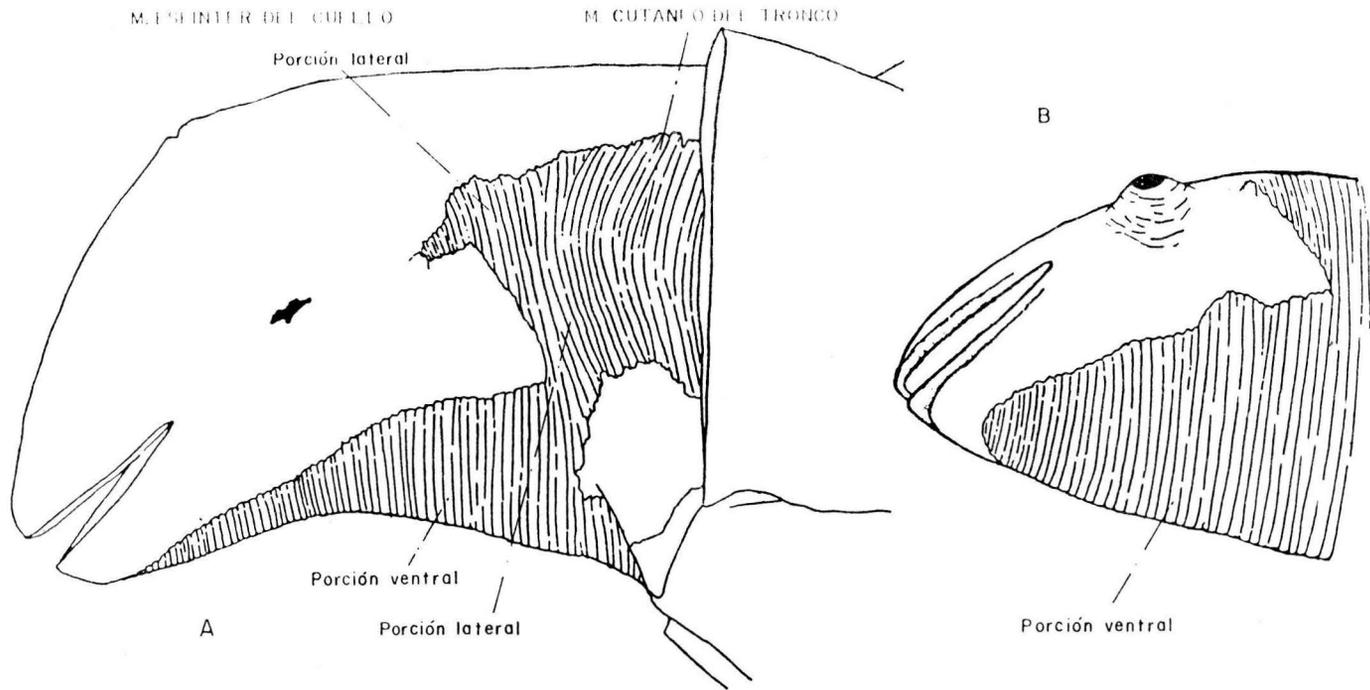


FIGURA 2. Distribución de los músculos cutáneos en vista lateral (A) y ventral (B) de la cabeza y el cuello de vaquita *P. sinus*

Una tercera cinta muscular con dirección cráneo-dorsal, se encontró uniendo al músculo esplenio con el m. transversoespinal de la cabeza. Esto se observó solamente en el ejemplar UABCq (Fig. 4).

Dos pequeños músculos se originan en la porción craneal del meato auditivo externo: el primero (m. auricular superior), se dirige craneodorsalmente y el segundo (m. occipitoauricular profundo), de mayor longitud, de origen más caudal y medial en el meato auditivo, se dirige dorsalmente, pasando a través de la red de vasos (la red de vasos cubre las regiones cervical, occipital y temporal) y se inserta en la región occipital.

M. Cigomático auricular

(*Cigomatico auricularis*) (Fig. 6)

ORIGEN- Borde ventral y medial de la mitad craneal del meato auditivo externo.

INSERCIÓN- Superficie lateral del proceso cigomático del escamoso y el proceso caudorbital del hueso frontal; finalmente, se une a la porción media del nervio facial.

DESCRIPCIÓN- Las fibras musculares corren perpendiculares al tubo auditivo en dirección craneoventral, para unirse al tejido fibroso que envuelve los procesos cigomáticos e insertarse en el nervio mencionado.

FUNCION- Conjuntamente con los músculos auricular superior y auricular profundo fija el meato auditivo externo.

M. Orbicular de la boca

(*Orbicularis oris*) (Fig. 6)

Bajo el tejido muy cornificado que rodea los labios, se descubren fibras musculares cortas y escasas, que ocupan la mitad caudal de los labios y la comisura de la boca. Rostralmente, disminuye en número de fibras hasta desaparecer.

Su función primitiva (darle movilidad a los labios) está muy restringida.

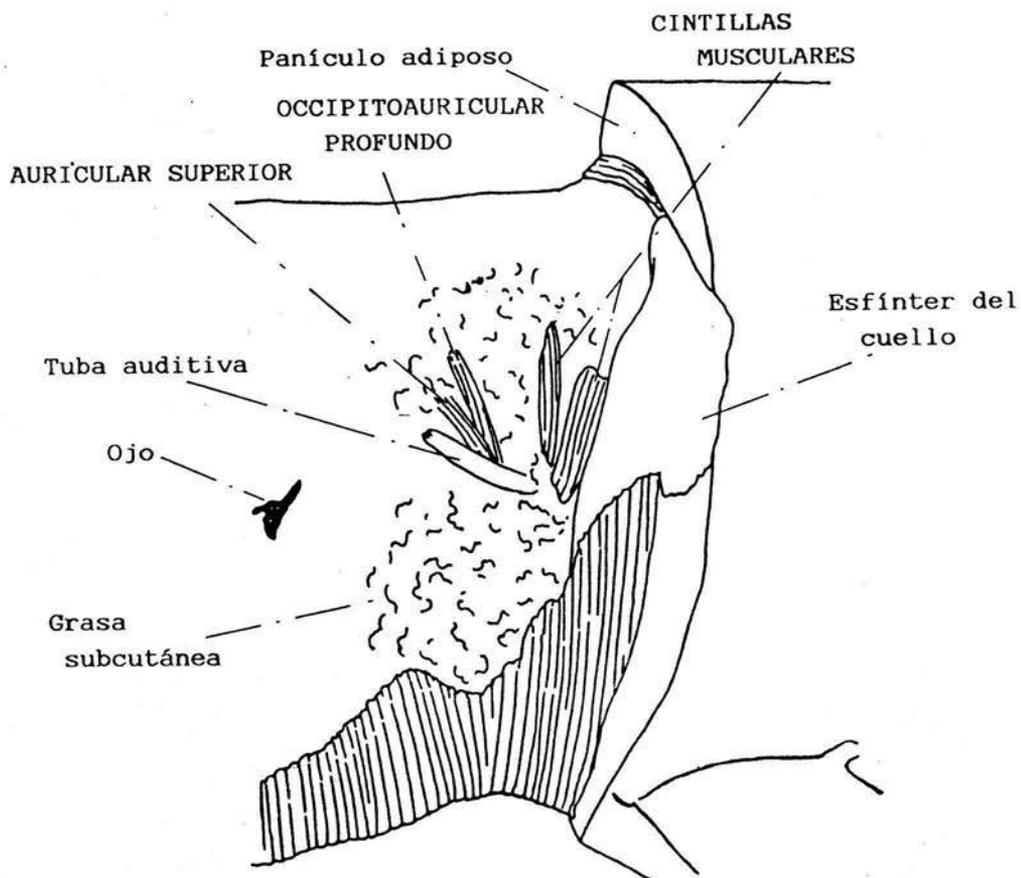


FIGURA 3. Músculos superficiales en vista lateral izquierda de la región cervical del ejemplar UABC01 de vaquita *Phocoena sinus*.

MUSCULOS CERVICALES DORSALES

Superficialmente a los músculos dorsales del cuello, se encuentra una cubierta dorsal cráneo-cervical, formada por capas alternadas de fibras de tejido conectivo, entrelazadas y orientadas en ángulos oblicuos al eje del cuerpo. Esta estructura, es sitio de inserción de las fibras musculares de los músculos esplenio, longísimo de la cabeza y el cuello, y del m. transverso espinal de la cabeza.

M. Transverso espinal de la cabeza

(*Transverso spinalis capitis*) (Figuras 4 y 5)

ORIGEN- Sobre toda la superficie del hueso supraoccipital y parte de la del h. exoccipital, desde la cresta lambdoidea y la porción dorsal y lateral de la cresta temporal.

INSERCIÓN- Apófisis espinosas de las vértebras cervicales.

DESCRIPCIÓN- Es un músculo poderoso, medial al músculo esplenio y dorsal al m. longísimo de la cabeza. Ocupa la región cervical dorsal. Sus fibras corren longitudinalmente. En la región torácica, se fusionan totalmente con el m. longísimo del tórax.

FUNCION- Cambia la postura del cráneo con relación a la columna vertebral. flexión dorsal y flexión lateral de la cabeza.

M. Longísimo de la cabeza y del cuello

(*Longissimus capitis et cervicis*) (Figura 5)

ORIGEN- El longísimo de la cabeza, tiene un amplio origen carnoso en los h. exoccipitales. El longísimo del cuello (*longissimus cervicis*) se origina, mediante fuertes tendones, en la cara dorsal del proceso transversal del atlas.

INSERCIÓN- No delimitada.

DESCRIPCIÓN- Ambos músculos, pierden su individualidad al formar una sola masa continua no factible de separar. La unión de fibras tendinosas al proceso transversal del atlas, revelan la identidad del m. longísimo del cuello. El m. longísimo de la cabeza es medial al m. esplenio, es un músculo muy robusto, que caudalmente se continúa con el m. longísimo del dorso.

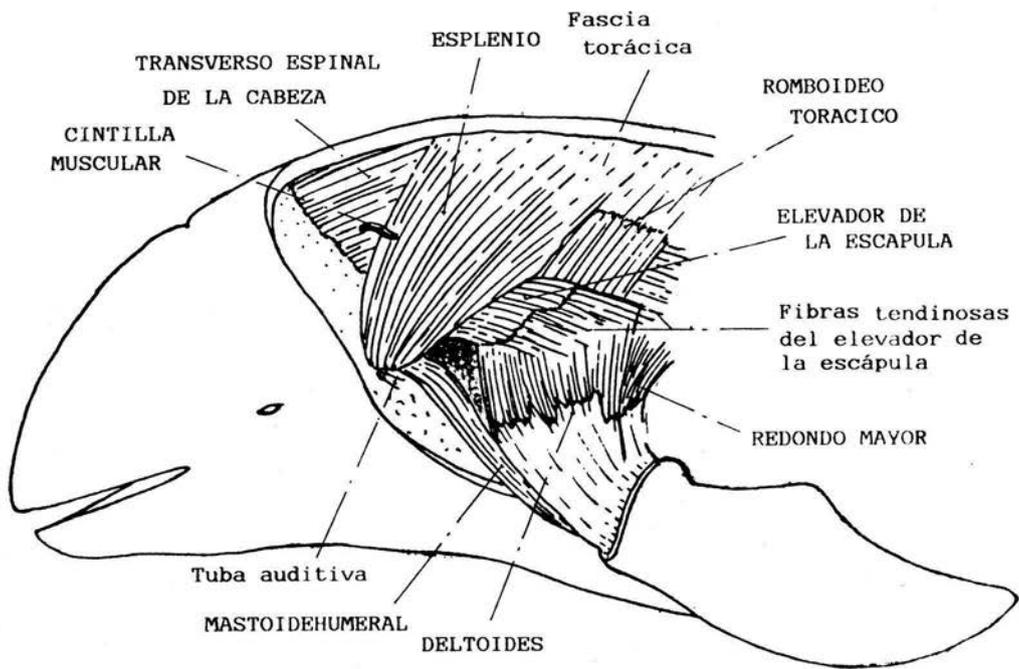


FIGURA 4. Vista lateral izquierda de la musculatura cervico-torácica del ejemplar UABC♀ de vaquita P. sinus.

FUNCION- Los dos músculos contribuyen, junto con el m. transverso espinal de la cabeza, en el cambio de posición del cráneo con relación a la columna. Debido a que, las fibras del m. longisimo de la cabeza, tienen un trayecto dorso-ventral, es un músculo flexor latero-ventral de la articulación atlanto-occipital. El músculo longisimo del cuello permite la flexión lateral (flexión dorso lateral).

M. Escalenos

(*Scaleni*)

ORIGEN- A) Superficie ventral del vértice del proceso transversal del atlas. B) Basioccipital.

INSERCIÓN- A) Primera costilla. B) Porción ventral de la primera costilla.

DESCRIPCIÓN- Se trata de dos divisiones del músculo escaleno: A) escaleno dorsal (*scalenus dorsalis*), B) escaleno ventral (*scalenus ventralis*).

FUNCION- El escaleno dorsal rota ventralmente las primeras vértebras cervicales; la acción simultánea del escaleno dorsal y el escaleno ventral, permite la rotación ventral de la cabeza y el cuello.

M. Esplenio

(*Splenius*) (Figuras 4 y 5)

ORIGEN- Región caudal del proceso cigomático del h. escamoso, dorsal al meato auditivo externo. El origen del músculo, es a través de un tendón, en una porción, mientras que en la otra, el origen es carnoso.

INSERCIÓN- Superficie latero-dorsal del m. longisimo de la cabeza y, a través de la cubierta dorsal cráneo-cervical, a la línea mediana dorsal del cuello.

DESCRIPCIÓN- Es un músculo relativamente pequeño. Dorsalmente al tendón de origen, se une mediante tejido conectivo, a la porción lateral de la cresta temporal, haciendo que el borde craneal del músculo cubra una porción de la superficie del músculo temporal. Su inserción con la línea mediana, es mediante una amplia aponeurosis, pues las fibras musculares terminan antes de llegar al dorso. Desde su origen se fusiona completamente al m. longisimo de la cabeza y del cuello, del cual no se puede separar.

FUNCION- Flexor (rota) dorso-lateral de la cabeza.

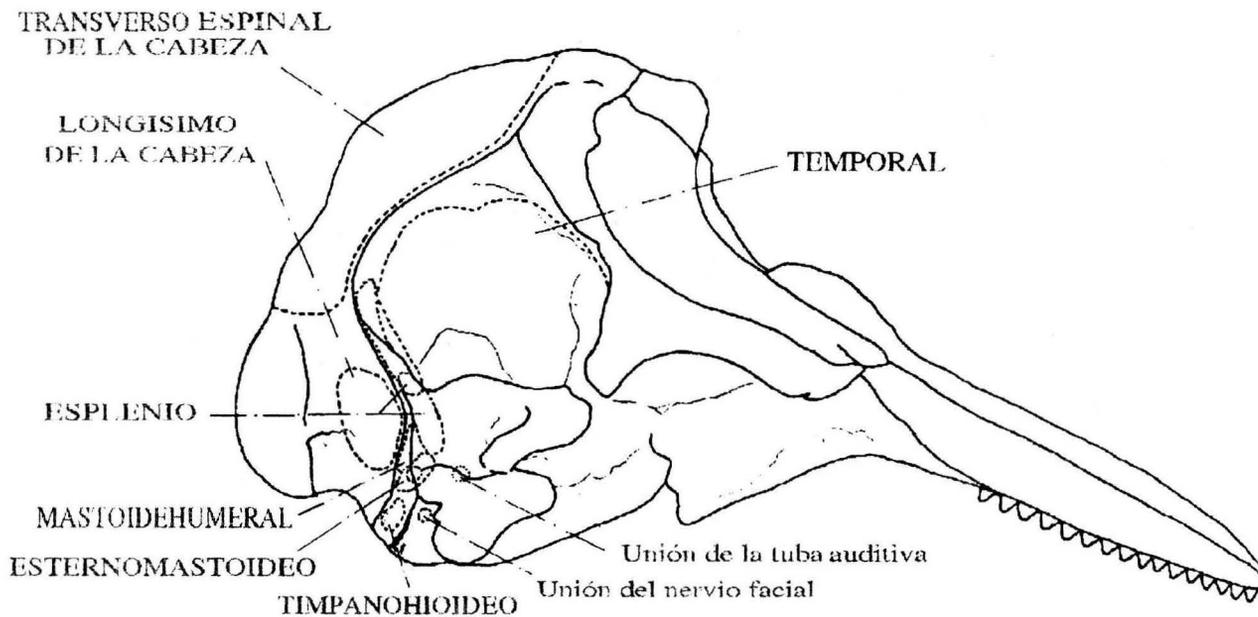


FIGURA 5. Vista lateral derecha del cráneo de *Phocoena sinus* mostrando con línea punteada el área de inserción de algunos músculos.

M. Elevador de la escápula

(*Levator scapulae*) (Figuras 4 y 7)

ORIGEN- Profundo, en el vértice del proceso transversal del atlas.

INSERCIÓN- El ángulo craneal de la escápula (*angulus cranialis*), y el tercio adyacente de su borde dorsal (*margo dorsalis*).

DESCRIPCIÓN- En su origen se une a la fascia del m serrato dorsal craneal (*serratus dorsalis cranialis*). En su inserción, se une a la aponeurosis superficial del m. deltoides mediante fibras tendinosas, las cuales caudalmente llegan hasta el m. redondo mayor (*teres major*).

* FUNCION- Eleva craneodorsalmente la escápula.

MUSCULOS CERVICALES LATERALES

M. Mastoidehumeral

(*Mastoidehumeralis*) (Figuras 4 y 5)

ORIGEN- Borde lateroventral del h. exoccipital.

INSERCIÓN- Porción proximal de la cara craneomedial del húmero (*humerus*).

DESCRIPCIÓN- Su origen es caudal al m. esplenio y dorsal al m. esternomastoideo.

FUNCION- Abduce el húmero para elevar cranealmente la aleta torácica.

M. Esternomastoideo

(*Sternomastoideus*) (Figuras 5 y 8)

ORIGEN- Por un tendón que nace del proceso lateral ventral del manubrio.

INSERCIÓN- A través de un fuerte tendón, que sale de la base de la apófisis cigomática del h. escamoso (región mastoidea del temporal).

DESCRIPCIÓN- Ambas inserciones, formadas por tendones, dan al músculo la apariencia de ser muy fuerte. Su origen es ventral al m. esplenio y, craneal y profundo al m. mastoidehumeral. En el esternón los tendones limitan lateralmente al origen carnoso del m. esternohioideo.

FUNCION- Rotación ventral y flexión latero-ventral de la cabeza.

GRUPO MASTICATORIO

M. Masetero

(*Masseter*) (Figuras 6 y 7)

ORIGEN- El hueso yugal.

INSERCIÓN- Cubierta membranosa del borde ventrolateral caudal del h. dentario.

DESCRIPCIÓN- Es un músculo poco desarrollado, que recubre la parte caudal de la mandíbula. Es medial al nervio facial, al que se une mediante tejido conectivo y algunas fibras musculares.

FUNCION- Debido al endeble soporte de su origen, es de poca importancia funcional en la masticación, ya que sólo ayuda a atrapar el alimento, pero sin masticarlo.

M. Bucinador

(*Buccinatorius*) (Figuras 6 y 7)

ORIGEN- Profundo, con el tejido conectivo que cubre al ángulo rostrorbital.

INSERCIÓN- Superficie lateral media del h. dentario

DESCRIPCIÓN- Las fibras del músculo forman un ángulo de 45° con la línea labial (*labium inferius*); su gran desarrollo hace que su inserción sobrepase el límite ventral del hueso dentario. En su origen, se encuentra íntimamente asociado al nervio facial. Su origen, limita cranealmente con la comisura de la boca, dorsalmente con el músculo rostral lateral y caudalmente con las fibras craneales orbiculares del ojo.

FUNCION- Este músculo es más robusto que el masetero, tiene un papel importante en la conducción del alimento. Contribuye indirectamente a la elevación de la mandíbula.

M. Temporal

(*Temporalis*) (Figuras 5 y 7)

ORIGEN- Fosa temporal

INSERCIÓN- Borde dorsal y cara lateral y medial adjunta de los procesos coronoides y condiloide de la mandíbula.

DESCRIPCION- Es un músculo pequeño, unido fuertemente a la membrana que cubre el cráneo (en la fosa temporal) y a las fibras conjuntivas del proceso caudorbital y el proceso cigomático del escamoso. Pasa medialmente al arco que forman estos dos procesos para insertarse en el h. dentario.

FUNCION- Permite la elevación y los movimientos verticales de la mandíbula.

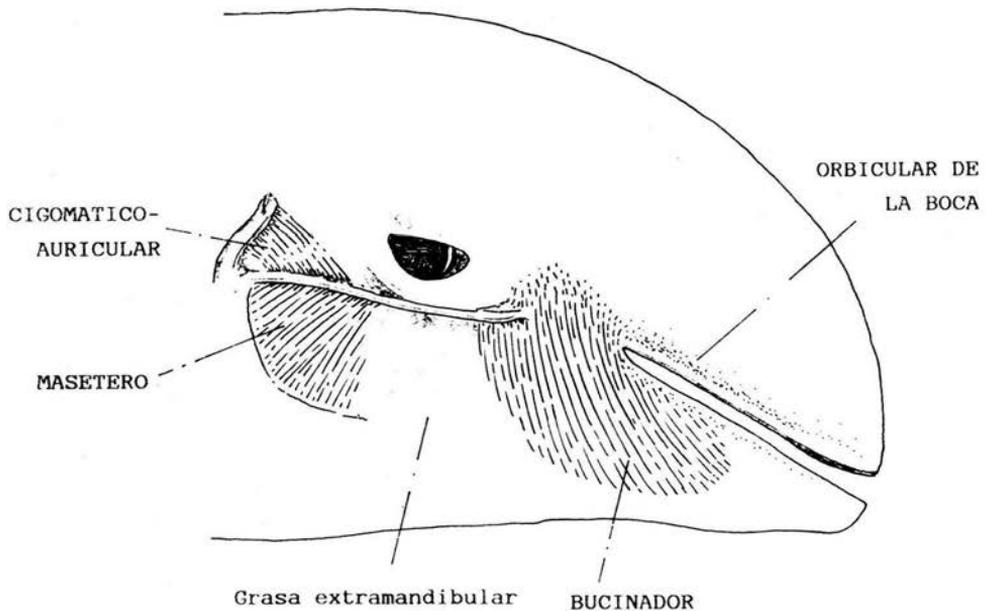


FIGURA 6. Vista lateral derecha de *P. sinus*, mostrando algunos músculos craneales. Obsérvese la inserción del músculo cigomático-auricular sobre el nervio facial, el gran desarrollo del m. bucinador y el vestigial m. orbicular de la boca.

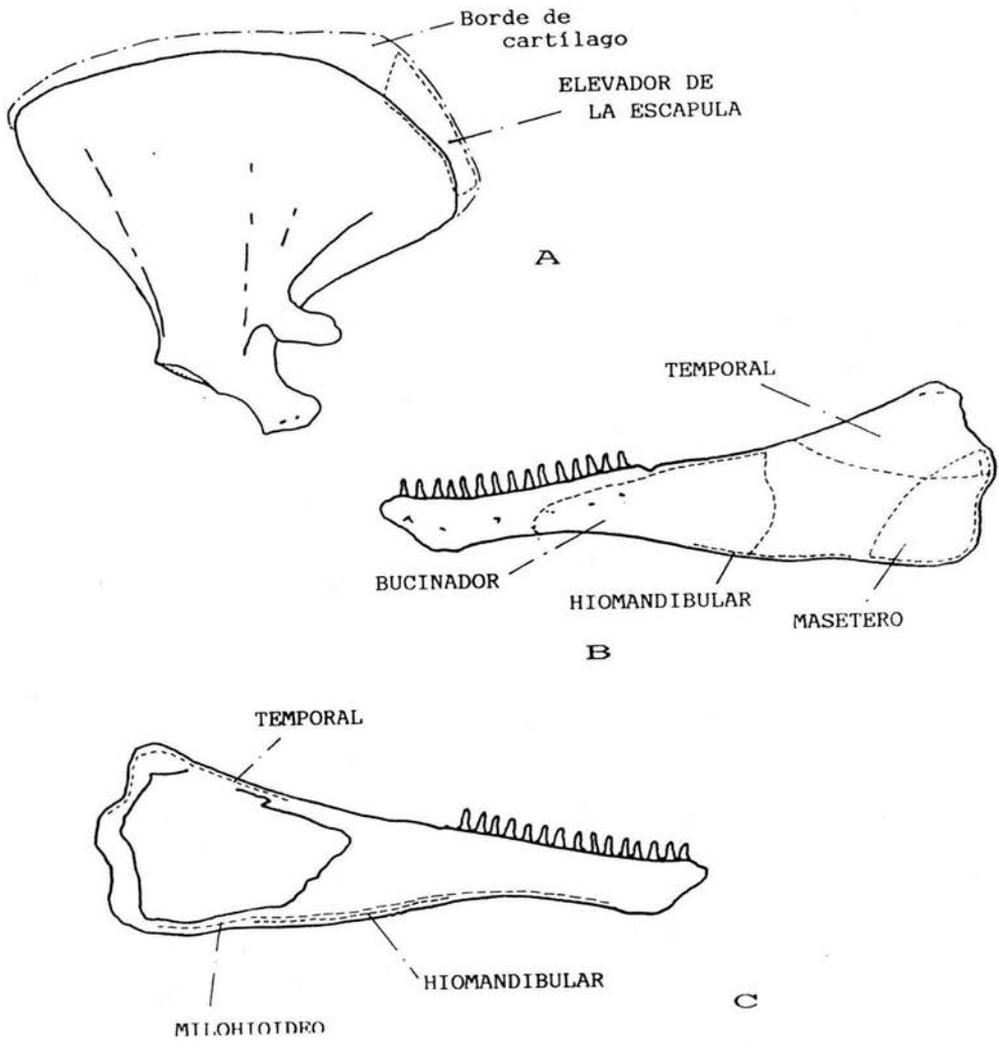


FIGURA 7. Sitio de inserción de los músculos en: (A) Escápula derecha (superficie lateral); (B) Superficie lateral de la mandíbula; (C) Superficie medial de la mandíbula.

Nervio facial (*N. facialis*) (Fig. 6)

La compleja relación de este nervio con varios músculos, así como su notable presencia hicieron que se le diera mayor atención.

DESCRIPCION- Es un nervio muy largo (aproximadamente 12cm de longitud con 2 mm de diámetro), cubierto por gran cantidad de tejido conectivo y acompañado por gruesos vasos sanguíneos paralelos que corren unidos a él. El nervio sigue una trayectoria cráneo-caudal, y es profundo a las fibras ventrales del músculo orbicular del ojo. Se asocia con tres músculos: m. bucinador, m. auriculo-cigomático y m. masetero. El m. bucinador, envuelve completamente el extremo rostral de este nervio en el ángulo rostrorbital. El m. auriculo-cigomático, se une a la porción media de la longitud del nervio. El m. masetero, se une con pocas fibras musculares al nervio en la región caudal de la mandíbula.

El análisis histológico de esta estructura permitió determinarla como un nervio de grueso calibre. Es importante mencionar que bajo observación macroscópica no se observa ninguna ramificación del nervio.

MUSCULOS INFRAHIOIDEOS

M. Esternohioideo

(*Stemohyoideus*) (Figuras 8 y 9)

ORIGEN- Superficie ventro-craneal del manubrio (*manubrium sterni*).

INSERCIÓN- Sobre toda la cara ventral del hueso basihioideo (*basihyoideum et thyrohyoideum*).

DESCRIPCION- Es un músculo muy fuerte y denso, con ambas inserciones carnosas. Existen, sin embargo, fuertes fibras conectivas (tendinosas), originadas en la porción lateral del h. basihioideo, que se entrelazan con la porción dorsal de éste músculo, reforzando su inserción. Una línea tenue, de tejido conectivo, divide superficialmente al músculo, en la línea mediana ventral.

FUNCION- Retrae caudalmente la lengua y la laringe. Por su desarrollo debe jugar un papel importante en la conducta alimenticia del animal.

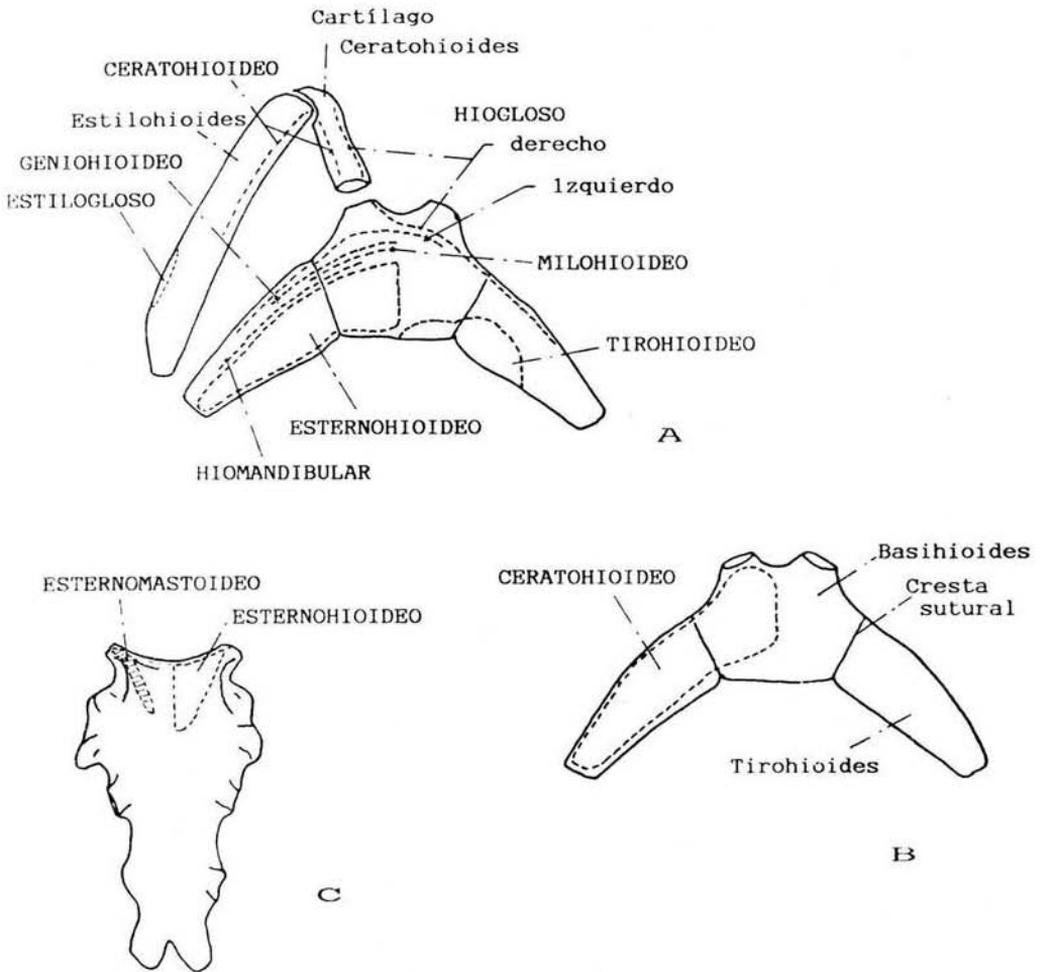


FIGURA 8. Inserciones musculares en el aparato hioideo y esternón de vaquita. (A) Hioides, cara ventral; (B) Hioides, cara dorsal; (C) Esternón, superficie ventral.

M. Esternotiroideo

(*Sternothyroideus*) (Fig. 9)

ORIGEN- Angulo craneal del proceso lateral del manubrio.

INSERCIÓN- En la lámina tiroidea del cartílago tiroides.

DESCRIPCIÓN- Tiene un débil desarrollo, ventralmente se relaciona con el m. esternohioideo y dorsalmente con el m. cricotiroideo.

FUNCION- Retrae caudalmente la laringe.

M. Timpanohioideo

(*Tympanohyoideus*) (Fig. 10)

ORIGEN- Apófisis paraoccipital.

INSERCIÓN- Extremo lateral del h. basihioideo (*thyrohyoideum, cornu majus*).

DESCRIPCIÓN- Es una cinta muscular delgada y corta, que une al hueso basihioideo con el cráneo.

FUNCION- Eleva y fija al basihioides. (*basihyoideum et thyrohyoideum*)

MUSCULOS LARINGEOS

M Tirohioideo

(*Thyrohyoideus*) (Figuras 8 y 9)

ORIGEN- Borde caudal ventral de la lámina tiroidea del cartílago tiroides (*cartilago thyroidea*).

INSERCIÓN- Superficie ventral caudal de la porción medial de h. basihioideo.

DESCRIPCIÓN- La superficie que ocupa en el basihioideo forma parte del área de inserción del músculo esternohioideo.

FUNCION- Su contracción contribuye al cierre de la glotis.

M. Cricotiroideo

(*Cricothyroideus*) (Fig. 9)

ORIGEN- Superficie ventral del cartílago cricoides.

INSERCIÓN- Borde caudal de la lámina tiroidea

DESCRIPCIÓN- Se extiende ventral a la inserción del músculo esternotiroideo.

FUNCION- Participa en la apertura y cierre de la epiglotis.

MUSCULOS SUPRAHIOIDEOS

M. Hiomandibular

(*Hyomandibularis*) (Figuras 7, 8 y 9)

ORIGEN- Los tres cuartos laterales del borde craneal del h. basihioideo (*basihyoideum et thyrohyoideum*).

INSERCIÓN- Tejido conectivo fibroso que cubre el borde ventro-medial y ventro-lateral de la cuarta parte caudal de la longitud del hueso dentario.

DESCRIPCIÓN- Se encuentra en posición dorsal a la porción intermandibular del m. esfínter del cuello. Es superficial (ventral) al m. milohioideo.

FUNCION- Depresor de la mandíbula.

M. Milohioideo

(*Mylohyoideus*) (figuras 7, 8 y 9)

ORIGEN- Borde medial ventral de toda la longitud del hueso dentario.

INSERCIÓN- Sobre el tercio medio craneal de la superficie ventral del h. basihioideo (*basihyoideum et thyrohyoideum*).

DESCRIPCIÓN- Ocupa el espacio intermandibular formando un soporte para la lengua, se despliega como una delgada hoja de fibras transversales, desde la superficie medial del cuerpo de la mandíbula hasta el rafé mediano ventral. Caudalmente se inserta en el h. basihioideo.

FUNCION- Ayuda en el soporte de la lengua y del hueso estilohioideo (*stylohyoideum*). Eleva el suelo de la boca y la lengua.

M. Geniohioideo

(*Geniohyoideus*) (Figuras 8 y 9)

ORIGEN- Sínfisis mandibular y superficie adyacente.

INSERCIÓN- Borde craneal mediano del basihioideo (*basihyoideum et thyrohyoideum*).

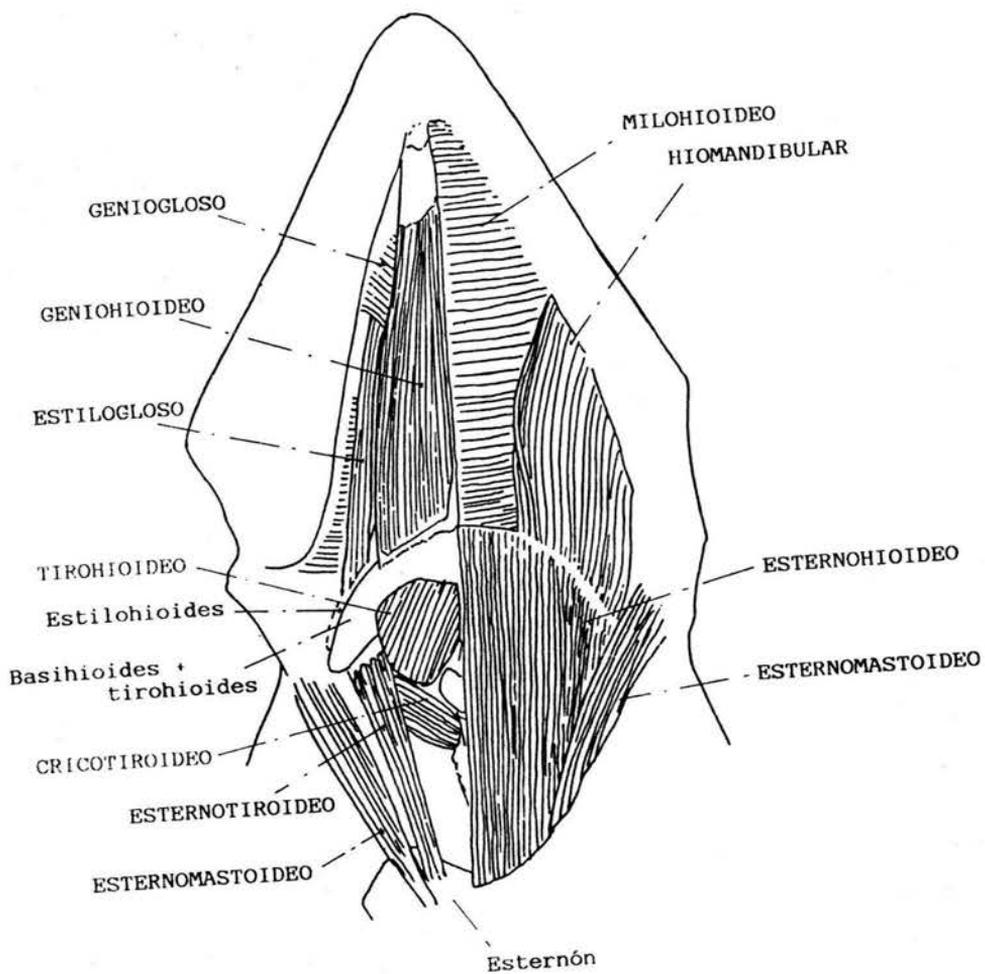


FIGURA 9. Vista ventral de *Phocoena sinus* mostrando los músculos hioideos. Músculos superficiales en la mitad derecha; siguiente capa en la mitad lateral izquierda.

DESCRIPCION- Largo y fusiforme, en contacto con su homónimo contralateral. Situado en posición ventral a la lengua. Su tendón de origen es largo. Se inserta mediante fascia.

FUNCION- Dirige el hioides y la lengua rostralmente (proyecta la lengua).

MUSCULOS EXTRINSECOS DE LA LENGUA

M. Estilogloso

(*Styloglossus*) (Figuras 8, 9 y 10)

ORIGEN- Aproximadamente a un centímetro del extremo lateral del hueso estilohioideo (*stylohyoideum*).

INSERCIÓN- Borde medial de la inserción del músculo hiogloso.

DESCRIPCION- Es un músculo delgado, superficial (ventral) al m. hiogloso. Su trayecto es casi paralelo al dentario. Su inserción craneal esta oculta por el m. geniogloso. La glándula sublingual se une a la superficie lateral de éste músculo.

FUNCION- Retracción de la lengua. La contracción unilateral dirige la lengua hacia el lado donde actúa el músculo. Retrae y eleva la lengua.

M. Hiogloso

(*Hyoglossus*) (Figuras 8 y 10)

ORIGEN- El músculo superficial, se origina únicamente en el hueso basihiideo (*basihyoideum et thyrohyoideum*), ocupando tres cuartos de su borde craneal, y pasando aproximadamente un centímetro de la línea mediana del basihioides. El músculo complementario profundo, tiene su origen también en los tres cuartos (opuestos) del borde craneal del basihioides, pasa la línea mediana, asciende y se une al borde medial del cartílago ceratohioides (*ceratohyoideum*).

INSERCIÓN- Superficie lateral del cuerpo de la lengua.

DESCRIPCION- En la porción medial de su origen, los músculos no sólo convergen, sino que (al cruzar la línea mediana) se cruzan, de modo que, uno de ellos (indistintamente derecho o izquierdo) es superficial o ventral con

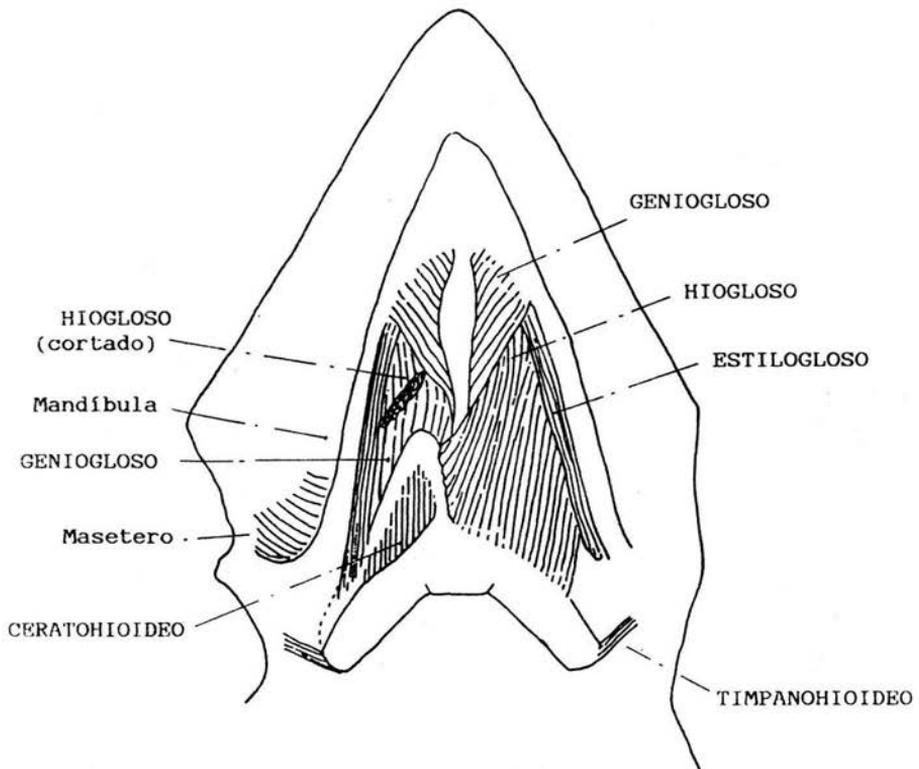


FIGURA 10. Vista ventral de la vaquita mostrando los músculos extrínsecos de la lengua. La musculatura superficial ha sido retirada.

relación a su complementario. El músculo es ancho y plano y se dirige oblicua y lateralmente al cuerpo de la lengua. El m. estiloso se inserta en la superficie ventral de este músculo.

FUNCION- Retraer y abatir la lengua, permitiéndole accionar la lengua en forma de émbolo. Dadas sus características particulares, podrían contribuir a contraer lateralmente (rotar) el cuerpo de la lengua sobre su mismo eje.

M. Geniogloso

(*Genioglossus*) (Figuras 9 y 10)

ORIGEN- Superficie ventral de la lengua (*radix linguae*); ventral a la faringe y, dorsal al cartílago ceratohioideo (*ceratohyoideum*), y al hueso estilohioideo (*stylohyoideum*).

INSERCIÓN- Lateral a la lengua.

DESCRIPCIÓN- En su inserción cubre las inserciones de los músculos estilo- y hiogloso, de allí se dirige oblicuamente hacia la línea mediana para girar medialmente y cambiar la dirección hacia la región caudal (de tal forma, que la parte dorsal craneal, ahora caudalmente, es ventral y viceversa). Se encuentra separado del músculo del lado opuesto por tejido conectivo (*septum linguae*). Esta relacionado con la superficie dorsal del m. hiogloso.

FUNCION- Ejerce influencia sobre los músculos linguales intrínsecos, produciendo la contracción longitudinal del cuerpo de la lengua.

MUSCULOS FARÍNGEOS

M. Ceratohioideo

(*Ceratohyoideus*) (Figuras 8 y 10)

ORIGEN- Borde caudal de la mitad medial del h. estilohioideo y borde lateral del cartílago del ceratohioideo (*ceratohyoideum*).

INSERCIÓN- Superficie dorsal y margen craneal de todo el h. basihioideo (*basihyoideum et thyrohyoideum*).

FUNCION- Su contracción contribuye a la constricción de la faringe

M. Hiofaríngeo

(*Hyopharyngeus*)

ORIGEN- Extremo lateral de la cara dorsal del h. estilohioides.

INSERCIÓN- Músculo pterigofaríngeo.

DESCRIPCIÓN- Es un músculo muy reducido, casi imperceptible, una cinta delgada y muy corta. Dorsal al músculo ceratohiideo, se dirige caudo-medialmente para unirse al m. pterigofaríngeo.

FUNCION- Retrae caudalmente al hueso estilohioides durante la contracción del músculo pterigofaríngeo.

M. Palatofaríngeo

(*Palatopharyngeus*)

Es una capa muscular que se origina en el paladar y, caudalmente se confunde con el músculo pterigofaríngeo para formar el "esfínter perilaríngeo" descrito por Moris (1969) para *P. phocoena*.

MUSCULATURA FACIAL Y ESTRUCTURAS ANEXAS

La anatomía facial y las estructuras productoras de sonido son tan especializadas y complejas, que su estudio podría ser considerado separadamente. Sin embargo, dado que uno de los propósitos de éste trabajo fue describir la musculatura que se les asocia, se realizó una descripción breve de ellas:

El respiráculo se localiza, aproximadamente, de 1.5 a 2.0 cm hacia craneal del vértice del cráneo, con forma semicircular y concavidad en dirección craneal.

La cavidad espiracular o pasaje nasal, esta ligeramente a la derecha del eje longitudinal, sus paredes son de tejido conectivo y epitelio de pigmentación oscura.

Como en otros focénidos, del pasaje nasal se extienden cuatro pares de sacos o divertículos. Todos, excepto los sacos premaxilares, son asimétricos, con el saco derecho mayor que el izquierdo (Figura 11).

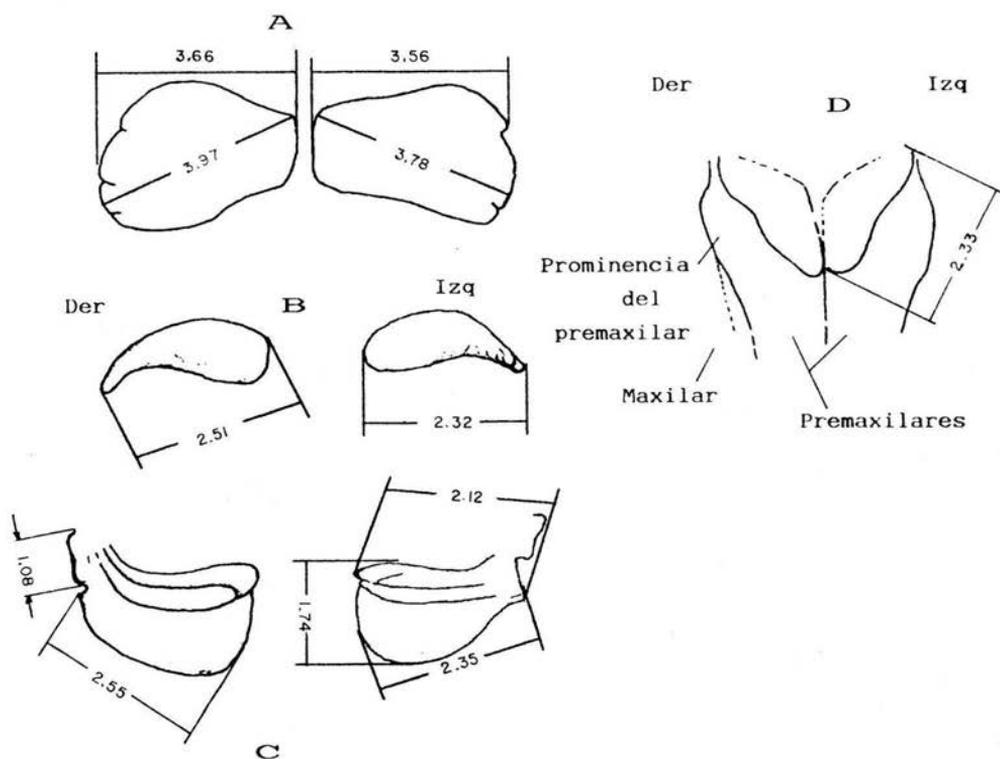


FIGURA 11. Sacos nasales del ejemplar IB4048 de *Phocoena sinus*. Las medidas de los sacos están en centímetros. A) sacos nasales vestibulares, B) sacos nasales caudales, C) sacos nasofrontales craneales, D) sacos premaxilares. Nótese la asimetría de los sacos vestibulares, nasales caudales y nasofrontales, con el saco derecho mayor que el izquierdo.

Los más superficiales son los sacos vestibulares, craneolaterales al pasaje nasal y aplanados dorsoventralmente. El pasaje nasal presenta una apertura transversal mediana en su pared craneal, que inmediatamente se divide en la apertura de cada saco vestibular, la cual se sitúa en el extremo caudal medial de la superficie ventral del saco ("hendidura central", Gallardo, 1913) (fig. 12).

Cada saco nasofrontal forma un semicírculo que envuelve lateralmente al pasaje nasal. El saco nasofrontal craneal aplanado horizontalmente, se une al nasofrontal caudal (aplanado craneocaudalmente 'transversalmente') a través de una porción tubular curvada, lateral al conducto nasal ("ángulo", Mead, 1975), que abre en el "vestíbulo profundo" (Ver Gallardo, 1913). El saco nasofrontal caudal es el menor de los sacos.

El siguiente par de sacos son los caudales. La porción profunda de la pared caudal de cada saco esta formada por los huesos nasales. Complementariamente, la cara interna de la pared craneal, tiene adosado un par de estructuras de tejido conectivo denso, convexas, que embonan perfectamente con la concavidad de los huesos nasales.

Los vestíbulos inferiores, son pequeñas cámaras caudales al pasaje nasal, y dorso-caudales al conducto nasal óseo, el cual esta dividido por un septo cartilaginoso.

Los sacos nasofrontal caudal y nasal caudal, se encuentran separados por tejido conectivo denso denominado por Curry (1992) como "the posterior septa of the blowhole ligament". Ambos sacos, abren ventralmente en los vestíbulos profundos.

Los tapones nasales (Fig. 14) son estructuras convexas de tejido conectivo, originadas en la pared craneal de la cavidad espiracular; su contraparte caudal, es un par de concavidades en la pared caudal del pasaje nasal.

Finalmente el par de sacos premaxilares, se sitúa sobre la superficie de las prominencias del premaxilar (típicas de focénidos) (Figura 11), estos sacos son relativamente simples con relación a los divertículos más superficiales y abren en la porción profunda del pasaje nasal.

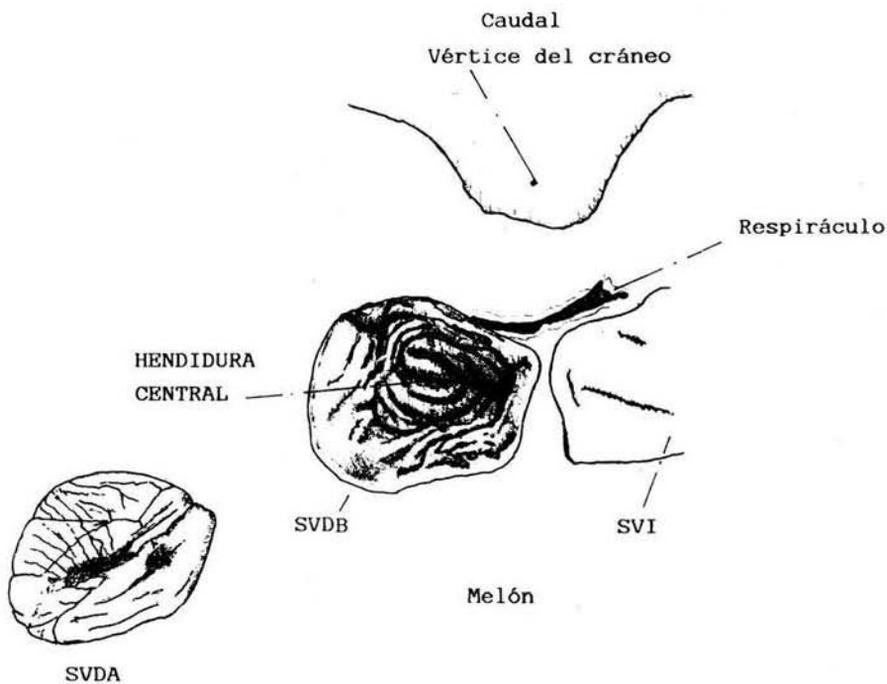


FIGURA 12. Vista dorsal de los sacos nasales vestibulares de vaquita. SVDA- Superficie dorsal del saco vestibular derecho, se observan las numerosas arrugas superficiales. SVDB- Saco vestibular derecho seccionado, mostrando la superficie ventral del saco formada de gruesos pliegues concéntricos a la hendidura central. SVI- Saco vestibular izquierdo completo.

Melón

Es una estructura ovoide, de tejido adiposo y tejido conectivo fibroso (Fig. 13). El núcleo, forma su parte más profunda y está constituido de tejido graso con poco tejido conectivo fibroso. La corteza del melón contiene mayor cantidad de fibras conectivas. La superficie está cubierta por tejido conectivo denso, cuyas fibras se intercalan con la corteza. Este tejido conectivo denso, se vuelve mucho más compacto y rígido en la superficie caudal del melón, proyectándose cráneo-medialmente, y dándole superficialmente, un aspecto acorazonado. El núcleo no se extiende caudalmente dentro de algún tapón nasal. La porción craneal de los sacos vestibulares se extiende brevemente hacia la porción dorsal del melón.

Musculatura

Superficialmente a la musculatura facial, se encuentra el tendón facial superficial (designado así por Curry, 1992) (Fig. 13), el cual se origina en la cresta lambdoidea, aproximadamente a 2 cm del vértice del cráneo (no se une al vértice), y se dirige cráneo-lateralmente hacia el ángulo rostrorbital. Pasando lateral al respiráculo y a los sacos nasales vestibulares, el tendón se mezcla rostralmente con una matriz laxa de fibras musculares y tejido graso, que a su vez se inserta cranealmente al tejido fibroso del melón.

En ausencia de la capa muscular intermedia (*pars intermedius*), la primera capa superficial de músculo, se identificó como la porción craneosuperficial (*pars craneosuperficialis*), separada del tendón facial por una capa de grasa. Esta capa muscular se origina del proceso rostrorbital, el proceso supraorbital, la porción medial de la cresta temporal y la cresta lambdoidea. Se inserta en una hoja aponeurótica amplia, que rodea el respiráculo y que se une al vértice. Las fibras rostrales envuelven al saco nasal vestibular, mientras que las fibras caudales, se introducen bajo el saco vestibular, y quedan en posición ventral a las fibras rostrales. El músculo se inserta en el tejido conectivo lateral y craneal al pasaje nasal, así como al que rodea (dorsal, lateral y ventralmente) a la apertura del saco vestibular. Las fibras que cubren al saco, se continúan con la musculatura intrínseca del saco, la cual no tiene orientación definida.

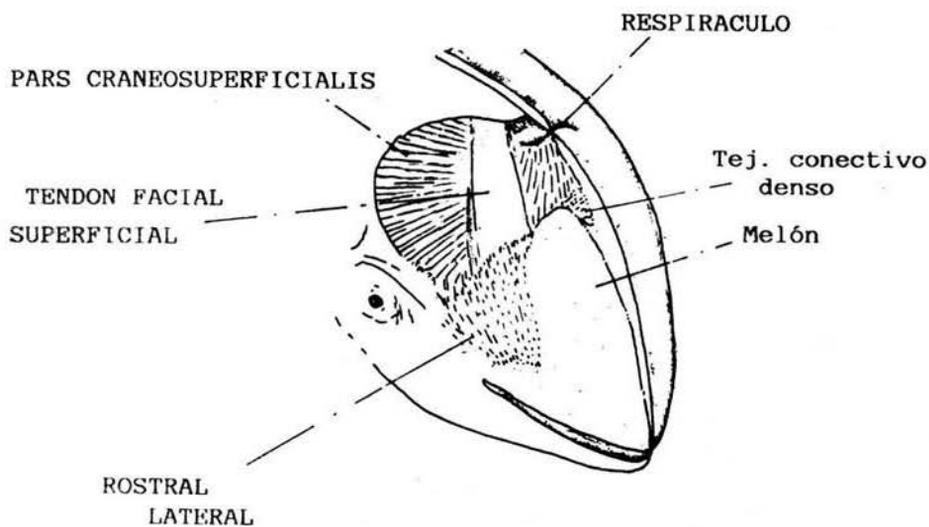


FIGURA 13. Músculos faciales superficiales del ejemplar IB4048 de vaquita. Se observa que el tendón facial superficial no se une directamente al vértice del cráneo.

La siguiente capa muscular es la llamada porción caudoprofunda (*pars caudoprofundus*) que se origina en la porción caudal del hueso maxilar. Se inserta lateralmente al pasaje nasal. Por medio de tejido conectivo, se une a la fracción lateral del saco nasal posterior y mediante fibras musculares, en la superficie caudal del saco y su musculatura intrínseca dorsal. Algunas fibras se insertan lateralmente a la superficie ventral de los sacos nasofrontales y del septo caudal del ligamento del respiráculo.

La porción craneoprofunda (*pars craneoprofundus*), tiene un origen amplio en el maxilar, sus fibras se unen al tejido conectivo que rodea al saco nasofrontal craneal, también se inserta en la cara craneal y lateral del pasaje nasal. La parte rostral del músculo forma parte del músculo rostral.

La musculatura rostral (Fig. 14) envuelve lateral, ventral y caudalmente al melón. El músculo rostral lateral, se origina en el ángulo rostrorbital y en el borde lateral craneal del h. maxilar y se inserta en las fibras conectivas de la superficie lateral del melón y en los labios. El músculo rostral medial, se origina en la superficie dorsal del maxilar y del premaxilar, extendiéndose ventralmente al melón y dorsalmente a la porción craneal de los músculos de los tapones nasales; sus fibras dorsales superficiales se unen al m. craneosuperficial para cubrir al saco vestibular.

La musculatura de los "tapones nasales" (Lawrence y Schevill, 1956) (Fig. 14), se sitúa sobre los huesos premaxilares, es dorsal a los sacos premaxilares, ventral al melón y, cranealmente, se encuentra cubierta por el músculo rostro-medial. Las fibras musculares, cuya dirección es dorso-caudal se insertan en los tapones nasales y en la superficie ventral de una estructura impar, que en el presente trabajo se ha denominado como "sostén del músculo de los tapones nasales" (Fig. 14), la superficie dorsal de esta estructura está unida a la superficie ventral del saco nasofrontal craneal y caudalmente se une a la pared craneal del pasaje nasal.

El sostén del músculo de los tapones nasales está formado por una porción mediana fibrodensa y dos porciones membranosas translúcidas laterales. Las porciones membranosas se unen mediante fibras del músculo cráneo-profundo a las prominencias de los huesos premaxilares.

Inicialmente se pensó que la porción mediana del "sostén del músculo de los tapones nasales", era una estructura cartilaginosa, pero el análisis histológico de un corte transversal, reveló que está constituido de fibras de colágena que forman una masa densa dentro de la cual existen ductos (con fibras musculares) dispuestos en un arreglo regular. Se piensa que las fibras de los músculos de los tapones nasales no sólo se insertan en la superficie ventral de esta estructura, sino que la penetran a través de estos conductos longitudinales, por lo que las fibras musculares cambian su dirección (ahora caudal) al penetrar la masa de fibras de colágena.

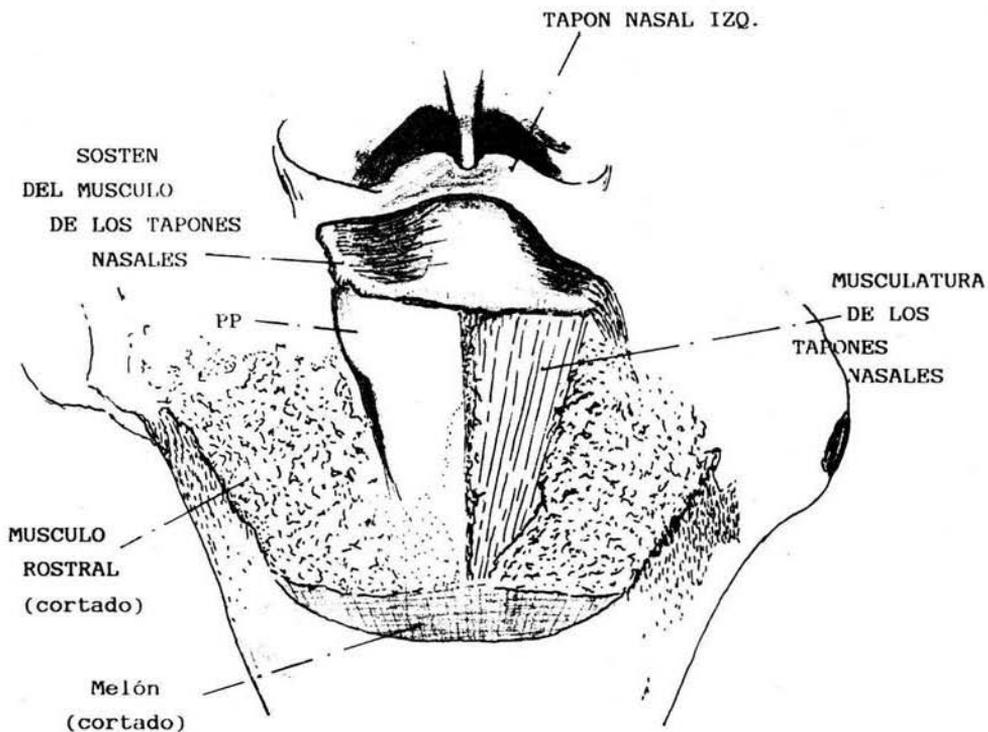


FIGURA 14. Aspecto dorso-rostral de vaquita. Musculatura y estructuras faciales profundas. PP- prominencia del premaxilar derecho. El sostén del músculo de los tapones nasales es ventral a los sacos nasofrontales craneales (no representados).

DISCUSION

Se trabajaron un total de cuatro vaquitas. Debido a que la especie se encuentra en peligro de extinción es difícil coleccionar ejemplares, no solamente completos, sino en condiciones adecuadas para hacer una descripción de la anatomía de las estructuras blandas. La poca disponibilidad de ejemplares hace que este material sea de particular valor.

A pesar de que la mala preservación de una parte del material revisado dificultaba la toma de observaciones, la revisión cuidadosa del material bien preservado permitió analizar correctamente la información obtenida y concluir acertadamente.

De la disección de los ejemplares se desprendieron datos importantes referentes al revestimiento cefálico, que aunque no se contempla en los objetivos, creo pertinente mencionar:

Por una parte la complejidad de la capa adiposa subcutánea, cuya estructura varía por sectores; y por otra, la envoltura fibroadiposa selectivamente resistente y flexible en unas partes y rígida en otras, revelan el proceso adaptativo (único entre los mamíferos) que ha sufrido el revestimiento cefálico de esta marsopa.

Mucho se ha estudiado sobre el papel del cuerpo fusiforme y el pedúnculo caudal en la hidrodinámica, sin embargo, poco se ha dicho del papel de la cabeza como punto de penetración en el medio líquido.

La plasticidad en sectores específicos puede relacionarse con la máxima reducción de turbulencia al flujo laminar (En Phocoena phocoena la densidad más alta de dermoglifos se encuentra en el melón y la porción rostral de la mandíbula. Ver fig. 15).

Simultáneamente la densidad y resistencia de la envoltura fibroadiposa, mantienen la integridad de las vías respiratorias, mientras que la rigidez fibrosa observada en las partes sujetas a mayor fricción (barbilla, labios y encías) alcanza su máxima dureza en la superficie caudal del melón; precisamente entre los sacos vestibulares y nasofrontales craneales y, el blando y deformable melón.

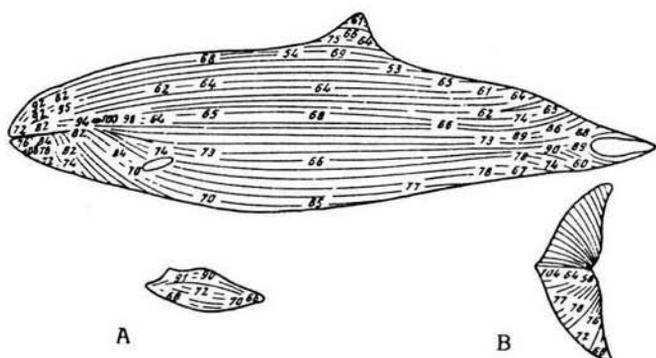


Figura 15. Número de dermoglifos en secciones perpendiculares de 10 mm en Phocoena phocoena, según Sokolov *et al.* (1973). (A) Aleta torácica; (B) Aleta caudal. Nótese que en la cabeza se concentran los valores más altos. Los dermoglifos responden a fuerzas hidrodinámicas, dirigiendo o canalizando el flujo (Geraci *et al.*, 1986).

En cuanto a la miología, la disposición y arreglo de algunos músculos presentan ciertas diferencias con la descrita para otros cetáceos odontocetos, algunas de estas variantes específicas son:

Transverso espinal de la cabeza: es difícil homologarlo con la literatura (ver cuadro 1). Corresponde al gran complejo (*gran complexus*) denominado por Moris (1969) para Phocoena phocoena, quien no indica mayor división del músculo; no obstante Slijper (en Grassé, 1968) lo separa en espinal (*spinalis*) y semiespinal de la cabeza (*semispinalis capitis*).

Pabst, 1990 (Tursiops truncatus), le atribuye la función de "extensión del cráneo"; sin embargo, la contracción del músculo no puede "extender" al cráneo, algo más apropiado sería la de flexión dorsal de la cabeza.

Longísimo de la cabeza y del cuello: el longísimo de la cabeza es similar en forma y uniones a otros cetáceos. Para Phocoena phocoena, Smith *et al.* (1976) indican el origen del longísimo de la cabeza en occipitales, sin mencionar al m. longísimo del cuello, ni su origen en el atlas. El origen de este último en la vaquita y la fusión de ambos músculos, coincide con la descripción hecha por Howell, en 1927, para Neophocoena phocoenoides.

Escaleno dorsal y escaleno ventral: son muy similares a las características de los mismos músculos de P. phocoena, representados por Slijper en 1946 (en Grassé, 1968).

Esplenio: en la literatura no se describe el origen tendinoso presente en la vaquita. En Phocoena phocoena, Moris (1969) lo describe como un músculo masivo, probablemente tomando como parte de él al longísimo de la cabeza y del cuello.

Elevador de la escápula: en relación a la descripción que Smith *et al.* (1976) hacen del músculo para P. phocoena, el de la vaquita tiene mayor área de inserción sobre la escápula; a diferencia de la inserción de P. phocoena que presenta unas cuantas fibras tendinosas sobre la superficie dorsal del deltoides, la vaquita presenta gran cantidad de estas fibras, las cuales, al parecer, son de mayor longitud. Se ha propuesto que la acción del músculo es elevar y rotar cranealmente a la escápula (Smith *et al.*, *op. cit.*; Crovetto, 1990), cuando en realidad eleva cráneo-dorsalmente la escápula, pero no la rota.

Mastoideohumeral: es similar en posición e inserciones al de P. phocoena (Smith *et al.*, 1976), y al de otros cetáceos (Strickler, 1978). Smith *et al.* (*op. cit.*) mencionan que su acción de abducción permite la "extensión" craneal de la aleta; sin embargo, debería decir, que la eleva cranealmente, ya que la aleta no es extendida.

Esternomastoideo: esta presente en forma similar en Neophocoena phocoenoides (Howell, 1927), con la diferencia de que no presenta el origen y la inserción tendinosos que caracterizan al esternomastoideo de la vaquita. Moris (1969) incluye una descripción tan ligera del músculo, que no permite establecer ninguna comparación entre Phocoena phocoena y P. sinus.

El esfínter del cuello de P. phocoena (Zeiger, 1925-1931, en Grassé, 1971) es muy parecido al de P. sinus, excepto porque la división en porciones ventral y lateral se continua caudalmente en P. phocoena.

Al igual que en P. phocoena (Stannius, 1849), en la vaquita también hay una concentración del músculo cutáneo del tronco en la superficie de la escápula.

Los músculos cutáneos en P. sinus y P. phocoena difieren mucho de los de Neophocoena phocoenoides (Howell, 1927).

Los músculos cutáneos, esfínter del cuello y cutáneo del tronco, son superficiales a los paquetes musculares cuya acción y dirección son transversas u oblicuas al eje longitudinal del cuerpo (Pilleri *et al.*, 1976), por lo que su función, además de controlar los movimientos de la piel, es la de suavizar los contornos y eliminar la turbulencia en el desplazamiento de las dos terceras partes craneales del cuerpo (Purves, 1963; Tomilin, 1977).

El músculo esfínter del cuello, porción lateral y porción ventral, así como el músculo cutáneo del tronco han sido nombrados incorrectamente por numerosos autores (Schulte y Smith, 1918; Howell, 1927; Browne, 1971; Pilleri *et al.*, 1976; Crovetto, 1990) como el músculo "panículo carnoso" (*panniculus carnosus*), nombre que no se encuentra dentro de la Nómina Anatómica Veterinaria (1983).

Otros autores sólo consideran como "panículo carnoso" al músculo cutáneo del tronco:

Howell (1927) indica la dificultad de diferenciar en Neophocoena phocoenoides al músculo platisma del panículo carnoso, mientras que Howell (1930) en Monodon monoceros, y Huber (1934) en Tursiops truncatus y Monodon monoceros distinguen al músculo esfínter del cuello, el cual se

continua caudalmente con el "panículo carnoso". Por su parte, Browne (1971) considera como el músculo platisma al que en realidad es el músculo esfínter del cuello de Phocoena phocoena.

En mamíferos los músculos cutáneos de la cabeza y el cuello se componen de tres capas musculares superpuestas (*sphincter colli superficialis*, *platysma myoides* et *sphincter colli profundus*). El músculo platisma, caracterizado por la dirección longitudinal de sus fibras, esta ausente en los cetáceos, por lo cual no es posible saber si el músculo esfínter del cuello es la capa superficial o es la capa profunda (Grassé, 1971). No obstante, Huber (1934) homologa en Tursiops truncatus y Monodon monoceros, la porción dorsal con el *sphincter colli primitivus*, y la porción ventral con el *sphincter colli profundus* (Fig. 16).

En la vaquita se encontraron dos cintas musculares en la porción caudal de la región cervical (ver resultados), sin antecedentes en la literatura, que si se consideran como posibles vestigios del *sphincter colli profundus*, podríamos afirmar que el *sphincter colli* descrito (porción lateral y porción ventral, y que se continua con el cutáneo del tronco) es el *sphincter colli superficialis*. Sin embargo, Huber (1934) homologa al m. esfínter del cuello de Monodon monoceros con la porción profunda del músculo, debido a que considera la presencia de fibras musculares superficiales al m. esfínter del cuello, como vestigios del m. platisma (*m. platysma colli et facie*).

La tercera cinta muscular sin descripción previa (que une al músculo esplenio con el m. semiespinal de la cabeza) podría incluirse también como parte del *sphincter colli profundus*. No obstante, por su disposición y características es semejante al m. trapecio (*trapezius*) vestigial que Pilleri *et al.* (1976) encontraron en Delphinus delphis, siendo el de P. sinus proporcionalmente menor, y representando la tercera parte del músculo de D. delphis. Sin embargo, esta cinta muscular sólo se encontró en un ejemplar de vaquita, por lo que es difícil tomar alguna determinación. Por otra parte, P. phocoena carece de m. trapecio (Browne, 1971; Smith *et al.*, 1976).

Los dos músculos que se originan en el meato auditivo externo de la vaquita, aunque con marcadas diferencias, parecen corresponder respectivamente al músculo auricular superior (*auricularis superior*) y al músculo occipitoauricular profundo (*occipitoauricularis profundus*) que describen Pilleri *et al.* (1976) para Platanista indi.

En Tursiops truncatus se describe un sólo músculo en esta posición (Purves, 1966), que parece ser el equivalente del que aquí hemos homologado como occipitoauricular profundo para la vaquita. Purves (1966) indica que el músculo de T. truncatus es el músculo *retrahens* de Murie (1873), el *occipitoauricularis* de Boeninghaus (1903) y el *auricularis externus* de Beauregard (1894).

Cigomático auricular: Stannius (1849) y Moris (1969) no describen los músculos auriculares de Phocoena phocoena. El músculo timpano-cigomático (*tympano zygomaticus*) de Neophocoena phocoenoides (Howell, 1927) no se inserta en la tuba auditiva como en vaquita. En Phocoena sinus el músculo se caracteriza por que sus fibras se prolongan cranealmente y se unen al nervio facial (sin observarse macroscópicamente ninguna rama del nervio asociada al músculo), una condición parecida se observa en el músculo *auriculolabialis* de T. truncatus (Huber, 1934).

Existe una gran discusión en torno a la funcionalidad del meato auditivo externo (y los músculos relacionados) como vía receptora del sonido. Por una parte, Fraser y Purves creen que este es completamente funcional y que es la vía receptora dominante (Purves, 1966). Por otra parte diversos autores piensan que las ondas sonoras son captadas por la disposición de tejido adiposo en sitios específicos del cráneo, la mandíbula y la garganta, y que los músculos unidos a la tuba auditiva no contribuyen a la conductividad de esta estructura (Reysenbach de Haan, 1966; Dudok van Heel, 1966).

En Phocoena sinus se encontró que la luz del meato auditivo externo es tan reducida que fue difícil asegurar que existía dicho conducto, sin embargo, es obvio que esta condición es el resultado de los cambios post-mortem y del proceso de preservación de los ejemplares, y por ello no puede determinarse hasta que grado llegan estos cambios.

En los resultados de este trabajo se expusieron los sitios de depositación de grasa, los cuales pueden estar implicados en el mecanismo de recepción. Podemos pensar que la vaquita recibe las ondas sonoras no sólo por el meato auditivo externo, sino también por los diversos depósitos de grasa que presenta, incluyendo la grasa intramandibular, con la cual puede estar relacionada el depósito extramandibular encontrado en la mejilla de P. sinus.

Esternohioideo: el área que ocupa el origen del músculo de la vaquita en el esternón, es mayor si se compara con P. phocoena (Moris, 1969) y con Neophocoena phocoenoides (Howell, 1927). En P. phocoena (Stannius, 1849) y P. sinus es un músculo muy denso, con gran masa; Howell (1927) lo describe como "excesivamente" poderoso para N. phocoenoides. Su gran tamaño (no sólo para la vaquita) es un buen indicador de que juega un papel importante en la deglución del alimento en los odontocetos.

Timpanohioideo: este músculo es muy semejante al de P. phocoena (Stannius, 1849; Boenninghaus, 1902; Moris, 1969) y ha sido nombrado de diversas formas (Cuadro 1). Boenninghaus (1902) le atribuye la función de contribuir a la constricción de la faringe, en tanto, Schulte y Smith (1918) lo consideran para Kogia breviceps, como depresor de la mandíbula y equivalente al vientre posterior del m. digástrico. En el presente trabajo se le ha atribuido la función de elevador del hueso basihioideo, con esta acción contribuye a la constricción de la faringe.

Tirohioideo: la inserción sobre el hueso basihioideo ocupa un área menor en P. phocoena (Moris, 1969) que la encontrada en vaquita.

Esternotiroideo, cricotiroideo, ceratohioideo: similares en características a los músculos correspondientes de P. phocoena (Stannius, 1849; Moris, 1969) y de N. phocoenoides (Howell, 1927).

Hiofaríngeo, palatofaríngeo y pterigofaríngeo: son equivalentes a los mismos músculos de Phocoena phocoena (Moris, 1969)

Los músculos asociados a la laringe (esternotiroideo, tirohioideo, cricotiroideo) actúan durante la respiración permitiendo la apertura de la glotis mediante su contracción y el cierre de esta por relajación.

A su vez, los músculos faríngeos (ceratohioideo, hiofaríngeo, palatofaríngeo, pterigofaríngeo), timpanohioideo y esternohioideo actúan sinérgicamente para incrementar el diámetro de la faringe y realizar la deglución del alimento.

La relajación del esfínter perilaríngeo (constituido por los músculos palatofaríngeo y pterigofaríngeo) y la contracción de los músculos laríngeos ya mencionados, producen la retracción y salida de la glotis (pico de pato) de la región ventral del conducto nasal óseo o coanas.

Debido a que la introducción de la laringe en el conducto nasal permite la completa separación entre el canal aéreo y el canal digestivo, se otorgó a esta condición la propiedad de respirar y deglutir simultáneamente (Slijper, 1979).

Sin embargo, Boeninghaus (1902) en su excelente trabajo sobre la garganta de Phocoena phocoena señala que la fonación y deglución a la vez son factibles. Reidenberg y Laitman (1993) determinan que la posición intranarial de la laringe puede mantenerse durante la depresión del aparato hioideo, permitiendo la alimentación (succión y deglución) y producción de sonido simultáneos.

Asumiendo esta última conclusión, podemos observar que en la vaquita, la constricción del esfínter perilaríngeo mantiene a la epiglotis dentro del conducto nasal, en tanto que, el músculo esternohioideo y timpanohioideo retraen caudalmente al aparato hioideo durante la contracción de los músculos que producen la deglución:

Hiomandibular: respecto al músculo de Neophocoena phocoenoides (Howell, 1927) el origen de la vaquita es ligeramente mayor y su inserción es considerablemente menor. Al parecer, su función en *P. sinus*, así como en la mayoría de los cetáceos (Howell, 1930), no es la misma que la de mamíferos terrestres.

Milohioideo: su inserción sobre el hueso basihioideo (*basihyoideum et thyrohyoideum*) es menor que la que presenta N. phocoenoides (Howell, 1927).

Geniohioideo: en N. phocoenoides es más extenso que en la vaquita, insertándose en toda la longitud del hueso basihioideo (*basihyoideum et thyrohyoideum*) (Howell, 1927). Comparándolo con el músculo geniohioideo de P. phocoena (Moris, 1969), el de la vaquita es más ancho.

Estilogloso: la relación de este músculo con el m. geniogloso (ver resultados) no se describe antes para Neophocoena phocoenoides (Howell, *op. cit.*) ni para P. phocoena (Moris, 1969), en esta última especie Stannius (1849) indica que el músculo estilogloso es rudimentario, pero no lo es para la vaquita.

Hiogloso: sus características son únicas en relación al empalmamiento del par de músculos al cruzar la línea mediana ventral. Comparte rasgos con Monodon monoceros (Howell, 1930) en cuanto a la inserción en la lengua y su origen sobre el hueso basihioideo. En N. phocoenoides (Howell, 1927) el origen del músculo es en el hueso estilohioideo con "pocas fibras en el basihioideo", y la inserción es en la porción mediana de la lengua. El músculo hiogloso de P. phocoena (Stannius, 1849) es muy semejante al de N. phocoenoides (Howell, 1927), confirmando la peculiaridad del músculo en la vaquita. Moris (1969) representa esquemáticamente al m. hiogloso, mostrando claramente que en P. phocoena es menos ancho y que no presenta la complejidad que caracteriza al músculo de P. sinus.

A este músculo se debe que la lengua pueda ser abatida ejerciendo una presión negativa a modo de embolo o pistón.

Geniogloso: en sus características y su relación con el músculo hiogloso y el m. estiloso es similar al músculo geniogloso de Monodon monoceros (Howell, 1930).

Este músculo colabora en la función del músculo hiogloso mediante la contracción, en el abatimiento de la lengua.

Masetero: como en la vaquita, el único músculo masetero de P. phocoena es un músculo débil, poco desarrollado (Stannius, 1849; Moris, 1969). Esto refuerza la idea de que la masticación no es utilizada en la alimentación. En N. phocoenoides, el masetero se presenta en dos divisiones (porción superficial y porción profunda), pero Howell (1927) advierte que el desarrollo de esta musculatura es muy pobre y que se encuentra claramente degenerada. Comparativamente el único masetero de la vaquita se asemeja a la porción superficial del músculo de N. phocoenoides.

Temporal: se ha dicho anteriormente que éste es un músculo pequeño, indivisible. Sin embargo, en P. phocoena, Stannius (1849) lo describe como un músculo bastante fuerte, aunque en su trabajo no presenta figuras que permitan una mejor comparación; paralelamente Moris (1969) indica que éste músculo ocupa la fosa temporal en toda su extensión, lo cual no corresponde con lo encontrado en la vaquita. Coincidentemente con P. sinus, el músculo temporal de N. phocoenoides es pequeño (Howell, 1927).

Las características de los músculos masetero y temporal indican que la acción masticatoria está ausente, o bien es muy reducida. Aún si el músculo temporal estuviera relativamente bien desarrollado es necesario aclarar que la acción mandibular y la oclusión de los dientes durante la masticación, no es de simples movimientos ascendentes y descendentes, sino que siempre presenta un componente transversal (además del vertical) que permite realizar ajustes laterales precisos de la mandíbula, y esto es posible gracias a la acción de los músculos maseteros principalmente, ya que, entre los mamíferos, algunos roedores (en los que la masticación y especialización cigomasetérica alcanzan un desarrollo extraordinario) presentan un músculo temporal típicamente reducido (Vaughan, 1988).

Bucinator: las características de éste músculo lo hacen especial, por lo que su análisis es de particular importancia. El bucinador de la vaquita tiene un desarrollo significante (Fig. 6), siendo su masa mayor que la del propio músculo masetero. Stannius lo describe como un músculo robusto para P. phocoena, sin embargo, su área de inserción en la mandíbula es menor que la de P. sinus. Este autor, indica que es un músculo débil y que en su origen se une también al hueso yugal, lo cual no sucede en la vaquita. Por su parte, Moris (1969) no incluye a este músculo en su trabajo. El músculo bucinador de N. phocoenoides es delgado y débil (Howell, 1927).

En la vaquita, el gran desarrollo de éste músculo (mayor que el del m. masetero), nos indica que debe jugar un papel importante en la conducción del alimento, su acción simultánea a la de los músculos linguales (hiogloso y geniogloso) y esternohioideo, permiten la succión del alimento.

Comparándolo con la representación que hace Huber (1934) del m. bucinador de Monodon monoceros, se encontró que es semejante al de la vaquita en cuanto a inserciones y disposición de sus fibras (Fig. 15), pero no en cuanto a su desarrollo o grosor, siendo menor el del narval. En ésta última especie, superficialmente al m. bucinador se encuentra la porción oral del músculo esfínter del cuello (*m. sphincter colli profundus pars oris*), el cual está bien desarrollado y cuyas fibras tienen la misma dirección que el m. bucinador (Huber, 1934). Es importante recordar que el narval se alimenta por acción succionadora (Slijper, 1979) al igual que su pariente más cercano, la beluga, quien además posee un alto grado de flexibilidad en la boca (Brodie, 1989). Contrariamente, Tursiops truncatus presenta una porción oral del esfínter del cuello menos desarrollada y carece de un músculo bucinador (Huber, 1934).

En algunos aspectos los monodontidos se asemejan a los focénidos y actualmente pueden estar relacionados más cercanamente con esta familia que con los delfínidos (Mead, 1975).

La semejanza del músculo bucinador de la vaquita con el de M. monoceros es un rasgo importante por lo que sería interesante poderlo comparar también con el músculo de Delphinapterus leucas.

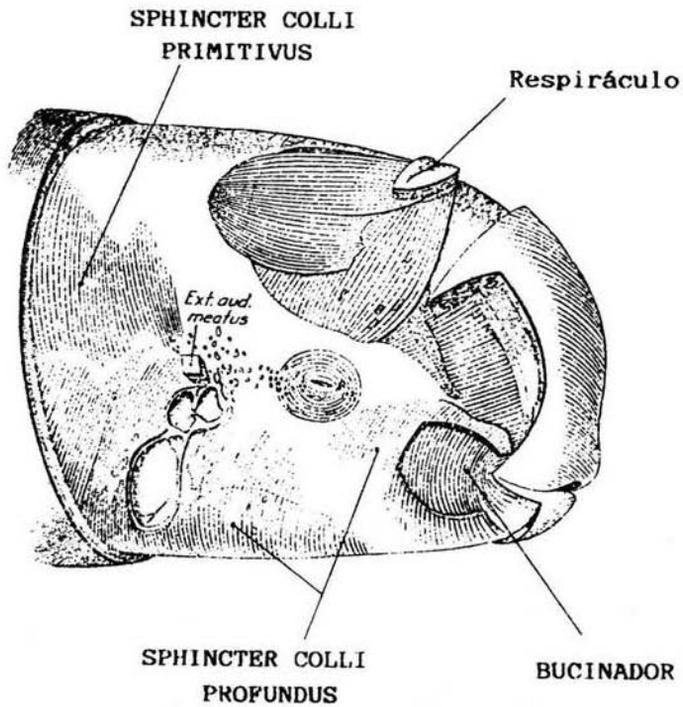


FIGURA 16. Músculo bucinador del narval (Monodon monoceros), según Huber (1934). La porción oral del músculo esfínter del cuello está seccionada para mostrar al m. bucinador.

El que la vaquita presente un sólo músculo (el bucinador), de un desarrollo mayor que el de M. monoceros (mayor también que P. phocoena y N. phocoenoides), permite pensar que éste es el resultado de la fusión de la porción oral del músculo esfínter del cuello y el músculo bucinador para un mejor funcionamiento.

Orbicular de la boca: su restringido desarrollo esta presente en forma similar en P. phocoena y N. phocoenoides (Stannius, 1849; Howell, 1927), por lo que su función primitiva de darle movilidad a los labios para mamar esta ausente.

Las características de los músculos considerados como relacionados con la alimentación nos permiten aseverar que:

1) Las crías están inhabilitadas para mamar: La incapacidad de los odontocetos para mamar es bien conocida, y ha sido informada en numerosas ocasiones (Slijper, 1979; Kowalsky, 1985; Vaughan, 1988). Solamente la beluga (Delphinapterus leucas) presenta una extraordinaria flexibilidad en los labios y boca (Brodie, 1989) que pudiera permitirle mamar.

2) Con su lengua móvil las crías pueden presionar contra el paladar la tetilla de la madre: La punta de la lengua móvil de la vaquita (cuyo borde rostral es festoneado) puede presionar ventral y lateralmente la teta de su madre contra el paladar . Esto ya ha sido planteado no sólo para odontocetos, sino también para misticetos (Slijper, 1979), por lo que no es extraño que la vaquita posea esta facultad.

3) La posibilidad de succionar la leche esta presente: Ya se ha mencionado el tamaño considerable del músculo bucinador de la vaquita (cuya masa es mayor que el propio masetero) y su papel en la succión, así como el arreglo de los músculos extrínsecos de la lengua que le permiten funcionar como pistón. Por otra parte, los músculos de las dos crías disecadas (de 75 y 78 cm de longitud) presentaban, proporcionalmente, el mismo desarrollo que los ejemplares de mayor tamaño, por lo que es posible que las crías tengan la

capacidad de sorber la leche. Si esto fuese así, y si consideramos que la ingestión de alimento sólido se realiza también por succión-deglución, el periodo de lactancia representaría una etapa de "entrenamiento" de estos músculos, de manera que al final de este periodo la cría esta capacitada para tragar su propio alimento y paralelamente alimentarse con menos frecuencia de leche.

Sin embargo, se sabe también que en los cetáceos las madres lactantes arrojan chorros de leche hacia la boca de sus crías, lo cual obviamente hace que la habilidad de sorber sea innecesaria.

La posibilidad de observación de estas estrategias alimentarias en la vaquita esta limitada no sólo por la baja visibilidad del medio turbio en que habita, sino por la rareza con que se le observa, por lo tanto, las funciones propuestas en este punto son meramente suposiciones.

4) La masticación no ocurre: Respecto a que la masticación no ocurra entre los odontocetos y que las presas sean tragadas enteras esta bien documentado. Los dientes no son utilizados para capturar las presas, incluso se sabe que aquellos odontocetos (Orcinus orca) que frecuentemente presentan un marcado desgaste de sus dientes, nunca mastican a su presa, sino que la tragan completa. De hecho, en los que es bien conocido que no utilizan los dientes o prescinden de ellos en la alimentación (Physeter catodon), se ha encontrado que los dientes pueden estar tan gastados que son completamente romos y carecen de esmalte o están gastados hasta la línea de la encía (Caldwell *et al.*, 1966; Slijper, 1979; Stewart y Stewart, 1989).

Adicionalmente, el estómago de los cetáceos odontocetos, incluidas las focenas (Gaskin y Blair, 1974), es muy complejo. Constituido por tres compartimientos, de los cuales el primero (que se encarga de "masticar" el alimento) es relativamente pequeño en las crías que se están amamantando y no requieren triturar su alimento (Slijper, 1979).

Por esta razón, no importando la dureza de los huesos de sus presas, la vaquita no se ocupa de triturarlas en la boca, sólo necesita capturar presas de un tamaño apropiado para su deglución.

5) La presa es sujeta por los labios rígidos y los dientes y posteriormente succionada y tragada: Se sugiere que la musculatura oral y lingual de la vaquita le permite tragar su alimento completo por acción succionadora. Esta forma de alimentación esta presente no sólo en cetáceos cuya dieta principal son los calamares (Zífidos y Physeter), sino también en aquellos (Monodontidos, Pseudorcas y globicefalas) que tiene una dieta mezclada de peces, calamares y cangrejos, como la presente en la vaquita (Ray, 1966; Slijper, 1979).

Musculatura y estructuras faciales

La anatomía facial de las marsopas (Phocoenidae) es altamente especializada y mucho más compleja que la de los delfínidos (Curry 1991; Curry, 1992), indicando que la producción de sonido ocurre primariamente en la región nasal y no en la región laríngea (Norris y Harvey, 1974; Amundin y Andersen, 1983; Norris, 1986; Heyning, 1989).

Los músculos faciales de la vaquita (Fig. 13) están constituidos por diversas capas más o menos entrelazadas, a veces difícilmente separables. Huber (1934) propuso que los músculos faciales en delfines son homólogos con la porción nasal y porción facial del músculo maxilonasolabial (*m. maxillonasolabialis pars nasalis et pars labialis*).

A diferencia de Phocoena phocoena y Phocoenoides dalli (Curry, 1992), el tendón facial superficial de la vaquita no se une al vértice del cráneo, y parece tener una menor superficie. Este tendón sólo había sido descrito en estas dos especies.

Phocoena sinus únicamente presenta tres de las cuatro capas de músculos faciales de focénidos. La primera capa o porción intermedia (*pars intermedius*) esta ausente, al igual que en Neophocoena phocoenoides (Gao y Zhou, 1988).

Esta capa esta presente en forma constante en P. phocoena y Phocoenoides dalli, con características muy similares entre estas dos especies (Curry, 1992).

Los focénidos carecen de la capa muscular más superficial de la mayoría de los delfínidos, la porción caudo-superficial (*pars caudosuperficialis*). Muchas especies de delfínidos tampoco presentan esta capa y es variable en Orcininae. La presencia y el grado de desarrollo de la porción intermedia, también es variable entre los delfínidos (Mead, 1975).

No obstante, Curry (1992) atribuye la ausencia de la porción intermedia en *Neophocoena phocoenoides* (Gao y Zhou, 1988) a un error en la interpretación de las capas, señalando que probablemente la porción caudosuperficial encontrada por Gao y Zhou es homóloga con la porción intermedia.

El resto de las capas de músculos faciales de la vaquita no presentan diferencias importantes a los de *P. phocoena* y *Phocoenoides dalli*.

Los sacos nasales de la vaquita (Figura 11) varían ligeramente en su forma al compararlos con los de *Phocoena phocoena* (Curry, 1991), y son proporcionalmente menores a los de esta especie.

En el presente trabajo se han modificado los nombres de algunos sacos nasales y músculos faciales de acuerdo al uso correcto de la terminología anatómica reciente (Romer y Parsons, 1977; Nomina Anatomica Veterinaria, 1983; Hildebrand, 1988) (Cuadro 2).

<u>Phocoena sinus</u> (Este trabajo)	<u>Phocoena phocoena</u> y <u>Phocoenoides dalli</u> (Curry, 1991 y 1992)
Sacos nasales:	
saco nasofrontal craneal	saco nasofrontal anterior
saco nasofrontal caudal	saco nasofrontal posterior
saco nasal caudal	saco nasal posterior
Músculos faciales:	
pars craneosuperficialis	pars anteroexternus
pars caudoprofundus	pars posterointernus
pars craneoprofundus	pars anterointernus

CUADRO 2. Nombres de los músculos faciales y sacos nasales que fueron modificados en este trabajo.

La estructura impar denominada en el presente trabajo como "sostén del músculo de los tapones nasales" (Fig. 14) no se ha descrito para otros focénidos (y al parecer tampoco para delfínidos). Esta estructura densa de fibras de colágena constituye una base firme para la superficie ventral de los sacos nasofrontales craneales; aumenta la superficie de inserción del músculo de los tapones nasales y, consecuentemente, la contracción de este músculo (que se inserta caudalmente en la pared craneal de los tapones nasales y en la superficie ventral del sostén del músculo de los tapones nasales) además de retraer a los tapones nasales (apertura del conducto nasal óseo), permite su elevación. Si consideramos que una de las funciones de los tapones nasales es participar en la producción de sonido (Evans y Maderson, 1973), la elevación de estos tapones podría desempeñar algún papel en esta función.

La actuación del melón en la transmisión de sonido es compleja (Curry, 1991), y este puede tomar distintas formas relacionadas con la modulación de sonido.

La musculatura rostral insertada en el melón tiene un alto potencial en la producción de fuerza (Gao y Zhou, 1988). El melón de *Phocoena sinus* tiene insertadas gran cantidad de fibras musculares rostrales que posiblemente pueden producir ligeros cambios en la forma del melón.

CONCLUSIONES

Las modificaciones estructurales que sufrió el cráneo de los odontocetos, como organismos acuáticos secundarios, trajo consigo transformaciones aún más extraordinarias de la anatomía blanda asociada a funciones sensoriales y funciones vitales como la visión, la emisión y recepción del sonido, la respiración y la alimentación. Estas mismas adaptaciones han hecho que la región craneal de *Phocoena sinus* presente modificaciones con respecto a una u otra especie de la familia Phocoenidae.

Las modificaciones que presenta *P. sinus*, van desde diferencias en las porciones de los músculos (origen y/o inserción) y la amplitud de las áreas de inserción, diferencias en la posición y relaciones con otros músculos, hasta la ausencia de determinada porción muscular, la fusión de los músculos y la presencia de estructuras al parecer novedosas para Phocoenidae.

Algunas variantes específicas son de mayor significancia:

-El músculo hiogloso presenta empalmamiento de sus homónimos en su origen sobre el aparato hioideo, de manera que, indistintamente el músculo derecho o el izquierdo es superficial (ventral) a su complementario.

-El músculo bucinador presenta un desarrollo inusual y puede ser la consecuencia de la fusión de la porción oral del músculo esfínter del cuello y un endeble músculo bucinador como el presente en otras marsopas.

-*P. sinus* presenta tres de las cuatro capas de músculos faciales presentes en los focénidos. La primera capa (*pars intermedius*) esta ausente.

-El tendón facial superficial no se une al vértice del cráneo.

-La estructura de tejido conectivo que aquí se denominó como "sostén del músculo de los tapones nasales" no se ha descrito para otros focénidos.

Este trabajo permitió realizar observaciones importantes, sin embargo, la región facial de la vaquita, por su complejidad debe ser estudiada más ampliamente en estudios posteriores para poder conocer la importancia funcional de las estructuras faciales en la producción de sonido.

LITERATURA CITADA

- AMUNDIN, M. AND S.H. ANDERSEN. 1983. Bony nares air pressure and nasal plug muscle activity during click production in the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, and the bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus*. *J. Exp. Biol.*, 105:275-282.
- BARNES, L.G. 1985. Evolution, taxonomy and antitropical distributions of the porpoises (Phocoenidae, Mammalia). *Marine Mammal Science*, 1(2):149-165.
- BEAUREGARD, H. 1894. Recherches sur le appareil auditif chez les mammifères. *J. Anat. (Paris)*, 30:367-413.
- BOENNINGHAUS, G. 1902. Der Rachen von *Phocoena communis* Less. Eine biologische studie. *Zoologische Jahrbuecher*, 17:1-92.
- BOENNINGHAUS, G. 1903. Das Ohr des Zahnwales, zugleich ein Beitrag zur Theorie der Schallleitung. *Zool. Jahrb.*, 19:180-360.
- BRODIE, P.F. 1989. The white whale *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776). *In: Handbook of marine mammals. Volume 4 River dolphins and the larger toothed whales. Edited by S.H. Ridgway and S.R. Harrison. Academic Press, U.S.A. p. 119-144.*
- BROWNE, K.W. 1971. Osteology and myology of the common harbour porpoise *Phocoena phocoena* L. M.S. thesis, Univ. Guelph Ontario, Canada. pp. 73.
- BROWNELL, R.L., JR. 1983. *Phocoena sinus*. *Mammalian species*, 198:1-3.
- BROWNELL, R.L., JR. 1986. Distribution of the vaquita, *Phocoena sinus*, in mexican waters. *Marine Mammal Science*, 2(4):299-305.
- BROWNELL, R.L., JR., L.T. FINDLEY, O. VIDAL, A. ROBLES AND S. MANZANILLA N. 1987. External morphology and pigmentation of the vaquita, *Phocoena sinus* (Cetacea: Mammalia). *Marine Mammal Science*, 3(1):22-30.
- CALDWELL, D.K., M.C. CALDWELL AND D.W. RICE. 1966. Behavior of the sperm whale, *Physeter catodon* L. *In: Whales, dolphins and porpoises. Edited by K.S. Norris, University of California Press, Berkeley and Los Angeles. p. 677-717.*
- CROVETTO, A. 1990. Esqueleto y musculatura locomotriz en el delfín chileno *Cephalorhynchus eutropia*, Gray 1846 (Delphinidae, Cetacea). *Gayana Zool.*, 54(3-4): 79-85.

- CURRY, B.E. 1991. Facial anatomy of the harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) and Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli*). M. Sc. thesis, Moss Landing Marine Laboratories, Moss Landing, Calif. pp. 76.
- CURRY, B.E. 1992. Facial anatomy and potential function of facial structures for sound production in the harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) and Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli*). *Can. J. Zool.*, 70:2103-2114.
- DUDOK VAN HEEL. 1966. Comments on anatomy and physiology of the outer and middle ear in Cetaceans. *In: Whales, dolphins and porpoises. Edited by K.S. Norris, University of California Press, Berkeley and Los Angeles.* p. 376-380.
- EVANS, E.W. AND P.F. MADERSON. 1973. Mechanisms of Sound Production in delphinid Cetaceans: A review and some anatomical considerations. *American Zoologist*, 13:1205-1213.
- GALLARDO, A. 1913. Notas sobre la anatomía del aparato espiracular, laríngeo y hioideos de dos delfines: *Phocoena dioptrica* Lahille y *Lagenorhynchus fitzroyi* (Waterhouse) Flower. *An. Mus. Argent. Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia, Buenos Aires*, 24:235-245.
- GAO, G. AND K. ZHOU. 1988. Studies on the anatomy and architecture of the nasal tract muscles of the finless porpoise, *Neophocoena phocoenoides*. *Acta Theriologica Sinica*, 8:261-270.
- GAO, G. AND K. ZHOU. 1989. Anatomy of the nasal passage and associated structures of *Neophocoena phocoenoides*. *Acta Theriol. Sin.*, 9:275-280.
- GASKIN, D.E., P.W. ARNOLD AND B.A. BLAIR. 1974. *Phocoena phocoena*. *Mammalian Species*, 42:1-8.
- GERACI, J.R., D.J. ST. AUBIN AND B.D. HICKS. 1986. The epidermis of odontocetes: a view from within. *In: Research on dolphins. Edited by M.M. Bryden and R. Harrison. Clarendon Press, Oxford.* p. 3-21.
- GERRODETTE, T., J. BARLOW, B.L. TAYLOR, AND G.K. SILBER. 1993. How many vaquita remain? Can we monitor changes in population size?. Tenth Biennial Conference on the biology of Marine Mammals (abstract), Galveston, Texas, U.S.A., November 11-15. p. 13.
- GRASSÉ, P. 1968. *Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Tome XVI, fascicule II. Masson et Cie Editeurs.* p. 237-548.
- GRASSÉ, P. 1971. *Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Tome XVI, fascicule III. Masson et Cie Editeurs.* p. 477-657.

- GRUHL, K. 1911. Beiträge zur anatomie und physiologie der cetaceennase. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 47(3):367-414.
- HEYNING, J.E. 1989. Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and systematic revision among the families of extant Odontoceti. Contr. Sci., Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co., 405:1-64.
- HILDEBRAND, M. 1988. Analysis of Vertebrate Structure. Chapter 27 Swimming and Diving, pag. 551. 3rd. edition. John Wiley & Sons, Inc. U.S.A. p. 551-563.
- HOHN, A.A., A.J. RED, S. FERNANDEZ, O. VIDAL Y L. FINDLEY. 1993a. Determinación de edad, crecimiento y reproducción de la vaquita, *Phocoena sinus*. XVIII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos (resumen), La Paz, B.C.S., 4-7 Mayo. p. 13.
- HOHN, A.A. 1993b. Life history of the vaquita, *Phocoena sinus*. Tenth Biennial Conference on the biology of Marine Mammals (abstract), Galveston, Texas, U.S.A., November 11-15.
- HOWELL, A.B. 1927. Contribution of the anatomy of the chinese finless porpoise, *Neomeris phocaenoides*. Proceedings U.S. National Museum, 70(13): 1-43.
- HOWELL, A.B. 1930. Myology of the Narwhal (*Monodon monoceros*). American Journal of Anatomy, 46(2):187-215.
- HUBER, E. 1934. Anatomical notes on Pinnipedia and Cetacea. In: Marine Mammals, Contributions to Paleontology. Edited by E.L. Packard, R. Kellogg and E. Huber. Washington, D.C.: Carnegie Institution of Washington, 447:105-136.
- KELLOGG, W.N., R. KOHLER AND H.N. MORRIS. 1953. Porpoise sounds as sonar signals. Science, 117(3036):239-243.
- KOWALSKY, K. 1985. Mamíferos manual de teriología. H. Blume Ediciones. Madrid. pp. 532.
- KÜKENTHAL, W. 1893. Vergleichend-anatomische und Entiwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. Denkschr. Med. Naturw. Ges. zu Jena., 3(2):1-448.
- LAWRENCE, B. AND W.E. SCHEVILL. 1956. The functional anatomy of the delphinid nose. Bull. Mus. Comp. Zool., 114(4):103-151.

- MAGATAGAN, M.D., E.H. BOYER Y B. VILLA-RAMIREZ. 1984. Revisión del estado que guarda *Phocoena sinus* Norris and McFarland, y descripción de tres nuevos ejemplares. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, 55, Ser. Zool., (1):271-294.
- MEAD, J.G. 1975. Anatomy of the external nasal passages and facial complex in the Delphinidae (Mammalia:Cetacea). Smithsonian. Contrib. Zool., 207:1-72.
- MILLER, G.S., JR. 1923. The telescoping of the cetacean skull. Smithsonian Misc. Coll., 76:1-71.
- MORIS, F. 1969. Étude anatomique de la région céphalique du marsouin, *Phocoena phocoena* L. (Cétacé Odotocète). Mammalia, 33:666-726.
- MURIE, J. 1873. On the organization of the Caaing whale, *Globiocephalus melas*. Trans. Zool. Soc. London, 8:235-301.
- NOMINA ANATOMICA VETERINARIA. 1983. Twelfth General Assembly of the World Association of Veterinary Anatomists. International Anatomical Nomenclature Committee. Third edition. Mexico city, 1980.
- NORRIS, K.S. AND W.N. MCFARLAND. 1958. A new harbor porpoise of the genus *Phocoena* from the Gulf of California. Journal of Mammalogy., 39(1):22-39.
- NORRIS, K.S., J.H. PRESCOTT, P. ASA-DORIAN AND P. PERKINS. 1961. An experimental demonstration of echolocation behavior in the porpoise, *Tursiops truncatus* (Montagu). Biological Bulletin, 120(2):163-176.
- NORRIS, K.S. AND G.W. HARVEY. 1974. Sound transmission in the porpoise head. J. Acoust. Soc. Am., 56:659-664.
- NORRIS, K.S. 1986. Sound production in dolphins. Marine Mammal Science, 2(3):233-235.
- PABST, D.A. 1990. Axial muscles and connective tissues of the bottlenose dolphin. In: The bottlenose dolphin. Edited by S. Leatherwood and R.R. Reeves. Academic Press, San Diego. p. 51-67.
- PERRIN, W.F. 1976. A summary of the status of the Gulf of California harbor porpoise, *Phocoena sinus*. For U.S. Mexican marine mammal meeting at La Paz, 19-21 January 1976.

- PILLERI, G., M. GIHR, C. KRAUS, P.E. PURVES AND K. ZBINDEN. 1976. Comparative study of the skin and general myology of *Platanista indi* and *Delphinus delphis* in relation to hydrodynamics and behavior. *In: Investigations on Cetacea. Edited by G. Pilleri, Brain Research Institute, Berne, 6:90-127.*
- PURVES, P.E. 1963. Locomotion in whales. *Nature*, 197 (4865):334-337.
- PURVES, P.E. 1966. Anatomy and Physiology of the outer and middle ear in cetaceans. *In: Whales, dolphins and porpoises. Edited by K.S. Norris, University of California Press, p. 321-376.*
- RAWITZ, B. 1900. Die anatomie des kehlkopfes und der nase von *Phocoena communis* Cuv. *Internationale Monatschr. Anat. Physiol.*, 17:245-354.
- RAY, C. 1966. Comments on suction capabilities of beluga during recorded discussion. *In: Whales, dolphins and porpoises. Edited by K.S. Norris. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. p. 649-676.*
- READ, A.J. 1993. Conservation strategies for the vaquita: Lessons from and for other porpoises. Tenth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals (abstract), Galveston, TX, U.S.A., November 11-15. p. 13.
- REIDENBERG, J.S. AND J.T. LAITMAN. 1993. Deep throat: the odontocete hyoid apparatus and its role in suction, swallowing and sound production. Tenth Biennial Conference on the biology of Marine Mammals (abstract), Galveston, Texas, U.S.A., November 11-15, p. 90.
- REYSENBACH DE HAN, F.W. 1966. Listening underwater: thoughts on sound and cetacean hearing. *In: Whales, dolphins and porpoises. Edited by K.S. Norris. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. p. 583-595.*
- ROMER, A.J. AND T.S. PARSONS. 1977. The vertebrate body. 5th edition. Saunders College. Philadelphia. p. 190-212.
- ROSEL, P.E. 1992. Genetic population structure and systematic relationships of some small cetaceans inferred from mitochondrial DNA sequence variation. Chapter three. Ph. D. dissertation. University of California, San Diego. pp. 83.
- SCHENKKAN, E.J. 1973. On the comparative anatomy and function of the nasal tract in odontocetes (Mammalia, Cetacea). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 43(2):127-159.

- SCHULTE, H. VON W. AND M. DE F. SMITH. 1918. The external characters, skeletal muscles and peripheral nerves of *Kogia breviceps* (Blainville). Bulletin American Museum of Natural History, 38(2):7-72.
- SILBER, G.K., M.N. NEWCOMER AND G.J. BARROS. 1988. Observations on the behavior and ventilation cycles of the vaquita, *Phocoena sinus*. Marine Mammal Science, 4(1):62-67.
- SILBER, G.K. 1990. Occurrence and distribution of the vaquita (*Phocoena sinus*) in the northern Gulf of California. Fishery Bulletin, 88(2):339-346.
- SILBER, G.K. 1991. Acoustic signals of the vaquita (*Phocoena sinus*). Aquatic Mammals, 17.3:130-133.
- SILBER, G.K. AND K.S. NORRIS. 1991. Geographic and seasonal distribution of the vaquita, *Phocoena sinus*. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Zool., 62(2):263-268.
- SLIJPER, E.J. 1979. Whales. 2nd. edition. Cornell University Press. Ithaca, New York. pp. 511.
- SMITH, G.J.D., K.W. BROWNE AND D.E. GASKIN. 1976. Functional myology of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.). Can. J. Zool., 54:716-729.
- SOKOLOV, V.E., M.M. KALASHNIKOVA AND V.A. RODIONOV. 1973. Micro and ultrastructure of the skin in the harbor porpoise (*Phocoena phocoena relicta* Abel). In: Morphology and ecology of marine mammals seals dolphins, porpoises. Edited by K.K. Chapkii and V.E. Sokolov. John Wiley & Sons, New York. p. 82-101.
- STANNIUS, H. 1849. Beschreibung der Muskeln des Tummlers (*Delphinus phocoena*). Archiv fur Anatomie Physiologie und Wissenschaftliche:1-42.
- STEWART, B.E. AND R.E.A. STEWART. 1989. *Delphinapterus leucas*. Mammalian Species, 336:1-8.
- STRICKLER, T.L. 1978. Myology of the shoulder of *Pontoporia blainvillei*, including a review of the literature on shoulder morphology in the Cetecea. Am. J. Anat., 152 (3):419-432.
- STRICKLER, T.L. 1980. The axial musculature of *Pontoporia blainvillei*, with comments on the organization of this system and its effect on fluke-stroke dynamics in the Cetacea. Am. J. Anat., 157:49-59.

- TOMILIN, A.G., 1977. Le monde des Baleines et des Dauphins. Ed. Mir., Moscou. pp. 288.
- VAUGHAN, T.A. 1988. Mamíferos. 3a. edición. Interamericana. México. pp. 587.
- VILLA RAMIREZ, B. 1976. Report of the status of *Phocoena sinus*, Norris and McFarland 1958, in the Gulf of California. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Zool., 47(2):203-208.
- VILLA RAMIREZ, B. 1978. Especies mexicanas de vertebrados silvestres raras o en peligro de extinción. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Serie Zool., 49(1):300-320.
- VILLA RAMIREZ, B. *In press*. Recovery plan for the vaquita *Phocoena sinus*. pp. 34.
- VON BAER, K.E. 1826. Die nase der Cetacean erlautert durch untersuchung der nase des braunfisches (*Delphinus phocaena*). Isis. von Oken, 19:811-847
- WATKINS, W.A., W.E. SCHEVILL AND P.B. BEST. 1977. Underwater sounds of *Cephalorhynchus heavisidii* (Mammalia: Cetacea). J. Mammal., 58:316-320.