

00377  
24



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

DESARROLLO Y ASIMETRÍA EN EL CRÁNEO  
DEL DELFÍN MOTEADO PANTROPICAL  
(*STENELLA ATTENUATA GRAY, 1846*)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLÓGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A  
GLORIA EUNICE PANECATL URQUIZA



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

MÉXICO, D.F.

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ



COORDINACIÓN

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

ENERO DE 2003.

4



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.

**TESIS  
CON  
FALLA DE  
ORIGEN**



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de septiembre de 2002, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) Panecatí Urquiza Gloria Eunice, con número de cuenta 92517147, y número de expediente 0, con la tesis titulada: "Desarrollo y asimetría en el cráneo del delfín moteado pantropical (*Stenella attenuata* Gray, 1846).", bajo la dirección de la Dr. Luis Medrano González.

Presidente: Dr. Germinal Cocho Gil  
Vocal: Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza  
Secretario: Dr. Luis Medrano González  
Suplente: Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara  
Suplente: M. en C. Kathleen Ann Babb Stanley

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 16 de octubre de 2002

Dra. Tila María Pérez Ortiz  
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## RECONOCIMIENTOS

Los estudios de posgrado y el presente trabajo contaron con el apoyo del CONACyT a través de su programa de becas que comprendió el periodo 2000-II - 2002-II. La tesis se realizó en el Laboratorio de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias, UNAM, dentro del programa de investigación "Morfofisiología ecológica y evolutiva de los mamíferos marinos". Expreso además un profundo reconocimiento al Dr. Luis Medrano González, al Dr. Germinal Cocho Gil y al Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara, quienes integraron mi Comité Tutorial, y a la M. en C. Kathleen Ann Babb Stanley y al Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza por ser sinodales de esta tesis.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## CONTENIDO

RESUMEN . . . . .	1
ABSTRACT . . . . .	2
INTRODUCCIÓN . . . . .	3
ANTECEDENTES . . . . .	7
El cráneo de los cetáceos . . . . .	7
El delfín manchado pantropical . . . . .	14
PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN . . . . .	18
Objetivos . . . . .	18
MÉTODOS . . . . .	19
Material óseo . . . . .	19
Denominación y medición de los elementos óseos . . . . .	19
Determinación de categorías de edad . . . . .	27
Análisis de datos . . . . .	28
RESULTADOS . . . . .	31
Asimetría y error de medición . . . . .	31
Distribución de la asimetría craneal . . . . .	37
Asimetría por aparatos funcionales . . . . .	43
Niveles de asimetría craneal . . . . .	49
Asimetría y categorías de edad . . . . .	54
DISCUSIÓN . . . . .	59
CONCLUSIONES . . . . .	64
REFERENCIAS . . . . .	65
AGRADECIMIENTOS . . . . .	69
APÉNDICES . . . . .	71
1. Medidas craneales empleadas en este trabajo . . . . .	71
2. Fotografías de los cráneos examinados . . . . .	74
3. Perfiles individuales de asimetría . . . . .	78

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

4

## RESUMEN

El estudio de la asimetría craneal permite conocer el efecto de las perturbaciones sobre el desarrollo de los individuos a escala ontogenética y evolutiva dependiendo del tipo de asimetría de los caracteres examinados. La asimetría fluctuante indica las perturbaciones ambientales naturales o antropogénicas a corto y mediano plazo y la asimetría direccional y la antisimetría permiten detectar perturbaciones en plazo evolutivo. La presencia de asimetría fluctuante y direccional en el cráneo de los odontocetos ofrece una buena oportunidad para conocer el efecto de las perturbaciones en la ontogenia y la evolución de este grupo de mamíferos marinos.

En este trabajo se analizó la asimetría en el delfín moteado pantropical *Stenella attenuata* (Gray, 1846). La asimetría se cuantificó obteniendo la diferencia en la magnitud y posición de los elementos óseos del lado derecho e izquierdo de 32 cráneos. Las medidas de magnitud se obtuvieron con un antropómetro y una regla graduada en milímetros y las de posición a partir de fotografías. La variación de las asimetrías obtenidas se analizó entre medidas, aparatos funcionales, individuos, sexos y categorías de edad.

Los huesos con mayor asimetría en el cráneo de *S. attenuata* son el premaxilar, maxilar, nasal, frontal, occipital, lacrimal y palatino. Aunque cada ejemplar mostró un perfil único, el cráneo de *S. attenuata* presenta asimetría direccional en la parte dorsal y asimetría fluctuante en la región ventral. Se detectaron diferencias en el aparato masticador y el aparato de la visión de machos y hembras. En todos los aparatos se observó una relación directa entre la asimetría fluctuante y la direccional. La asimetría fluctuante de los individuos no se relacionó con el sexo o las categorías de edad pero se observó una disminución de la asimetría fluctuante con la longitud condilobasal. En esta última se obtuvo una separación de las formas costeras y oceánicas.

La disminución de la asimetría fluctuante con el crecimiento sugiere que en los delfines hay un mecanismo de compensación durante la ontogenia que mantiene la simetría y/o la asimetría direccional global del cráneo. La asociación de la asimetría fluctuante y la asimetría direccional a nivel de aparatos sugiere que la asimetría direccional puede derivar de los mismos procesos de compensación modificados en el sentido de la estimulación de crecimiento. Estos procesos deben tener un componente heredable y no ser solamente el producto de perturbaciones aleatorias. Ambos niveles fenomenológicos (genética y ecología) están acoplados por la estabilidad del desarrollo.

## ABSTRACT

The skull asymmetry allows to know the effects of perturbations on the developmental stability of the individuals in ontogenetic and evolutionary scaling depending from the kind of asymmetry in the analyzed characters. Fluctuating asymmetry is indicative of natural or antropogenic environmental disturbances during ontogeny. Directional asymmetry and antisymmetry allows to detect disturbances in evolutionary time. The presence of fluctuating and directional asymmetry in the odontocetes brings up a good opportunity to gain knowledge on the effects of disturbances in the ontogeny and the evolution of this group of marine mammals.

In the present study we analyzed the asymmetry in the pantropical spotted dolphin *Stenella attenuata* (Gray, 1846). The asymmetry was measured calculating the differences in magnitude and position of the right and left bones of the skull. Magnitude measurements were obtained with a caliper and a rule graduated in millimeters and positions were determined from photographs. The variation of asymmetries was analyzed between measurements, functional apparatuses, individuals, sexes and age categories.

Skull bones with mayor asymmetry in the *S. attenuata* skull are the premaxilar, maxilar, nasal, frontal, occipital, lacrimal and palatine. Individuals presented a single profile of asymmetry but we detected directional asymmetry in the dorsal view and fluctuating asymmetry in the ventral view. We observed differences in the feeding and vision apparatuses of males and females. All apparatuses presented a positive relationship between fluctuating and directional asymmetry. The fluctuating asymmetry per individual was not related with sex or age categories but we observed a decrease of the fluctuating asymmetry parallel to condylobasal length in which a separation of the offshore and inshore forms is evident.

The decrease of the fluctuating asymmetry with the growth suggests that in dolphins there is a mechanism of compensation through the ontogeny that maintains the global skull symmetry or/and the directional asymmetry. The relationship between fluctuating asymmetry and directional asymmetry at apparatuses level suggests that directional asymmetry can be derived from the same compensation procedures modified in the sense of the growth stimulation. These compensation mechanisms must have a inheritable component and not be only the product of hazardous disturbances. Both fenomenological levels (genetics and ecology) may be coupled by developmental stability.

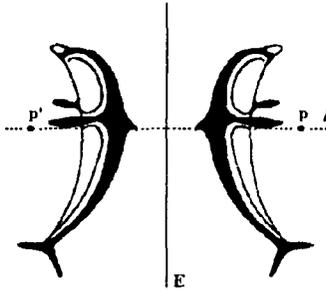
## INTRODUCCIÓN

Al observar las diferentes estructuras de los seres vivos, es posible detectar patrones de organización básica o formas que les permiten el desempeño de sus funciones en diversos ambientes. El arreglo de las estructuras en los organismos está regulado por procesos morfogénicos y un factor importante en esta regulación es la simetría. Para la descripción de la simetría se emplean dos conceptos importantes: reflexión y translación o rotación. Estas operaciones se analizan expresando matemáticamente una serie de transformaciones que dejan o mantienen una estructura particular sin cambios (Weyl, 1982).

La simetría por reflexión ocurre cuando se traza una línea  $l$  perpendicular a un plano  $E$  y se coloca sobre ésta un punto  $p$ , o cualquier otro objeto, obteniéndose un solo punto  $p'$  a la misma distancia de  $p$  con respecto a  $E$  en el lado opuesto (Figura 1). Si adicionalmente se toma ese punto  $p$  y se rota con respecto al eje  $E$  se obtiene una simetría de tipo rotacional conocida en biología como radial. La simetría bilateral, referida a la división de la mitad derecha e izquierda, es uno de los casos de simetría geométrica donde se realizan operaciones de reflexión y rotación (Iachello, 1986; Weyl, 1982).

Las formas en los seres vivos pueden alterarse por varios motivos y originar asimetría. En los animales bilaterales la asimetría se define como la diferencia presentada en alguna característica entre el lado derecho y el izquierdo y puede medirse en un carácter dado  $i$  como la diferencia señalada en la medida del lado derecho ( $R$ ) y del lado izquierdo ( $L$ ), como el valor absoluto de la diferencia entre el lado derecho e izquierdo ( $|R_i - L_i|$ ) o como la proporción de las medidas de cada lado ( $R_i/L_i$ ) en un individuo (Owen y McBee, 1990; Van Valen, 1962). De acuerdo a cómo se distribuyan las diferencias entre los planos de simetría en una población o muestra Van Valen (1962) conceptualiza tres tipos de asimetría:

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



**Figura 1.** Reflexión de un punto ( $p$ ) sobre la línea  $l$  en relación al plano  $E$  dando como resultado el punto  $p'$ . Modificado de Weyl (1982) e Iachello (1986).

2) **Asimetría fluctuante:** Resulta de la exposición de los organismos a factores estresantes durante su desarrollo. Las distribuciones en estos casos son de tipo normal o binomial con desarrollos promedio iguales en cada lado (Van Valen, 1962; Palmer, 1996). La mayor parte de los caracteres óseos de los vertebrados son ejemplo de asimetría fluctuante.

3) **Antisimetría o asimetría aleatoria:** Se refiere a la situación, aparentemente menos común, donde la asimetría está siempre presente pero en orientación variable. Las distribuciones estadísticas correspondientes son las bimodales, leptocúrticas y platicúrticas. Ejemplos de esta asimetría son la ocurrencia de diestros, zurdos y pocos ambidiestros entre los humanos y la tenaza significativamente más grande y fuerte de los cangrejos violinistas machos desarrollada con igual frecuencia en ambos lados (Van Valen, 1962; Palmer y Strobeck, 1986).

La **asimetría extrema** en el cráneo de los mamíferos, excepto en algunas especies de cetáceos donde parece ser un estado normal relacionado con la adaptación de estos animales a la vida acuática, se considera una condición ocasional originada por diversos factores (Howell, 1930; Parsons, 1990). Howell (1925), después de analizar cuatro cráneos de mamíferos terrestres con asimetría extrema, concluyó que la falta de simetría puede deberse a enfermedades y atroñas de los huesos y músculos de la cabeza durante etapas tempranas de edad, a lesiones permanentes como fracturas y enfermedades cóndilo-mandibulares y a la separación accidental de nervios en animales adultos.

Parsons (1990), con base en varias investigaciones donde se somete a diferentes especies a condiciones experimentales drásticas (exposición a sustancias químicas y ruido, temperaturas extremas y alimentación deficiente), reporta una asociación del estrés con la alta asimetría

fluctuante. La sensibilidad de la ontogenia a los factores estresantes depende de la variabilidad genética de los individuos por los efectos de ésta sobre la eficiencia metabólica y la tolerancia fisiológica. Los cambios en la eficiencia y tolerancia de los individuos durante el estrés influyen en el crecimiento, estructura, reproducción y conducta de los individuos (Wayne *et al.*, 1986; Mitton y Grant, 1984; Vázquez Domínguez, 1997; Garten, 1976).

Ejemplo del efecto de la variabilidad genética en la estructura de los organismos es el caso del guepardo, *Acinonyx jubatus*. Wayne *et al.* (1986), al comparar la variación genética del guepardo y algunos caracteres craneales con otras cuatro especies de felinos, encontraron una mayor asimetría craneal en la especie con menor heterocigosis, en este caso *A. jubatus*. La contaminación ambiental puede ser otra causa de asimetría. En la foca gris del Báltico, *Halichoerus grypus*, se ha detectado una asociación entre los altos índices de asimetría fluctuante en el cráneo y un periodo de contaminación intensa por DDT y PBC's registrado en la región del Báltico en 1955 (Zakharov y Yablokov, 1990).

La asimetría direccional del cráneo de los odontocetos (delfines, marsopas, zifios y cachalotes) no parece deberse a ninguna de las perturbaciones mencionadas, sino más bien parece tener un origen de tipo evolutivo-funcional. Ness (1967) al analizar la asimetría craneal de algunas familias de odontocetos encontró una relación directa de la asimetría con el tamaño corporal. Esta asociación sugiere el origen de la asimetría como un mecanismo de compensación para conservar la simetría superficial del cuerpo y contrarrestar la asimetría de los pasajes respiratorios.

Otras hipótesis atribuyen a la asimetría direccional de los odontocetos una función compensatoria, contra la fuerza rotatoria aplicada al cuerpo por el movimiento horizontal de la aleta caudal durante la natación, y una función de neutralización para la flotabilidad inestable en los cetáceos ancestrales (Yurick y Gaskin, 1988). El origen de esta asimetría también se ha asociado con el proceso de ecolocalización en el cual los individuos utilizan el eco de sus propios sonidos para determinar las características del objeto sobre el cual se emitieron los sonidos (Norris, 1969; Perrin, 1975a; Yurick y Gaskin, 1988).

El análisis de la asimetría craneal permite obtener información sobre la morfogénesis de los organismos como en el lobo marino de California, *Zalophus californianus californianus*, donde se encontró una asimetría fluctuante marcada en algunas estructuras óseas relacionadas con la masticación y sostén de la cabeza. La asimetría de estos huesos puede deberse a la ontogenia de sus funciones mecánicas y a una lateralidad en la conducta de los animales para masticar o mantener la cabeza en determinada posición. En el aparato auditivo de machos y hembras de esta

especie también se observó una ligera tendencia hacia la asimetría direccional relacionada posiblemente con la audición subacuática (Panecatí Urquiza, 2000).

Las diferencias en la asimetría de los aparatos funcionales del cráneo de machos y hembras de *Z. californianus* pueden explicarse por el desarrollo diferencial del cráneo de esta especie. El cráneo de los machos del lobo marino de California, *Z. californianus*, después del nacimiento tiene un mayor crecimiento en longitud y luego en ancho, una tasa de crecimiento mayor y presenta una reabsorción ósea al alcanzar una talla máxima. En contraste, el cráneo de las hembras exhibe una tasa de crecimiento más uniforme en tiempo, largo y ancho y no parece tener reabsorción ósea al llegar a la talla máxima (Vázquez-Cuevas *et al.*, 2000). Estos resultados y las diferencias en la asimetría de los aparatos funcionales del lobo marino sugieren una predisposición ontogénica a factores generadores de asimetría que difiere entre sexos.

El estudio de la asimetría es una herramienta útil para asociar diferentes aspectos de la morfología con la historia de los organismos a nivel individual, poblacional y evolutivo según sea la naturaleza de la asimetría a examinar, es decir, direccional, fluctuante o antisimétrica. La presencia de asimetría fluctuante y direccional en el cráneo de un cetáceo como el delfín moteado pantropical *Stenella attenuata* (Gray, 1846), brinda una oportunidad para inferir qué elementos óseos podrían estar sujetos a un efecto evolutivo de tipo mecánico-funcional y cuáles serían indicadores de perturbaciones en la ontogenia de los individuos.

La elección del delfín moteado pantropical atiende a: la disponibilidad de material óseo y la abundancia y distribución amplia de la especie en los mares de México. En la presente investigación se analiza la asimetría de 32 ejemplares de *S. attenuata* de la colección osteológica del Laboratorio de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias de la UNAM formada con material procedente de barcos atuneros, capturas locales y de esqueletos encontrados durante recorridos en playas de la Bahía de Banderas, Nayarit. En la muestra de cráneos examinados se tienen 26 ejemplares de la forma costera (*S. attenuata graffmani*) y seis de la forma oceánica (*S. attenuata oceanica*; Perrin, 1975a; Douglas *et al.*, 1984).

## ANTECEDENTES

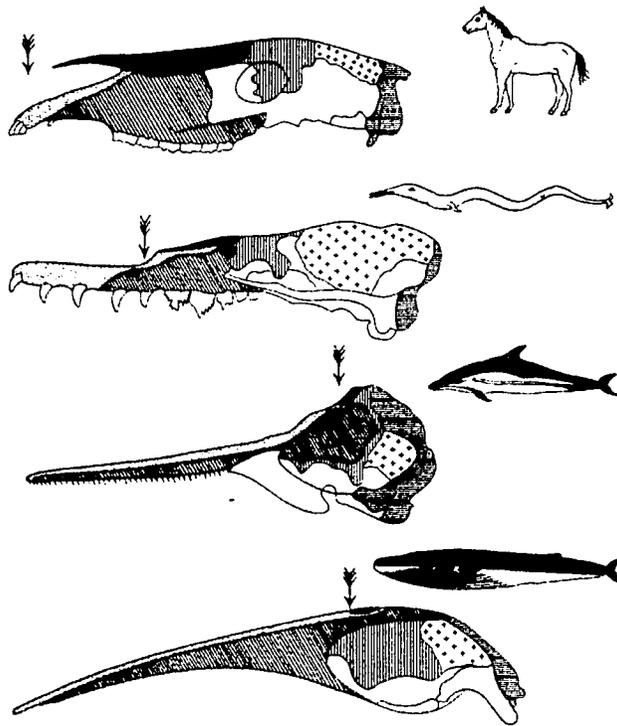
### El cráneo de los odontocetos

El cráneo de las especies del Orden Cetacea se caracteriza por presentar varias adaptaciones al medio acuático. La más notable de ellas es la telescopización la cual consiste en el alargamiento de los huesos premaxilar y maxilar y en el mayor crecimiento de la fracción postrostral de estos dos elementos hasta cubrir el frontal y proyectar los orificios nasales hacia la parte dorso posterior del cráneo (Figura 2; Slijper, 1976; Rommel, 1990). En este proceso el arreglo de los elementos óseos en los subórdenes Odontoceti (delfines, marsopas, zifios y cachalotes entre otros) y Mysticeti (ballenas) ocurre de manera diferente; en los mysticetos el cráneo es convexo y simétrico mientras que el cráneo de los odontocetos es cóncavo y bilateralmente asimétrico (Howell, 1930).

La asimetría de los odontocetos se observa principalmente en la parte dorsal del cráneo y consiste en la diferencia de tamaño y forma de los siguientes huesos: los etmoides, los márgenes medio ventrales de los frontales, el proceso ascendente del maxilar y premaxilar, los nasales y el interparietal. Ocurre también una desviación, hacia la derecha del animal; en la porción caudal del canal mesorostral y en la parte anterior de los presfenoides. La asimetría puede detectarse además en el arreglo del foramen infraorbital (anterorbital o preorbital) del premaxilar y maxilar. Los huesos esfenoides, pterigoides, palatinos, yugales y cóndilos occipitales parecen ser contralateralmente simétricos así como las ramas dentarias, los procesos paraoccipitales, las crestas basioccipitales y los forámenes de los nervios craneales. Las variaciones observadas en la región ventral no difieren de las observadas en otros mamíferos (Rommel, 1990). La asimetría en los odontocetos al parecer se desarrolla en fases tardías de la ontogenia, después de la formación del condrocáneo, y se acentúa progresivamente durante el crecimiento postnatal (Moore, 1981).

Los trabajos de asimetría en los odontocetos se han enfocado a cuantificar la asimetría y a tratar de relacionarla con factores como el tamaño del cráneo, especie, edad, sexo, origen geográfico, etc. Ness (1967) determinó la asimetría de varias especies de odontocetos modernos (excepto *Physeter*, *Tasmacetus*, *Stenella*, *Feresa* y *Lissodelphis*) y encontró la siguiente secuencia de asimetría: cachalotes pigmeos > monodóntidos > delfines > zifios > orcas. En algunas especies de delfines la proporción de asimetría en relación con la longitud del cráneo aumentó y en los zifios, como familia, la asimetría tendió a aumentar linealmente con el tamaño del cráneo. Las orcas fueron un caso raro entre los delfines por exhibir bajos niveles de asimetría con respecto al tamaño del cráneo.

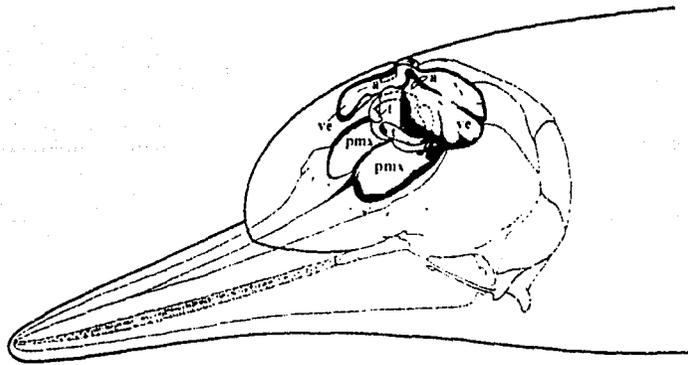
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



**Figura 2.** Cráneos de caballo, basilosáurido o cetáceo del Eoceno, odontoceto y mysticeto que muestran el proceso de telescopización y el cambio de orificio nasal hacia la parte dorso posterior (señalado con una flecha). Los puntos indican el premaxilar; las líneas diagonales el maxilar, las verticales el frontal, las horizontales el occipital, las cruces el parietal y el negro el nasal. Tomado de Slijper (1976).

Yurick y Gaskin (1988) compararon la desviación del cráneo hacia la izquierda en dos poblaciones (Atlántico Norte y Costa Este del Pacífico Norte) de la marsopa común de puerto, *Phocoena phocoena*, y no detectaron diferencias significativas entre ellas. Por otra parte, contrario a lo reportado en antiguos trabajos, la asimetría no se correlacionó con la longitud del cráneo o la edad.

La asimetría craneal parece asociarse con la asimetría de las estructuras faciales blandas del cráneo y estas asimetrías aparentemente están correlacionadas con los componentes del sistema de ecolocación (Heyning, 1989). En los mamíferos terrestres los sonidos se producen dentro de la laringe por el paso de aire a través de las cuerdas vocales y estas oscilaciones viajan por las cavidades llenas de aire de la boca hasta salir al ambiente. Para los cetáceos la producción de sonido debe realizarse de forma muy distinta porque la transmisión del sonido debe realizarse a través del agua. En relación con esto, los cetáceos carecen de cuerdas vocales (Pilleri, 1990).



**Figura 3.** Diagrama del sistema de sacos nasales de *Stenella coeruleoalba*; **a**: saco accesorio, **t**: saco tubular (naso frontal), **pmx**: saco premaxilar; **ve**: saco vestibular. Tomado de Pilleri (1990).

Los odontocetos poseen una estructura formada por lípidos situada sobre el rostro y conocida como melón, en donde se localiza un sistema de sacos nasales aéreos que interviene en la producción de sonidos (Figura 3). Este sistema de sacos está organizado en tres niveles.

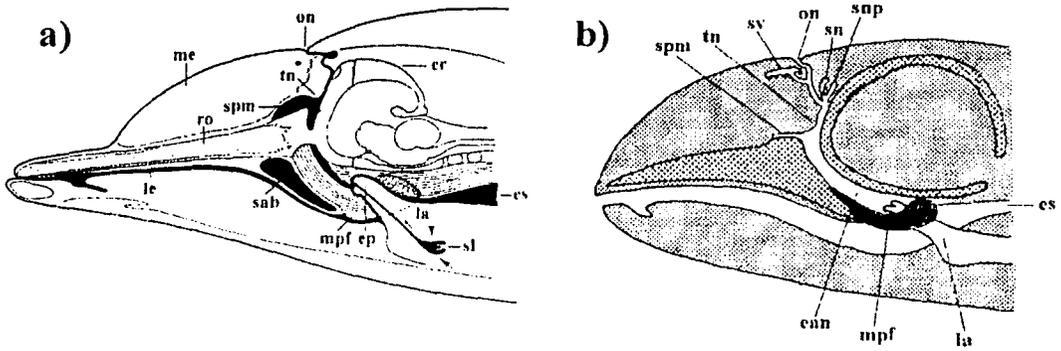
En el nivel superior, cerca del orificio nasal, se localizan dos grandes sacos vestibulares. Al nivel medio se ubican unos pequeños sacos aéreos conocidos como tubulares o naso-frontales; estos sacos rodean con un medio círculo el conducto nasal. A la misma altura de los sacos tubulares se encuentran los sacos accesorios y directamente debajo de estos se localizan los tapones nasales. Estas estructuras son procesos fibroelásticos encargados de sellar los conductos nasales herméticamente; en estado de reposo los tapones son presionados por sus propios músculos contra la pared caudal de los conductos nasales para impedir el acceso desde abajo a los sacos aéreos de la parte media (Figura 4a). Finalmente, en el primer nivel, bajo los tapones nasales, existen dos grandes sacos premaxilares: ambos sacos yacen contra los huesos premaxilares y alcanzan el conducto nasal en cada lado (Pilleri, 1990). Los sacos nasales y las estructuras adyacentes presentan una asimetría que posiblemente confiere ventajas funcionales en la producción de sonidos (Heyning, 1989). Esta hipótesis se fundamenta en el tipo de sonidos producidos por los odontocetos y en las teorías de cómo ocurre el proceso de ecolocalización.

Los sonidos emitidos por los odontocetos se pueden clasificar en dos categorías: sonidos de comunicación y sonidos de ecolocalización. Los sonidos de comunicación son silbidos y gruñidos con una supuesta función de comunicación y de frecuencia menor a 20 kHz y los sonidos de ecolocalización son pulsos cortos y de alta frecuencia descritos como clicks y series de clicks que suenan como rechinos (Popper, 1980 citado por Heyning, 1989). El cómo ocurre el proceso de ecolocalización en los odontocetos lo explica la teoría europea y la teoría americana.

La teoría europea supone que cuando los odontocetos inician un buceo o nadan, el aire no alcanza los sacos aéreos superiores por el cierre del orificio nasal y tampoco circula entre los sacos tubulares y premaxilares por el relajamiento de los tapones nasales. A pesar de la falta de entrada de aire a los sacos aéreos superiores existe una porción de aire capaz de fluir de los sacos premaxilares a los sacos laríngeos aún durante el colapso de los pulmones por la presión del agua. Con la compresión de los sacos laríngeos el aire circula a través del conducto laríngeo causando la oscilación de la epiglotis y la generación de una serie de clicks. A continuación, el aire alcanza los sacos premaxilares del conducto nasal superior y los sacos laríngeos se relajan; posteriormente los sacos premaxilares se comprimen y el aire es devuelto a los sacos laríngeos (Figura 4a; Pilleri, 1990).

La emisión de los sonidos generados se efectúa por un proceso en el cual está involucrado un sistema de sacos aéreos localizado en la base ventral del cráneo. Este sistema está formado por cuatro cavidades aéreas o senos (anterior, peribular, posterior y pterigoide), dos lóbulos (postorbital y preorbital del pterigoide) y un hamuli pterigoide perfectamente simétricos. El seno pterigoide y el seno anterior actúan junto con los sacos premaxilares para servir de pantalla en las partes ventral, lateral y dorsal del rostro contra los sonidos producidos en la laringe. De esta manera el sonido pasa por el músculo palatofaríngeo y de ahí viaja a través del rostro para propagarse al ambiente (Figura 4a). La base del rostro está acústicamente aislada en la parte de arriba por los sacos nasales premaxilares y abajo y lateralmente por los espacios neumáticos óseos. La recepción de sonidos se realiza por el meato acústico externo y para aislar el oído de los sonidos producidos en la laringe y la mandíbula las bulas timpánicas están separadas del cráneo por los sacos aéreos ventrales y suspendidas por tejido conjuntivo (Pilleri, 1990).

La teoría americana propone la producción de sonidos por el complejo sistema de sacos nasales y divertículos distribuidos en el espacio comprendido entre la laringe y la parte inferior del orificio nasal (Norris, 1969). En el proceso de fonación el espacio nasofaríngeo se llena con aire y enseguida el músculo palatofaríngeo se contrae por acción de la laringe; esta contracción disminuye el volumen del espacio nasofaríngeo y envía el aire hacia los sacos vestibulares, nasales y premaxilares (Figura 4b; Norris, 1969). Durante este proceso el tapón nasal derecho genera sonidos de ecolocalización o clicks y el tapón nasal izquierdo produce silbidos o sonidos de comunicación (Dormer, 1979; Mackay y Liaw, 1981). La parte posterior del cráneo refleja los sonidos producidos y los dirige hacia la parte anterior del cráneo. En esta región los sonidos posiblemente son enfocados a través de lentes acústicos formados por los lípidos contenidos en el melón (Norris, 1969).

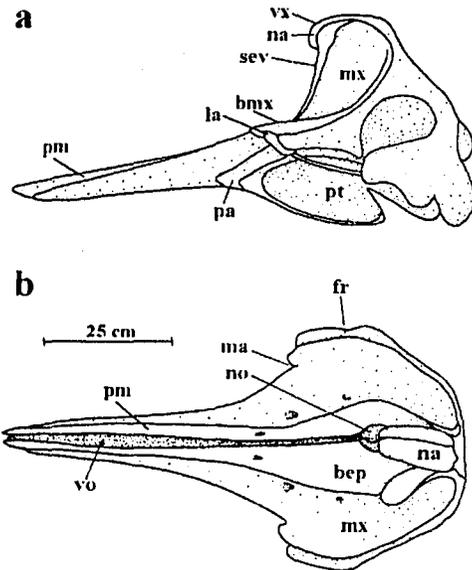


**Figura 4.** Diagramas sagitales a través de la cabeza de un delfín (a) y de una marsopa, *Phocoena phocoena* (b) que explican las teorías de ecolocalización en los odontocetos. Las áreas punteadas en la marsopa representan tejidos suaves y las líneas diagonales cruzadas hueso. **er:** cráneo, **ean:** espacio aéreo nasofaríngeo, **ep:** epiglotis, **es:** esófago. **la:** laringe. **le:** lengua, **me:** melón, **mpf:** músculo palatofaríngeo, **on:** orificio nasal, **ro:** rostrum, **sab:** sistema de sacos aéreos de la base del cráneo. **sn:** saco nasofrontal. **sl:** saco laríngeo, **snp:** saco nasal posterior, **spm:** saco premaxilar, **sv:** saco vestibular, **tn:** tapón nasal. Modificados de Pilleri (1990) y de Heyning (1989).

En relación con esto último Litchfield *et al.* (1973) analizaron la composición topográfica de los lípidos del melón del delfín mular, *Tursiops truncatus*, y encontraron una variación en los lípidos de los cuatro tipos de tejido graso del melón (melón interno, melón inferior, melón externo y región grasa). Esta composición diferencial permite al melón interno funcionar como un lente de ondas ultrasónicas mientras los lípidos circundantes actúan como un colimador hacia el melón interno. Esta función del melón interno es posible por su menor velocidad de conducción de sonido en comparación con la de los demás tejidos.

La percepción de sonidos, de acuerdo con la teoría americana, se realiza por mandíbula inferior a través de una ventana acústica localizada en la parte lateral de la mandíbula. Dentro de la mandíbula el sonido viaja por un tejido graso que termina en la parte posterior de bula timpánica, donde el hueso es extremadamente delgado, y penetra fácilmente al oído medio. Posteriormente el sonido es transmitido directamente al canal oscilar y a la cóclea mediante el proceso gracilis (Norris, 1966 citado por McFarland *et al.*, 1979; Norris 1969).

Al tener en cuenta los antecedentes anteriores y la estrecha relación entre la arquitectura de los huesos y el uso mecánico de estos (Huiskes *et al.*, 2000) es posible apoyar la relación de la asimetría craneal con la producción de sonidos en los odontocetos. El mayor desarrollo de la anatomía nasal derecha puede permitir la existencia de una sola fuente generadora de sonido en la región nasal que evita la interferencia generada a partir de dos fuentes de sonido (Heyning, 1989).



**Figura 5.** Vista lateral (a) y dorsal (b) del cráneo de una hembra adulta del zifio de Cuvier, *Ziphius cavirostris*. Nótese el vértice elevado y la extrema asimetría en esta especie. **bm**x: borde maxilar, **bep**: base espiracular de la premaxila, **fr**: frontal, **ma**: muesca anterorbital, **na**: nasal, **no**: narinas óseas, **mx**: maxilar, **la**: lacrimal, **pa**: palatino; **pm**: premaxilar, **pt**: pterigoide, **sev**: superficie espiracular del vértice. **vo**: vómer, **vx**: vértice. Modificado de Heyning (1989).

Respecto al origen de la asimetría en los odontocetos Barnes (1984, citado por Milinkovitch, 1995) considera que la asimetría surgió de manera independiente en al menos seis líneas de odontocetos ancestrales porque los huesos de la parte superior del cráneo de los odontocetos actuales están modificados de manera diferente. Milinkovitch (1995), considerando a los cachalotes (*Physeteridae*) como grupo hermano de los misticetos y a los odontocetos como un grupo parafilético, propone la aparición de la asimetría facial en el ancestro de todos los cetáceos y su pérdida posterior en los misticetos.

El origen monofilético de los cetáceos y la agrupación de los fisetéridos dentro del suborden Odontoceti ofrece otra explicación. Para Heyning (1989) si la asimetría es una ventaja selectiva, debería haber un 50% de probabilidad de que ocurriera una desviación hacia la izquierda a partir de un cráneo simétrico. Si además se considera la desviación del cráneo hacia el lado izquierdo en las siete familias de odontocetos actuales la probabilidad de ocurrencia de estos eventos, por evolución paralela, es menor al 0.01% bajo una significancia estadística estándar de 0.05%. Bajo este razonamiento es improbable tener una aparición de la asimetría de manera independiente en todas las familias; de acuerdo con el principio de parsimonia, es más fácil que

un ancestro común a todos los odontocetos desarrollara una asimetría facial que no afectara la simetría del cráneo e impidiera su detección en el registro fósil (Mead, 1975; Fordyce, 1981 citados por Heyning, 1989).

Un caso actual, análogo a esta situación es el delfín de río *Pontoporia blainvillei*, por su anatomía facial extremadamente asimétrica y su cráneo simétrico. La relación de la altura del vértice craneal con la asimetría craneal observada en la familia Ziphiidae ofrece una explicación para el caso de *P. blainvillei* y para los distintos patrones de asimetría craneal en los odontocetos. Entre los zífidos, el género *Berardius* presenta un bajo vértice craneal y menor asimetría craneal mientras *Mesoplodon* e *Hyperoodon* tienen vértices y asimetría craneal moderados. A diferencia de estos tres géneros *Ziphius cavirostris* exhibe un vértice y asimetría craneal elevados (Figura 5). La relación entre la altura del vértice craneal y la asimetría del cráneo explica entonces el caso de *P. blainvillei* quien presenta el cráneo menos elevado entre los odontocetos. De igual modo, las diferentes alturas de vértices craneales en el resto de los odontocetos explicarían sus distintos patrones de asimetría (Heyning, 1989; 1997; Heyning y Mead; 1990).

## El delfín manchado pantropical

Esta especie se distribuye en aguas templadas, tropicales y subtropicales de todo el mundo (Leatherwood y Reeves, 1983) y presenta un patrón de coloración bien definido (Figura 6) que varía de acuerdo con la edad y la ubicación geográfica. Perrin (1969) describió las siguientes cinco etapas de coloración a partir de sus observaciones de ejemplares de *S. attenuata* capturados incidentalmente en barcos atuneros.

Los recién nacidos se distinguen por no tener manchas. El dorso y la parte superior de los costados son de color gris púrpura y tanto el vientre como la parte inferior de los costados son de color gris claro o marfil; el tamaño corporal varía entre 85 y 105 cm. En la segunda etapa, denominada dos-tonos, los delfines miden entre 105 y 155 cm y exhiben una coloración gris oscuro en la parte superior, una ligeramente gris en la parte inferior y un patrón bien definido en varios tonos de gris en la cabeza y las aletas pectorales. En la etapa conocida como pecosa se observan los mismos dos-tonos pero comienzan a aparecer manchas discretas de color oscuro en la superficie ventral y gris claro en la parte dorsal; esta etapa corresponde al periodo juvenil y los individuos miden de 135 a 170 cm. En la cuarta etapa, definida como moteado, las manchas de la parte ventral convergen y en algunos lugares los parches de gris claro del fondo pueden ser aún visibles; en este periodo los individuos se consideran subadultos y miden de 160 a 185 cm. En la última fase, llamada fusionado, las manchas se unen en algunas áreas dando un efecto uniforme de gris medio a gris oscuro en la parte dorsal; en este periodo los delfines miden entre 160 y 225 cm.

En los animales viejos el color de fondo es poco visible por la intensidad del moteado y la parte superior puede ser tan pálida que reciben el apodo de "dorso plateado". Las manchas pueden extenderse a las aletas pectorales y a la aleta dorsal (Carwardine, 1995; Perrin *et al.*, 1987). En cuanto a la variación geográfica la intensidad de las manchas disminuye en sentido este-oeste, es decir, los animales costeros tienden a ser más moteados en comparación con los oceánicos y lo mismo ocurre al comparar ejemplares de la parte este del Pacífico con ejemplares de Hawai (Perrin, 1975b).

La coloración de la cabeza consta de una franja gris relativamente estrecha (1-2 cm) que rodea el ojo como un parche negro y se continúa hacia el melón; en ocasiones esta franja puede estar rodeada por una delgada línea clara. Existe otra franja bien definida que inicia en la punta del rostro y termina en la parte anterior de las aletas pectorales. En los adultos varios centímetros del rostro y la mandíbula inferior pueden ser blancos. La parte superior del pedúnculo caudal es oscura y la parte inferior clara (Perrin, 1969; Perrin *et al.*, 1987).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

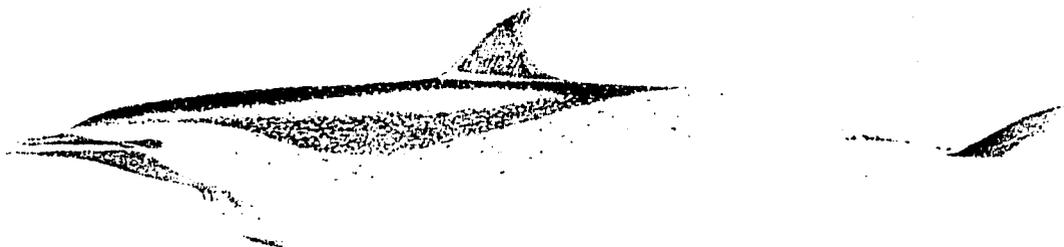


Figura 6. Patrón de coloración del delfín moteado pantropical, *Stenella attenuata*. Tomado de Carwardine (1995).

El cuerpo de *S. attenuata* es delgado y relativamente robusto, el rostro es de tamaño medio y se distingue fácilmente del resto de la cabeza. La aleta dorsal es falcada y se ubica en una posición media; las aletas pectorales y caudal son de tamaño medio (Leatherwood y Reeves, 1983).

Al igual que otros delfines pequeños como *S. coeruleoalba*, *Tursiops* spp. y *Globicephala* spp., se observa una variación geográfica en la morfología de *S. attenuata*. En el Pacífico Oriental Tropical existe una forma costera y una forma oceánica que pueden distinguirse por el tamaño corporal y su diferenciación genética (Perrin, 1975a; 1975b; Douglas *et al.*, 1984; Escorza-Treviño *et al.*, 2001).

La subespecie *Stenella attenuata graffmani* se encuentra dentro de los 20 a 25 km de distancia entre la costa y mar abierto (incluyendo golfos y ensenadas) desde Guaymas, Sonora hasta la Isla Gorgona, Colombia. Usualmente nadan en pequeños grupos menores a 100 individuos. Se distingue principalmente de las otras dos subespecies por su mayor tamaño y coloración. Los adultos miden de 2.0 a 2.6 m; la distancia de la punta de la mandíbula a la inserción anterior de la aleta es de 41 a 44 cm y al centro del ojo es de 28 a 33 cm. La coloración del dorso (moteado) en la mayoría de los individuos va de medio a intenso. Las principales medidas del esqueleto son: longitud condilo basal, 419 a 460 mm; longitud del rostro, 249-275 mm; ancho del rostro a los 60 mm, 56-77 mm; longitud de la rama dentaria, 352-393 mm; longitud de la fosa temporal 73-97 mm; ancho de la fosa posttemporal, 55-79 mm; ancho preorbital, 153-178 mm; diámetro de los dientes, 3.5-6.0 mm; número total de vértebras, 77-79; fórmula de las falanges para los dígitos II-V: 6-7, 4-5, 1-2 (Perrin, 1975a, 1975b).

A diferencia de la forma costera las subespecies oceánicas son de menor tamaño y presentan dos variedades: *Stenella attenuata* subespecie A y *Stenella attenuata* subespecie B. La subespecie A, nombrada también *S. attenuata oceanica*, se distribuye en mar abierto a partir de los 25 km de la costa desde Cabo San Lucas, BCS hasta Colombia. Puede encontrarse por

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

temporadas más al norte de la Bahía Sebastián Vizcaino y forma grupos de unos pocos individuos a varios miles. Los adultos miden de 1.7 a 2.3 m, la longitud de la punta de la mandíbula superior a la inserción de las aletas es de 38 a 42 cm y al centro del ojo es de 25 a 31 cm. Las motas del dorso pueden estar esparcidas o muy juntas pero en la mayoría de los especímenes encontrados más allá de los 800 km de la costa las manchas están más esparcidas. Las medidas del esqueleto son: longitud condilo basal, 356 a 411 mm; longitud del rostro, 210-249 mm; ancho del rostro a los 60 mm, 46-63 mm; longitud de la rama dentaria, 296-347 mm; longitud de la fosa temporal 57-77 mm; ancho de la fosa posttemporal, 46-63 mm; ancho preorbital, 134-163 mm; diámetro de los dientes, 2.7-4.1 mm; número total de vértebras, 77-83; fórmula de las falanges para los dígitos II-V: 7-9, 4-6, 2-3 (Perrin, 1975a, 1975b).

*Stenella attenuata* subespecie B se distribuye en aguas hawaianas y en contraste con las otras dos subespecies tiene una coloración más oscura en la parte dorsal del melón y una más clara en las partes laterales que hace más evidente el contraste en esta zona. Sólo los subadultos están notablemente moteados en la parte ventral y las manchas dorsales son escasas si no es que ausentes. En los adultos el moteado ventral es difícil de distinguir. El tamaño de los adultos es de 1.8 a 2.1 m, la longitud de la punta de la mandíbula superior a la inserción de las aletas es de 37 a 42 cm y al centro del ojo es de 29 a 33 cm. Las medidas craneales y postcraneales son: longitud condilo basal, 395 a 440 mm; longitud del rostro, 240-269 mm; ancho del rostro a los 60 mm, 58-66 mm; longitud de la rama dentaria, 339-379 mm; longitud de la fosa temporal 57-70 mm; ancho de la fosa posttemporal, 42-56 mm; ancho preorbital, 149-164 mm; diámetro de los dientes, 3.1-3.9 mm; número total de vértebras, 79; fórmula de las falanges para los dígitos II-V: 8, 6, 3 (Perrin, 1975a, 1975b).

En el cráneo de *S. attenuata* existen diferentes patrones de desarrollo postnatal. Perrin (1975a) agrupó los elementos óseos del cráneo en cinco aparatos funcionales (caja craneana, aparato de alimentación o masticador, aparato de la visión, aparato auditivo y aparato de producción de sonidos y respiratorio) y al analizarlos en relación con el número de estrías dentarias observó los siguientes resultados. Al momento de nacer, el aparato auditivo y algunos elementos del aparato de producción de sonidos están casi totalmente desarrollados. Como ejemplo las bulas timpánicas crecen rápidamente después del nacimiento alrededor de 2 mm y alcanzan su máximo tamaño cuando los individuos sólo tienen una estría dentaria. El aparato de la visión, la caja craneana y el aparato masticatorio son los aparatos menos desarrollados al momento del nacimiento. De los cinco aparatos, el masticador crece más rápido y el auditivo crece más lentamente.

El dimorfismo sexual en *S. attenuata* puede detectarse en el cráneo (caja craneana y aparato alimentario) y en el esqueleto postcraneal (vértebras y cintura pélvica). La caja craneana de los machos es en promedio más grande y el rostro de las hembras adultas es en promedio más largo y angosto. La relación entre el ancho del rostro (tomado a  $\frac{1}{4}$  partes de la longitud de este) y la longitud del rostro también muestra un claro dimorfismo sexual. Para el esqueleto postcraneal en los machos la primer vértebra torácica es más ancha y los rudimientos de la cintura pélvica tienen una forma alargada. En las hembras la cintura pélvica tiene forma de "L" (Perrin, 1975a). En los estudios morfométricos de *S. attenuata* realizados en México por Esquivel Macías (1989) y López Sánchez (1998) se reportan los mismos caracteres de diferenciación morfológica entre subespecies y sexo.

Respecto a la reproducción de *S. attenuata* en el Pacífico oriental, los machos alcanzan la madurez sexual cuando tienen una longitud de 195 cm y un peso de 75 kg. (12 estrias dentarias); las hembras comienzan a reproducirse al alcanzar los 181 cm de longitud (8 estrias dentarias). La frecuencia de ovulación disminuye con la edad; en hembras jóvenes es de cuatro por estria dentaria y en hembras adultas una por estria. El periodo entre cada parto es de 26 meses; dentro de éste 11.5 meses corresponden a la gestación, 11.2 meses a la lactancia y 3.3 meses al estro. Las hembras jóvenes (8 a 10 estrias) tienen una tasa de preñez de 0.6 por año y las hembras adultas (16 estrias) una tasa de 0.3 por año. Las estaciones de nacimiento más importantes son primavera y otoño; en el invierno el número de nacimientos disminuye. Las crías al nacer miden en promedio 82.5 cm y al año su longitud promedio es de 138 cm. La proporción sexual cambia con la edad debido a una mayor mortalidad en los machos (Perrin *et al.*, 1976).

## PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

El estudio de la asimetría permite conocer efectos del ambiente en la morfología de los individuos en escala ontogenética y evolutiva. La asimetría fluctuante puede indicar, a corto y mediano plazo, perturbaciones ambientales naturales o antropogénicas; la asimetría direccional y la antisimetría derivan de cambios evolutivos y en ocasiones de modificaciones ontogénicas causadas por la lateralidad de conducta (Van Valen, 1962; Palmer y Strobeck, 1986; Wayne *et al.*, 1986; Parsons, 1990; Palmer, 1996).

Los tres tipos de asimetría parecen depender del desarrollo de las estructuras afectadas y de la relación establecida entre ellas a lo largo de los ejes de simetría. En el caso de la antisimetría los elementos desiguales muestran un desarrollo independiente donde no existe una conexión directa entre ellos. Esta falta de interacción entre las estructuras asimétricas suprime los estímulos para desarrollar mecanismos de compensación por la pérdida de simetría. En contraste, en las asimetrías fluctuante y direccional, las estructuras no parecen tener un desarrollo independiente; interaccionan entre ellas durante su desarrollo y presentan formas de compensación que difieren según el origen y nivel de asimetría (G. Cocho Gil y L. Medrano González com. pers.).

En la asimetría fluctuante, las perturbaciones aleatorias en el crecimiento de los huesos se pueden regular por una estimulación de crecimiento contralateral que mantiene la simetría general mediante compensaciones en tamaño y posición de los huesos. En la asimetría direccional la interacción entre los elementos óseos y el control genético del desarrollo dan como resultado una estimulación de crecimiento ipsilateral. En los odontocetos, mecanismos de este tipo pueden explicar la asimetría en el tamaño de los huesos y la torsión detectada como la desviación de la línea media hacia el lado izquierdo (G. Cocho Gil y L. Medrano González com. pers.).

### OBJETIVOS

- 1) Describir cuantitativamente la asimetría en el cráneo del delfín moteado pantropical, *Stenella attenuata*, y analizarla en relación con:
  - 1.1) La variación intraespecífica.
  - 1.2) El posible vínculo con la anatomía, función, hábitos e historia poblacional de la especie.

## MÉTODOS

### Material óseo

Los cráneos analizados en este trabajo forman parte de la Colección Osteológica de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCMM). La muestra está formada por 32 cráneos de *Stenella attenuata*; de éstos, seis pertenecen a la forma oceánica y 26 a la costera. Dos de los ejemplares son crías, ocho juveniles, dieciséis subadultos y seis adultos. Estas tres últimas categorías se determinaron en el presente trabajo de acuerdo con el grado de abertura de las suturas del cráneo. Los datos de identidad de cada ejemplar se indican en el Cuadro 1.

La selección del material se realizó eligiendo cráneos en el mejor estado posible, esto es, con el menor número de elementos óseos rotos o faltantes. La longitud condilobasal completa también se consideró como un criterio de selección importante debido a que ésta medida sirvió de referencia para obtener las medidas de posición.

La limpieza de los ejemplares se inició colocando los cráneos en cubetas con agua para reblandecer los tejidos. El lavado se hizo varias veces con un cepillo de dientes y jabón neutro y el material adherido se desprendió con un bisturí y aguja de disección. Al terminar el lavado los cráneos se enjuagaron con agua corriente y se pusieron a secar al sol por un par de días en un lugar seguro. En casos de desprendimiento de dientes u otras piezas óseas se utilizó resistol blanco para pegarlos. En cada cráneo se anotó con tinta china, en las vistas lateral derecha e izquierda y ventral, el número de catálogo con el fin de evitar confusiones entre ejemplares durante la toma y ampliación de las fotografías.

### Denominación y medición de los elementos óseos

La identificación de las estructuras del cráneo de *S. attenuata* se realizó consultando los esquemas de *Tursiops truncatus* realizados por Rommel (1990) y su nomenclatura corresponde a la propuesta por Kowalsky (1981) para mamíferos. En cada uno de los cráneos se tomaron dos clases de mediciones. La primera de ellas, empleada para calcular las asimetrías de medida (Asimed, Figura 7a), consistió en tomar las medidas paralelas y perpendiculares al eje axial (largos y anchos) de cada hueso utilizando un antropómetro y una regla graduada en milímetros. Estas medidas se tomaron dos veces en diferentes días y en los casos donde la diferencia excedió 1 mm la medición se repitió hasta obtener valores en los cuales la diferencia no fuera mayor a la resolución del instrumento de medida.

Cuadro 1. Material óseo analizado. Las clave de la colección corresponde a la de Vidal (1991).

Especie	Sexo	Colección	Número	Localidad	Fecha	Categorías de edad*
1. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	M	FCMM	0001	Punta de Mita, Nayarit	11/09/1986	Adulto ( $\geq$ a 7 estrias; C4)
2. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	M	FCMM	0002	Punta de Mita, Nayarit	24/09/1986	Subadulto (3 a 7 estrias; C2)
3. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	-	FCMM	0006	Playa San Jerónimo, Guerrero	04/08/1983	Juvenil ( $\pm$ 3 estrias; C1)
4. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	M	FCMM	0008	Corral del Mangle, Nayarit	09/07/1983	Juvenil ( $\pm$ 3 estrias; C1)
5. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	-	FCMM	0009	Cruz de Huanacastle, Nayarit	10/07/1983	Adulto ( $\geq$ a 7 estrias; C3)
6. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	-	FCMM	0010	Emiliano Zapata, Nayarit	10/07/1983	Adulto ( $\geq$ a 7 estrias; C3)
7. <i>Stenella attenuata oceanica</i>	M	FCMM	0013	Ensenada, Baja California	21/01/1984	Adulto ( $\geq$ a 7 estrias; C3)
8. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	-	FCMM	0015	Laguna Caimanero, Sinaloa	27/05/1984?	Juvenil ( $\pm$ 3 estrias; C1)
9. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	M	FCMM	0016	Punta de Mita, Nayarit	21/06/1984	Juvenil ( $\pm$ 3 estrias; C1)
10. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	-	FCMM	0017	Playa Careyeros, Nayarit	22/06/1984	Adulto ( $\geq$ a 7 estrias; C4)
11. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	-	FCMM	0018	Punta de Mita, Nayarit	24/06/1984	Subadulto (3 a 7 estrias; C2)

TFCM CON  
 FALLA DE ORIGEN

12.	<i>Stenella attenuata graffmani</i>	-	FCMM	0019	Punta de Mita, Nayarit	25/06/1984	Juvenil ( $\pm 3$ estriás; C1)
13.	<i>Stenella attenuata graffmani</i>	M	FCMM	0022	Playa Careyeros, Nayarit	19/02/1985	Juvenil ( $\pm 3$ estriás; C1)
14.	<i>Stenella attenuata oceanica</i>	M	FCMM	0025	Pacifico oriental (23°57' N 108°08' W)	1986	Cría (C)
15.	<i>Stenella attenuata oceanica</i>	H	FCMM	0030	Pacifico oriental (sin coord.)	12/04/1986	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
16.	<i>Stenella attenuata graffmani</i>	H	FCMM	0032	Punta de Mita, Nayarit	12/07/1986	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
17.	<i>Stenella attenuata graffmani</i>	M	FCMM	0033	Punta de Mita, Nayarit	10/08/1986	Juvenil ( $\pm 3$ estriás; C1)
18.	<i>Stenella attenuata graffmani</i>	H	FCMM	0034	Punta de Mita, Nayarit	10/08/1987	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
19.	<i>Stenella attenuata oceanica</i>	H	FCMM	0075	Pacifico oriental (09°03' N 105° 36' W)	03/10/1986	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
20.	<i>Stenella attenuata oceanica</i>	M	FCMM	0076	Pacifico oriental (09° 58' N 105° 14' W)	06/11/1986	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
21.	<i>Stenella attenuata oceanica</i>	-	FCMM	0077	Pacifico oriental (09° 03' N 105° 36' W)	03/11/1986	Cría (C)
22.	<i>Stenella attenuata graffmani</i>	H	FCMM	0081	Punta de Mita, Nayarit	05/02/1987	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
23.	<i>Stenella attenuata graffmani</i>	H	FCMM	0082	Punta de Mita, Nayarit	04/04/1987	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
24.	<i>Stenella attenuata graffmani</i>	H	FCMM	0083	Punta de Mita, Nayarit	11/03/1987	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)

25. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	H	FCMM	0091	Islas Marietas, Nayarit	24/06/1987	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
26. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	M	FCMM	0093	Islas Marietas, Nayarit	24/06/1987	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
27. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	M	FCMM	0094	Islas Marietas, Nayarit	24/06/1987	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
28. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	-	FCMM	0096	Punta de Mita, Nayarit	06/06/1987	Adulto ( $\geq$ a 7 estriás; C4)
29. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	H	FCMM	0097	La Corbeteña, Nayarit	21/08/1987	Juvenil ( $\pm$ 3 estriás; C1)
30. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	M	FCMM	0098	La Corbeteña, Nayarit	25/08/1987	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
31. <i>Stenella attenuata graffmani</i>	H	FCMM	0099	La Corbeteña, Nayarit	25/08/1987	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)
32. <i>Stenella attenuata</i>	-	FCMM	0153	¿Punta de Mita, Nayarit?	-	Subadulto (3 a 7 estriás; C2)

\* Las categorías de edad se determinaron en el presente trabajo como se indica en esta sección.

TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN

**Cuadro 2.** Mediciones realizadas en los cráneos estudiados (Figura 8, Apéndice 1). Las abreviaturas indican en sus primeras tres siglas el tipo de medición (LD: largo dorsal, AD: ancho dorsal, LV: largo ventral y AV: ancho ventral) y en su segunda parte el elemento óseo.

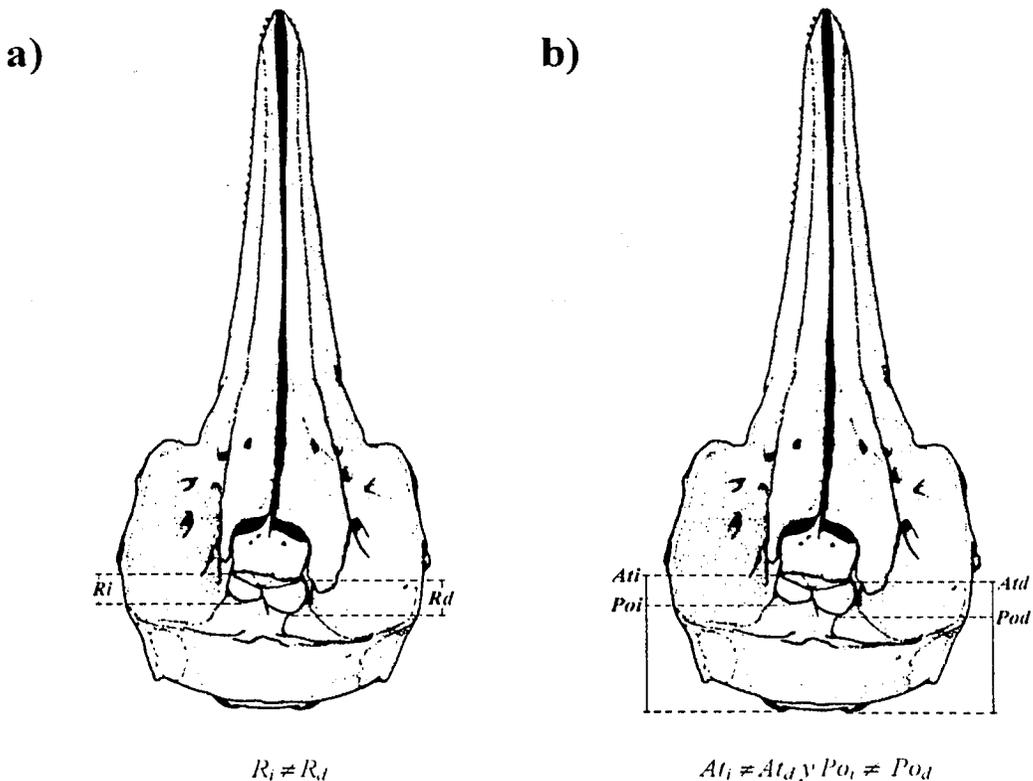
Número	Elemento óseo	Abreviatura	Referencia	Aparato*
1	Longitud condilo basal	LCb	Perrin, 1975	
2	Cóndilos occipitales	LDCo	Este trabajo	Caja craneal
3	Cóndilos occipitales	ADCo	Este trabajo	Caja craneal
4	Supraoccipitales	LDOc	Este trabajo	Caja craneal
5	Supraoccipitales	ADOc	Este trabajo	Caja craneal
6	Parietales	LDPa	Este trabajo	Caja craneal
7	Parietales	ADPa	Este trabajo	Caja craneal
8	Frontales	LDFr	Este trabajo	Caja craneal
9	Frontales	ADFr	Este trabajo	Caja craneal
10	Nasales	LDNa	Este trabajo	Nasal
11	Nasales	ADNa	Este trabajo	Nasal
12	Maxilares	LDMx	Este trabajo	Masticador
13	Maxilares	ADMx1	Este trabajo	Masticador
14	Maxilares	ADMx2	Este trabajo	Masticador
15	Maxilares	ADMx3	Este trabajo	Masticador
16	Premaxilares	LDPm	Este trabajo	Masticador
17	Premaxilares	ADPm1	Este trabajo	Masticador
18	Premaxilares	ADPm2	Este trabajo	Masticador
19	Premaxilares	ADPm3	Este trabajo	Masticador
20	Premaxilares	ADPm4	Este trabajo	Masticador
21	Basioccipital	LVBa	Este trabajo	Caja craneal
22	Basioccipital	AVBa	Este trabajo	Caja craneal
23	Escamosos	LVEs	Este trabajo	Masticador
24	Escamosos	AVEs	Este trabajo	Masticador
25	Pterigoides	LVPt	Este trabajo	Ecocalizador
26	Pterigoides	LVPt2	Perrin, 1975	Ecocalizador
27	Pterigoides	AVPt	Este trabajo	Ecocalizador
28	Palatinos	LVPI	Este trabajo	Ecocalizador
29	Palatinos	AVPI	Este trabajo	Ecocalizador
30	Lacrimales	LVLa	Este trabajo	Visión
31	Lacrimales	AVLa	Este trabajo	Visión
32	Maxilares	LVMx	Este trabajo	Masticador
33	Maxilares	LVMx1	Este trabajo	Masticador
34	Maxilares	LVMx2	Este trabajo	Masticador

\*Definición de acuerdo a Perrin (1975).

La definición escrita y gráfica de las medidas así como la referencia, grupo y aparato al que pertenecen éstas se muestra en el Apéndice 1, la Figura 8 y el Cuadro 2. En las medidas para la Asimed se tomaron en ambos lados 14 medidas de largos dorsales (LD), 24 de anchos dorsales (AD), 14 de largos ventrales (LV) y 14 de anchos ventrales (AV).

Después de medir los largos y anchos de los elementos óseos se fotografiaron las vistas dorsal, ventral, lateral izquierda y lateral derecha de cada uno de los cráneos en el laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

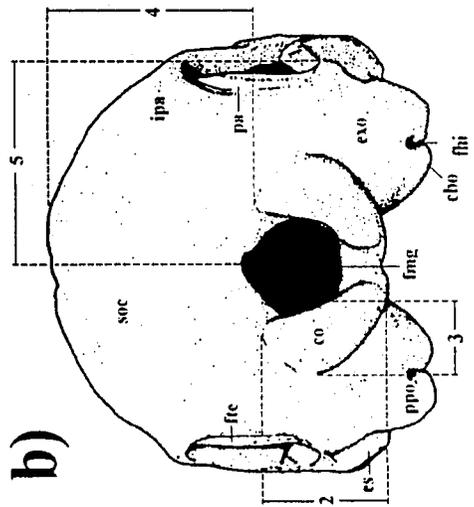
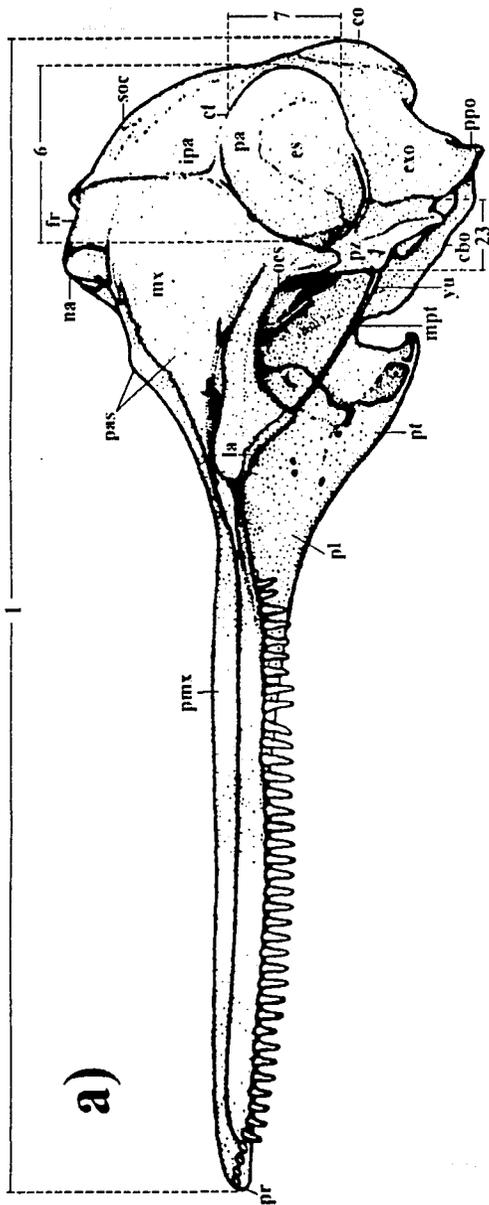




**Figura 7.** Asimetría de medida (a) y asimetría de posición (b) en el cráneo de *S. attenuata*. El hueso señalado con las líneas es el nasal y las líneas punteadas paralelas a los cóndilos señalan la referencia partir de la cual se tomaron las medidas de posición. La asimetría de medida determina la diferencia de tamaño ( $R$ ) entre el lado izquierdo ( $i$ ) y el derecho ( $d$ ) en un cierto elemento óseo. La asimetría de posición mide la diferencia de posición de los extremos anterior ( $At$ ) y posterior ( $Pod$ ) de dicho elemento. Dibujo modificado de Perrin *et al.* (1987).

**Figura 8.** (Páginas siguientes). Vista lateral (a), posterior (b), dorsal (c) y ventral (d) del cráneo de *S. attenuata*. Los números indican las medidas registradas de acuerdo al Apéndice 1 y el Cuadro 2. Todas las vistas se modificaron de Perrin *et al.* (1987).

**al:** aliesfenoides. **boc:** basioccipital. **bt:** bula timpánica. **cbo:** cresta basioccipital. **cmr:** canal mesorostral. **co:** cóndilo occipital. **cso:** cresta supraoccipital. **ct:** cresta temporal. **es:** escamoso. **et:** etmoides. **exo:** exoccipital. **fhi:** foramen hipogloso. **fid:** foramen infraorbital dorsal. **fi:** foramen infraorbital ventral. **fla:** foramen lacerado anterior. **fm:** fosa mandibular. **fmg:** foramen mágnum. **fn:** fosa nasal. **fov:** foramen oval. **fr:** frontal. **fsp:** fosa del saco premaxilar. **fte:** fosa temporal. **ipa:** interparietal. **la:** lacrimal. **mao:** muesca anterorbital. **me:** mesetmoides. **mpt:** muesca pterigoide. **mx:** maxilar. **na:** nasal. **oc:** occipital. **oes:** orbitoesfenoides. **pa:** parietal. **pas:** proceso ascendente. **pl:** palatino. **pmx:** premaxilar. **ppr:** proceso postorbital (frontal). **ppo:** proceso paraoccipital. **pr:** punta del rostro. **pt:** pterigoide. **pz:** proceso zigomático. **soc:** supraoccipital. **vo:** vómer. **yu:** yugal.



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Los errores de paralaje y de profundidad de campo se minimizaron empleando una cámara reflex con un lente macro de 50 mm de distancia focal y apertura máxima de diafragma de 3.5. La distancia entre cámara y cráneo fue de 1.20 m y para la iluminación se utilizaron cuatro lámparas de tungsteno de luz difusa de 250 W.

Las fotografías se imprimieron en papel Kodabrome II RC brillante y se escanearon a alta resolución para medir en el programa Corel Draw las posiciones anteriores, posteriores y anchos de los elementos óseos. Las medidas de posición de los elementos óseos se realizó de esta manera para estandarizar la toma de medidas a lo largo del cráneo.

Las medidas para el calculo de las asimetrías de posición (Asimpos) se obtuvieron de las distancias comprendidas entre el margen más posterior del cráneo (cóndilos occipitales) y las partes posteriores y anteriores, así como de los anchos, de los huesos medidos en ambos lados del cráneo (Figura 7b). En este tipo de medidas se obtuvieron 28 posiciones de largos dorsales, 48 de anchos dorsales, 28 de largos ventrales y 28 de anchos ventrales incluyendo el lado izquierdo y derecho. El número total de medidas por repetición para cada ejemplar fue de 209; este número disminuyó en los cráneos con elementos óseos rotos o incompletos. En cada cráneo, considerando las dos repeticiones, se tomaron alrededor de 418 medidas.

### **Determinación de categorías de edad**

La técnica de estimación de edad por conteo de bandas de dentina depositadas en los dientes (Myrick, *et al.*, 1983) se descartó; esta decisión atendió al inconveniente de que no todos los cráneos poseían dientes. Las categorías de edad entonces se definieron con base en el grado de abertura de las suturas del cráneo. En el caso particular de *S. attenuata* el principio de la fusión distal de la sutura premaxilar-maxilar usualmente ocurre al inicio de la madurez sexual (Perrin, 1975a). El cierre progresivo y consistente de esta sutura, en comparación con las suturas de la caja craneana, ofrece un método útil para la determinación de categorías de edad.

La medición de la sutura premaxilar-maxilar se realizó sobre las fotografías laterales del lado izquierdo de cada cráneo utilizando el programa Corel Draw. A lo largo de la parte dorsal del rostro, a cada 20 mm de distancia, se midió la abertura de la sutura y dependiendo de la longitud del rostro de los ejemplares el número de datos obtenidos varió entre 11 y 14. Los anchos de las suturas se graficaron contra su respectiva posición a lo largo del rostro y los individuos con patrones iguales o similares se colocaron dentro de la misma categoría de edad.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

En cada categoría de edad se calcularon los promedios de las longitudes condilo basales y se compararon con una curva de ajuste para tener idea del número de estrías dentarias por categoría de edad. El ajuste se realizó con datos de Perrin (1975a) que describen la relación del número de estrías dentarias con la longitud condilobasal en la forma oceánica y con los intervalos de longitud condilo basal de las estenelas oceánicas (356-411 mm) y costeras (419-460 mm).

### Análisis de datos

Los índices de asimetría relativos y absolutos del tamaño y posición de los huesos se calcularon procesando las bases de datos obtenidas con el programa Excel de Microsoft. Los índices de las asimetrías relativas se basan en el cálculo de una correlación que describe el grado de asimetría independientemente de la magnitud de las medidas (Panecatí Urquiza, 2000). La asimetría de cada medida  $R$  tomada en el lado izquierdo ( $i$ ) y derecho ( $d$ ) se definió como:

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

El resultado de cero en este cálculo nos indica simetría de los elementos, el valor +1 la ausencia del elemento derecho y el valor -1 la ausencia del elemento en el lado izquierdo. Un valor entre cero y +1 indica una medida mayor en el lado izquierdo y un valor entre cero y -1 indica una medida mayor en el lado derecho (Panecatí Urquiza, 2000).

La asimetría de posición se calculó como el promedio de las asimetrías en las posiciones posterior ( $PO_i$  y  $PO_d$ ) y anterior ( $AI_i$  y  $AI_d$ ) de cada medida. Esto es:

$$Asimpos = \frac{(PO_i - PO_d) + (AI_i - AI_d)}{2(R_i + R_d)}$$

La posición sagital de cada punto en el cráneo se definió como la distancia al extremo más posterior. La posición de cada medida se determinó como el promedio de las posiciones posterior y anterior de ambos lados y todas las posiciones se normalizaron con respecto a la longitud cóndilo basal del cráneo lo que significa que tienen valores entre cero y +1 (Panecatí Urquiza, 2000).

La asimetría de medición absoluta ( $AsimedAb$ ) se obtuvo como la diferencia de cada medida en el lado izquierdo y derecho, es decir:

$$AsimedAb = R_i - R_d$$

Y la asimetría de posición absoluta (AsimposAb) se estimó entonces con la diferencia de las posiciones absolutas de cada lado:

$$AsimposAb = \frac{(Po_i + At_i)}{2} - \frac{(Po_d + At_d)}{2}$$

El análisis de la asimetría se dividió básicamente en las siguientes tres secciones:

1) Distribución de la asimetría craneal. Se compararon los niveles de Asimed y Asimpos por elementos óseos en los 32 cráneos de *S. attenuata* con dos diagramas de caja que muestran valores promedio, grado de asimetría absoluta (desviación estándar) y niveles de confianza.

El perfil individual de asimetría de cada individuo se analizó comparando las asimetrías absolutas con respecto a su posición sagital, frecuencias acumuladas y proporción largo/ancho (Apéndice 3). Al observar patrones similares en las gráficas de los 32 ejemplares se calcularon los promedios de todos los valores mencionados con el fin determinar las tendencias generales en la asimetría y separar las gráficas en tres partes:

En el primer grupo, para detectar si existe una acumulación y compensación de la asimetría en los huesos a lo largo del cráneo, se graficaron los largos de las asimetrías de posición absoluta (AsimposAb) y de la sumatoria de las asimetrías de medición absoluta ( $\Sigma$ AsimedAb) contra su posición sagital. En la segunda parte se agruparon la Asimpos y Asimed relativas de todos los ejemplares por elemento óseo y se obtuvieron sus frecuencias acumuladas relativas para conocer la distribución de la asimetría en el cráneo. En el tercer estudio del perfil individual de la asimetría se promediaron los largos y anchos de la AsimposAb y la AsimedAb y se compararon contra su respectiva proporción largo/ancho.

El desarrollo diferencial en algunos de los aparatos funcionales del cráneo de machos y hembras de *S. attenuata*, *S. longirostris* y el lobo marino de California, *Z. californianus* (Perrin, 1975a; Vázquez *et al.*, 2000) dieron bases para analizar la asimetría por aparatos y sexo en el delfín moteado pantropical. Este análisis por aparatos se realizó separando a los machos (11) y hembras (10) de la muestra y agrupando cada una de las medidas por aparatos como a continuación se detalla. Caja craneana dorsal: LDCo, LDOc, LDPa, LDFr, ADCo, ADOc, ADPa, ADFr; Aparato nasal: LDNa, ADNa; Aparato masticador dorsal: LDMx, LDPm, ADMx1, ADMx2, ADMx3, ADPm1, ADPm2, ADPm3, ADPm4; Caja craneana ventral: LVBa, ADBa; Aparato ecolocalizador o productor de sonidos: LVPt, LVPt2, LVPI, AVPt, AVPI; Aparato

masticador ventral: LVEs, LVMx, AVEs, AVMx1, AVMx2; Aparato de la visión: LVLa, AVLa. El aparato auditivo que incluye principalmente las bulas timpánicas (Perin, 1975a) no se analizó por la falta de éstas en los cráneos examinados.

Después de tener las medidas agrupadas por aparatos se formaron diagramas de caja utilizando las asimetrías relativas y absolutas. Esta parte se complementó con un análisis de varianza de dos factores (sexo y subespecie) para las asimetrías relativas de cada uno de los siete aparatos funcionales. Por último se graficó la asimetría fluctuante y direccional, medidas como la desviación estándar y la asimetría relativa respectivamente, por aparatos funcionales y sexo.

2) Niveles de asimetría craneal. Se compararon los niveles de Asimed y Asimpos por individuos utilizando dos diagramas de caja con los valores promedio, grado de asimetría absoluta y niveles de confianza del 95%. Los niveles de asimetría fluctuante se analizaron entre individuos y sexo con las desviaciones estándar de Asimed y Asimpos (DEAsimed y DEAsimpos). La asimetría fluctuante de la asimetría de medición (DEAsimed) de cada ejemplar se analizó también con respecto a la longitud condilobasal.

3) Asimetría y categorías de edad. Se crearon diagramas de caja con los promedios, desviaciones estándar e intervalos de confianza de las asimetrías relativas y absolutas por categorías de edad. Este tipo de gráficas se separaron en dos, el primer grupo correspondió a la parte dorsal del cráneo y el segundo a la parte ventral.

La formación de las bases de datos necesarias para los análisis descritos anteriormente, el diseño de gráficas y la prueba de varianza se realizaron con los programas Excel de Microsoft, Sigma Plot de Jandel y Jump.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## RESULTADOS

### Asimetría y error de medición

En primer lugar se estimó el error entre las repeticiones de las medidas tomadas con el antropómetro para determinar qué tanto de la asimetría obtenida se debió a errores de medición. Conviene recordar que el error de medición fue sistemático, es decir, no excedió la resolución del instrumento de medida (1 mm). La fracción de error con respecto a la magnitud promedio entre mediciones ( $R$ ) para los lados derecho e izquierdo se calculó como:

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

en donde el error ( $E$ ) es la diferencia entre repeticiones de medición y  $Er$  es el error relativo expresado como porcentaje. La fracción de diferencia entre el lado izquierdo y derecho con respecto a la magnitud promedio de ambos lados se determinó como:

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

en donde  $abs$  indica que se trata del valor absoluto. Esta cantidad es igual a:

$$2abs(Asimed)$$

El error relativo y el grado de asimetría se compararon directamente como la suma del error relativo del lado izquierdo ( $Er_i$ ) y derecho ( $Er_d$ ) entre la fracción de diferencia de las magnitudes promedio. Esto se expresa como:

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

La comparación del error y el grado de asimetría absoluta se determinó con la fracción del error total y el valor absoluto de la asimetría absoluta:

$$Abs\left(\frac{Er_i + Er_d}{AsimedAb}\right)100$$

TRIC CON  
FALLA DE ORIGEN

El Cuadro 3a muestra los valores del análisis del error de medición de uno de los ejemplares que se describieron anteriormente. Al ser muy grande el número de medidas tomadas en este trabajo, como para analizar el error individualmente, se calcularon los promedios de éstas y sus errores por elementos óseos en los cráneos de las formas costeras y oceánicas (Cuadros 3b y 3c). Los resultados indican que la fracción de diferencia con respecto a la magnitud promedio ( $2 \times \text{Asimed}$ ) es mayor en el ancho dorsal del premaxilar uno de las estenelas costeras y oceánicas (ADPm1, 62.26 y 73.08%), el ancho dorsal del premaxilar dos (ADPm2, 31.64 y 40.96%) y en el largo y ancho dorsal de los nasales (LDNa, 21.28 y 20.15%; ADN<sub>a</sub> 15.49 y 20.70% ).

En la comparación del error con la asimetría ( $E/2 \times \text{Asimed}$ ) se observan valores pequeños en el largo dorsal del premaxilar de ambas formas (LDPm, 3.05 y 2.74%) y en los anchos dorsales del frontal, nasal, premaxilar uno y premaxilar dos respectivamente (ADFr, 5.12 y 4.55%; ADN<sub>a</sub> 7.65 y 3.31%; ADPm1: 4.36 y 3.06%; ADPm2, 3.55 y 5.26%). Al observar los valores de la comparación error y grado de asimetría absoluta ( $E/\text{AsimedAb}$ ) de los cinco casos antes mencionados, puede notarse cómo les corresponden los valores más pequeños mientras que sus valores de asimetría absoluta ( $\text{AsimedAb}$ ) son mayores. Esto significa que el error entre las repeticiones no tuvo un efecto importante en la determinación de la asimetría. En contraste, a los valores más altos de error y grado de asimetría absoluta ( $E/\text{AsimedAb}$ ), como por ejemplo LVEs, 125.71 y 115.47%; ADMx3, 111.11 y 150% y LVPT, 102.81 y 116.67% de los delfines costeros y oceánicos, les corresponden asimetrías absolutas pequeñas ( $\text{AsimedAb}$ ) lo cual muestra que la asimetría reportada para esos elementos óseos se debe más bien a error de medición. Como se verá más adelante, en la asimetría por elementos óseos estas observaciones también podrían estar relacionadas con los niveles y distribución de la asimetría.

Respecto a la asimetría absoluta ( $\text{AsimedAb}$ ) la mayoría de las medidas presentan valores negativos, es decir, en general los elementos óseos del lado derecho de los cráneos tienen una longitud mayor. Los únicos elementos con valores positivos son el largo y ancho del occipital de las dos formas geográficas (LDOc, 4.85 y 5.0 mm; ADOc, 0.50 mm para las dos formas), el ancho de los condilos (ADCo, 0.06 y 0.88 mm) el ancho del maxilar uno y tres (ADMx1, 5.25 y 4.63 mm; ADMx3, 0.70 y 0.63 mm), el largo basal y el escamoso (LVBa, 0.08 y 0.75mm, LVEs, 0.68 y 0.63 mm) y el ancho ventral del hueso pterigoide (AVPt, 0.30 y 0.88 mm). En los dos cráneos de las crías de *S. attenuata* el análisis de error resultó ser similar al de los adultos (Cuadro 3d). La falta de valores de desviación estándar en algunas medidas de las crías se debió a que los elementos óseos eran simétricos o bien no existió error de medición. Sólo en el largo ventral del pterigoide medio (LVPT2) se tuvieron medidas de un solo ejemplar.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

**Cuadro 3a.** Medidas, errores de medición y asimetría del ejemplar FCMM0001 (*S. attenuata graffmani*). Las abreviaturas de la primer columna indican en sus dos primeras siglas el grupo de medición (LD: largo dorsal, AD: ancho dorsal, LV: largo ventral y AV: ancho ventral) y en su segunda parte el elemento óseo. En el resto de las columnas se tiene: i: lado izquierdo, d: lado derecho, 1: medición uno, 2: medición 2, X: promedio, E: error, Er: error relativo, Asimed: asimetría de medición, Ab: absoluta y (-) falta de valor por falta de error o asimetría.

Medidas	i1 (mm)	i2 (mm)	d1 (mm)	d2 (mm)	Xi (mm)	Xd (mm)	Ei (mm)	Ed (mm)	Er i (%)	Er d (%)	ZxAsimed (%)	E/ZxAsimed (%)	E total (mm)	AsimedAb (mm)	E/AsimedAb (%)
LDCo	59	60	56	56	59.5	56	1.0	0.0	1.68	0.00	6.06	13.87	1.00	3.5	28.57
LDOc	111	111	97	98	111	97.5	0.0	1.0	0.00	1.03	12.95	3.96	1.00	13.5	7.41
LDPa	72	73	82	82	72.5	82	1.0	0.0	1.38	0.00	12.30	5.61	1.00	-9.5	10.53
LDFr	27	28	37	38	27.5	37.5	1.0	1.0	3.64	2.67	30.77	10.24	2.00	-10	20.00
LDNa	19	20	22	21	19.5	21.5	1.0	1.0	5.13	4.65	9.76	50.12	2.00	-2	100.00
LDMx	375	375	377	376	375	376.5	0.0	1.0	0.00	0.27	0.40	33.27	1.00	-1.5	66.67
LDPm	353	353	365	364	353	364.5	0.0	1.0	0.00	0.27	3.21	4.28	1.00	-11.5	8.7
ADCo	35	36	36	35	35.5	35.5	1.0	1.0	2.82	2.82	0.00	0.00	2.00	0	-
ADOc	117	117	116	116	117	116	0.0	0.0	0.00	0.00	0.86	0.00	0.00	1	0
ADPa	54	55	54	54	54.5	54	1.0	0.0	1.83	0.00	0.92	99.54	1.00	0.5	200.00
ADNa	24	23	26	26	23.5	26	1.0	0.0	4.26	0.00	10.10	21.06	1.00	-2.5	40.00
ADMx1	73	73	64	64	73	64	0.0	0.0	0.00	0.00	13.14	0.00	0.00	9	0
ADMx2	17	18	17	18	17.5	17.5	1.0	1.0	5.71	5.71	0.00	0.00	2.00	0	-
ADMx3	17	18	17	18	17.5	17.5	1.0	1.0	5.71	5.71	0.00	0.00	2.00	0	-
ADPm1	9	10	17	17	9.5	17	1.0	0.0	10.53	0.00	56.60	9.30	1.00	-7.5	13.33
ADPm2	29	29	40	40	29	40	0.0	0.0	0.00	0.00	31.88	0.00	0.00	-11	0
ADPm3	29	29	31	32	29	31.5	0.0	1.0	0.00	3.17	8.26	19.21	1.00	-2.5	40.00
ADPm4	15	15	15	16	15	15.5	0.0	1.0	0.00	6.45	3.28	98.39	1.00	-0.5	200.00
LVBa	78	77	79	79	77.5	79	1.0	0.0	1.29	0.00	1.92	33.66	1.00	-1.5	66.67
LVPt	103	103	103	103	103	103	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	-
LVPI2	75	75	75	75	75	75	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	-
LVPI	93	94	91	90	93.5	90.5	1.0	1.0	1.07	1.10	3.26	33.34	2.00	3	66.67
LVLa	36	35	37	37	35.5	37	1.0	0.0	2.82	0.00	4.14	34.04	1.00	-1.5	66.67
LVMx	316	315	318	317	315.5	317.5	1.0	1.0	0.32	0.31	0.63	50.00	2.00	-2	100.00
AVBa	44	44	46	46	44	46	0.0	0.0	0.00	0.00	4.44	0.00	0.00	-2	0
AVEs	28	28	27	28	28	27.5	0.0	1.0	0.00	3.64	1.80	100.91	1.00	0.5	200.00
AVPt	23	23	26	26	23	26	0.0	0.0	0.00	0.00	12.24	0.00	0.00	-3	0
AVPI	56	57	54	53	56.5	53.5	1.0	1.0	1.77	1.87	5.45	33.36	2.00	3	66.67
AVLa	36	37	34	34	36.5	34	1.0	0.0	2.74	0.00	7.09	19.32	1.00	2.5	40.00
AVMx1	37	36	38	38	36.5	38	1.0	0.0	2.74	0.00	4.03	34.02	1.00	-1.5	66.67
AVMx2	23	24	23	23	23.5	23	1.0	0.0	4.26	0.00	2.15	98.94	1.00	0.5	200.00

**Cuadro 3b.** Promedios de las medidas, valores de error y asimetría por elemento óseo de los cráneos de los adultos de *S. attenuata graffmani* analizados. DE significa desviación estándar del error de AsimedAb y el resto de las abreviaturas son las mismas del Cuadro 3a.

Medida	Xi (mm)	Xd (mm)	Ei (mm)	Ed (mm)	Er i (%)	Er d (%)	2xAsimed (%)	E/2xAsimed (%)	E total (mm)	AsimedAb (mm)	E/AsimAb (%)	DE
LDCo	51.15	51.46	0.38	0.31	0.75	0.59	1.87	37.00	0.69	-0.31	91.61	97.43
LDOc	100.21	95.38	0.35	0.46	0.35	0.49	4.89	16.04	0.81	4.83	33.29	57.36
LDPa	74.92	76.85	0.54	0.46	0.70	0.62	3.20	27.02	1.00	-1.92	61.14	62.39
LDFr	27.00	27.48	0.31	0.58	1.07	2.14	9.08	27.87	0.88	-0.48	60.38	76.09
LDNa	15.88	19.64	0.24	0.32	1.56	1.63	21.28	9.10	0.56	-3.76	18.22	30.19
LDMx	354.94	360.37	0.65	0.58	0.19	0.16	1.52	17.28	1.23	-5.42	35.92	42.72
LDPm	328.29	346.19	0.50	0.46	0.16	0.14	5.30	3.05	0.96	-17.90	6.08	5.04
ADCo	31.71	31.65	0.27	0.38	0.86	1.21	3.16	36.01	0.65	0.06	89.52	91.71
ADOc	111.25	110.75	0.35	0.27	0.32	0.24	1.39	26.45	0.62	0.50	62.53	72.87
ADPa	45.38	45.50	0.42	0.42	0.89	0.94	5.02	37.41	0.83	-0.13	81.70	86.64
ADFr	122.00	132.56	0.50	0.54	0.41	0.41	8.33	5.12	1.04	-10.56	10.24	8.41
ADNa	22.16	25.88	0.24	0.24	1.09	0.96	15.49	7.65	0.48	-3.72	15.87	20.50
ADMx1	67.71	62.46	0.19	0.31	0.29	0.50	8.46	7.48	0.50	5.25	14.73	20.01
ADMx2	17.87	17.98	0.42	0.42	2.43	2.39	5.53	34.23	0.85	-0.12	84.44	81.88
ADMx3	15.92	15.22	0.24	0.36	1.47	2.27	4.54	40.20	0.60	0.70	111.11	94.28
ADPm1	11.31	21.52	0.46	0.27	4.22	1.23	62.26	4.36	0.73	-10.21	7.22	5.81
ADPm2	26.92	37.02	0.46	0.12	1.74	0.32	31.64	3.55	0.58	-10.10	6.39	8.34
ADPm3	27.63	28.48	0.27	0.27	1.00	0.94	4.97	26.72	0.54	-0.85	55.28	78.56
ADPm4	14.19	14.90	0.23	0.42	1.67	2.90	5.78	43.45	0.65	-0.71	94.44	100.08
LVBa	74.36	74.28	0.40	0.48	0.54	0.64	1.51	40.64	0.88	0.08	88.41	83.25
LVEs	46.66	45.98	0.44	0.44	0.93	0.98	1.63	52.81	0.88	0.68	125.71	90.29
LVPl	97.12	97.44	0.32	0.56	0.34	0.59	1.14	38.97	0.88	-0.32	102.81	111.27
LVPl2	68.5	68.67	0.22	0.22	0.35	0.34	1.23	13.89	0.44	-0.17	45.45	63.72
LVPI	87.56	88.12	0.58	0.38	0.66	0.44	2.34	34.70	0.96	-0.56	75.16	72.34
LVLa	47.42	50.02	0.36	0.36	0.88	0.72	8.96	20.21	0.72	-2.6	40.30	64.50
LVMx	302.12	303.44	0.69	0.58	0.23	0.19	0.48	46.71	1.27	-1.33	110.37	73.86
AVBa	44.46	44.71	0.46	0.58	1.04	1.30	2.18	41.22	1.04	-0.25	101.90	91.34
AVEs	27.96	28.42	0.23	0.38	0.85	1.36	2.22	46.16	0.62	-0.46	126.32	99.12
AVPl	25.05	24.75	0.36	0.14	1.48	0.54	4.11	37.65	0.50	0.30	83.33	91.45
AVPI	50.24	53.02	0.38	0.52	0.76	1.01	7.89	25.33	0.90	-2.79	50.87	67.97
AVLa	39.71	40.42	0.42	0.62	1.06	1.53	8.64	24.30	1.04	-0.71	52.66	61.84
AVMx1	32.37	33.79	0.58	0.42	1.83	1.32	5.32	32.52	1.00	-1.42	73.46	67.85
AVMx2	21.08	21.30	0.32	0.12	1.52	0.60	1.63	41.48	0.44	-0.22	158.97	79.53

Cuadro 3c. Promedios de las medidas, valores de error y asimetría por elemento óseo de los cráneos de los adultos de *S. attenuata oceanica* analizados. DE significa desviación estándar del error de AsimedAb y el resto de las abreviaturas son las mismas del Cuadro 3a.

Medida	Xi (mm)	Xd (mm)	Ei (mm)	Ed (mm)	Er i (mm)	Er d (mm)	2xAsimed (%)	E/2xAsimed (%)	E total (mm)	AsimedAb (mm)	E/AsimedAb (%)	DE
LDCo	46.25	46.63	0.00	0.25	0.00	0.50	0.79	24.88	0.25	-0.38	100.00	141.42
LDOc	93.13	88.13	0.25	0.75	0.26	0.85	5.52	14.81	1.00	5	29.32	14.77
LDPa	62.13	62.50	0.25	0.50	0.44	0.76	4.00	31.17	0.75	-0.38	62.50	94.65
LDFr	25.63	30.88	0.25	0.75	1.06	2.93	15.68	26.46	1.00	-5.25	71.79	111.30
LDNa	14.25	17.50	0.50	0.50	3.58	3.23	20.15	37.59	1.00	-3.25	75.00	95.74
LDMx	319.75	323.25	0.50	1.00	0.16	0.31	1.10	37.06	1.50	-3.50	74.19	84.91
LDPm	295.38	314.38	0.75	0.25	0.26	0.08	6.25	2.74	1.00	-19	5.39	4.88
ADCo	27.50	26.63	0.50	0.25	1.72	1.06	3.18	58.17	0.75	0.88	116.67	100.00
ADOc	99.75	99.25	0.50	0.00	0.51	0.00	1.04	29.87	0.50	0.50	80.00	105.83
ADPa	39.63	39.63	0.25	0.75	0.65	1.99	7.46	18.45	1.00	0.00	48.92	44.54
ADFr	111.13	121.50	0.25	0.50	0.22	0.41	8.94	4.55	0.75	-10.38	9.19	11.91
ADNa	20.00	24.63	0.00	0.25	0.00	1.06	20.70	3.31	0.25	-4.63	7.14	14.29
ADMx1	61.13	56.50	0.75	0.50	1.24	0.88	7.78	13.48	1.25	4.63	27.14	18.88
ADMx2	17.63	17.38	0.25	0.25	1.22	1.28	4.28	25.02	0.50	0.25	66.67	115.47
ADMx3	13.75	13.13	0.50	0.25	3.72	2.00	4.60	74.57	0.75	0.63	150.00	100.00
ADPm1	9.13	19.63	0.25	0.25	2.94	1.35	73.08	3.06	0.50	-10.50	5.32	6.21
ADPm2	21.50	32.50	0.50	0.50	2.17	1.52	40.96	5.26	1.00	-11.00	10.19	9.19
ADPm3	23.00	22.75	0.50	0.00	2.17	0.00	1.10	49.46	0.50	0.25	200.00	0.00
ADPm4	11.75	11.88	0.50	0.75	4.17	6.52	3.16	75.50	1.25	-0.13	200.00	0.00
LVBa	70.38	69.63	0.25	0.25	0.35	0.34	1.78	16.66	0.50	0.75	33.33	38.49
LVEs	41.38	40.75	0.25	0.00	0.60	0.00	1.49	24.85	0.25	0.63	66.67	115.47
LVPt	94.25	94.13	0.50	0.25	0.51	0.28	1.19	58.27	0.75	0.13	116.67	100.00
LVPI2	67.13	66.63	0.25	0.25	0.35	0.36	1.47	25.00	0.50	0.50	66.67	115.47
LVPI	81.38	82.13	0.25	0.75	0.33	0.90	2.80	57.43	1.00	-0.75	114.55	99.08
LVLa	43.63	45.50	0.25	0.50	0.65	1.10	4.12	33.22	0.75	-1.88	88.89	101.84
LVMx	273.63	276.25	0.75	0.50	0.27	0.19	0.96	24.60	1.25	-2.63	49.17	12.58
AVBa	40.88	40.00	0.25	0.50	0.59	1.25	2.87	37.35	0.75	0.88	100.00	100.00
AVEs	25.63	25.75	0.25	0.00	0.98	0.00	0.49	25.25	0.25	-0.13	200	0.00
AVPt	23.63	22.75	0.75	0.50	3.35	2.11	4.02	83.02	1.25	0.88	166.67	66.67
AVPI	44.83	48.83	0.33	0.33	0.72	0.67	10.59	13.33	0.67	-4.00	27.35	34.91
AVLa	35.25	38.25	0.00	0.50	0.000	1.34	8.03	26.94	0.50	-3.00	54.55	97.35
AVMx1	29.25	29.63	0.00	0.25	0.00	0.82	5.67	8.54	0.25	-0.38	22.22	38.49
AVMx2	18.38	18.88	0.25	0.25	1.35	1.35	4.00	49.32	0.50	-0.50	100.00	115.47

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 3d. Promedios de las medidas, valores de error y asimetría por elemento óseo de los cráneos de las crías de *S. attenuata* analizados. Las abreviaturas corresponden con las de los Cuadro 3a, 3b y 3c.

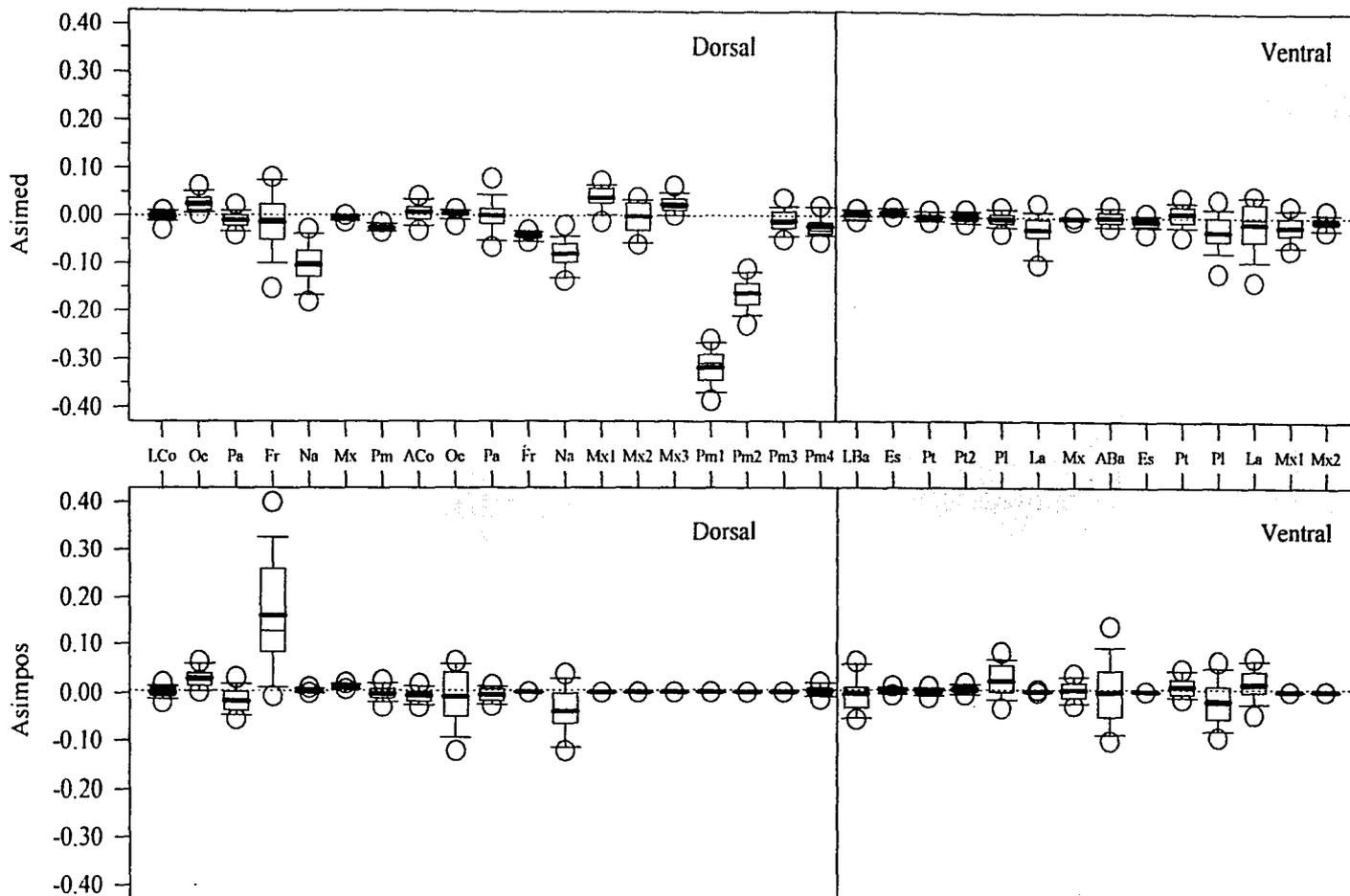
Medida	Ni (mm)	Xd (mm)	Ei (mm)	Ed (mm)	Er i (%)	Er d (%)	2xAsimed (%)	E/2xAsimed (%)	E total (mm)	AsimAb (mm)	E/AsimAb (%)	DE
LDCo	26.75	26.75	0.50	0.50	1.54	2.44	1.97	100.99	1.00	0.00	200.00	0.00
LDOc	47.50	44.00	0.00	1.00	0.00	2.64	9.59	16.22	1.00	3.5	31.11	12.57
LDPa	41.75	42.50	0.50	0.00	1.33	0.00	2.80	49.67	0.50	-0.75	100.00	141.42
LDFr	14.75	15.50	0.50	1.00	3.45	6.48	4.76	31.82	1.50	-0.75	66.67	-
LDNa	10.25	12.00	0.50	0.00	4.35	0.00	15.07	11.09	0.50	-1.75	20.00	20.00
LDMx	135	140.25	1.00	0.50	0.78	0.29	3.72	14.41	1.50	-5.25	28.57	0.00
LDPm	119	131.25	0.00	0.50	0.00	0.49	10.43	1.88	0.50	-12.25	4.00	5.66
ADCo	14.25	14.50	0.50	1.00	4.76	7.46	1.37	98.65	1.50	-0.25	200.00	0.00
ADOc	57.50	59.50	1.00	1.00	1.83	1.75	3.97	66.69	2.00	-2.00	133.33	94.28
ADFr	121.75	131.25	0.50	0.50	0.41	0.38	7.51	5.56	1.00	-9.50	11.11	15.71
ADNa	12.75	14.25	0.50	0.50	4.35	3.03	10.32	60.33	1.00	-1.50	120.00	113.14
ADMx1	32.75	34.25	0.50	0.50	1.96	1.89	4.36	50.02	1.00	-1.5	100.00	141.42
ADMx2	9.00	9.00	1.00	1.00	11.43	11.43	0.00	0.00	2.00	0.00	-	-
ADMx3	7.50	8.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.69	0.00	0.00	-0.50	0.00	-
ADPm1	5.00	11.75	0.00	0.50	0.00	5.26	78.40	4.24	0.50	-6.75	11.11	15.71
ADPm2	12.00	17.00	0.00	0.00	0.00	0.00	31.86	0.00	0.00	-5.00	0.00	0.00
ADPm3	12.25	13.00	0.50	0.00	4.76	0.00	9.11	48.81	0.50	-0.75	100.00	141.42
ADPm4	7.25	7.25	0.50	0.50	7.69	7.69	0.00	-	1.00	0.00	-	-
LVBa	31.25	33.25	0.50	0.50	2.22	1.18	6.26	26.93	1.00	-2.00	53.33	18.86
LVEs	23.00	23.75	1.00	0.50	4.61	2.86	2.56	34.21	1.50	-0.75	-	-
LVPt	46.75	46.25	0.50	0.50	1.41	1.41	0.87	0.00	1.00	0.50	-	-
LVPI2	21.5	21.00	1.00	0.00	4.65	0.00	2.35	98.84	1.00	0.50	200	-
LVP1	80.75	80.75	0.50	0.50	0.64	0.59	1.86	33.03	1.00	0.00	66.67	0.00
LVL a	43.50	48.75	0.00	0.50	0.00	0.99	11.64	6.90	0.50	-5.25	14.29	20.20
LVMx	112.00	112.25	0.00	0.50	0.00	0.36	0.18	0.00	0.50	-0.25	200.00	0.00
AVBa	19.75	20.75	0.50	0.50	2.04	1.96	5.23	50.02	1	-1	100.00	141.42
AVEs	11.5	12.50	0.00	0.00	0.00	0.00	8.71	0.00	0.00	-1.00	0	0.00
AVPt	12.50	12.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.76	0.00	0.00	0.50	0.00	-
AVPI	22.75	23.00	0.50	1.00	1.59	5.04	1.75	98.28	1.50	-0.25	200.00	-
AVLa	18.25	18.75	0.50	0.50	3.22	3.22	2.32	0.00	1.00	-0.50	-	-
AVMx1	11.25	12.00	0.50	0.00	4.00	0.00	5.66	35.33	0.50	-0.75	66.67	-
AVMx2	8.00	8.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	-	-

## Distribución de la asimetría craneal

En la distribución de la Asimed por elementos óseos de los 32 cráneos de *Stenella attenuata* se pueden observar promedios negativos en la mayoría de los casos. La mayor Asimed correspondió a las medidas: largo dorsal de los frontales y nasales (LDFr, LDNa); ancho dorsal de los frontales, nasales y premaxilares uno y dos (ADFr, ADNa, ADPm1, ADPm2); largo ventral de los lacrimales (LVL<sub>a</sub>) y ancho ventral de los palatinos, lacrimales, y maxilar uno ventral (AVPI, AVL<sub>a</sub>, AVM<sub>x1</sub>). En los 33 elementos óseos medidos aparecen pocos valores positivos como son: largo dorsal del occipital, ancho dorsal del maxilar uno y tres y ancho ventral del pterigoide (LDOc, AVM<sub>x1</sub>, AVM<sub>x3</sub>, AVPt). A excepción de los casos mencionados el resto de los promedios de las medidas son muy cercanos a cero. La mayoría de las medidas de la parte dorsal del cráneo tienen promedios de Asimed negativos en comparación con la parte ventral (Figura 9 superior).

En la Asimpos el largo dorsal del occipital y del frontal (LDOc y LDFr), el largo ventral del palatino (LVPI) y el ancho ventral del pterigoide y lacrimal (AVPt y AVL<sub>a</sub>) tienen valores positivos y por lo tanto un mayor desarrollo del lado izquierdo. Con promedios negativos de Asimpos se tienen las medidas: largo dorsal del parietal y premaxilar (LDPa, LDPm), ancho dorsal del cóndilo, del occipital, parietal y nasal (ADCo, ADOc, ADPa y ADNa), largo ventral del palatino (LVPI) y ancho ventral del pterigoide y lacrimal (AVPt y AVL<sub>a</sub>). A excepción de cinco casos de Asimpos (LDFr, ADOc, ADNa, LVPI y AVPI) el resto de las medidas tienen promedios muy cercanos a cero (Figura 9 inferior).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

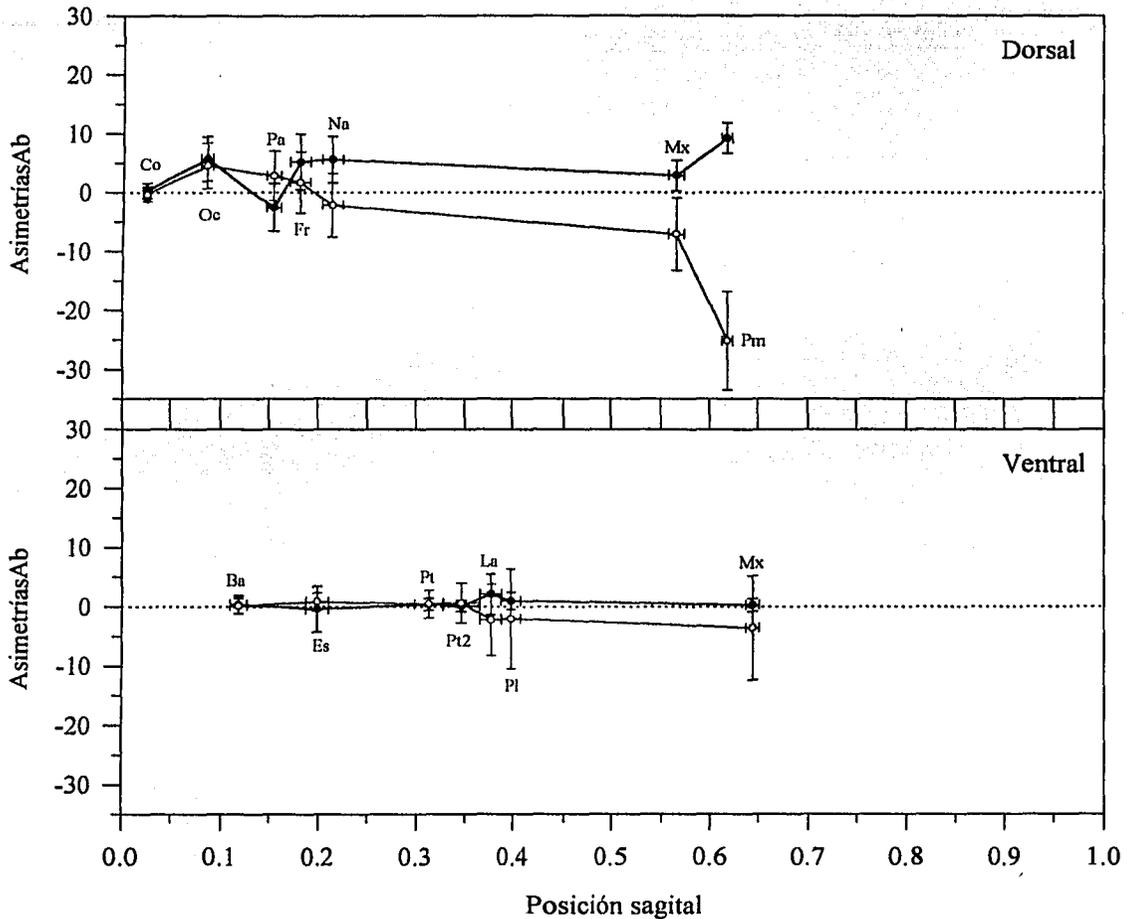
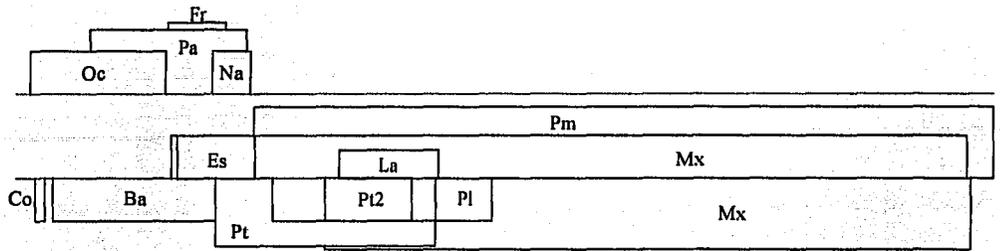


**Figura 9.** Diagramas de caja de la variación en las asimetrías de medida (Asimed) y de posición (Asimpos) por elementos óseos de los cráneos examinados. En las cajas se indican el promedio (línea gruesa), la desviación estándar y los círculos del nivel de confianza del 95%. La línea punteada señala el valor cero de asimetría. Las abreviaturas de los huesos corresponden a las del Apéndice 1.

De la comparación entre la  $\text{AsimposAb}$  y la  $\Sigma\text{AsimedAb}$  se observa una mayor asimetría en la región dorsal del cráneo con respecto a la ventral (Figura 10 superior). En el dorso del cráneo la  $\Sigma\text{AsimedAb}$  aumenta hacia la parte anterior, esto es, en los huesos largos como el maxilar y premaxilar la asimetría aumenta. Entre la  $\text{Asimpos}$  y la  $\Sigma\text{AsimedAb}$  se observa como esta última parece ser el reflejo de la  $\text{AsimposAb}$  sobre todo a partir del tercer elemento óseo (parietal). Esto indica que mientras se acumula la  $\Sigma\text{AsimedAb}$  hacia los valores negativos, la  $\text{AsimposAb}$  aumenta hacia el lado contrario (Figura 10 superior). En la parte ventral del cráneo no se detectan asimetrías tan marcadas; sólo en el lacrimal, el palatino y el maxilar parece presentarse la contraposición de asimetrías detectada en la parte dorsal (Figura 10 inferior).

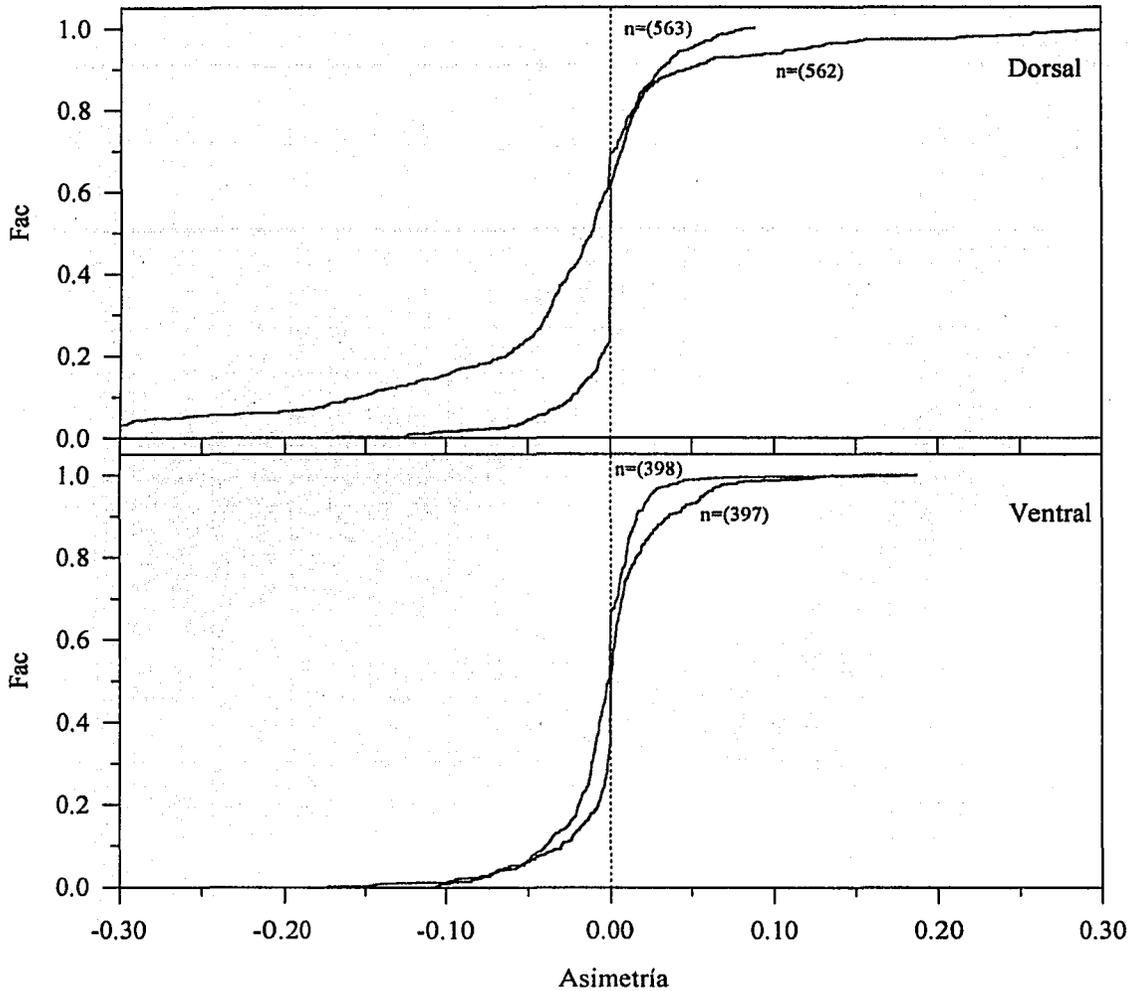
Los dos tipos de asimetrías relativas ( $\text{Asimpos}$  y  $\text{Asimed}$ ) y sus frecuencias acumuladas relativas muestran en la parte dorsal del cráneo una asimetría direccional; esta asimetría está representada por la separación de las curvas del valor cero de asimetría (Figura 11 superior). La región ventral del cráneo muestra una asimetría fluctuante apreciada por la distribución de las curvas alrededor de cero (Figura 11 inferior).

El análisis de las asimetrías absolutas y las proporciones largo/ancho de los huesos muestra en la parte dorsal dos tendencias generales (Figura 12 superior izquierda). 1) En la  $\text{AsimposAb}$  al aumentar la proporción largo/ancho, la asimetría del largo de los huesos tiende a incrementarse. La  $\text{AsimposAb}$  de los largos es mayor en comparación con la  $\text{AsimposAb}$  de los anchos. 2) Existe una relación inversa de los elementos óseos en la  $\text{AsimedAb}$  dorsal, esto es, con la disminución de las proporciones largo/ancho, la asimetría tiene valores negativos. Este comportamiento es más marcado para la asimetría de los largos de los huesos (Figura 12 superior derecha). Para la  $\text{AsimposAb}$  y la  $\text{AsimedAb}$  ventrales no se observa ninguna tendencia o relación entre los elementos óseos; sólo se observan altas desviaciones estándar en el lacrimal y el escamoso (Figura 12 inferior). La alta variación del lacrimal puede ser el resultado de su irregularidad en forma y tamaño.



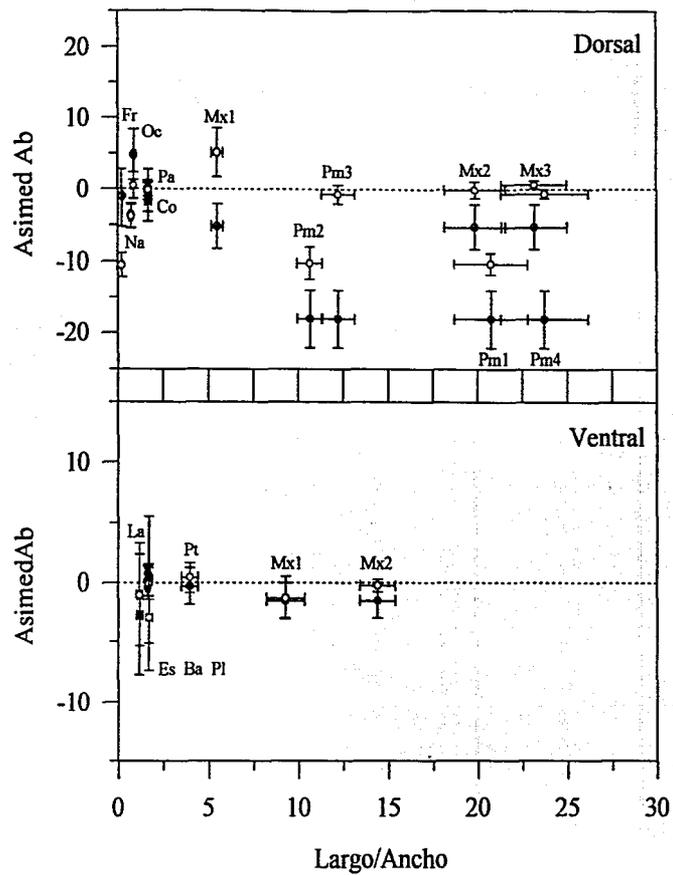
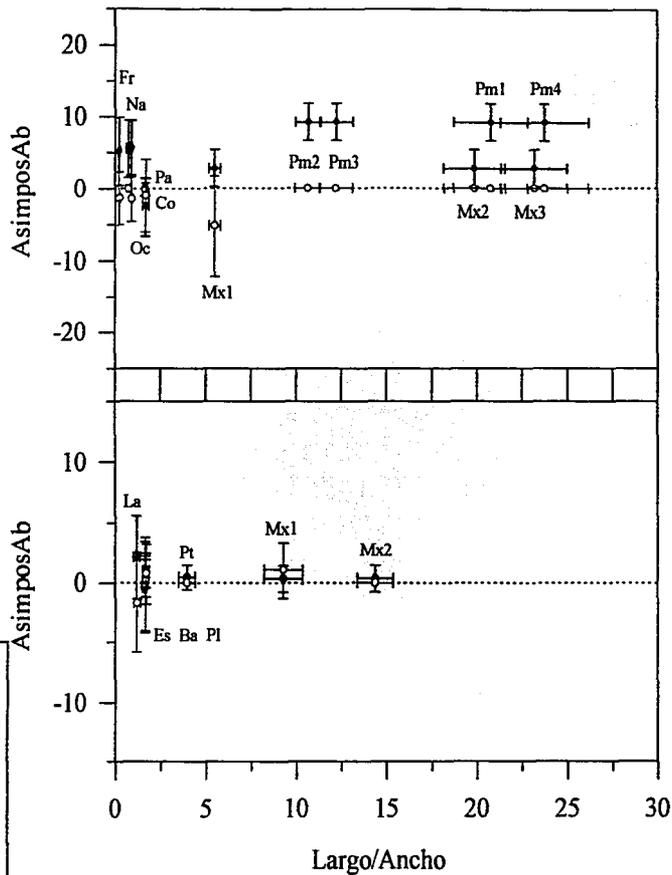
**Figura 10.** Promedio de las longitudes de  $AsimosAb$  y  $\Sigma AsimedAb$  en los ejemplares examinados. En verde está el  $AsimosAb$ , en rojo la  $\Sigma AsimedAb$  y las barras indican la desviación estándar. En la parte superior está un diagrama con la ubicación de los elementos óseos con la misma escala que las gráficas inferiores. Las abreviaturas de los huesos corresponden a las indicadas en el Apéndice I.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



**Figura 11.** Frecuencias acumuladas de Asimpos (verde) y Asimed (rojo) en todos los ejemplares examinados. Los valores indican el número de datos que forman cada curva; la gráfica superior corresponde a la parte dorsal del cráneo y la gráfica inferior a la parte ventral.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



**Figura 12.** Perfiles promedio de la AsimposAb y la AsimedAb de los largos y anchos de los elementos óseos con sus proporciones Largo/Ancho. El color verde corresponde a los largos y el rojo a los anchos; las dos gráficas superiores son de la parte dorsal del cráneo y las gráficas inferiores corresponden a la región ventral. Las barras indican la desviación estándar.

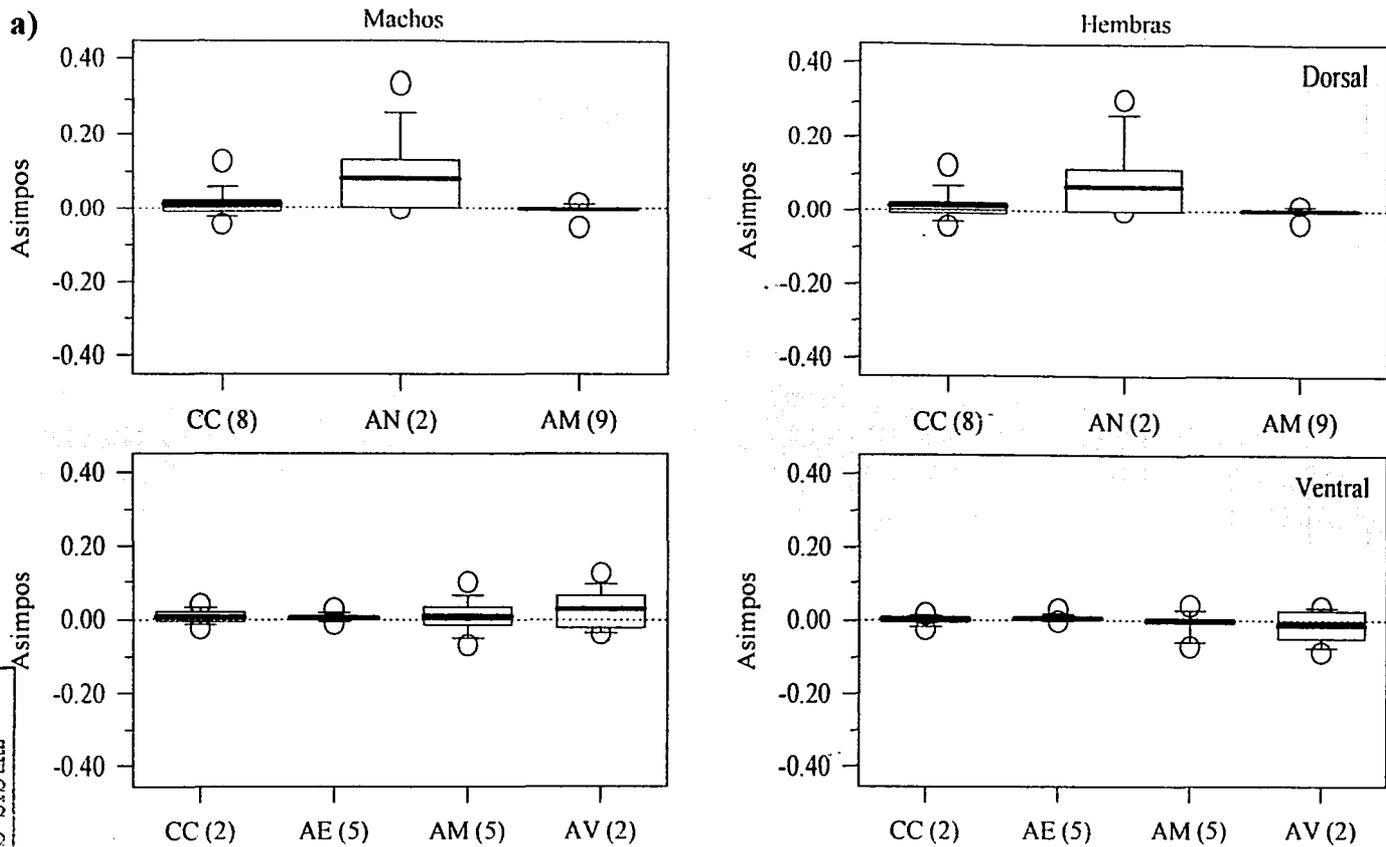
El aparato nasal de machos y hembras de *S. attenuata* tiene una asimetría de posición direccional hacia el lado izquierdo. A diferencia de esto, el resto de los aparatos funcionales presentan una asimetría de tipo fluctuante con promedios cercanos a cero (Figura 13a superior). En el caso del aparato masticador dorsal de los machos se presenta una variación ligeramente mayor en comparación con las hembras. Para el aparato de la visión existen diferencias entre sexos; en las hembras el promedio es negativo y en los machos es positivo (Figura 13a inferior).

La Asimed por aparatos es esencialmente igual para hembras y machos. La caja craneana dorsal y ventral, el aparato ecolocalizador y el aparato masticador ventral presentan asimetría fluctuante. El aparato nasal, el aparato masticador dorsal y el aparato de la visión tienen una asimetría direccional negativa (Figura 13 b). En cuanto a la AsimposAb y a la AsimedAb los aparatos presentan los mismos patrones que las asimetrías relativas pero con una escala diferente (Figura 13c y 13d).

En el análisis de varianza de la Asimpos y Asimed por aparatos no se encontró ninguna relación de la asimetría con el sexo o la subespecie ( $F > 0.05$ ). El único caso donde parece haber una ligera asociación es en la Asimed de la caja craneana ventral con la subespecie ( $F = 0.054$ ). No fue posible realizar un análisis de varianza de la asimetría con la edad debido a que prácticamente todas las hembras pertenecieron a una sola categoría (C2: subadultos).

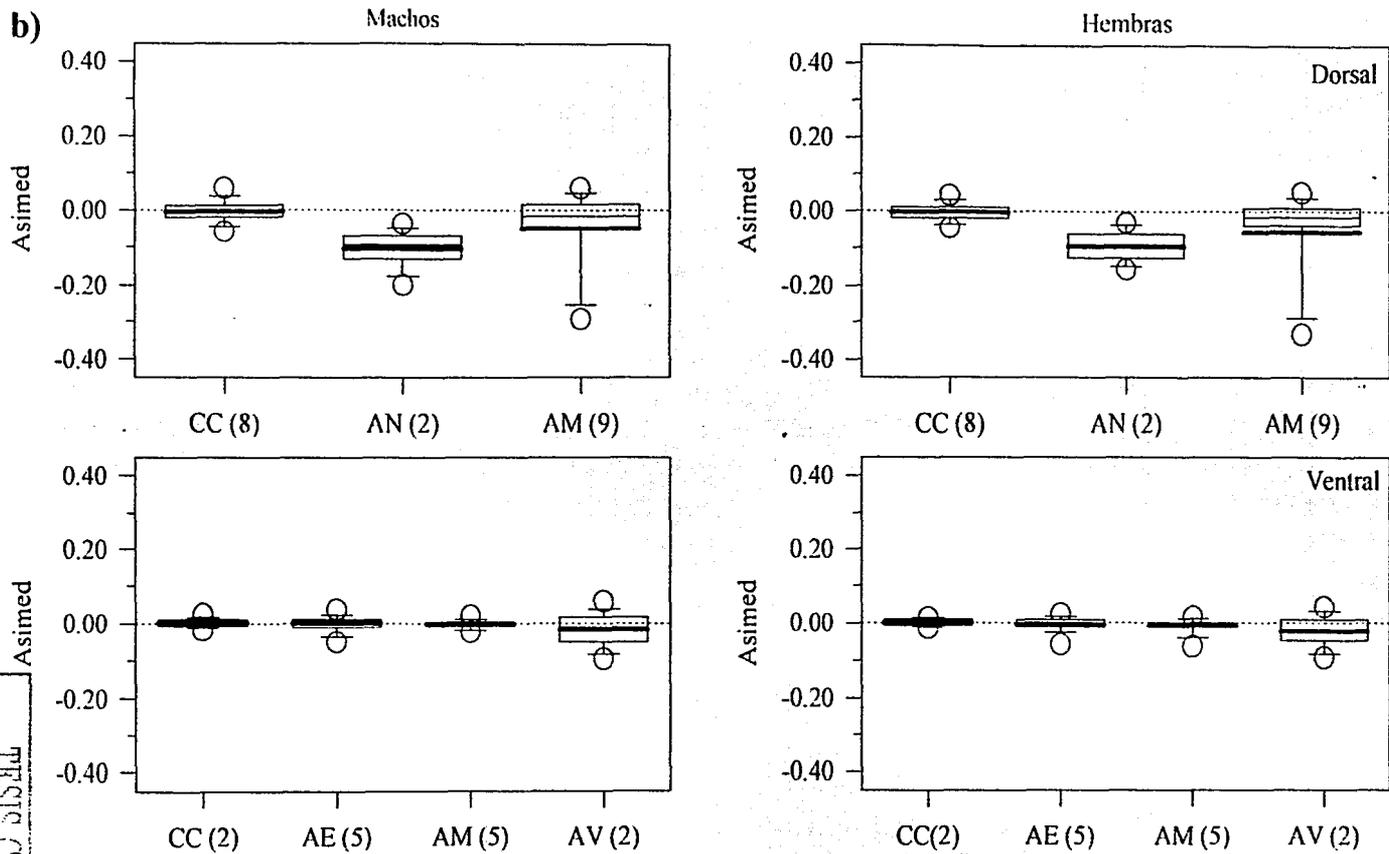
La comparación entre las asimetrías fluctuante y direccional de la Asimpos por aparatos indica una relación directa entre estas asimetrías. La asimetría direccional de Asimpos puede ser negativa o positiva. No se observan diferencias entre sexos con excepción de los aparatos masticador ventral y de la visión (AMV y AV); la Asimpos tiene direccionalidad diferente para machos y hembras, positiva para machos y negativa para hembras (Figura 14 superior). En la Asimed se observa una relación de asimetrías direccional y fluctuante similar a la de Asimpos pero con dos particularidades: 1) No hay valores positivos de Asimed altos y 2) Un valor extremo de Asimed, en el aparato nasal, presenta una asimetría fluctuante relativamente baja, esto es, la relación es una campana que inicialmente se ajustó con una regresión de orden 2 (Figura 14 inferior).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

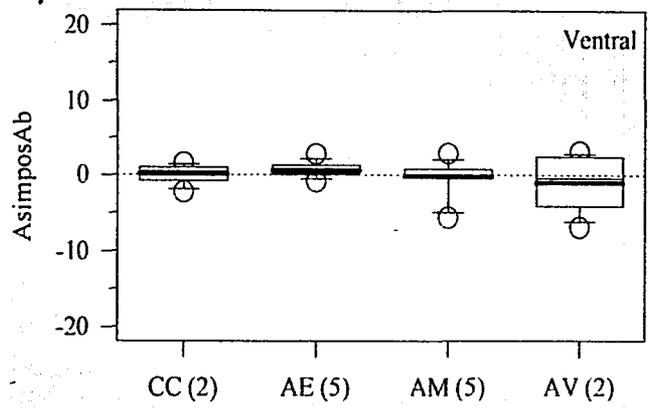
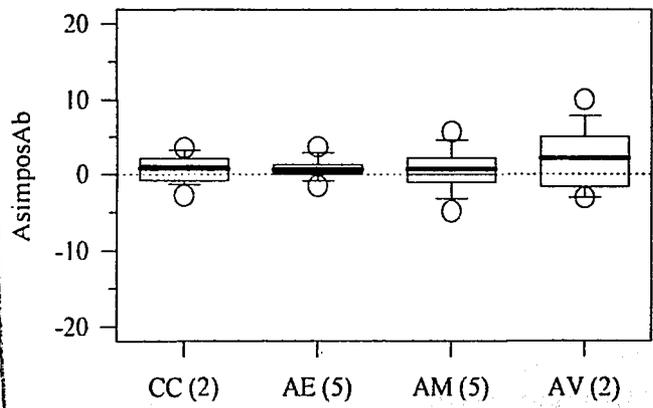
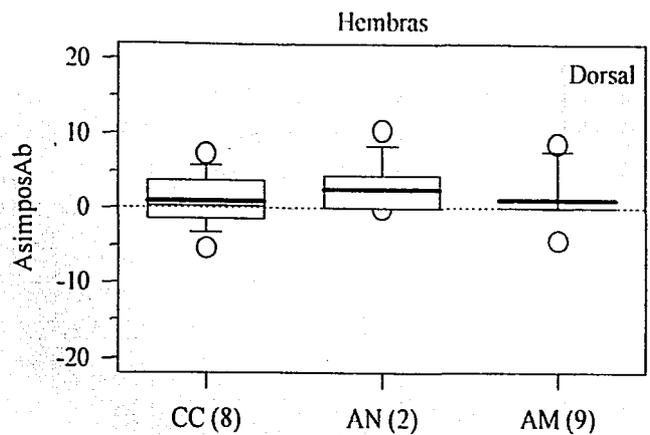
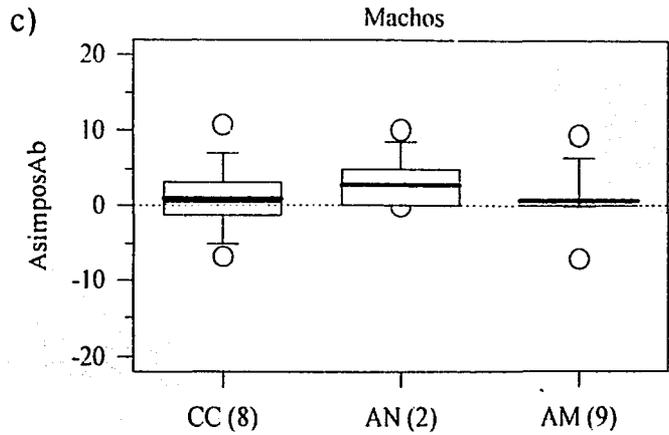


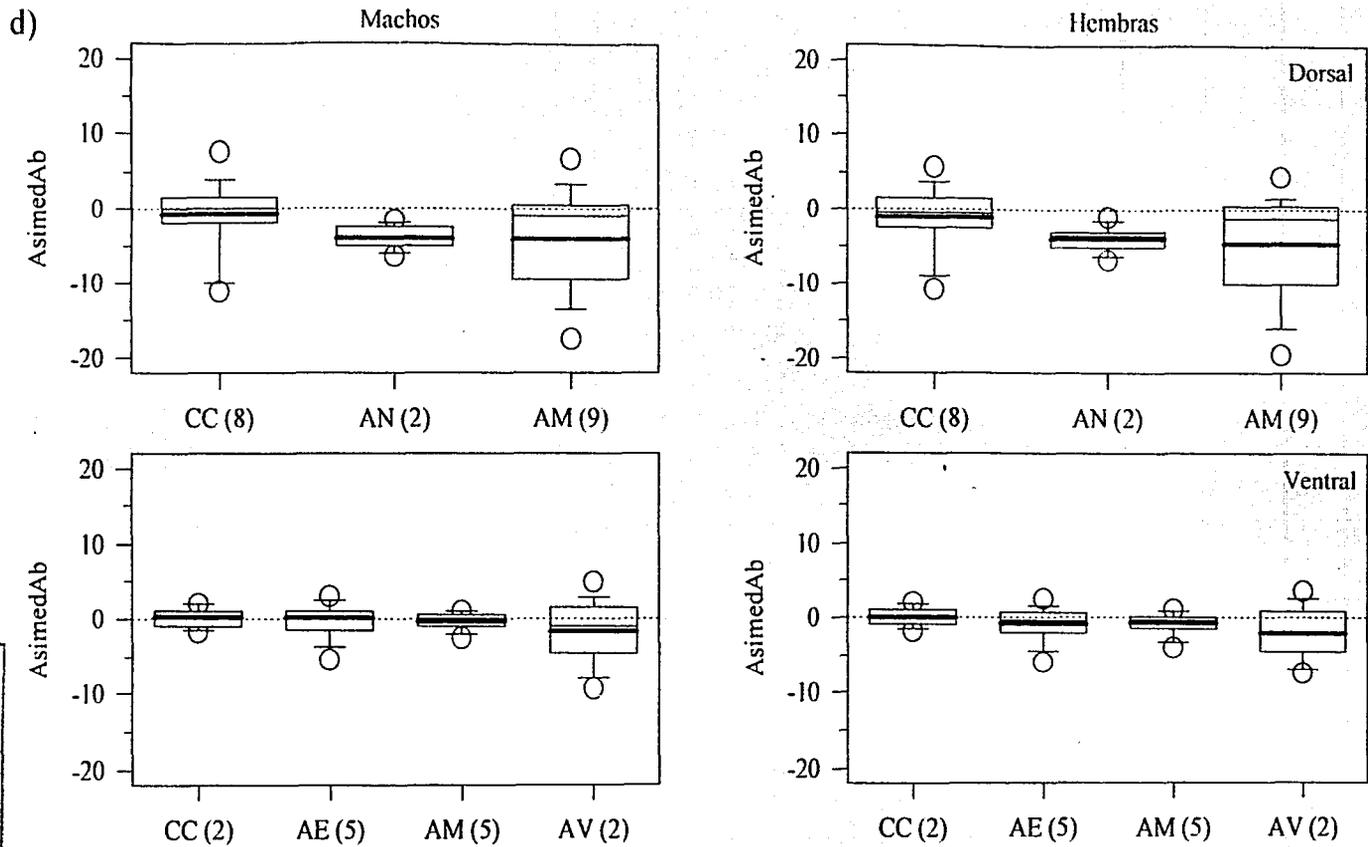
**Figura 13.** (Páginas siguientes). Diagramas de caja de la variación en la Asimpos (a). Asimed (b). AsimposAb (c) y AsimedAb (d) de los aparatos craneales de machos y hembras de *S. attenuata*. CC significa caja craneana. AN aparato nasal, AM aparato masticador, AE aparato ecolocalizador y AV aparato de la visión. De lado izquierdo aparecen los machos, a la derecha las hembras, en la parte superior la región dorsal del cráneo y en la inferior la zona ventral. En las cajas se indica el promedio (línea gruesa), la barra de desviación estándar y los círculos del nivel de confianza del 95%. La línea punteada señala el valor cero de asimetría y los número entre paréntesis el número de medidas o elementos óseos considerados dentro de cada aparato.

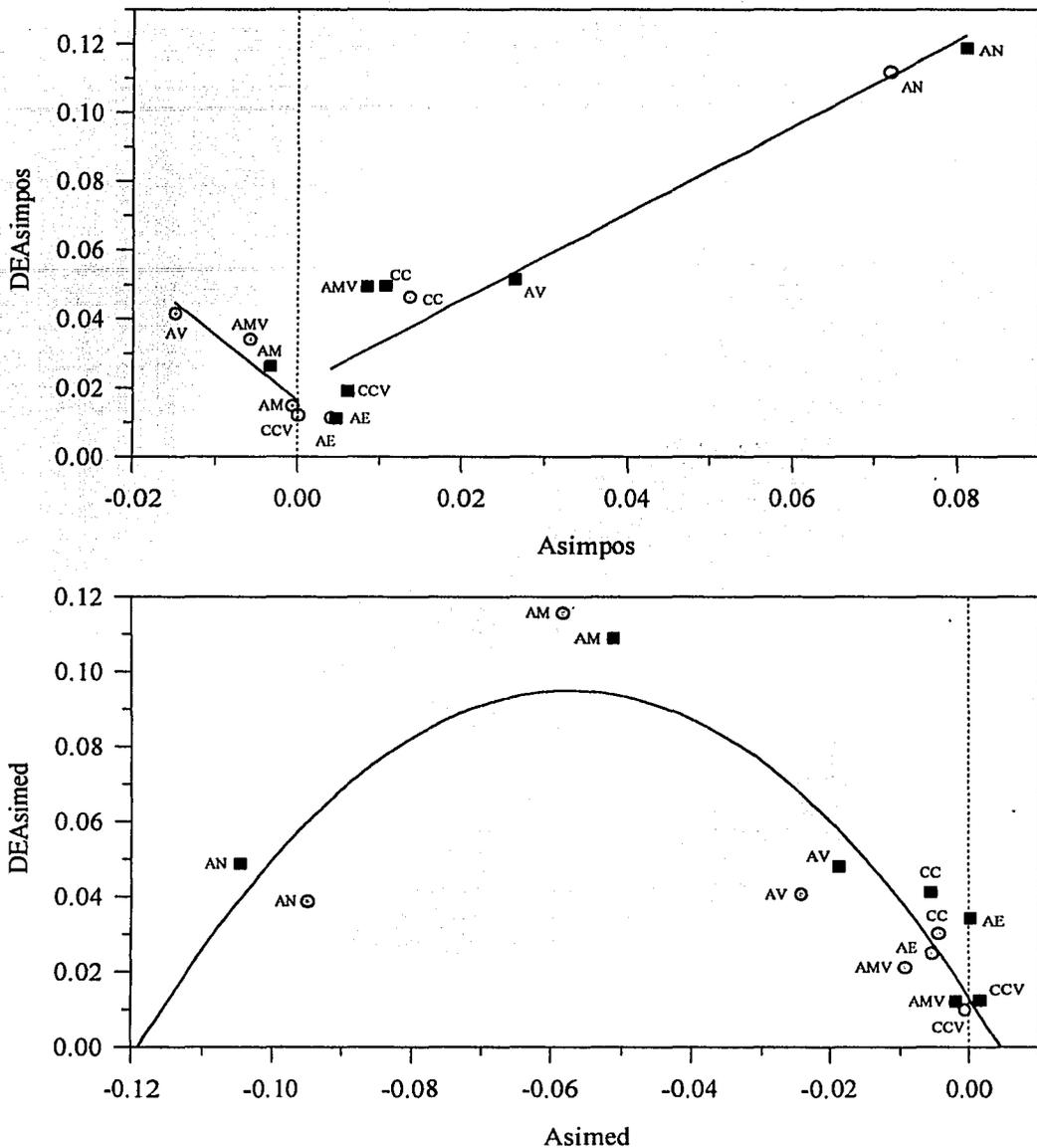
TESIS CON  
 FALTA DE ORIGEN



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN







**Figura 14.** Relación de la asimetría fluctuante y direccional, medidas como la desviación estándar y la asimetría relativa respectivamente, por aparatos funcionales. Los cuadros negros indican los aparatos craneales de los machos y los círculos grises los aparatos de las hembras. Las líneas en la gráfica de Asimpos indican regresiones de primer orden para las asimetrías direccionales negativa y positiva. La parábola en la gráfica de Asimed muestra la regresión de segundo orden. CC significa caja craneana, AN aparato nasal, AM aparato masticador, CCV caja craneana ventral, AE aparato ecolocalizador, AMV aparato masticador ventral y AV aparato de la visión.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

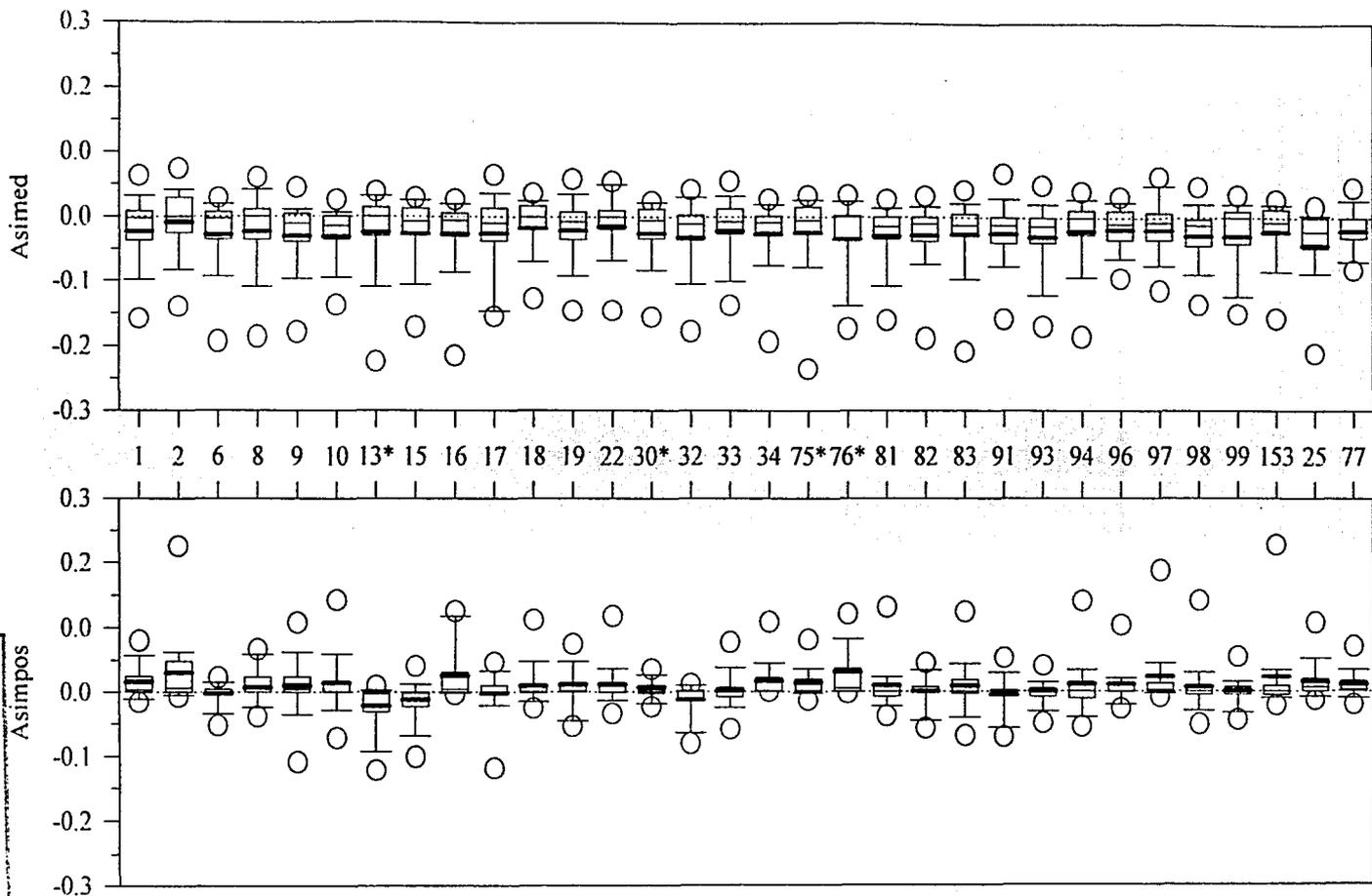
## Niveles de asimetría craneal

La asimetría de medición de los ejemplares, indicada por la barra de desviación estándar, indica en general el mayor crecimiento de los huesos del lado derecho del cráneo (Figura 15 superior). Los ejemplares FCMM0017, FCMM0076, FCMM0093 y FCMM0099 muestran una mayor Asimed en comparación con el resto de los individuos. En la Asimpos no se detecta ninguna tendencia, sólo se observa que es menor en comparación con la Asimed. La mayor parte de los promedios de Asimpos son positivos y cercanos a cero; excepciones a esta observación son los ejemplares FCMM0013, FCMM0015 y FCMM0032. Los promedios relativos más grandes corresponden a los cráneos FCMM0013, FCMM0016 y FCMM0076 (Figura 15 inferior).

Al analizar las desviaciones estándar de Asimed y Asimpos como medida de asimetría fluctuante no se detecta ningún patrón entre sexos o crías y el resto de los ejemplares, es decir, no parece existir una diferenciación en la asimetría craneal de acuerdo con el sexo y las categorías de edad. Los valores de asimetría se concentran entre 0.025 y 0.06 para Asimpos y entre 0.06 y 0.085 para Asimed. Los cráneos con menor asimetría son el FCMM0093 y el FCMM0077 y con mayor asimetría el FCMM0094, FCMM0097 y FCMM0153 (Figura 16 superior).

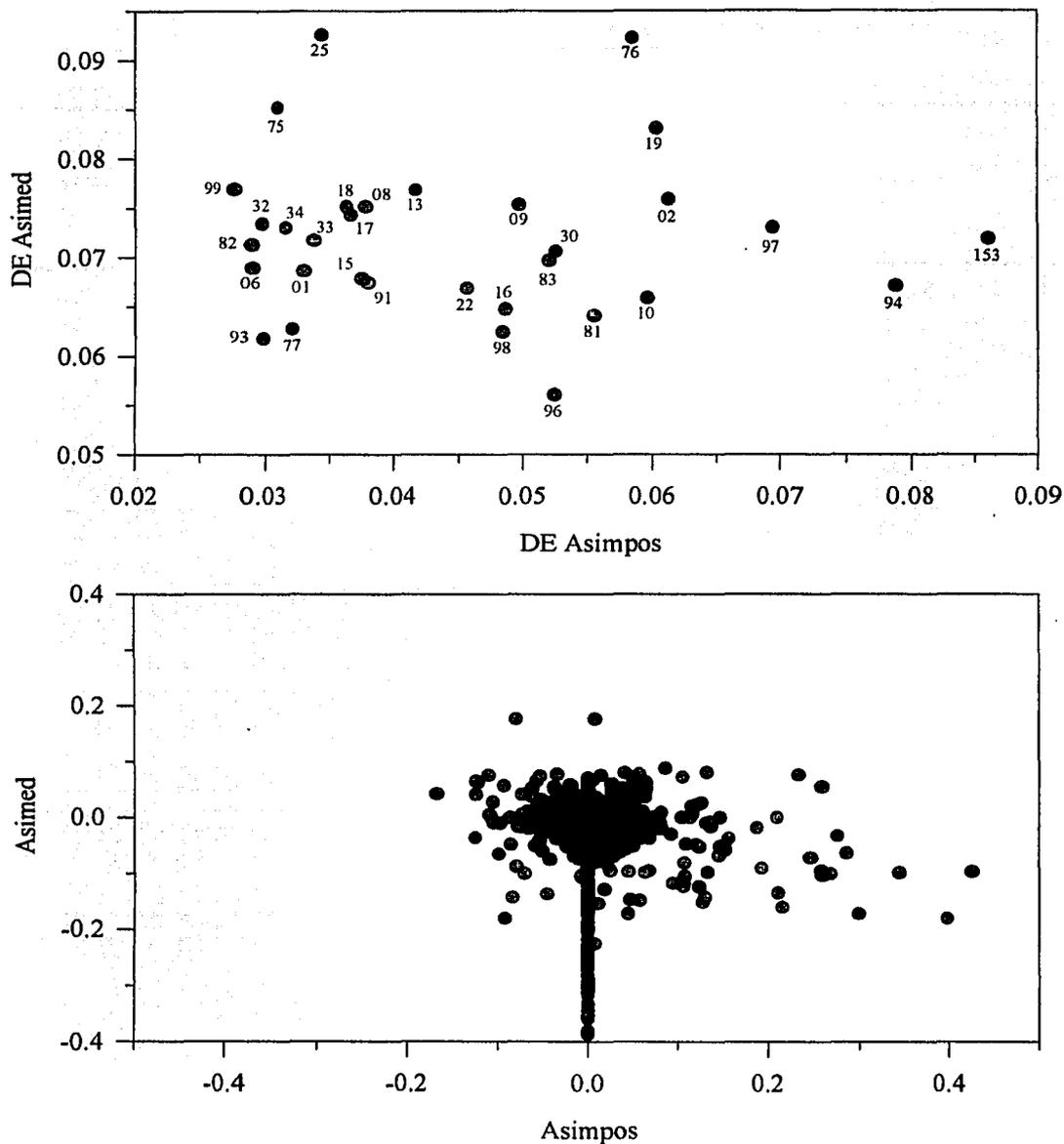
La comparación de los valores de Asimpos y Asimed de cada medida muestra tres agrupaciones de puntos. La primera de ellas ocurre alrededor de cero e indica una asimetría de tipo fluctuante; la segunda se sitúa entre los valores positivos de Asimpos y los negativos de Asimed lo cual muestra el carácter direccional de la asimetría. El tercer grupo de puntos se localiza a lo largo del valor cero para Asimpos y los valores negativos para Asimed (Figura 16 inferior). Estas tres agrupaciones muestran dos cosas importantes: 1) el mayor desarrollo de los elementos óseos del lado derecho y su posición más adelantada y 2) el menor desarrollo de algunos huesos del lado izquierdo y su posición más atrasada. Al tener en cuenta el uso de la misma escala para Asimed y Asimpos se observa que la variación en la Asimpos es mayor. En cuanto a la distinción entre hembras, machos, individuos de sexo desconocido y crías a estas últimas les corresponde la menor variación en la asimetría por medidas.

Del análisis de las asimetrías globales entre sexos se detecta una mayor Asimpos en los machos en comparación con las hembras y los delfines oceánicos. Las crías presentan el mayor valor de Asimpos (0.0130; Cuadro 4). En cuanto a la Asimed se tiene que para las cinco categorías los valores fluctúan entre  $-0.0220$  y  $-0.0326$  lo que indica de nuevo una tendencia hacia la asimetría direccional. El valor menor de Asimed corresponde a los machos y el menor a las crías.



TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN

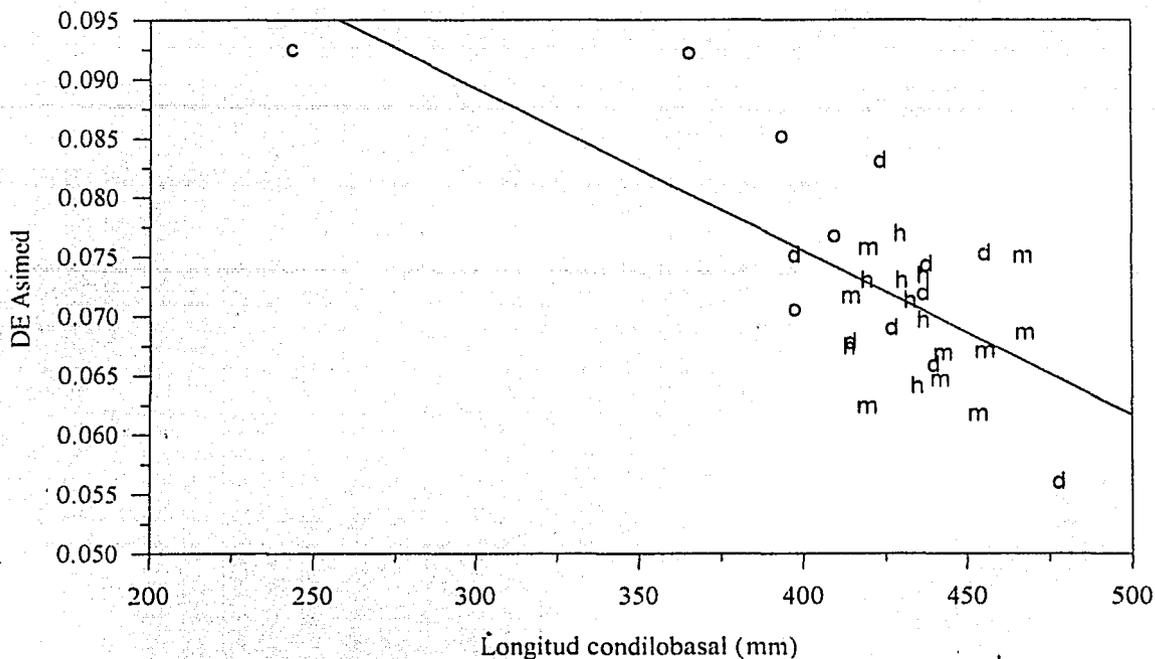
**Figura 15.** Diagramas de caja de la variación en las asimetrías de medida (Asimed) y de posición (Asimpos) de los cráneos examinados. En las cajas se indican: el promedio (línea gruesa), la desviación estándar y los círculos del nivel de confianza del 95%. La línea punteada señala el valor cero de asimetría. los números del eje X los últimos dígitos del número de catálogo de los cráneos y los asteriscos los ejemplares oceánicos.



**Figura 16.** Relación entre los niveles de asimetría fluctuante medidos como la desviación estándar (DE) de la asimetría (superior). Relación entre las asimetrías de medida y de posición individuales (inferior). En azul claro, machos; en rosa, hembras; en rojo, individuos de sexo desconocido; en azul marino las formas oceánicas; en verde las crías. Los números de la gráfica superior corresponden a los últimos dígitos del número de catálogo de cada cráneo.

**Cuadro 4.** Valores globales de asimetrías craneales y sus desviaciones estándar (DE) de *S. attenuata*.

<b>Ejemplar</b>	<b>Asimpos</b>	<b>Asimed</b>	<b>DE Asimpos</b>	<b>DE Asimed</b>
<b>Machos costeros</b>				
FCMM0001	0.0157	-0.0226	0.0331	0.0686
FCMM0002	0.0296	-0.0081	0.0613	0.0758
FCMM0008	0.0076	-0.0231	0.0379	0.0751
FCMM0016	0.0253	-0.0263	0.0487	0.0647
FCMM0022	0.0117	-0.0148	0.0457	0.0669
FCMM0033	0.0017	-0.0214	0.0338	0.0717
FCMM0093	0.0000	-0.0307	0.0298	0.0618
FCMM0094	0.0115	-0.0209	0.0789	0.0671
FCMM0098	0.0070	-0.0292	0.0485	0.0624
<b>Global</b>	<b>0.0121</b>	<b>-0.0220</b>	<b>0.0489</b>	<b>0.0678</b>
<b>Hembras costeras</b>				
FCMM0032	-0.0128	-0.0330	0.0297	0.0734
FCMM0034	0.0162	-0.0272	0.0316	0.0730
FCMM0081	0.0095	-0.0304	0.0556	0.0641
FCMM0082	0.0006	-0.0290	0.0289	0.0713
FCMM0083	0.0089	-0.0274	0.0520	0.0696
FCMM0091	-0.0060	-0.0256	0.0381	0.0674
FCMM0097	0.0229	-0.0196	0.0694	0.0730
FCMM0099	0.0002	-0.0303	0.0277	0.0769
<b>Global</b>	<b>0.0053</b>	<b>-0.0277</b>	<b>0.0451</b>	<b>0.0703</b>
<b>Desconocidos costeros</b>				
FCMM0006	-0.0025	-0.0283	0.0290	0.0690
FCMM0009	0.0102	-0.0311	0.0497	0.0753
FCMM0010	0.0148	-0.0318	0.0596	0.0659
FCMM0015	-0.0123	-0.0264	0.0376	0.0678
FCMM0017	-0.0023	-0.0263	0.0368	0.0743
FCMM0018	0.0096	-0.0173	0.0364	0.0751
FCMM0019	0.0115	-0.0211	0.0603	0.0831
FCMM0096	0.0109	-0.0191	0.0525	0.0561
FCMM0153	0.0224	-0.0232	0.0860	0.0719
<b>Global</b>	<b>0.0068</b>	<b>-0.0249</b>	<b>0.0527</b>	<b>0.0702</b>
<b>Oceánicos</b>				
FCMM0013	-0.0224	-0.0246	0.0418	0.0768
FCMM0030	0.0071	-0.0260	0.0525	0.0706
FCMM0075	0.0139	-0.0246	0.0310	0.0852
FCMM0076	0.0300	-0.0347	0.0584	0.0923
<b>Global</b>	<b>0.0074</b>	<b>-0.0275</b>	<b>0.0503</b>	<b>0.0808</b>
<b>Crias</b>				
FCMM0025	0.0153	-0.0447	0.0344	0.0926
FCMM0077	0.0108	-0.0209	0.0323	0.0627
<b>Global</b>	<b>0.0130</b>	<b>-0.0326</b>	<b>0.0331</b>	<b>0.0791</b>
<b>Global</b>	<b>0.0084</b>	<b>-0.0256</b>	<b>0.0485</b>	<b>0.0715</b>



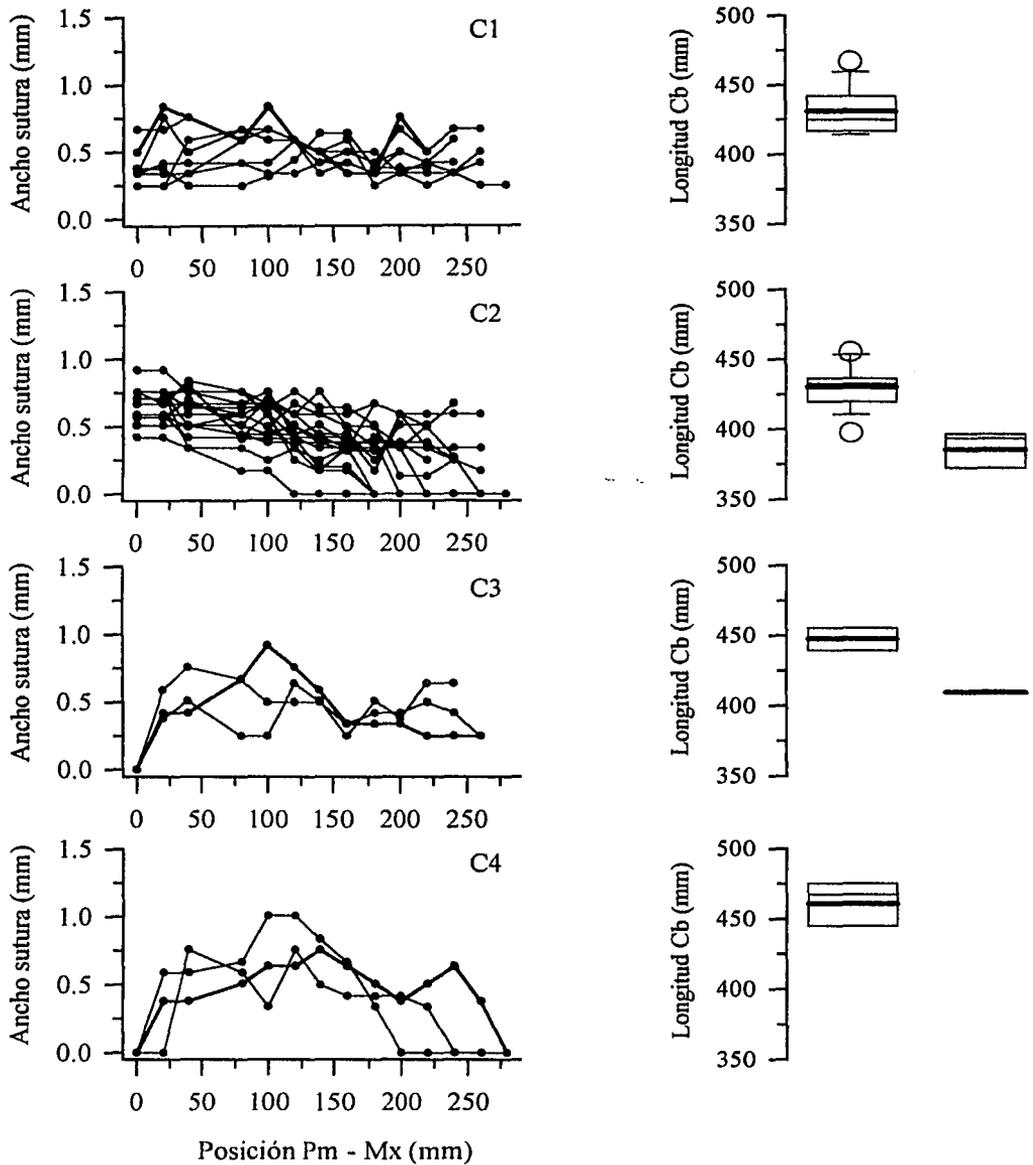
**Figura 17.** Relación entre la longitud condilobasal y la asimetría fluctuante medida como la desviación estándar de la Asimed. La línea negra indica la regresión de primer orden. La abreviatura c significa crias; m, machos; h, hembras; o, oceánicos y d, indeterminados.

Se detectan dos tendencias entre la desviación estándar de la Asimed, que es una medida de asimetría fluctuante en el tamaño de los huesos, y la longitud condilobasal (LCb). La primera, indica una disminución de la asimetría fluctuante con el aumento en la longitud condilobasal del cráneo. La segunda tendencia muestra entonces una separación de los ejemplares en tres grupos. En el primer cúmulo, se observan los machos costeros en el extremo de mayor longitud condilobasal sobrelapados con las hembras costeras y los animales costeros de sexo indeterminado. Mayores niveles de asimetría fluctuante se observan en los ejemplares oceánicos y aún más en la única cría de la muestra que tiene el valor más pequeño de LCb. En suma, la asimetría fluctuante disminuye con el grado de crecimiento y esto parece valer dentro de la forma costera y entre la forma oceánica y costera.

## Asimetría y categorías de edad

La relación de la abertura de las suturas maxilar-premaxilar con la longitud del rostro permitió establecer cuatro categorías de edad para los ejemplares analizados: C1, C2, C3 y C4 (Figura 18, Cuadro 5). En la categoría C1 (juveniles) se observó que la abertura de las suturas a lo largo del rostro comprendió entre 0.25 y 0.75 mm; en la C2 (subadultos), el grosor de las suturas presentó valores entre 0.5 y 1.0 mm y en la mayoría de los ejemplares se detectó el cierre de las suturas hacia la parte distal del rostro. La categoría C3 (adultos) se caracterizó por presentar suturas cerradas en la base del rostro y en la categoría C4 (adultos) las suturas estuvieron cerradas tanto en la base como en la punta del rostro (Figura 18). La comparación del promedio de la longitud condilo basal de las categorías C1 (425 mm), C2 (425 mm), C3 (450 mm) y C4 (465 mm) con la curva de ajuste muestra que los individuos analizados tienen más de cuatro estrias dentarias (Figura 19).

Al analizar la asimetría con respecto a las categorías de edad obtenidas no se observa ninguna relación (Figuras 20 y 21). En las asimetrías relativas se aprecia que la Asimed presenta, en todas las categorías, promedios negativos y valores mayores con respecto a la Asimpos. Los promedios de la Asimpos son muy cercanos a cero. En las asimetrías absolutas la categoría de las crías tiene poca variación y las categorías C1, C2, C3 y C4 muestran mayor variación. En la Asimed y la AsimedAb dorsales así como en la AsimposAb ventral se detecta un ligero aumento de la asimetría con la edad.



**Figura 18.** Categorías de edad a las que pertenecen los cráneos de *S. attenuata* medidos. De arriba abajo se tienen C1: categoría 1 (juveniles), C2: categoría 2 (subadultos) C3: categoría 3 (adultos) y C4: categoría 4 (adultos). Los diagramas de caja indican la longitud del rostro, la barra de desviación estándar y los círculos del nivel de confianza del 95%. Las líneas azules distinguen a las formas costeras.

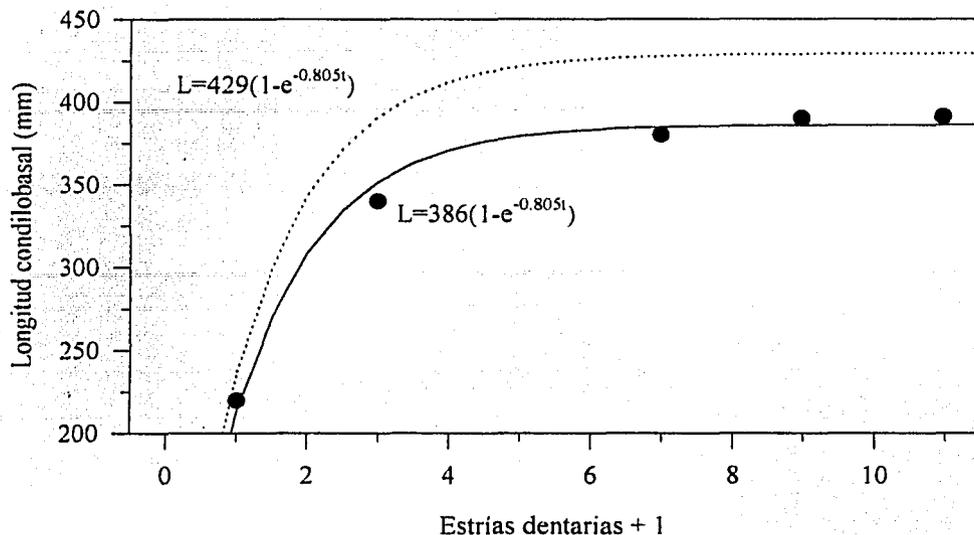
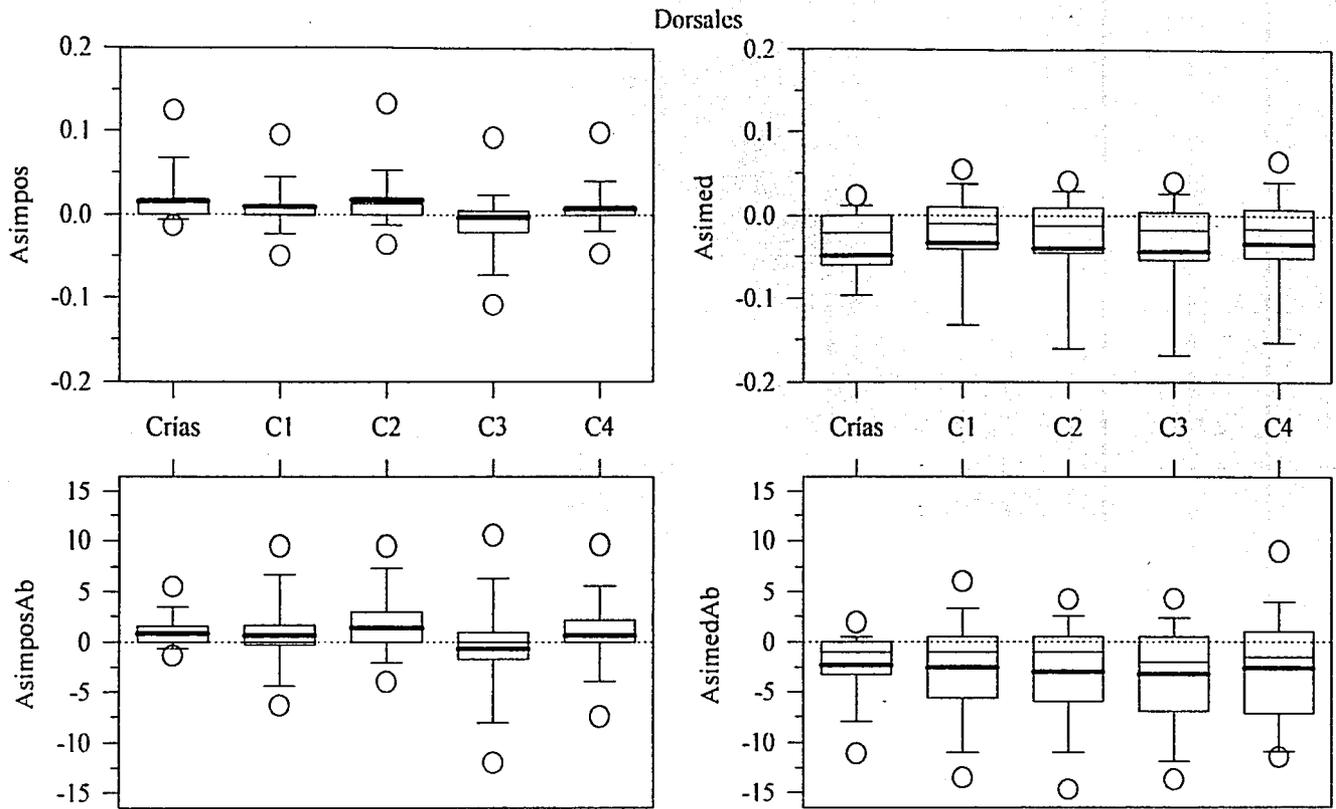


Figura 19. Curva de desarrollo del cráneo de *S. attenuata* con base en el número de estrías dentarias y la longitud condilo basal. La línea continua indica el desarrollo en la forma oceánica y la línea punteada el ajuste para la forma costera.

Cuadro 5. Categorías de edad a las que pertenecen los especímenes de *S. attenuata* analizados.

Ejemplar	Categoría	Sexo	Ejemplar	Categoría	Sexo
FCMM0025	Cria	M	FCMM0076*	C2	M
FCMM0077	Cria	?	FCMM0081	C2	H
FCMM0006	C1	?	FCMM0082	C2	H
FCMM0008	C1	M	FCMM0083	C2	H
FCMM0015	C1	?	FCMM0091	C2	H
FCMM0016	C1	M	FCMM0093	C2	M
FCMM0019	C1	?	FCMM0094	C2	M
FCMM0022	C1	M	FCMM0098	C2	M
FCMM0033	C1	M	FCMM0099	C2	H
FCMM0097	C1	H	FCMM00153	C2	?
FCMM0002	C2	M	FCMM0009	C3	?
FCMM0018	C2	?	FCMM0010	C3	?
FCMM0030*	C2	H	FCMM0013*	C3	M
FCMM0032	C2	H	FCMM0001	C4	M
FCMM0034	C2	H	FCMM0017	C4	?
FCMM0075*	C2	H	FCMM0096	C4	?

\* Indica las formas oceánicas.



**Figura 20.** Diagramas de caja con la variación de las asimetrías relativas (Asimesd, Asimpos) y absolutas (AsimesdAb, AsimposAb) por categorías de edad en la parte dorsal de los cráneos de *S. attenuata*. Las abreviaturas de las categorías de edad son iguales a las de la Figura 18. En las cajas se indica la línea promedio, la barra de desviación estándar y los círculos del nivel de confianza del 95%. La línea punteada señala el valor cero de asimetría.

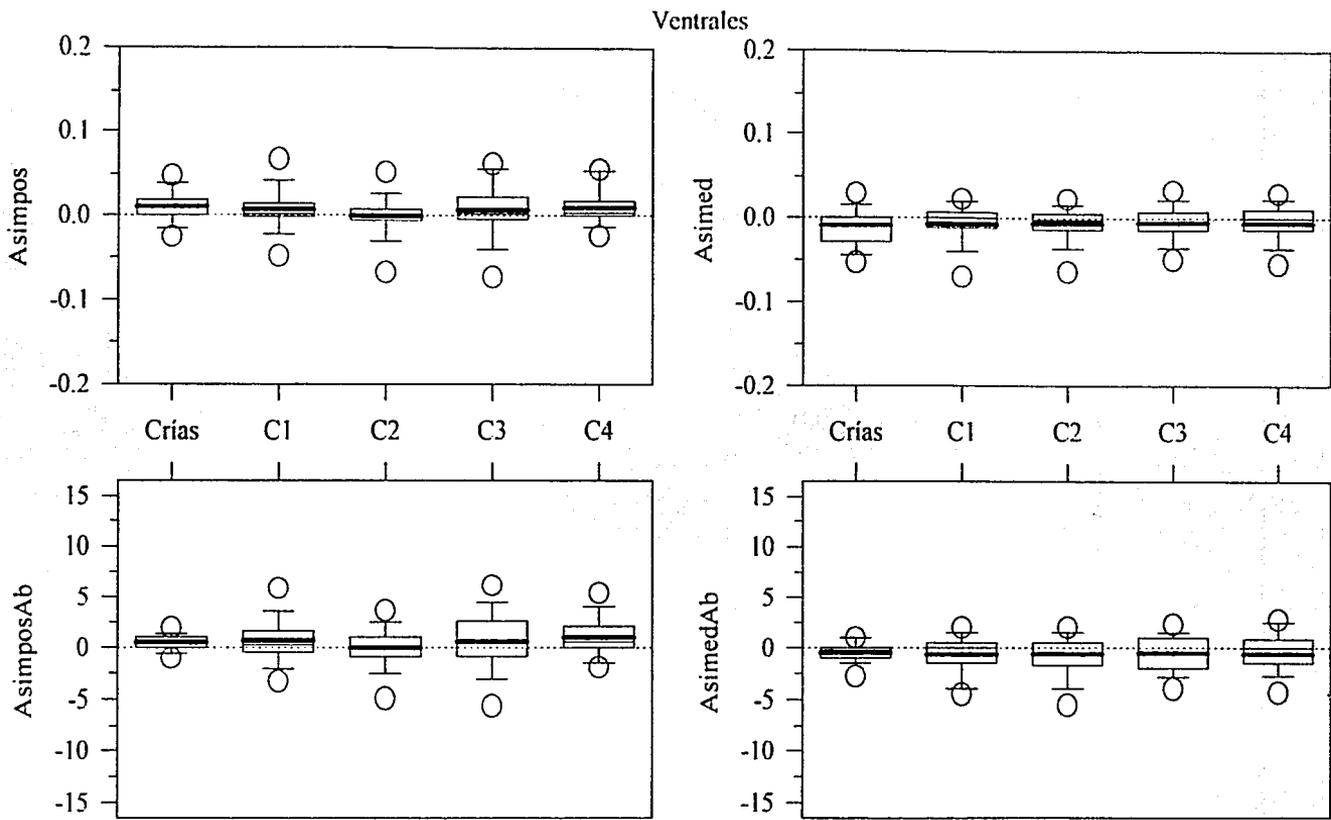


Figura 21. Diagramas de caja con la variación de las asimetrías relativas (Asimed, Asimpos) y absolutas (AsimedAb, AsimposAb) por categorías de edad en la parte ventral de los cráneos de *S. attenuata*. Misma simbología que la Figura 20.

## DISCUSIÓN

Los cinco elementos óseos con mayor asimetría de medición absoluta en la parte dorsal del cráneo son: el occipital, frontal, nasal, maxilar y premaxilar; en la parte ventral destacan el lacrimal, maxilar y palatino (Cuadro 3b y 3c; Figura 10). Estos resultados concuerdan con las descripciones de las diferencias observadas en el tamaño de los huesos del cráneo de los odontocetos (Rommel, 1990).

La alta asimetría de los elementos mencionados se detectó en las siguientes medidas ordenadas por sus valores de asimetría:  $LDPm > ADFr > ADPm1 > ADPm2 > LDMx > ADMx1 > LDOc > LDNa > ADNa$ . En la parte ventral del cráneo las relaciones en la asimetría de los elementos son:  $AVPl > LVL a > AVMx1 > LVMx$ . La asimetría de algunas de estas estructuras puede deberse a la interacción de factores mecánico-funcionales como son el proceso de telescopización del cráneo, la asimetría de las estructuras faciales blandas y los mecanismos de compensación por la pérdida de la simetría.

Durante el alargamiento del rostro el maxilar y el premaxilar se sobrelaparon sobre el frontal y la caja craneana. En estos procesos tanto el maxilar como el premaxilar disminuyeron su unión, a través de suturas, con el resto de los elementos óseos del cráneo y se separaron también entre ellos por el canal mesorostral (ver Figuras 2 y 8c). En la migración del orificio nasal hacia la parte dorso-posterior del cráneo los huesos nasales tuvieron un cambio similar. A los lados se separaron por la sutura sagital y quedaron sobrepuestos encima del etmoides y el frontal (Figura 8c). La separación de los maxilares, premaxilares y nasales posiblemente impidió la interacción entre ellos y el establecimiento de una compensación contralateral para ajustar su tamaño y posición durante los cambios producidos por la asimetría de las estructuras faciales blandas.

La asimetría marcada del frontal parece relacionarse con el sobrelapamiento irregular del maxilar sobre este. La asimetría del occipital puede ser el resultado de la fuerza ejercida por la sobreposición del maxilar sobre el frontal y la parte posterior del cráneo. Es importante considerar que el occipital está unido en la parte dorsal con otros elementos óseos (frontal y parietal) y puede modificarse a través de los estímulos generados por el crecimiento o movimiento de los huesos adyacentes.

En la parte ventral la mayor asimetría del lacrimal, el palatino y el maxilar parecen obedecer a los mismos procesos. Los lacrimales derecho e izquierdo están ubicados en los extremos laterales del cráneo, detrás de las muescas anterorbitales, y separados por el maxilar,

los palatinos y los pterigoides. Por otra parte el tamaño y forma de los lacrimales parecen depender de la ubicación y dimensiones de los forámenes infraorbitales dorsales a través de los cuales pasa el V nervio craneal (trigémico; McFarland *et al.*, 1979).

El cambio en el desarrollo y en los mecanismos de compensación de las estructuras óseas puede dar origen a un proceso de compensación ipsilateral para mantener la simetría general del cráneo. En el ajuste ipsilateral los elementos óseos del lado derecho tienen un mayor desarrollo mientras sus contrapartes crecen menos. La diferencia acumulada entre los huesos produce un alargamiento del lado derecho del cráneo y una reducción o "encogimiento" del lado izquierdo que dan como resultado la torsión del cráneo hacia el lado izquierdo y el mantenimiento de una simetría global (Figura 16 inferior). El mayor desarrollo del lado derecho del cráneo del delfín moteado pantropical medido como Asimed y la posición adelantada de los elementos óseos del lado izquierdo medido como Asimos muestran también de manera gráfica los mecanismos de compensación ipsilateral (Figura 15).

El aumento de la asimetría con la longitud de los huesos (Figura 12) parece ser otro mecanismo de compensación. Aparentemente los elementos óseos con mayor longitud soportan mejor la pérdida de la simetría porque los cambios en el largo de los huesos pueden tener un mecanismo de compensación más eficiente en comparación con los ajustes a lo ancho del cráneo. Modificaciones de este último estilo podrían afectar las proporciones laterales del cráneo.

Con respecto a la asimetría por regiones a pesar de que se observan perfiles únicos (Apéndice 3), el cráneo de *S. attenuata* exhibe una asimetría direccional en la parte dorsal y una asimetría esencialmente fluctuante en la región ventral (Figura 11). La alta asimetría de los elementos óseos dorsales y su tendencia hacia los valores negativos confieren una asimetría de tipo direccional mientras los huesos ventrales con su baja asimetría aleatoria, esto es, positiva o negativa, son responsables de la asimetría fluctuante. La asimetría direccional de la parte dorsal del cráneo aparentemente está relacionada con la asimetría de los sacos aéreos localizados en la parte posterior del melón.

En la asimetría por aparatos funcionales de las estenelas se encontraron varios resultados interesantes: 1) No se detectaron diferencias en la asimetría por aparatos de machos y hembras excepto en el aparato masticador ventral (AMV) y el aparato de la visión (AV; Figura 14). Los patrones de asimetría en el aparato masticador y de la visión podrían permitir la diferenciación sexual en los cráneos de *S. attenuata*. 2) No se observó asimetría en el aparato masticador dorsal, esto puede deberse a la disminución de la exposición a factores estresantes durante el desarrollo mediante los dos siguientes procesos. Uno, los delfines tragan su alimento y con esto eliminan la

acción de efectos mecánicos de masticación y dos, el esqueleto en los mamíferos marinos pierde su función como soporte del peso. Este resultado contrasta con asimetría del aparato masticador de los lobos marinos (Panecalt Urquiza, 2000).

3) En los aparatos funcionales existe una relación entre la asimetría fluctuante y la asimetría direccional que refleja las restricciones funcionales de la asimetría. 4) Existe una correspondencia entre valores altos de asimetría direccional con el aumento de la asimetría fluctuante que podría mostrar el origen de la asimetría direccional. Los valores positivos de Asimed dorsal y negativos de Asimos dorsal para la mayoría de los aparatos analizados podrían ser el resultado de un mecanismo de compensación en la adquisición de la asimetría direccional a partir de la asimetría fluctuante (Figura 13).

En el análisis de la asimetría por ejemplares se encontró una variación individual en la asimetría fluctuante y direccional (Figuras 15 y 16). Estas diferencias a nivel intraespecífico, observadas también en la marsopa común de puerto, *Phocoena phocoena*, pueden beneficiar a los individuos en dos sentidos: primero permitiría a cada delfín discriminar los ecos de sus propios sonidos de aquellos producidos por otros animales y segundo, podría proveer a cada ejemplar de una "firma acústica" durante las interacciones sociales (Yurick y Gaskin, 1988).

La ausencia de algún patrón de disminución o incremento entre las asimetrías fluctuantes de Asimos y Asimed, medidas como la desviación estándar, y el sexo en *S. attenuata* puede deberse al origen funcional de la asimetría y no perturbaciones originadas por la exposición a factores estresantes durante la ontogenia de los individuos. Por otra parte el observar valores de asimetría fluctuante similares en las crías y los adultos sugiere que este tipo de asimetría alcanza las proporciones de los adultos antes o poco después del nacimiento (Figura 16 superior; Moore, 1981; Yurick y Gaskin, 1988).

La disminución de la asimetría fluctuante dentro de los individuos con la longitud condilobasal (Figura 17) puede interpretarse como una compensación de la asimetría durante el crecimiento de los huesos del cráneo en forma similar a como parece ocurrir en *Zalophus californianus* (Panecatl Urquiza, 2000). La regionalización, en la gráfica tratada, de sexos y edades de la forma costera y la sobreposición de la forma oceánica en una misma relación aparente, podría interpretarse como pedomorfismo de esta última. Eso significaría que la forma oceánica es derivada. Análisis craneométricos (Pérez Puig, en proceso) llegan a una conclusión similar pero se deberá esperar un análisis genético para obtener una conclusión más sólida.

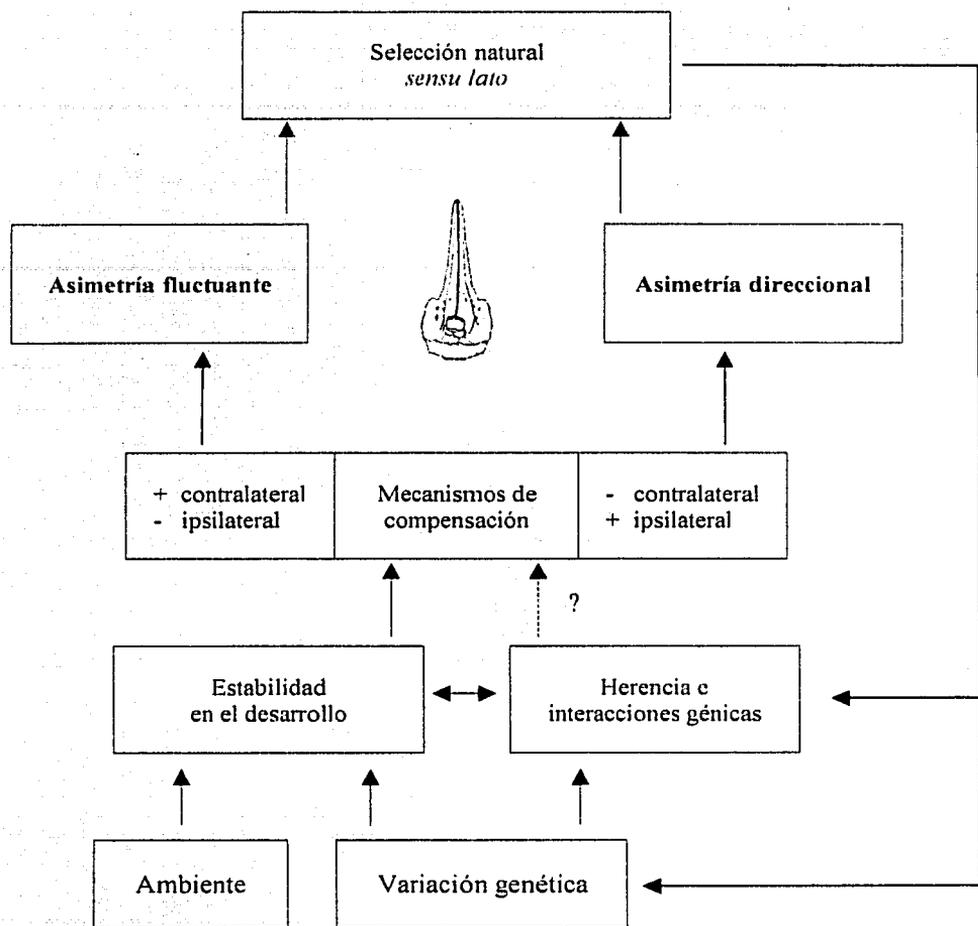
En el análisis de la asimetría por categorías de edad se detectó un ligero incremento de las asimetrías relativas y absolutas en las primeras fases de los individuos, estos es, crías juveniles y

subadultos (C, C1, C2 y C3). Este resultado es especialmente notable en la parte dorsal del cráneo (Figuras 20 y 21). El incremento de la asimetría en la región dorsal del cráneo con la edad puede considerarse como otro resultado en donde se sugiere el origen de la asimetría direccional a partir de la asimetría fluctuante.

Los valores globales de asimetrías craneales de *S. attenuata* (Cuadro 4) generan otros puntos de discusión interesante. 1) La menor asimetría fluctuante en comparación con la asimetría direccional muestra que esta última está bien establecida y 2) la menor asimetría fluctuante de las estenelas en comparación con la de los lobos marinos puede indicar una menor estabilidad del desarrollo de los delfines moteados y por otra parte puede mostrar mayores efectos de perturbaciones ambientales. Una menor estabilidad del desarrollo de *S. attenuata* contrastaría con los resultados de Escorza-Treviño *et al.* (2001) y los efectos del ambiente en la morfología del cráneo explican cómo la asimetría fluctuante por las razones morfogénicas discutidas anteriormente (telescopización del cráneo y compensación ipsilateral) puede generar asimetría direccional.

Con los resultados del análisis de la asimetría craneal obtenidos en este trabajo es posible tener un panorama de los efectos de varios factores en el origen de las asimetrías fluctuante y direccional (Figura 21). La asimetría fluctuante está determinada por la exposición de los individuos a factores estresantes durante su desarrollo. El grado de la asimetría fluctuante dependerá de la estabilidad en el desarrollo de los individuos y de su variación genética. Los cambios aleatorios en la morfología del cráneo son compensados por un mecanismo contralateral que mantiene la simetría en ambos lados del cráneo.

En la asimetría direccional influye la selección de los caracteres adaptativos pero conviene aclarar que no se trata de una selección de uso y desuso como la propuso J.B. Lamarck en el siglo XIX, sino de una selección evolutiva producto de la interacción entre varios genes (epistasia). El resultado de estas interacciones es una herencia donde se modifica el arreglo de las estructuras óseas y se originan mecanismos de compensación alternativos como el ipsilateral.



**Figura 21.** Diagrama de los efectos de diversos factores en la generación de la asimetría fluctuante y direccional. En los cuadros del centro se indica la forma de compensación mediante la estimulación de crecimiento dada una asimetría. La flecha punteada indica la heredabilidad de procesos morfogenéticos de asimetría direccional lo cual no se conoce.

## CONCLUSIONES

Los elementos óseos con mayor asimetría en el cráneo de *S. attenuata* son el occipital, frontal, nasal, maxilar, premaxilar, lacrimal y palatino. Esta asimetría parece derivar del proceso de telescopización del cráneo y de los mecanismos de compensación ipsilateral.

El mayor desarrollo de los elementos óseos del lado derecho y la posición más adelantada de los huesos del lado izquierdo, sugieren que la asimetría direccional es una torsión producida por el crecimiento desigual de los huesos en ambos lados sujeta a una restricción de tamaño total.

Aunque existen perfiles únicos de asimetría entre los individuos existe una asimetría direccional en la parte dorsal del cráneo y una asimetría de tipo fluctuante en la región ventral. La asimetría direccional se concentra en los elementos óseos situados bajo el melón. La asimetría por medidas no se relacionó con el sexo o con la variación intraespecífica. La falta de este tipo de asociaciones puede mostrar el origen evolutivo y funcional de la asimetría.

En la asimetría por aparatos funcionales del cráneo de *S. attenuata* no se detectaron diferencias importantes entre sexos. Sólo en el aparato de la visión y el masticador ventral se observaron diferencias. La asociación de la asimetría direccional con una alta asimetría fluctuante puede indicar el origen de la asimetría direccional y su heredabilidad.

La asimetría fluctuante disminuye con la longitud condilo basal como ocurre con el cráneo del lobo marino de California *Z. californianus*. Esto podría deberse a una compensación de la asimetría fluctuante por el crecimiento. La agrupación de las formas costeras y oceánicas en la relación mencionada puede indicar el origen de la forma oceánica como un pedomorfismo de la forma costera. La filogenia de caracteres craneales asimismo indica que la forma oceánica deriva de la forma costera (Pérez Puig, en proceso).

En comparación con la asimetría direccional, la asimetría fluctuante de *S. attenuata* es pequeña pero la asimetría fluctuante de este delfín es tres veces mayor que la del lobo marino *Z. californianus* y otros carnívoros terrestres y marinos. Se requerirá de correlacionar la asimetría craneal de *S. attenuata* con indicadores de calidad ambiental y variación genética para determinar el papel de la estabilidad del desarrollo en la asimetría fluctuante de estos delfines.

Se sugiere realizar un análisis filogenético de la asimetría craneal en los odontocetos con el propósito de mapear la evolución de distintos caracteres de la asimetría. Sería particularmente interesante estudiar cetáceos con un dimorfismo sexual marcado.

## REFERENCIAS

- Carwardine, M. 1995. Ballenas delfines y marsopas. Omega. Barcelona. 256 pp.
- Dormer, K. J. 1979. Mechanism of sound production and air recycling in delphinids: Cineradiographic evidence. *Journal of Acoustical Society of America*. 65(1):229-239.
- Douglas, M. E., Schnell, G. D. y Hough, D. J. 1984. Differentiation between inshore and offshore spotted dolphins in the eastern tropical Pacific ocean. *Journal of Mammalogy*. 65(3):375-387.
- Escorza-Treviño, S., Lang, A. y Dizon, A. E. 2001. Status taxonómico y estructura intraespecífica de los delfines manchados, *Stenella attenuata*, en el Pacífico Oriental Tropical, según análisis de ADN mitocondrial y microsatélite. XXVI Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos. Ensenada, B. C., México.
- Esquivel Macías, C. 1989. Contribución al conocimiento del cráneo de la estenela moteada costera, (*Stenella attenuata graffmani* Lönnberg; 1934 Cetacea; Delphinidae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF. 113 pp.
- Garten, C. T. 1976. Relationships between aggressive behavior and genetic heterozygosity in the oldfield mouse *Peromyscus polionotus*. *Evolution*. 30:59-72.
- Heyning, J. E. 1989. Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant odontoceti. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*. 405:1-64.
- Heyning, J. E. y Mead, J. G. 1990. Evolution of the nasal anatomy of cetaceans. En: Thomas, J. y Kastelein, R (ed). *Sensory abilities of cetaceans*. Plenum Press, New York, NY. pp 67-79.
- Heyning, J. E. 1997. Sperm whale phylogeny revisited: analysis of the morphological evidence. *Marine Mammal Science*. 13(4):596-613.
- Howell, A. B. 1925. Asymmetry in the skulls of mammals. *Proceedings of the United States National Museum*. 67:1-18 pls. 1-8.
- Howell, A. B. 1930. *Aquatic mammals: their adaptations to life in the water*. Charles C. Thomas, Baltimore. (Reimpreso en 1970, Dover Publications. New York, NY). 337 pp.
- Huiskes, R., Ruimerman, R., Van Lente, G. H. y Janssen, J. D. 2000. Effects of mechanical forces on maintenance and adaptation of form in trabecular bone. *Nature*. 405(8):704-706.
- Iachello, F. 1986. The mysterious world of symmetry in physics. En: Gruber, B. y Lenczewski, R. (ed). *Symmetries in Science II*. Plenum Press. New York, NY. pp 1-17.
- Kowalsky, K. 1981. *Mamíferos. Manual de teriología*. H. Blume Ediciones. Madrid. 532 pp.

- Leatherwood, S. and Reeves, R. R. 1983. The Sierra Club handbook of whales and dolphins. Sierra Club Books, San Francisco, Cal. 302 pp.
- Litchfield, C. R., Karol, R. y Greenberg, A. J. 1973. Compositional topography of melon lipids in the Atlantic bottlenosed dolphin *Tursiops truncatus*: Implications for echo-location. *Marine Biology*. 23:165-169.
- López Sánchez, J. L. 1998. Aspectos de la morfometría de los delfines moteados costeros (*Stenella attenuata graffmani* Lonnberg, 1934) y de alta mar (*Stenella attenuata* Gray, 1846) del océano Pacífico Oriental Tropical. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF. 125 pp.
- Mackay, R. S. y Liaw, H. M. 1981. Dolphin vocalization mechanisms. *Science*. 212:676-678.
- McFarland, W. N., Pough, F. H., Cade, T. J. y Heiser, J. B. 1979. *Vertebrate Life*. Macmillan Publishing, Co., Inc. New York, N. Y. 875 pp.
- Milinkovitch, M. C. 1995. Molecular phylogeny of cetaceans prompts revision of morphological transformations. *Trends in evolution and ecology*. 10(8):328-334.
- Mitton, J. B. y Grant, M. C. 1984. Associations among protein heterozygosity growth rate, and developmental homeostasis. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15:479-499.
- Moore, W. J. 1981. *The mammalian skull*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 369 pp.
- Myrick, A. C., Hohn, A. A., Sloan, P. A., Kimura, M. y Stanley, D. D. 1983. Estimating age of spotted and spinner dolphins (*Stenella attenuata* and *Stenella longirostris*) from teeth. NOAA Technical Memorandum NMFS. National Marine Fisheries Service, NOAA. La Jolla, California. 17 pp.
- Ness, A. R. 1967. A measure of asymmetry of the skulls of odontocete whales. *Journal of Zoology*, London. 153:209-221.
- Norris, K.S. 1969. The echolocation of marine mammals. En: Anderson, H. (ed). *The biology of marine mammals*. Academic Press. New York. US. pp 401-433.
- Owen, R. D. y McBee, K. 1990. Analysis of asymmetry and morfometric variation in natural populations of chromosome-damaged mice. *Texas Journal of Science*. 42:319-332.
- Palmer, A. R. y Strobeck, C. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17:391-421.
- Palmer, A. R. 1996. Waltzing with asymmetry. *BioScience*. 46(7):518-532.
- Panecatí Urquiza, G. E. 2000. Análisis sobre la variación en la asimetría craneal de los pinnípedos. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF. 93 pp.
- Parsons, P. A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biological Review*. 65:131-145.

- Pérez Puig, H. En proceso. Análisis de caracteres craneales cualitativos del delfín moteado pantropical, *Stenella attenuata* (Gray, 1846) en el Pacífico Oriental Tropical. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México.
- Perrin, W. F. 1969. Color pattern of the Eastern Pacific spotted porpoise *Stenella graffmani* Lönnberg (Cetacea, Delphinidae). *Zoologica*. 54:135-142, Pl. 1-7.
- Perrin, W. F. 1975a. Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the eastern tropical Pacific and Hawaii. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography of the University of California*. 21. 206 pp.
- Perrin, W. F. 1975b. Distribution and differentiation of populations of dolphins of the genus *Stenella* in the Eastern Tropical Pacific. National Marine Fisheries Service. La Jolla, Cal. 32(7):1059-1067.
- Perrin, W. F., Coe, J. M. y Zweifel, J. R. 1976. Growth and reproduction of the spotted porpoise, *Stenella attenuata*, in the offshore eastern tropical Pacific. *Fishery Bulletin*. 74(2):229-269.
- Perrin, W. F., Mitchell, E. D., Mead, J. G., Caldwell, D. K., Caldwell, M. C., Van Bree, P. J. H. y Dawbin, W. H. 1987. Revision of the spotted dolphins, *Stenella* spp. *Marine Mammal Science*. 3(2):99-170.
- Pilleri, G. 1990. Adaptation to water and the evolution of echolocation in the Cetacea. *Ethology ecology and evolution*. 2:135-163.
- Rommel, S. 1990. Osteology of the bottlenose dolphin. En: Leatherwood, S. y Reeves, R. (ed). *The bottlenose dolphin*. Academy Press, Inc. San Diego. Cal. 653 pp.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling. Why animal size is so important?* Cambridge University Press. 241 pp.
- Slijper, E. J. 1976. *Whales and dolphins*. University of Michigan Press. US. 170 pp.
- Van Valen, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*. 16:125-142.
- Vázquez-Cuevas, M. J., Aguayo-Lobo, A. y Medrano-González, L. 2000. El desarrollo del cráneo del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*). *Ciencias Marinas*. 26(1):145-176.
- Vázquez Domínguez, E. G. 1997. Patrones de heterocigosidad y su relación con componentes de adecuación del roedor *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. Tesis doctoral. Instituto de Ecología, UNAM. México, DF. 159 pp.
- Vidal, O. 1991. Catalog of osteological collections of aquatic mammals from México. NOAA Technical Report NMFS 97. US Department of Commerce. Seattle, Wa. 36 pp.
- Wayne, R. K., Modi, W. S. y O'Brien, S. J. 1986. Morphological variability and asymmetry in the cheetah (*Acinonyx jubatus*), a genetically uniform species. *Evolution*. 40(1):78-85.

Weyl, H. 1982. Symmetry. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 168 pp.

Yurick, D. B. y Gaskin, D. E. 1988. Asymmetry in the skull of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L.) and its relationship to sound production and echolocation. Canadian Journal of Zoology. 66:399-402.

Zakharov, V. M. y Yablokov, A. V. 1990. Skull asymmetry in the Baltic grey seal: Effects of environmental pollution. Ambio. 19(5):266-269.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Luis Medrano González por su confianza en mí. Gracias por dirigir esta tesis, por apoyarme con la solicitud de beca y darme la oportunidad de asistir al taller de varamientos realizado en Mérida. Agradezco también el permitirme ser ayudante de los cursos de mamíferos marinos; esta experiencia fue importante para continuar con mi formación académica y personal.

Doy gracias especiales al Dr. Germinal Cocho Gil y al Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara por su tiempo, sus consejos y su paciencia durante mis estudios de posgrado.

Agradezco a la M. en C. Kathleen Ann Babb Stanley y al Dr. Fernando Cervantes Reza por ser parte de mi jurado así como por sus comentarios y sugerencias para mejorar mi tesis.

Mis estudios de maestría hubieran sido muy difíciles de llevar a cabo sin apoyo económico. Agradezco al CONACYT por otorgarme la beca. Le doy gracias además a Lilia Espinoza y a María de la Paz Cruickshank quienes a pesar de tanto trabajo siempre atendieron mis dudas y trámites con paciencia.

Todo mi agradecimiento para Anabel Bieler Antolín quien una vez más me ayudó con la toma de fotografías de todos los cráneos. Muchas gracias también a Alejandro Martínez Mena por todo su apoyo.

Además agradezco .....

A John E. Heyning por proporcionarme ejemplares de sus publicaciones.

A Lorenzo Rojas, Alfonso Aguirre y Victoria Soto por la invitación y apoyo para asistir al tercer taller internacional de varamientos de mamíferos marinos.

A Sentiel Rommel por escuchar mis dudas, ofrecer su ayuda y motivarme en el estudio de la anatomía y fisiología.

A la Dra. Beatriz Aldape y Teo del Posgrado de Odontología de la UNAM por su tiempo y por permitirme procesar los dientes de los delfines en su laboratorio aunque no se utilizaron en esta ocasión.

A Ernesto Quiroz Lanz por su amistad, sus consejos y el préstamo del motor dental.

A Leopoldo Gómez por su grandiosa ayuda con los análisis de varianza, su tiempo y su amistad.

A Minerva García Palacios, Aquiles Bernal Moreno y Ubaldo Guzmán Villa por ayudarme en todo lo relacionado con las computadoras y permitirme trabajar en informática cuando lo necesité.

A Karla Villavicencio, María de Jesús Hernández, Ricardo Juárez, Juan Angel Guzmán, Hiram Nanduca, María de Jesús Vázquez y todos los demás estudiantes del Laboratorio de Mamíferos Marinos por ser mis compañeros y ayudarme durante mi permanencia en el laboratorio.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

A mis compañeros de posgrado Verónica Cepeda, Fernando Ramírez y Antonio por el tiempo compartido para hacer un equipo de estudio genial.

A mis profesores de la maestría María del Carmen Mandujano, Eduardo Morales, Juan José Morrone, Victor Hugo Reynoso, Manuel Balcazar, Rurik List, Alfonso Valiente y Julio Campos por todos los conocimientos transmitidos y por ser parte de mi formación académica.

A Karla Villavicencio por los buenos y malos momentos de las clases de la materia optativa y las salidas de campo. Gracias además por ser mi amiga y ayudarme mientras estudié la maestría y trabajé. Kar agradezco además tu ayuda con los trámites para el examen de grado, mil gracias.

A María de Jesús Hernández León por ser mi amiga desde hace 11 años y compartir clases, preocupaciones y demás aventuras durante la licenciatura y la maestría. Gracias también por tu apoyo para continuar con los trámites de la titulación.

A Arcelia Martínez por su amistad, por ofrecerme su casa y por el paseo a Cuetzalan que resultó ser "Altamente recomendable..."

A Bernardina Cerón, José Luis Juárez, Josefina Juárez, Julio Cesar Cedillo, Luis Ernesto Cedillo, José Luis Juárez Cerón y a toda la familia por apoyarnos a Arturo y a mi para realizar nuestros planes.

Finalmente le doy las gracias a mi papá Ezequiel por su apoyo en todas mis decisiones y por la impresora. Le agradezco a mi mamá María Trinidad por su ayuda durante mis estudios de maestría y también le doy mil gracias por cuidar a Ruska, Gomita y a Frodo. Gracias a mi hermana Min, Citlali y Alondra por todos aquellos momentos que compartieron conmigo.

Y como final feliz quiero darle las gracias a Arturo por su comprensión mientras estudié la maestría en la UNAM y vivió solito en La Paz. Gracias por todo su apoyo y amor.

Gloria Eunice Panecatl Urquiza  
26 de Septiembre de 2002.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## APÉNDICE 1

### Medidas craneales tomadas este trabajo

- 1) **Longitud condilo basal (LCb):** De la punta del rostro al margen posterior de los cóndilos occipitales.
- 2) **Largo dorsal máximo de los cóndilos occipitales (LDCo):** Del margen superior del cóndilo occipital al margen inferior del mismo.
- 3) **Ancho dorsal máximo de los cóndilos occipitales (ADCo):** Distancia máxima perpendicular al largo dorsal máximo de los cóndilos occipitales sin incluir las áreas de fusión lateral de los cóndilos.
- 4) **Largo dorsal máximo del supraoccipital e interparietal (LDOc):** Distancia, paralela al eje sagital, que va desde el borde más anterior de los interparietales a la escotadura de los cóndilos occipitales.
- 5) **Ancho dorsal máximo del exoccipital (ADOc):** Distancia máxima de la parte más anterior del exoccipital, a la altura del escamoso; hasta la parte media (escotadura) del *foramen magnum*.
- 6) **Largo dorsal máximo del parietal lateral (LDPa):** Desde la parte más anterior del parietal lateral al margen más posterior del parietal lateral.
- 7) **Ancho dorsal máximo del parietal lateral (ADPa):** Desde la parte más inferior cercana a la sutura del escamoso al borde superior lateral (cresta temporal).
- 8) **Largo dorsal externo del frontal (LDFr):** Distancia perpendicular al eje sagital que va desde la parte más anterior expuesta del frontal (a la altura de los nasales) a la parte más posterior de la cresta nucal.
- 9) **Ancho dorsal externo del frontal (ADFr):** Distancia máxima de la sutura media de los frontales al margen del proceso postorbital.
- 10) **Largo dorsal máximo del nasal (LDNa):** Del borde anterior al borde posterior del hueso nasal.
- 11) **Ancho dorsal máximo del nasal (ADNa):** Distancia máxima perpendicular al largo dorsal máximo del nasal.
- 12) **Largo dorsal máximo del maxilar (LDMx):** De la parte anterior a la parte posterior del maxilar.
- 13) **Ancho dorsal máximo del maxilar (ADMx1):** Distancia perpendicular al largo dorsal máximo del maxilar en la parte más amplia del proceso ascendente.
- 14) **Ancho dorsal del maxilar en la base del rostro (ADMx2):** Distancia perpendicular al largo máximo del maxilar en la base del rostro.

- 15) **Ancho dorsal del maxilar a la mitad del rostro (ADMx3):** Distancia perpendicular al largo máximo del maxilar a la mitad de la longitud del rostro.
- 16) **Largo dorsal máximo del premaxilar (LDPm):** De la punta del rostro al margen más posterior del premaxilar.
- 17) **Ancho dorsal del premaxilar a nivel del hueso mesetmoide (ADPm1):** Distancia perpendicular al largo dorsal máximo del premaxilar a la altura del hueso etmoide.
- 18) **Ancho dorsal del premaxilar a nivel del proceso ascendente (ADPm2):** Distancia perpendicular al largo dorsal máximo del premaxilar a la altura de la parte inferior de la apertura nasal externa.
- 19) **Ancho dorsal del premaxilar en la base del rostro (ADPm3):** Distancia perpendicular al largo dorsal máximo del premaxilar a la altura de la base del rostro.
- 20) **Ancho dorsal del premaxilar a la mitad del rostro (ADPm4):** Distancia perpendicular al largo dorsal máximo del premaxilar a la mitad del rostro.
- 21) **Largo ventral máximo de basioccipital (LVBa):** Del borde anterior de la cresta basioccipital a la parte más anterior de los cóndilos occipitales.
- 22) **Ancho ventral máximo de basioccipital (AVBa):** Distancia de la línea media del basioccipital al inicio del foramen hipogloso.
- 23) **Largo ventral máximo del escamoso (LVEs):** Del margen más anterior del escamoso a la parte más posterior del proceso paraoccipital.
- 24) **Ancho ventral máximo del escamoso (AVEs):** Distancia máxima perpendicular al largo ventral del escamoso.
- 25) **Largo ventral máximo del pterigoide (LVPt):** Del extremo anterior al extremo posterior del pterigoides.
- 26) **Largo ventral del pterigoide medio (LVPt2):** Del extremo anterior del pterigoides al borde del ala del pterigoides.
- 27) **Ancho ventral máximo del pterigoide (AVPt):** Distancia perpendicular al largo ventral máximo del pterigoide a la altura del ala del pterigoide.
- 28) **Largo ventral máximo del palatino (LVPI):** Del margen anterior al margen posterior del palatino.
- 29) **Ancho ventral máximo del palatino (AVPI):** Distancia máxima perpendicular al largo del palatino.
- 30) **Largo ventral máximo del lacrimal (LVLa):** Del margen anterior al margen posterior del lacrimal.

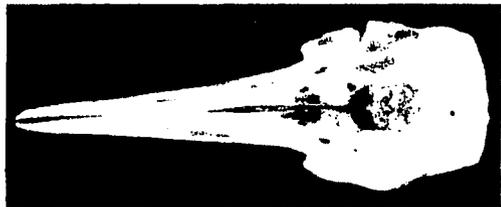
**31) Ancho ventral máximo del lacrimal (LVLa):** Distancia máxima perpendicular al largo del lacrimal.

**32) Largo ventral máximo del maxilar (LVMx):** Del margen anterior al margen posterior ventral del maxilar.

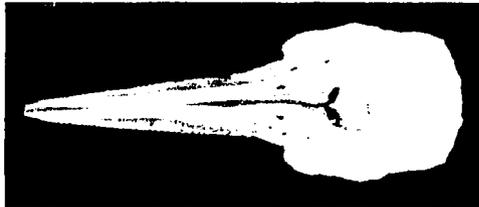
**33) Ancho ventral del maxilar en la base del rostro (AVMx1):** Distancia perpendicular al largo ventral del maxilar a la altura del rostro.

**34) Ancho ventral del maxilar a la mitad del rostro (AVMx2):** Distancia perpendicular al largo ventral del maxilar a la mitad del rostro.

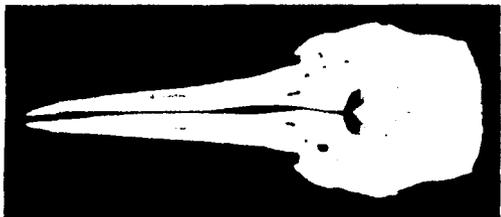
APÉNDICE 2  
Fotografías de los cráneos examinados



FCMM0001



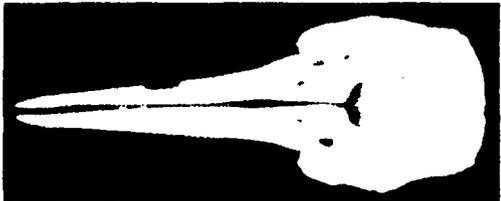
FCMM0002



FCMM0006



FCMM0008



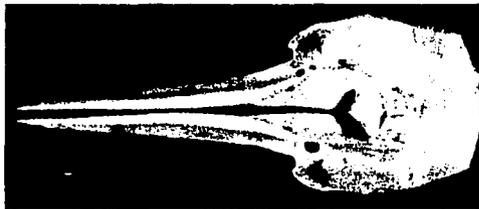
FCMM0009



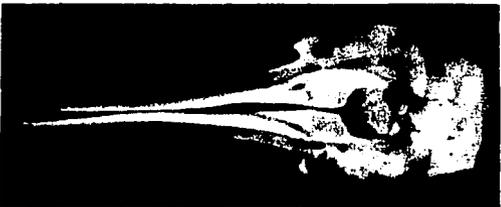
FCMM0010



FCMM0013



FCMM0015



FCMM0016

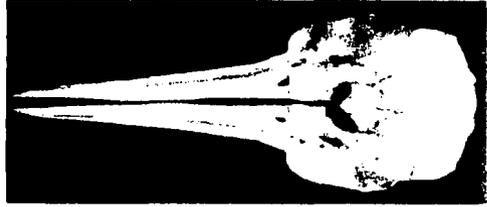


FCMM0017

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



FCMM0018



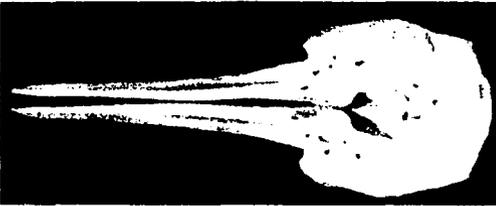
FCMM0019



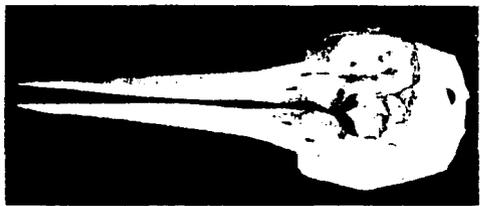
FCMM0022



FCMM0025



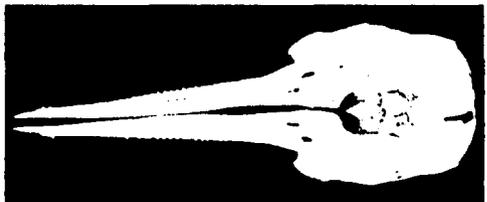
FCMM0030



FCMM0032



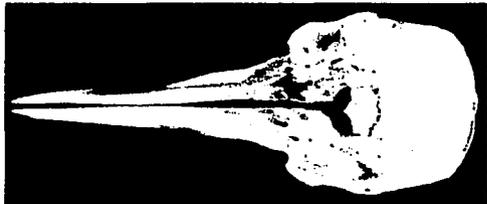
FCMM0033



FCMM0034

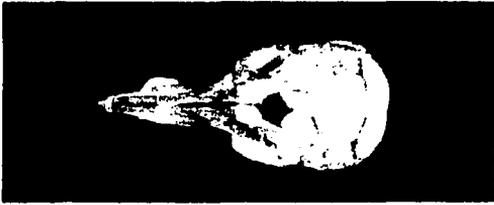


FCMM0075

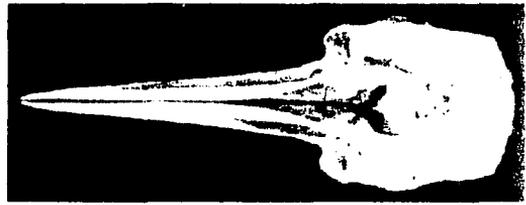


FCMM0076

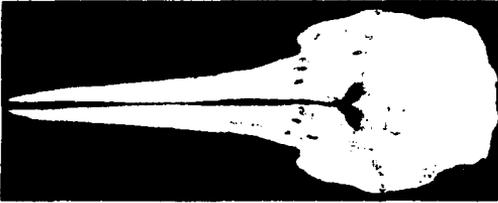
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



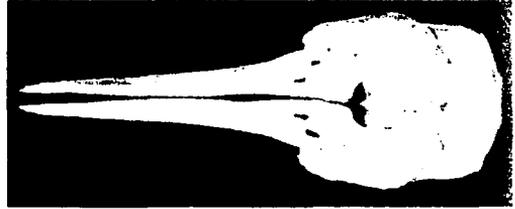
FCMM0077



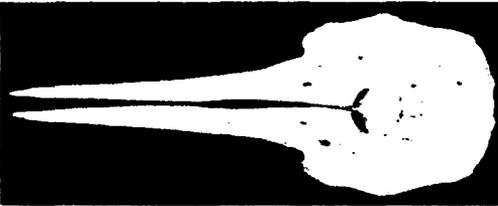
FCMM0081



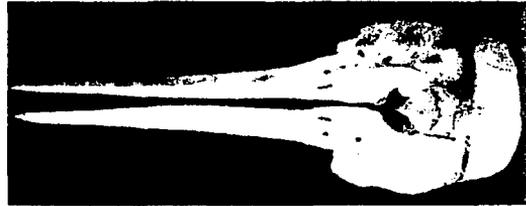
FCMM0082



FCMM0083



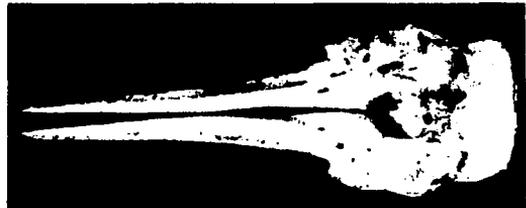
FCMM0091



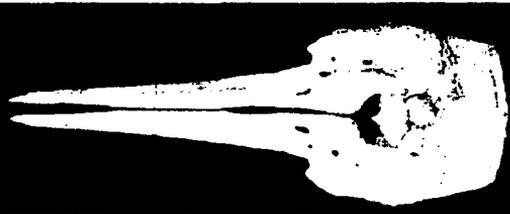
FCMM0093



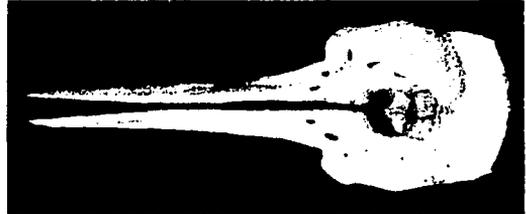
FCMM0094



FCMM96

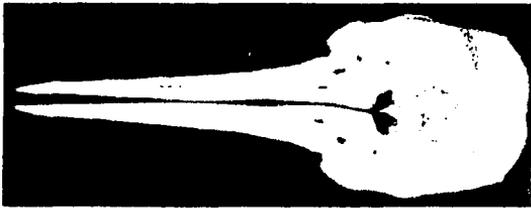


FCMM0097



FCMM0098

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



FCMM0099



FCMM0153

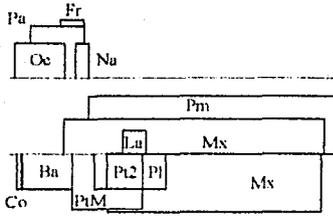
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

### APENDICE 3

#### Perfiles individuales de asimetría

Arriba a la izquierda está un diagrama de caja con la disposición de los elementos óseos con la misma escala que las gráficas inferiores. La identidad de cada ejemplar se indica en la parte superior derecha de cada hoja. Enseguida se observan cuatro grupos de gráficas; el primero, situado en la parte superior izquierda, representa con líneas punteadas los perfiles de Asimpos absoluta (AsimposAb) y con líneas continuas la sumatoria de Asimed absoluta ( $\Sigma$ asimedAb). Arriba a la derecha está la Asimpos (líneas punteadas) y la Asimed (línea continua) con sus frecuencias acumuladas (Fac). En la parte inferior a la izquierda se observa la proporción largo-ancho de los elementos óseos medidos y su AsimposAb en los largos (línea continua) y anchos (línea punteada). En la parte inferior derecha se aprecian también las proporciones largo-ancho pero con los valores de la AsimedAb. Las gráficas se agrupan en dorsales y ventrales.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

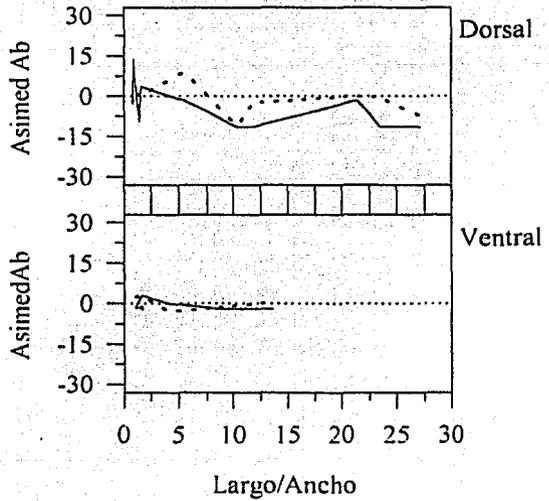
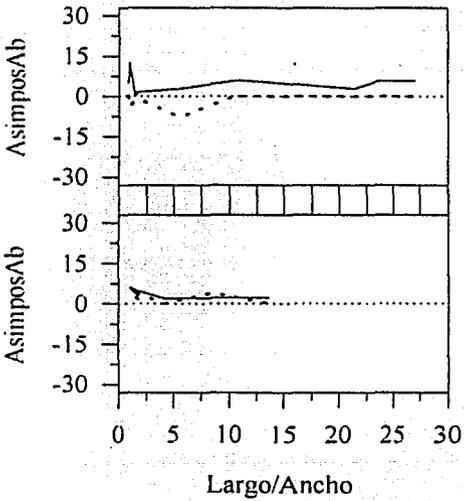
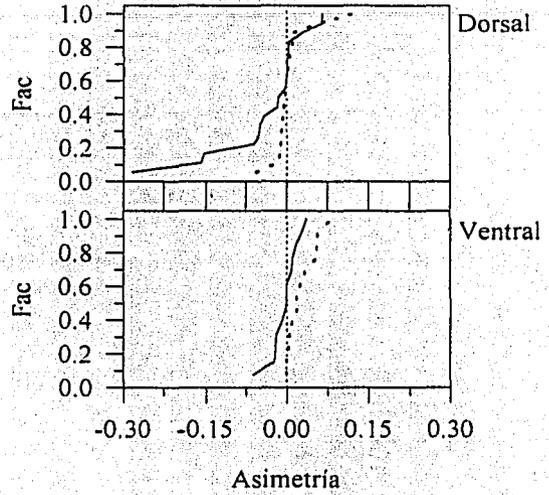
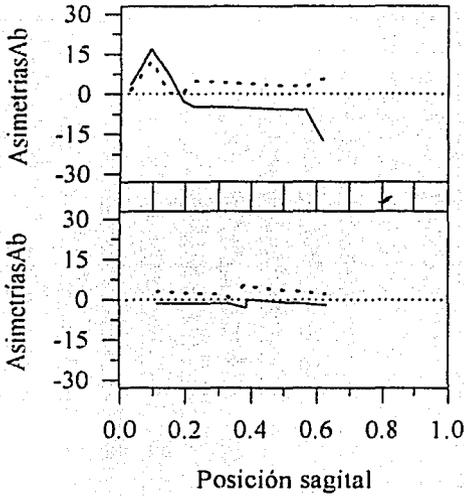


*Stenella attenuata graffmani*

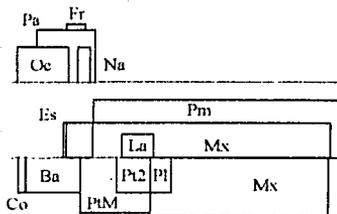
Macho

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0001



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

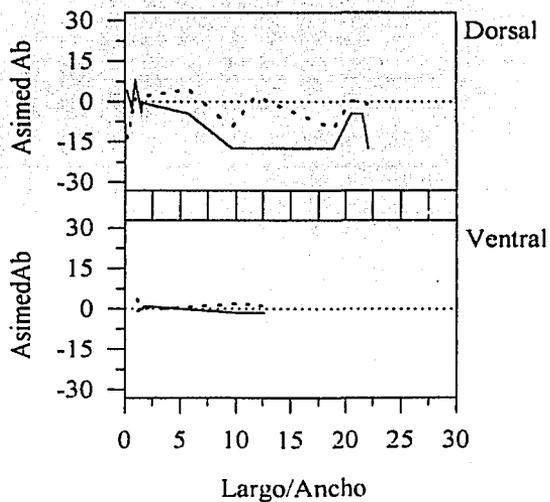
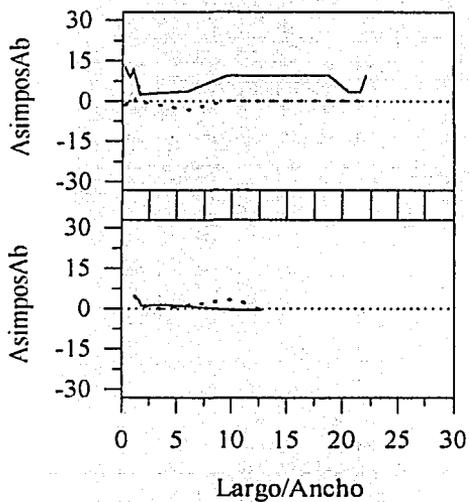
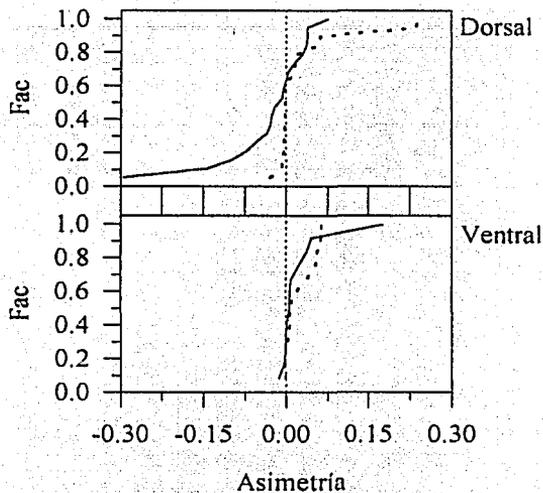
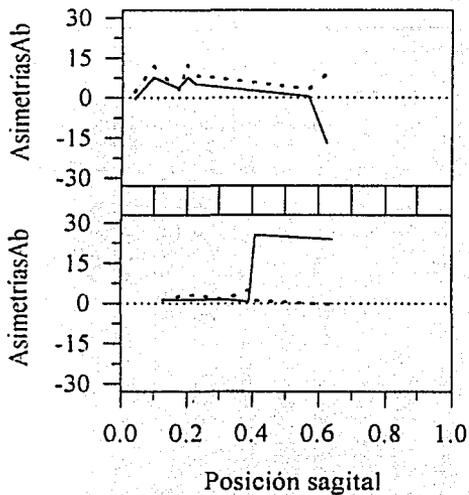


*Stenella attenuata graffmani*

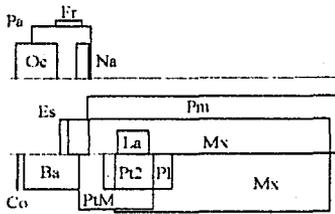
Macho

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0002



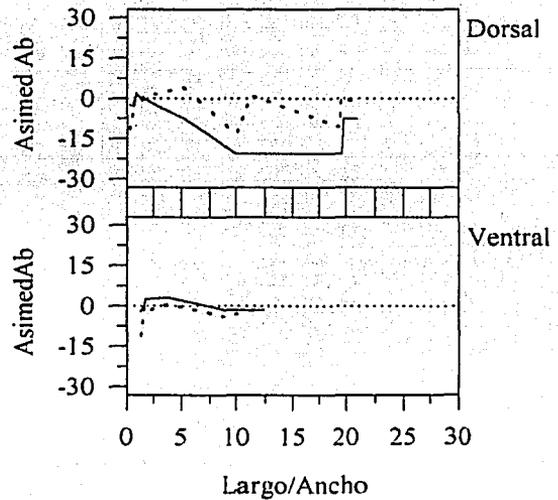
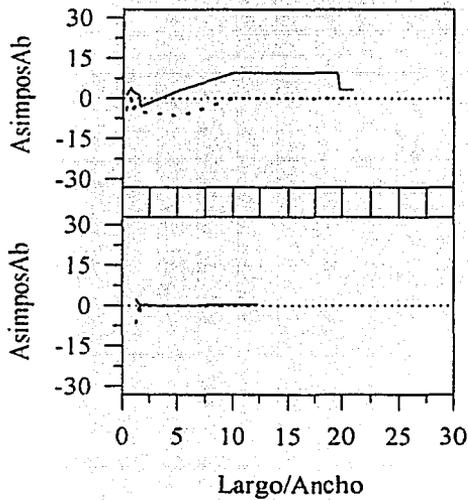
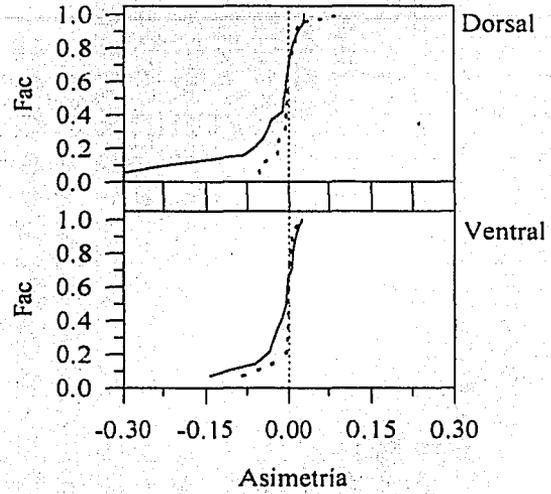
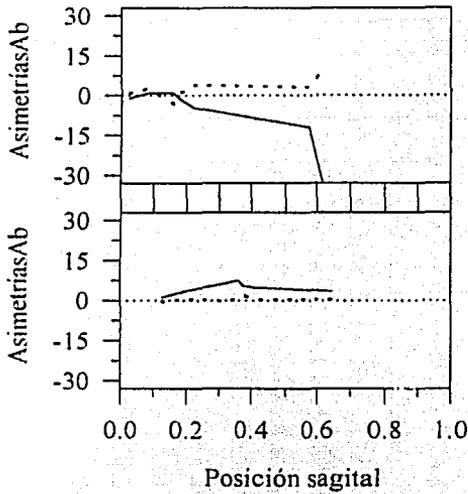
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



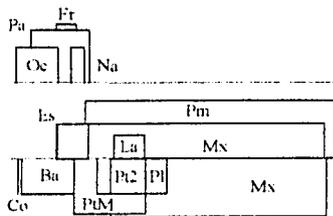
*Stenella attenuata graffmani*

Playa San Jerónimo, Guerrero

FCMM 0006



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

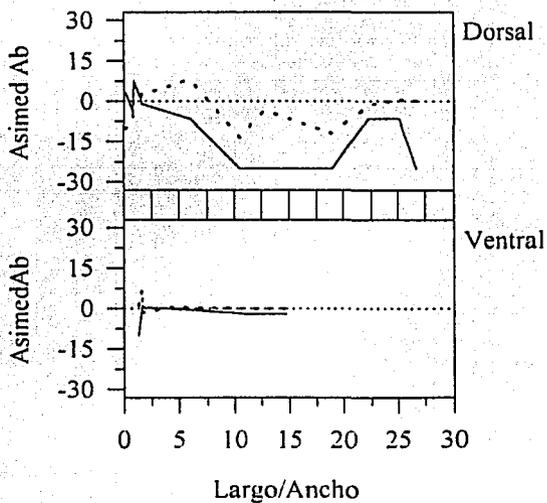
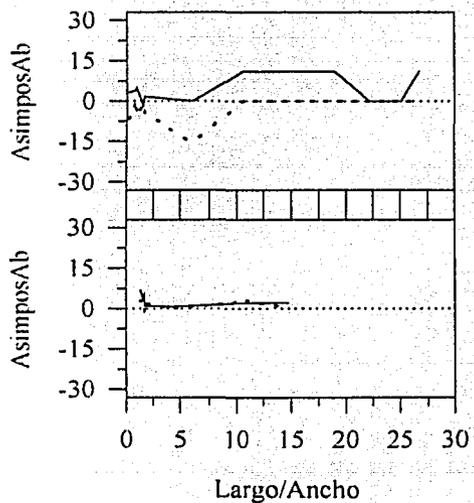
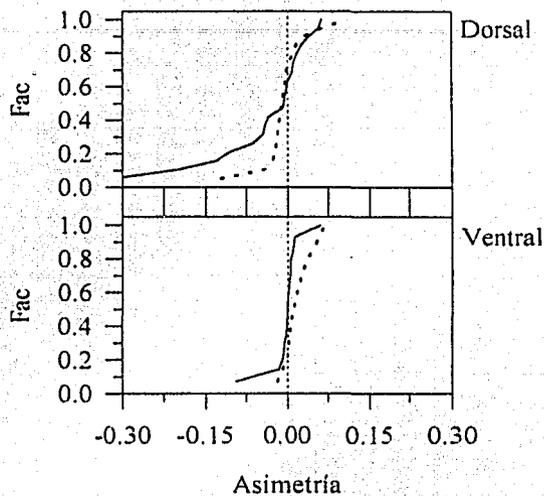
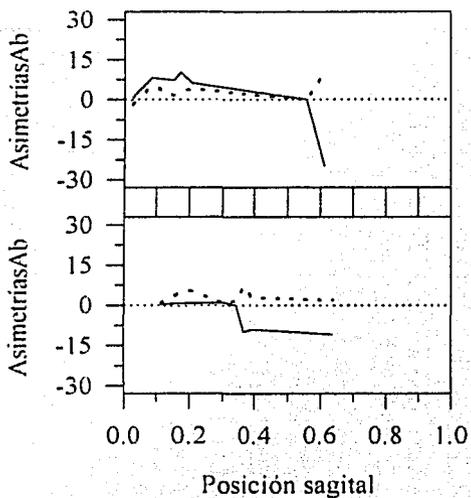


*Stenella attenuata graffmani*

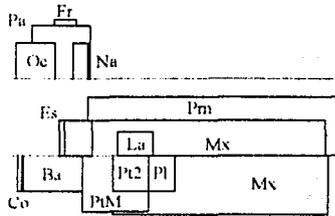
Macho

Corral del Mangle, Nayarit

FCMM 0008



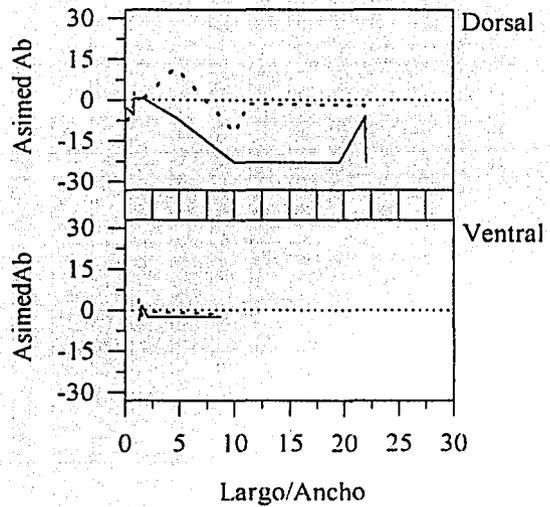
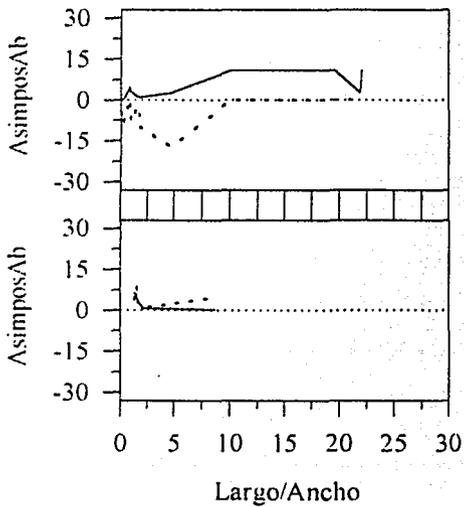
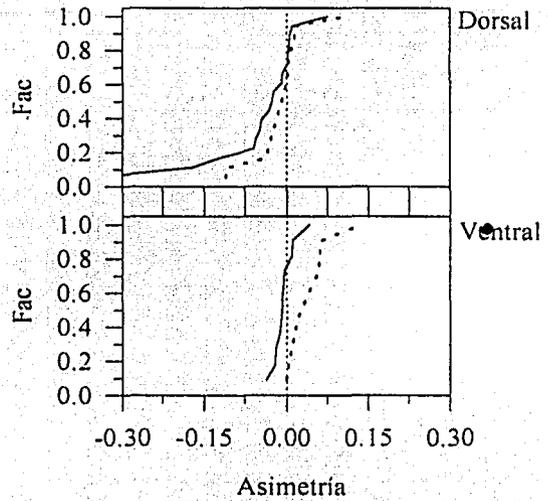
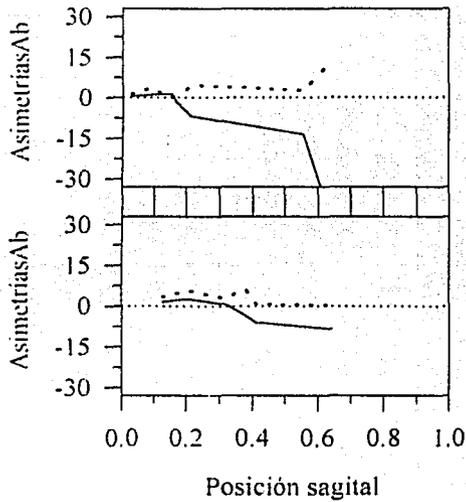
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



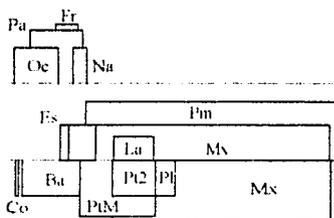
*Stenella attenuata graffmani*

La Cruz de Huanacastle, Nayarit

FCMM 0009



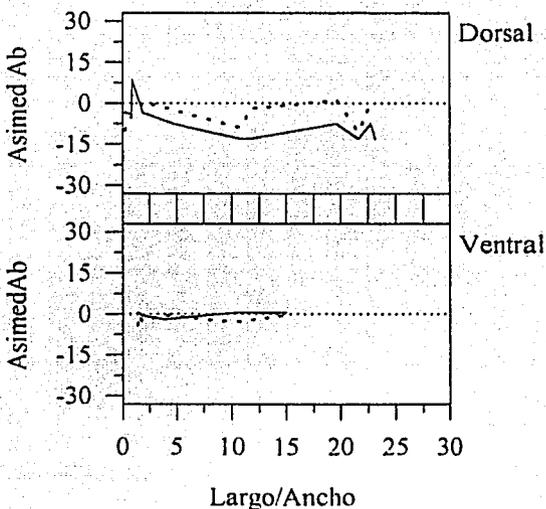
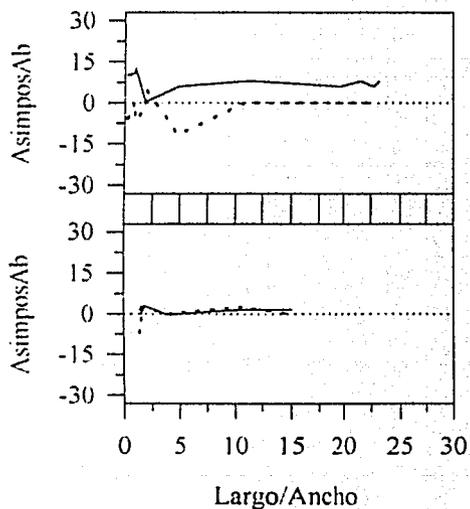
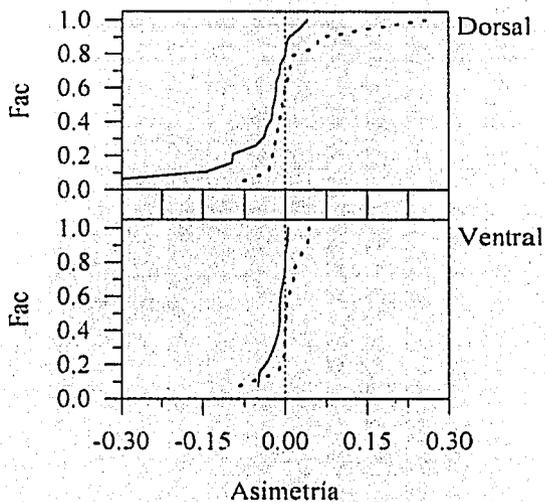
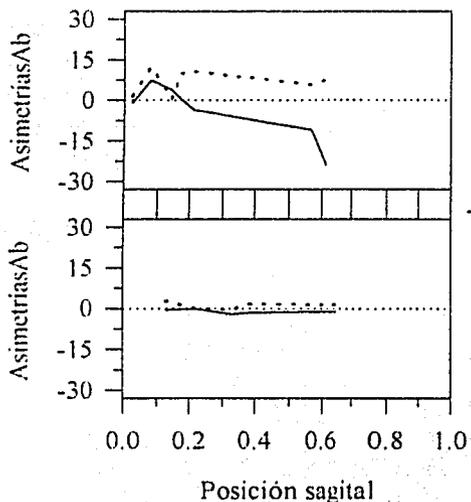
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



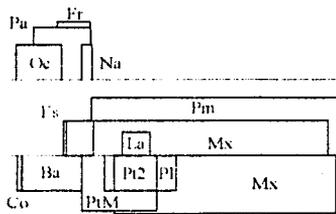
*Stenella attenuata graffmani*

Emiliano Zapata, Nayarit

FCMM 0010



TESIS CON FALLA DE ORIGEN

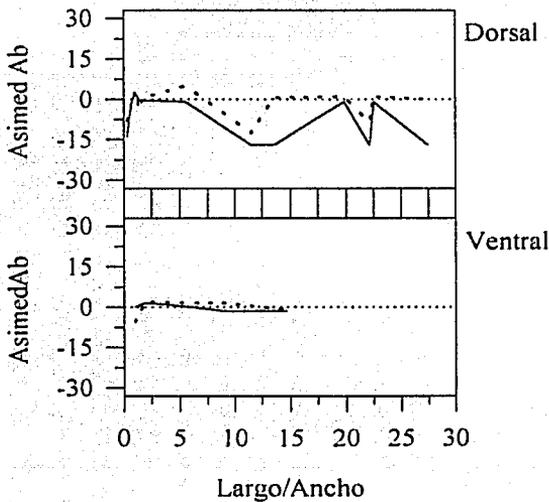
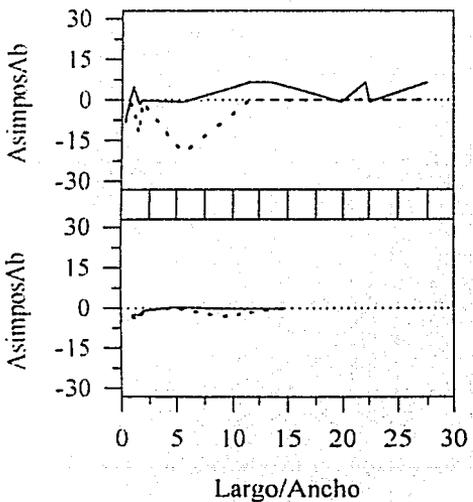
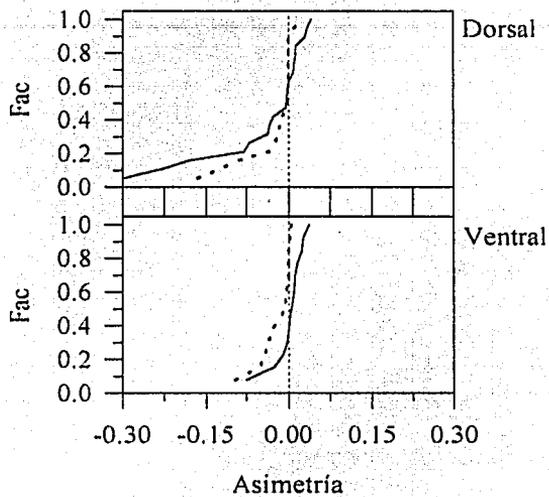
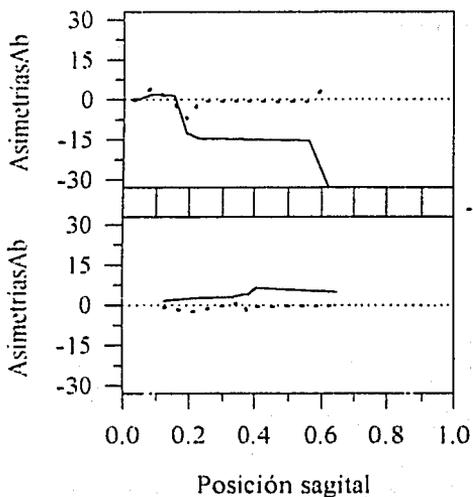


*Stenella attenuata oceanica*

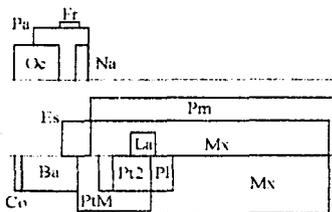
Macho

Ensenada, Baja California

FCMM 0013



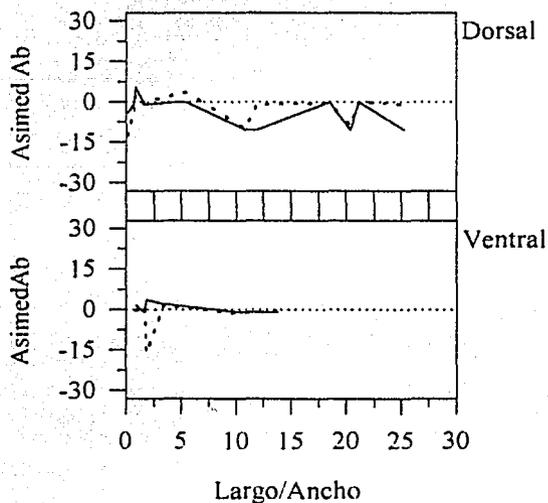
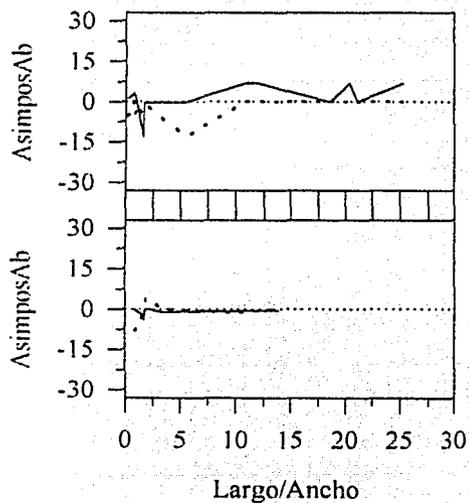
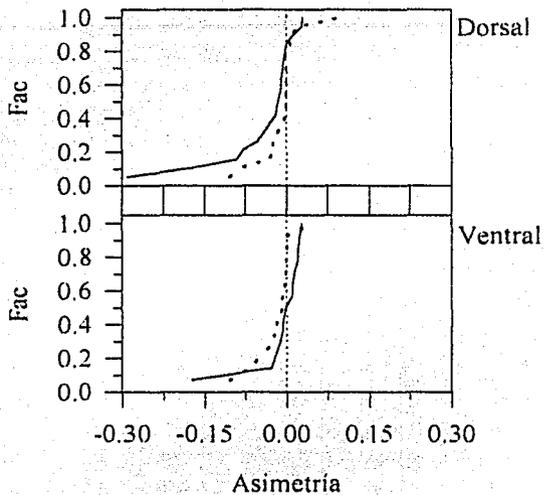
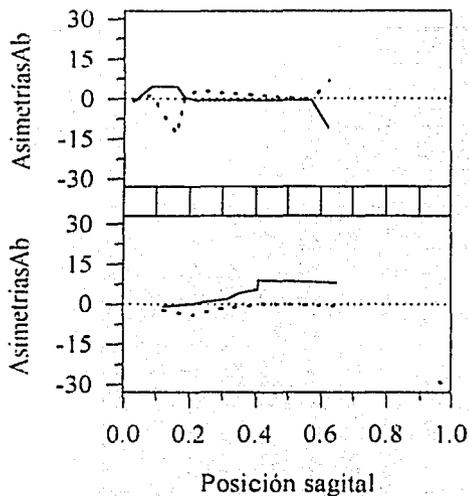
TESIS CON FALLA DE ORIGEN



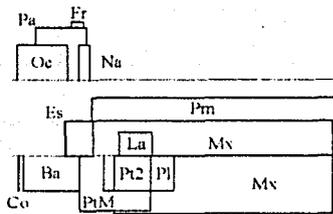
*Stenella attenuata graffmani*

Laguna Caimanero, Sinaloa

FCMM 0015



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

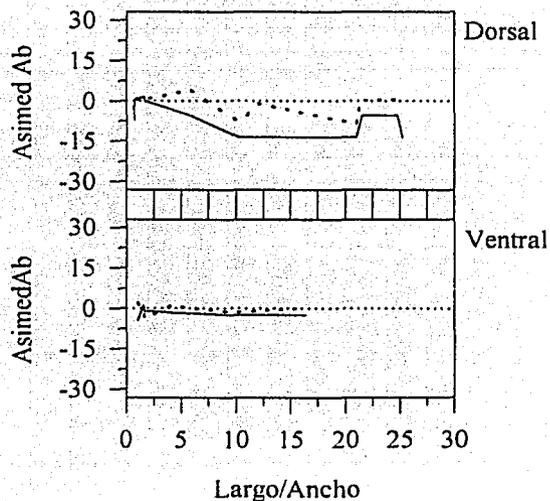
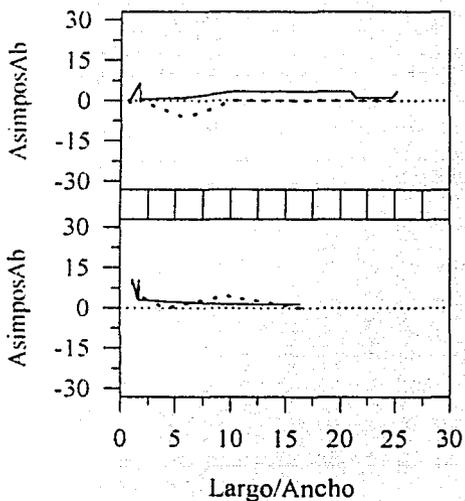
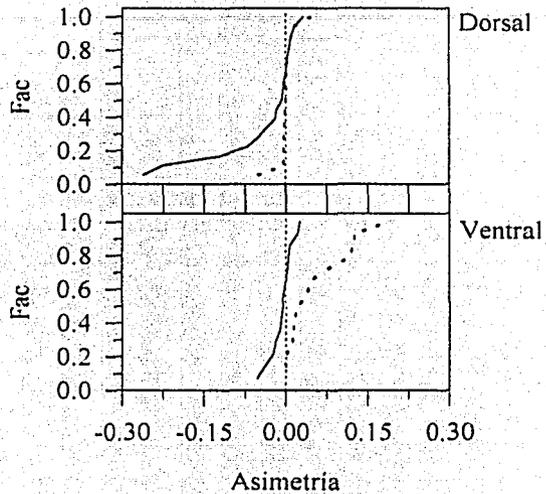
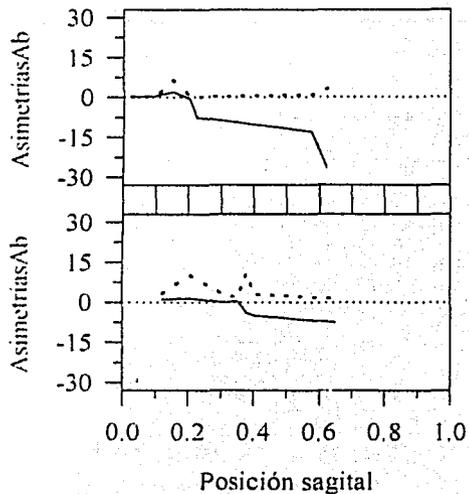


*Stenella attenuata graffmani*

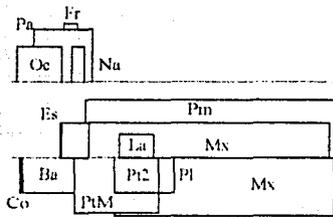
Macho

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0016



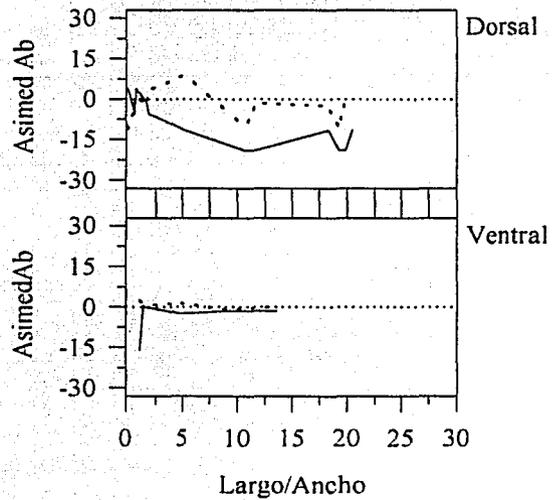
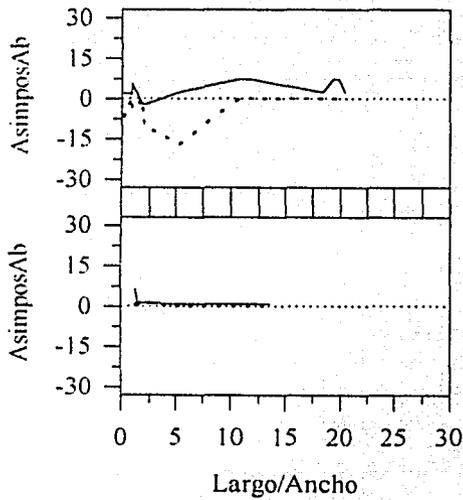
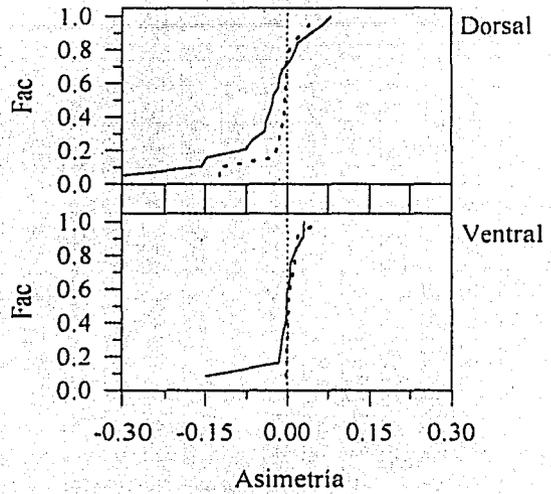
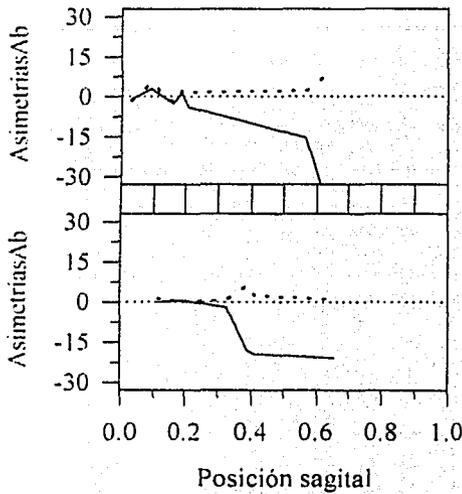
TESIS CON FALLA DE ORIGEN



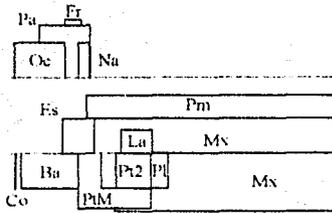
*Stenella attenuata graffmani*

Playa Careyeros, Nayarit

FCMM 0017



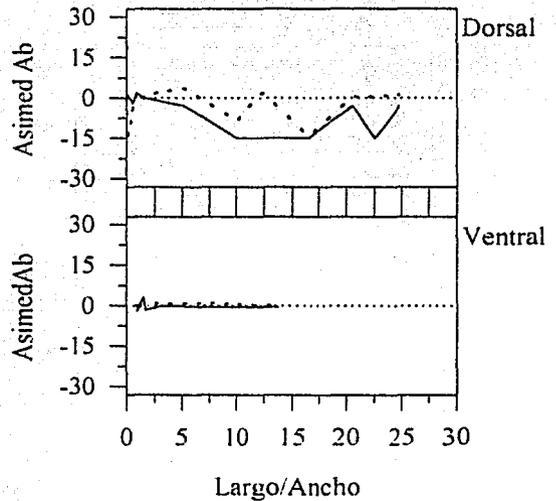
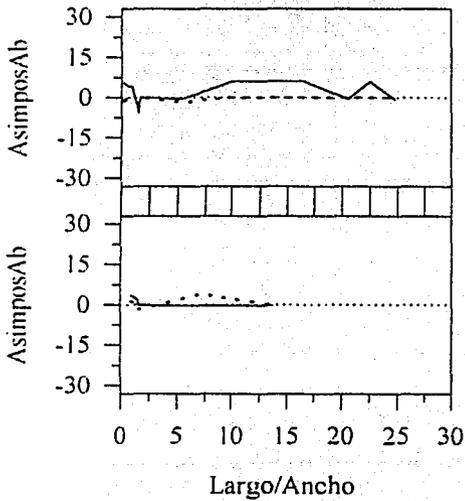
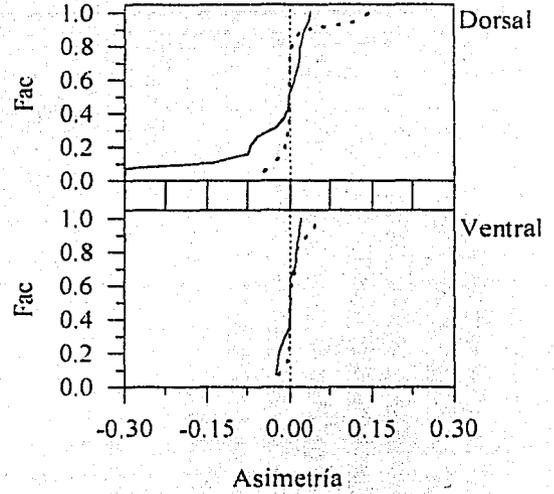
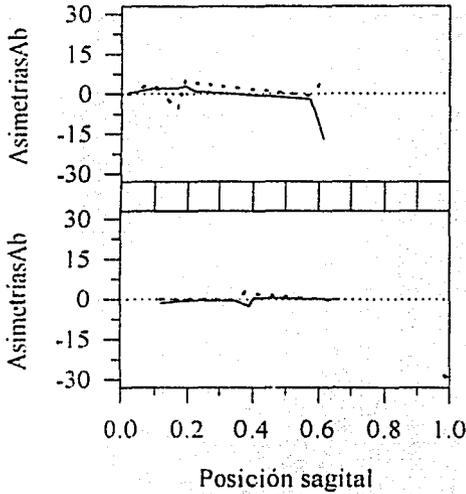
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



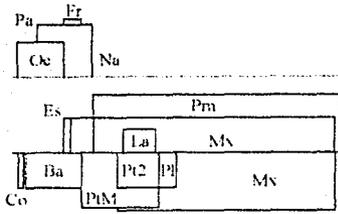
*Steinella attenuata graffmani*

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0018



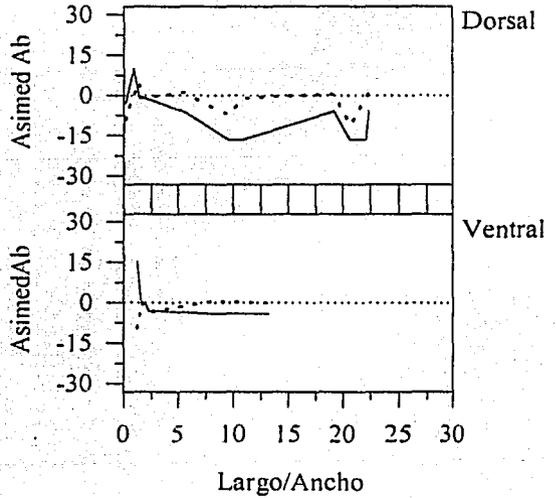
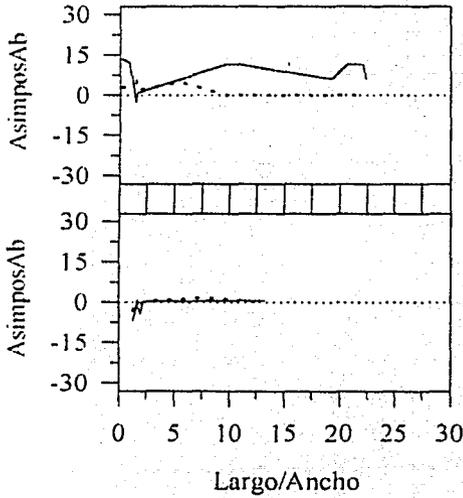
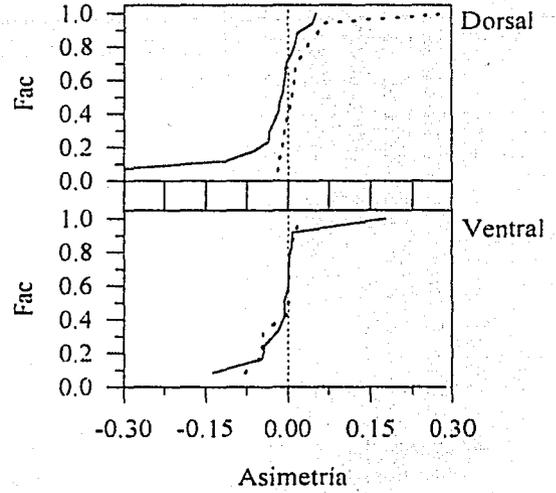
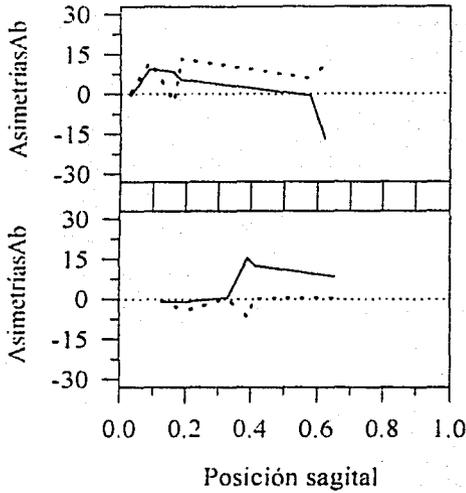
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



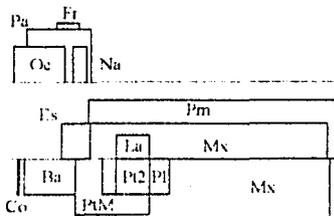
*Stenella attenuata graffmani*

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0019



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

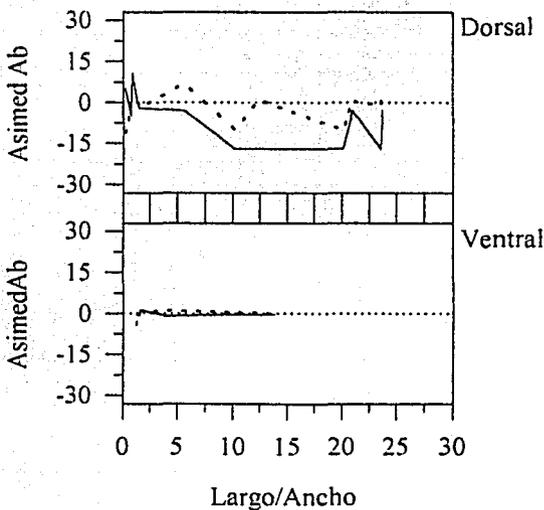
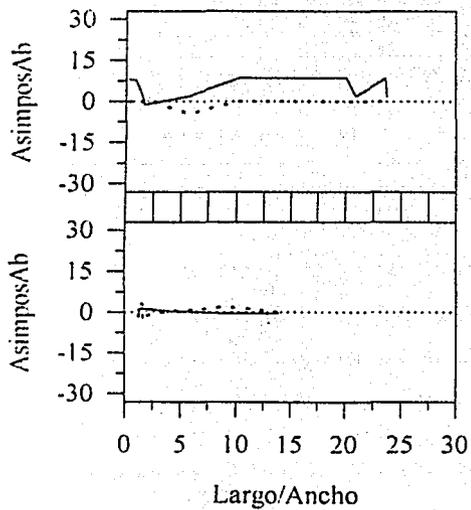
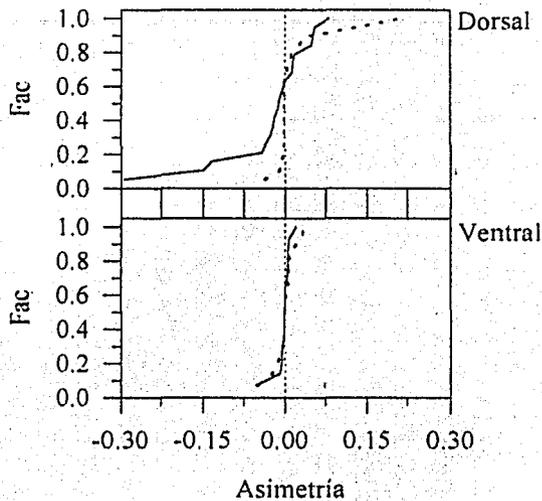
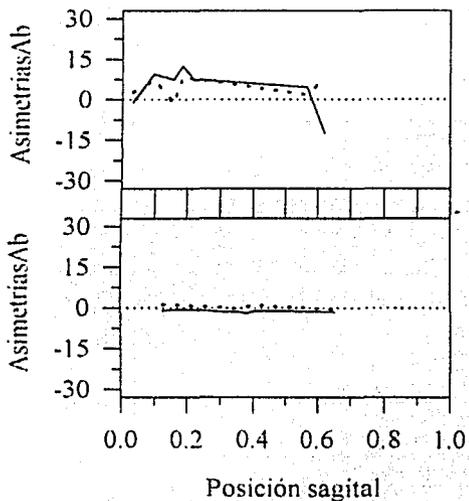


*Stenella attenuata graffmani*

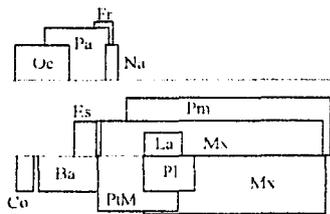
Macho

Playa Careyeros, Nayarit

FCMM 0022



TESIS CON FALLA DE ORIGEN

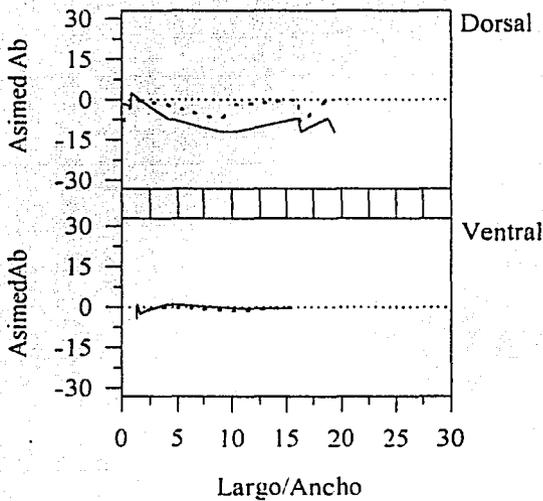
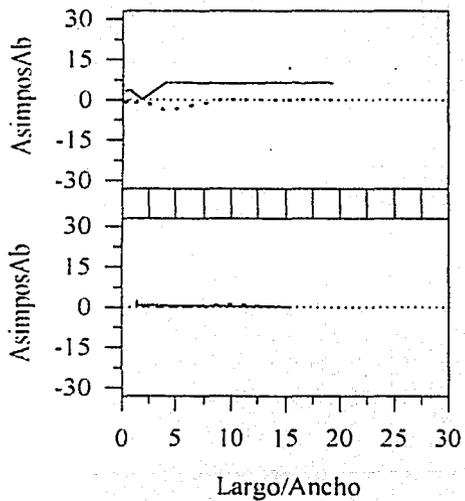
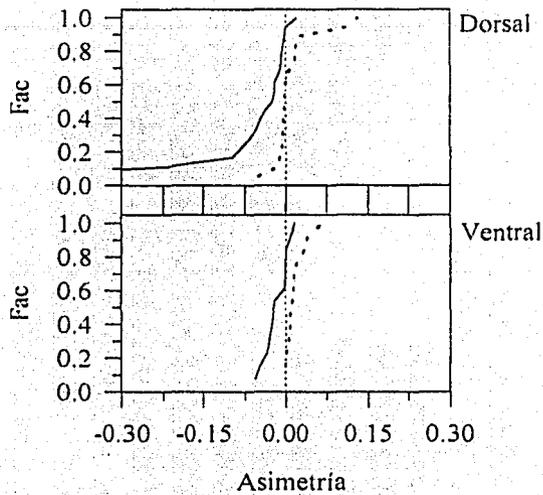
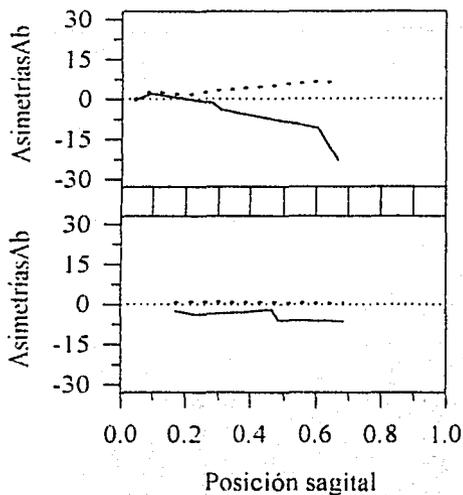


*Stenella attenuata oceanica*

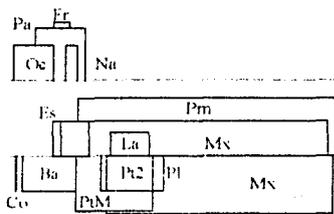
Macho-cria

Pacífico Oriental

FCMM 0025

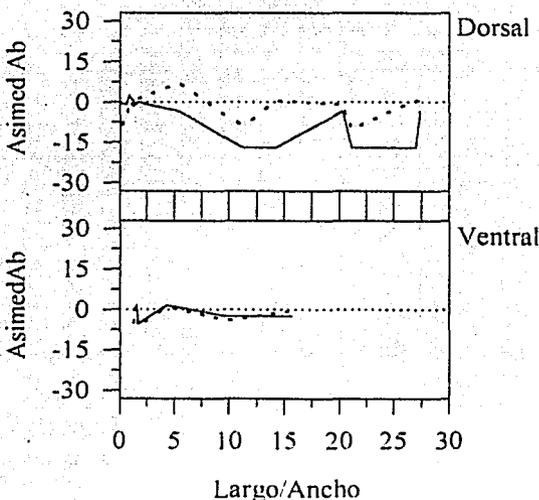
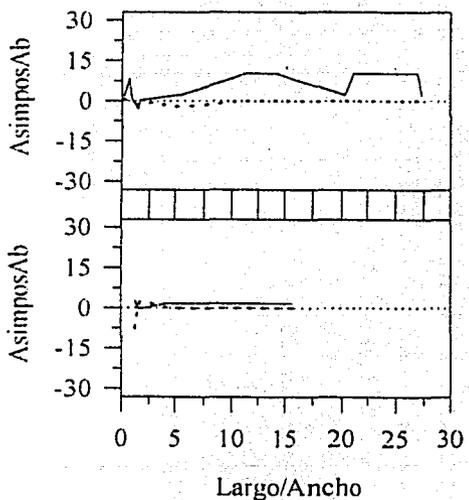
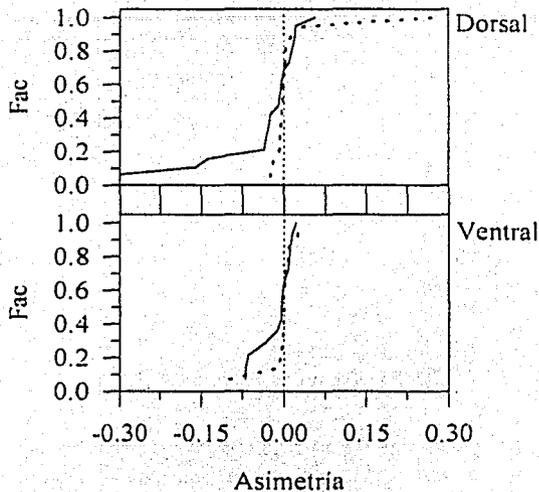
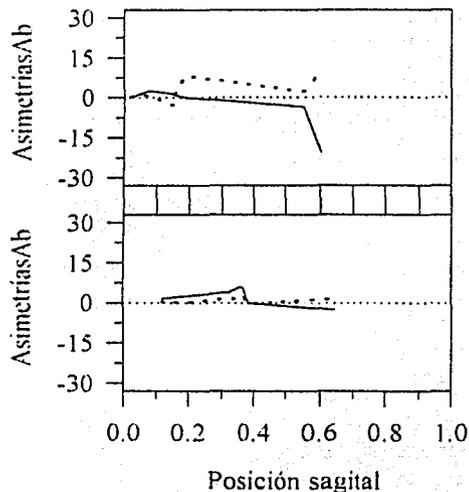


TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

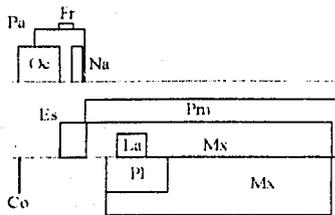


*Stenella attenuata oceanica*

Hembra  
 Pacífico Oriental  
 FCMM 0030



TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN

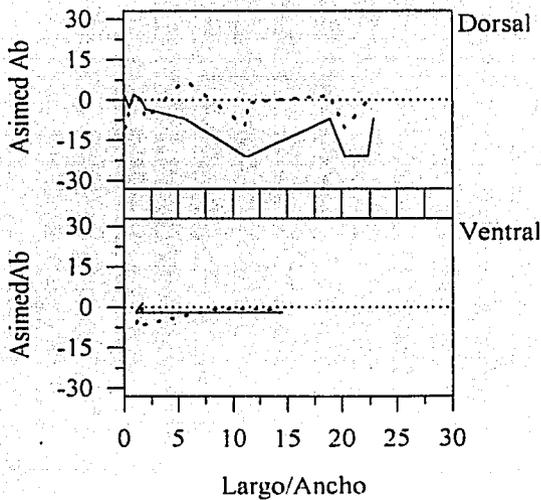
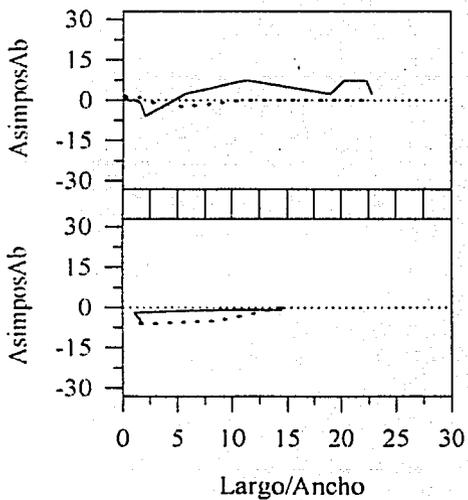
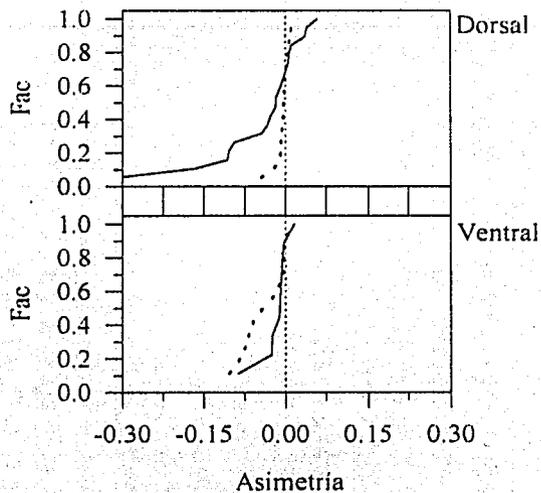
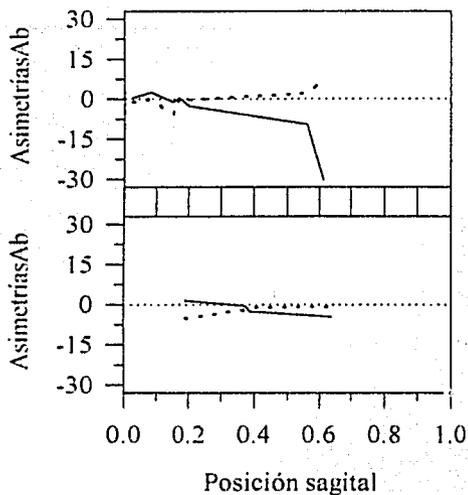


*Stenella attenuata graffmani*

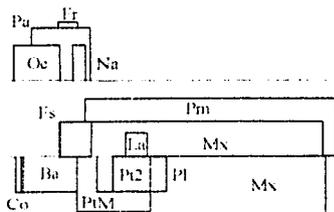
Hembra

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0032



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

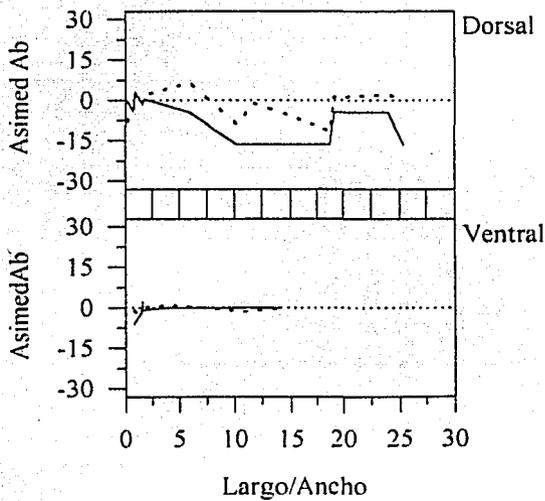
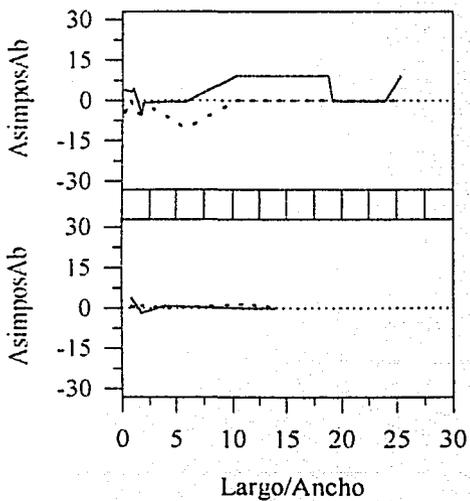
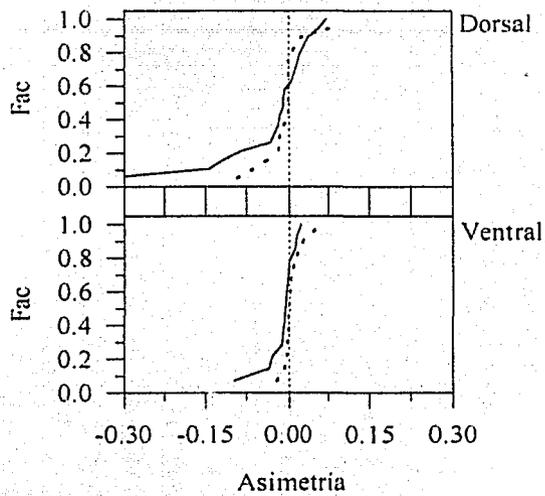
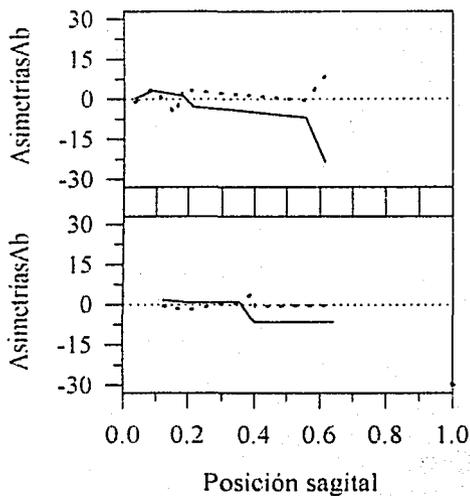


*Stenella attenuata graffmani*

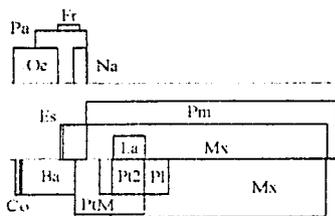
Macho

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0033



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

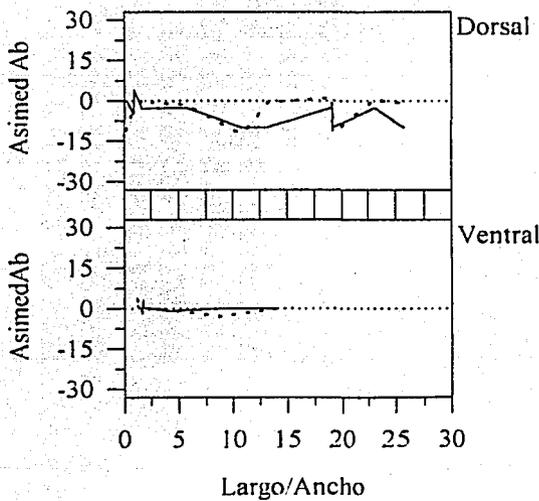
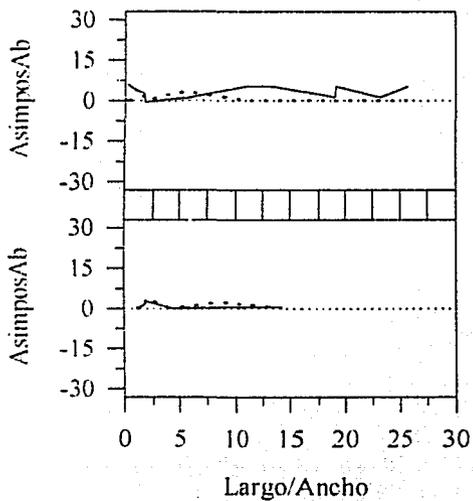
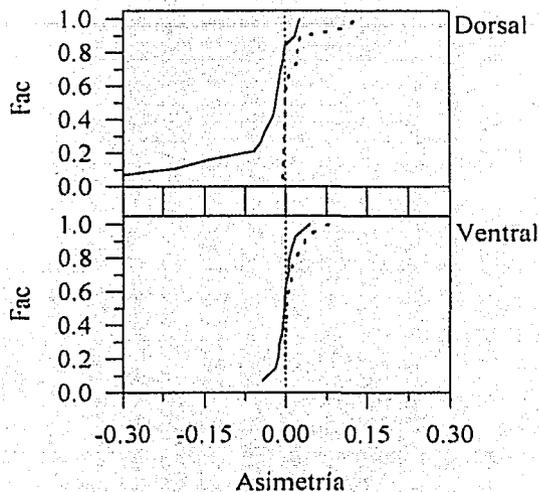
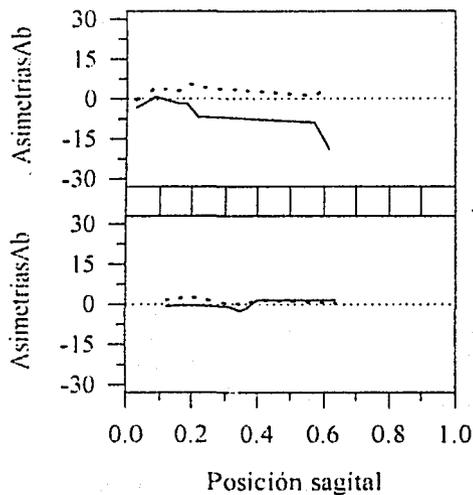


*Stenella attenuata graffmani*

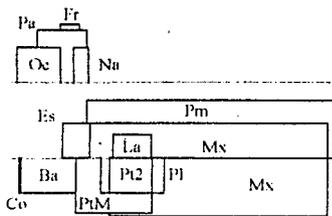
Hembra

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0034



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

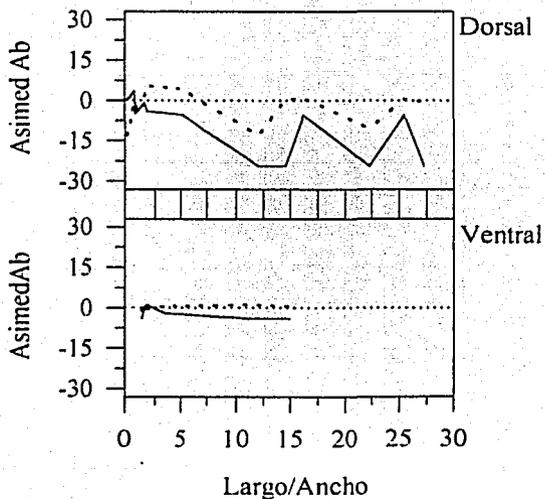
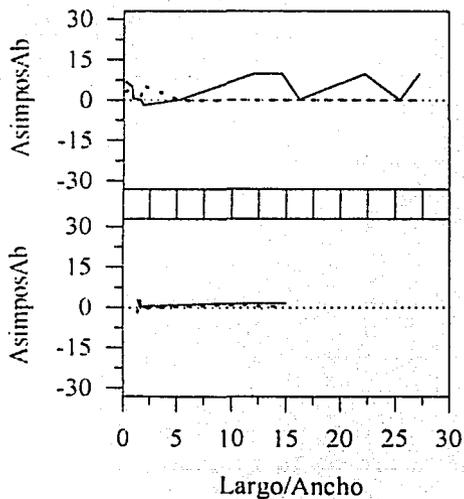
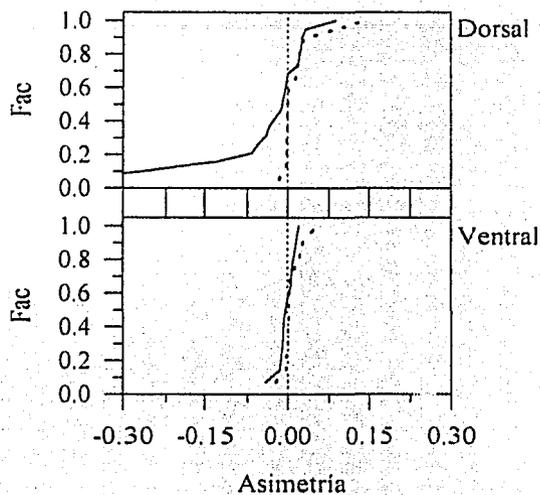
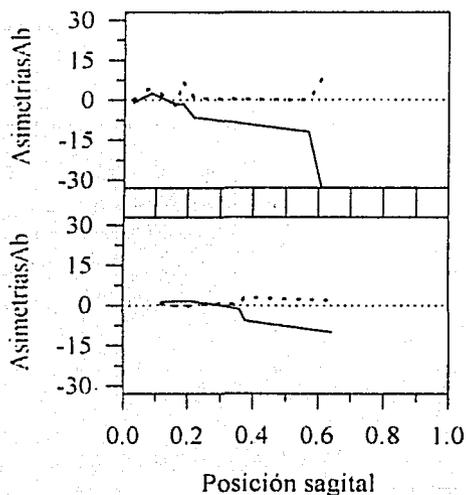


*Stenella attenuata oceanica*

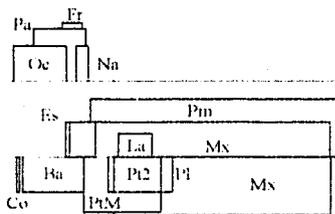
Hembra

Pacífico Oriental

FCMM 0075



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

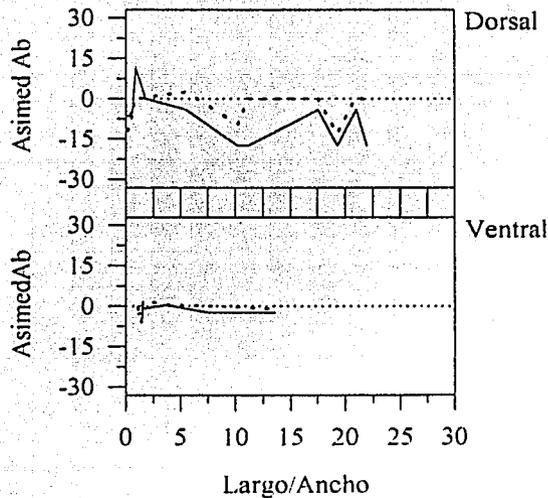
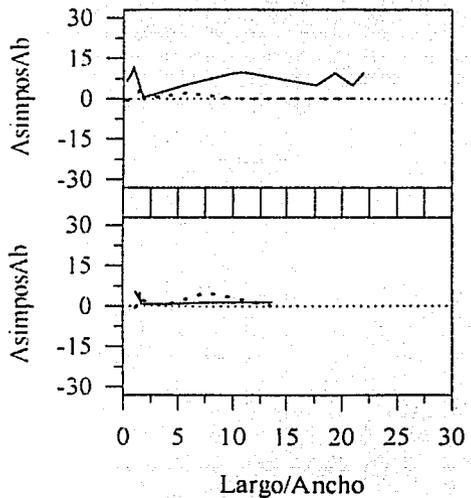
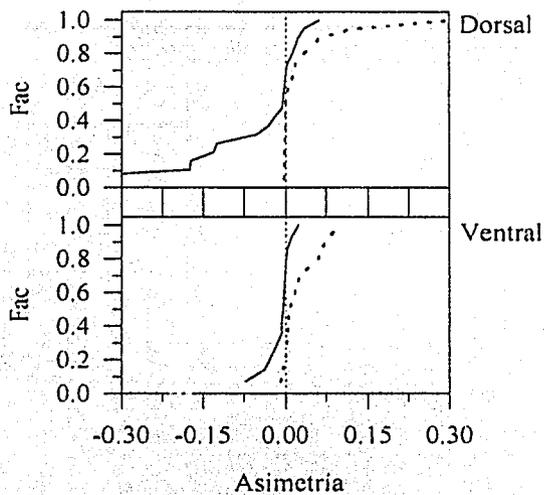
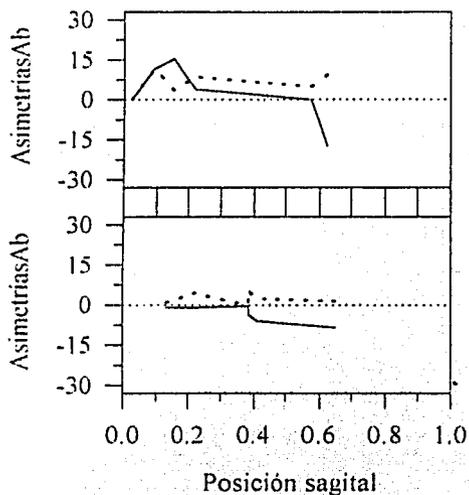


*Stenella attenuata oceanica*

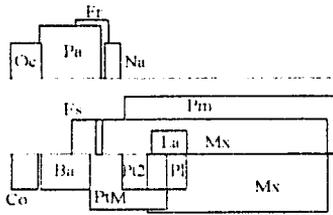
Macho

Pacífico Oriental

FCMM 0076



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

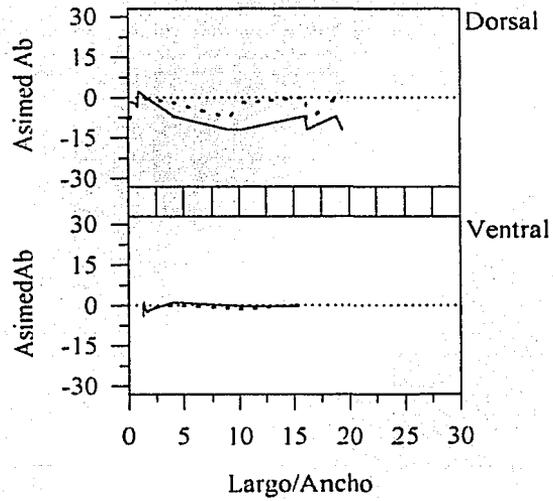
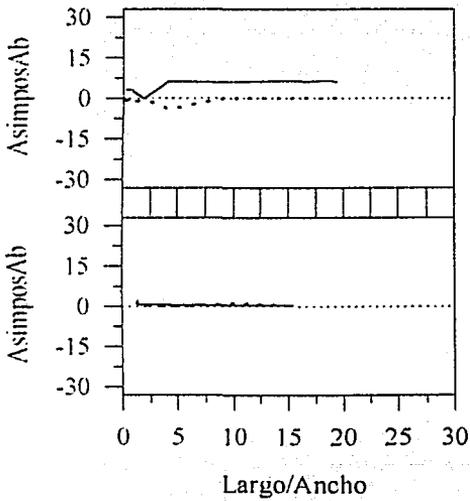
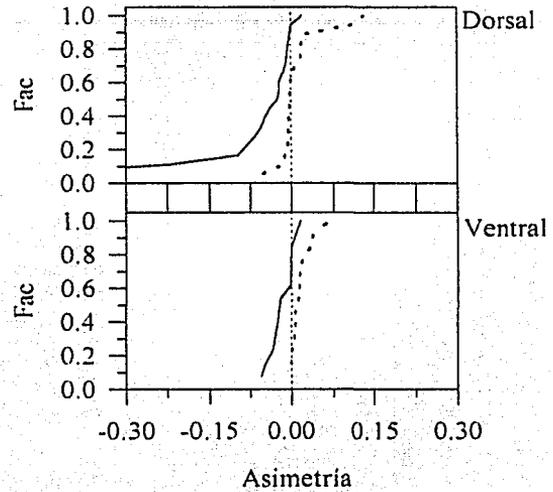
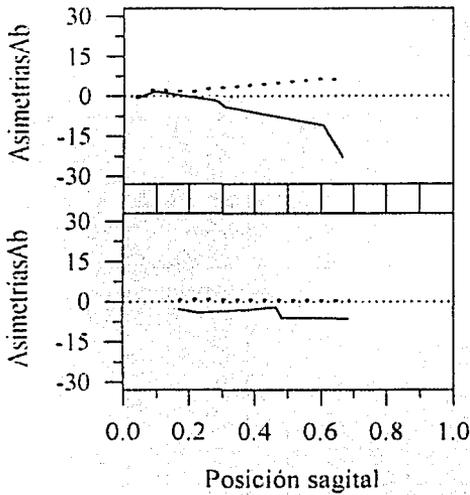


*Stenella attenuata oceanica*

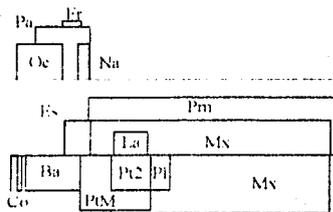
Cria

Pacífico Oriental, Nayarit

FCMM 0077



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

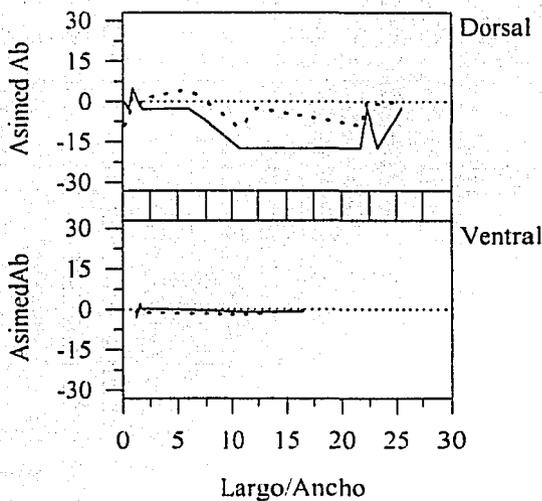
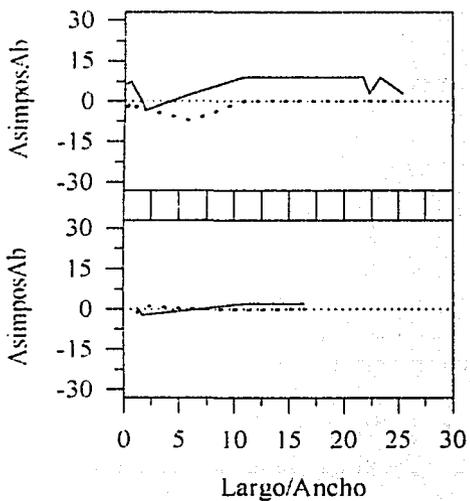
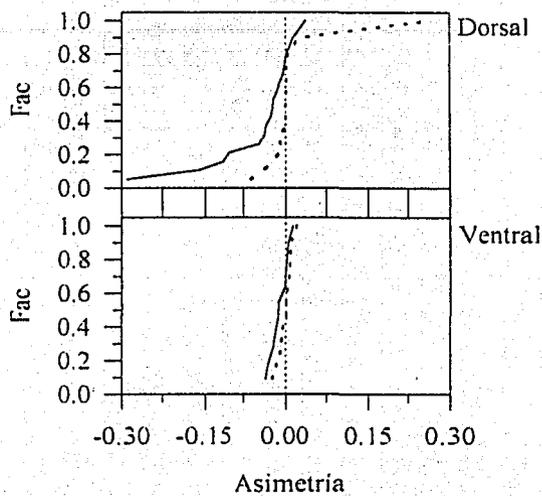
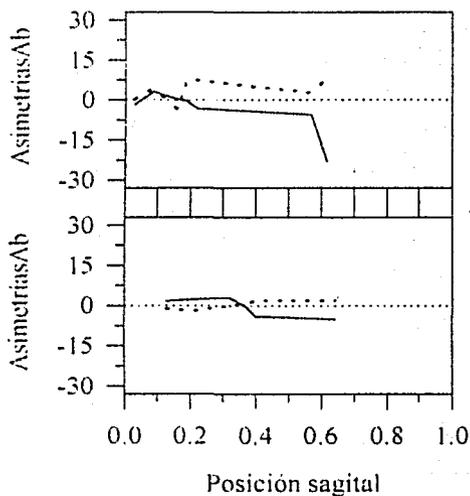


*Stenella attenuata graffmani*

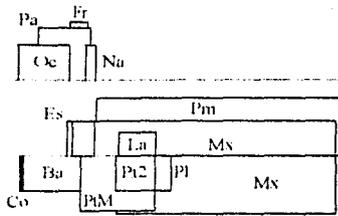
Hembra

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0081



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

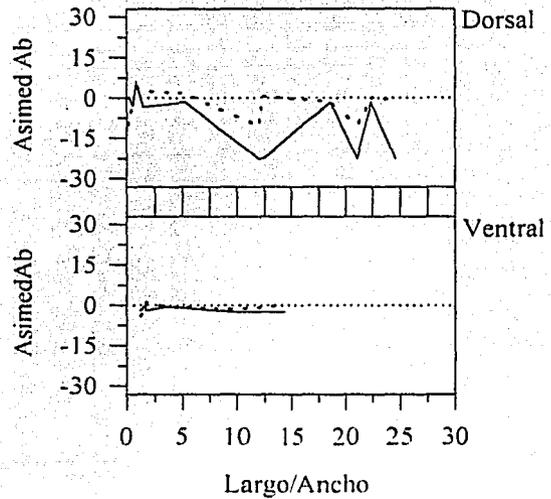
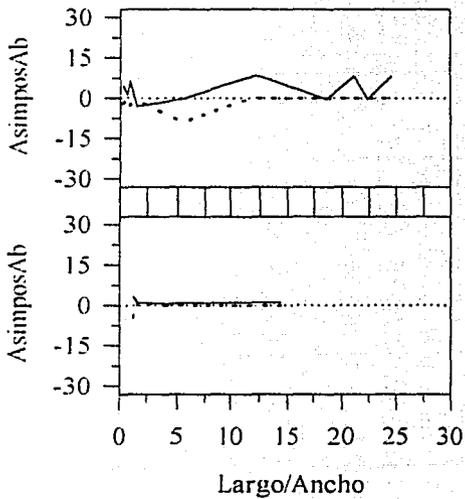
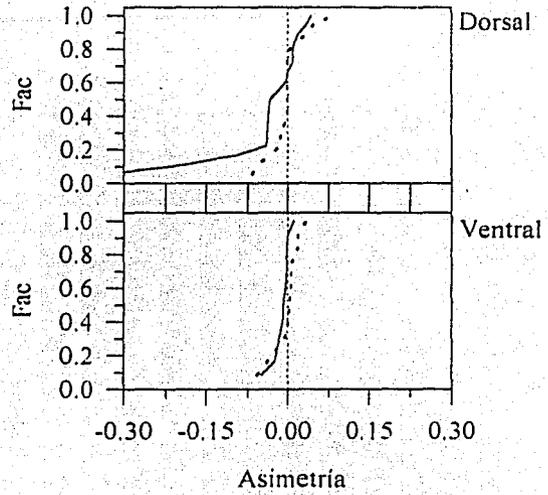
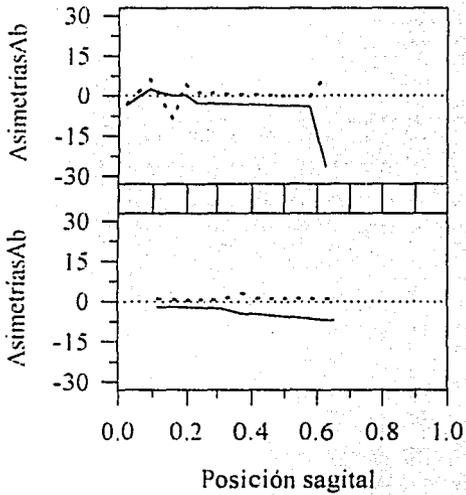


*Stenella attenuata graffmani*

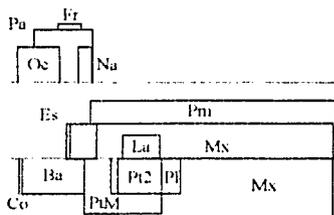
Hembra

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0082



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

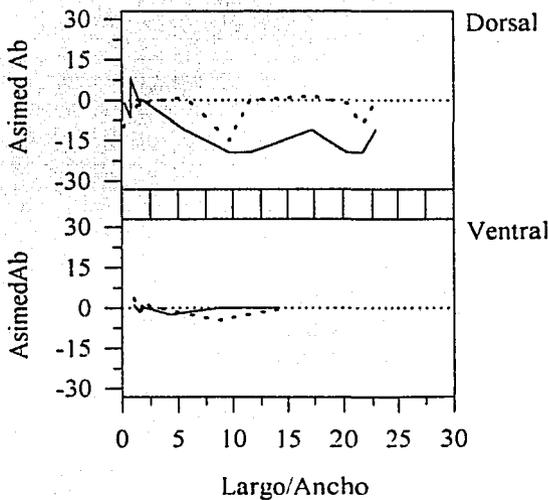
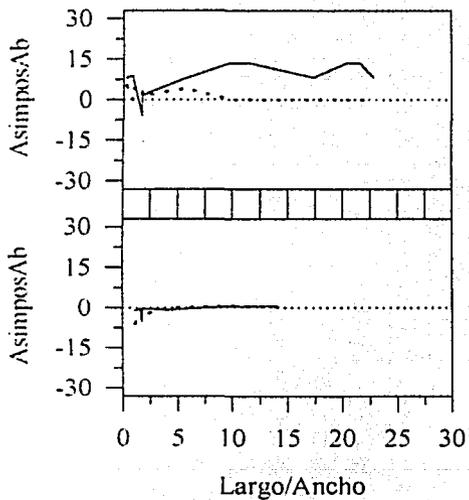
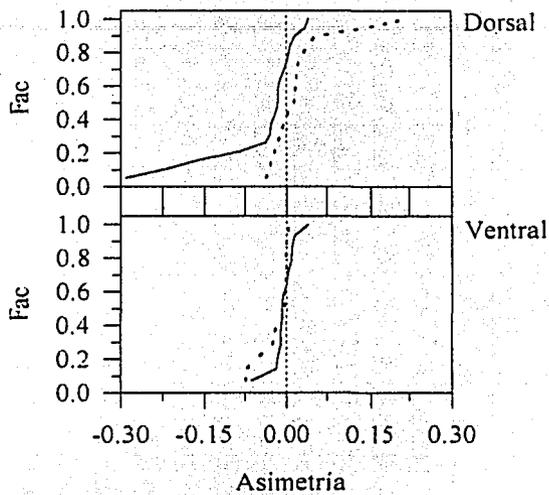
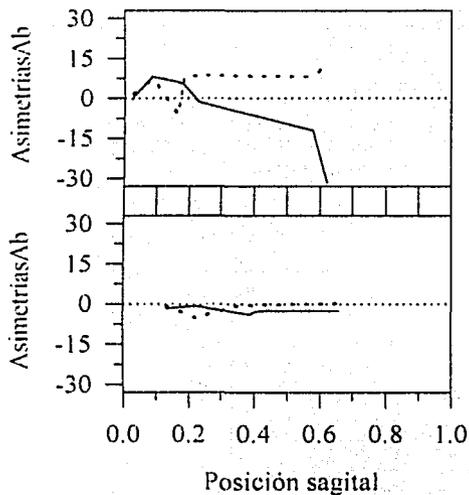


*Stenella attenuata graffmani*

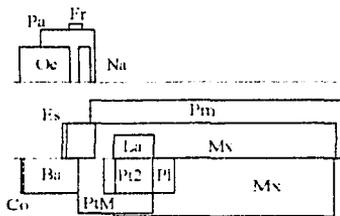
Hembra

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0083



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

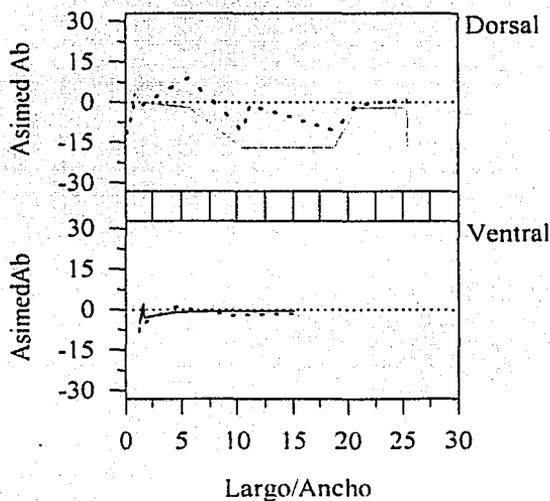
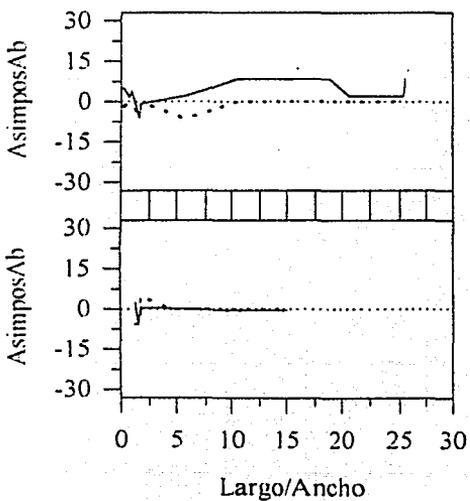
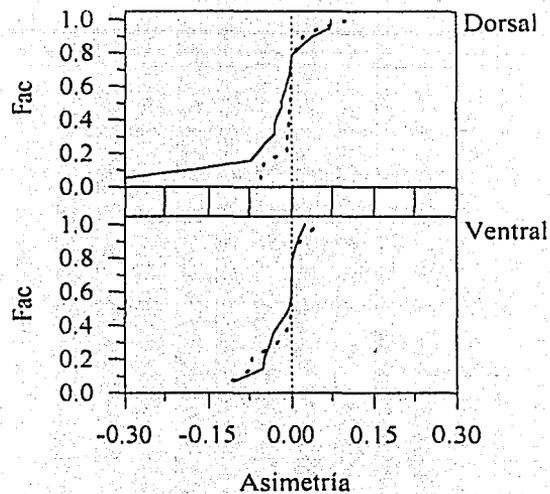
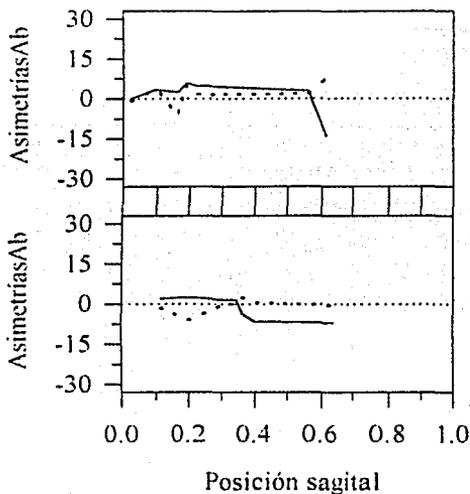


*Stenella attenuata graffmani*

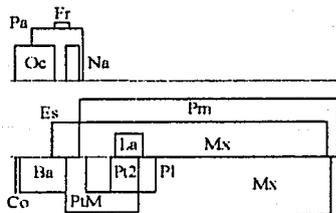
Hembra

Islas Marietas, Nayarit

FCMM 0091



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

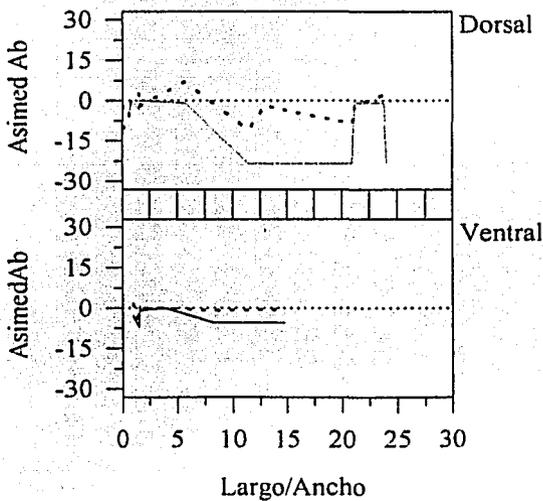
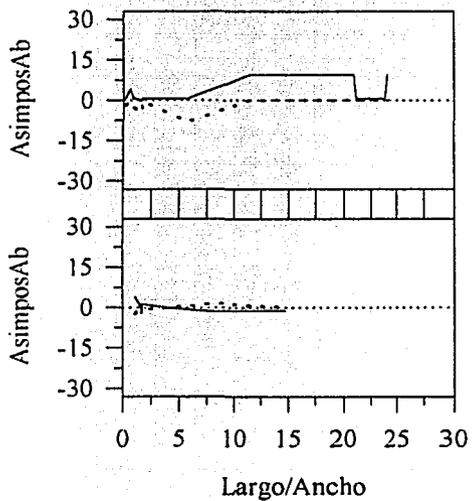
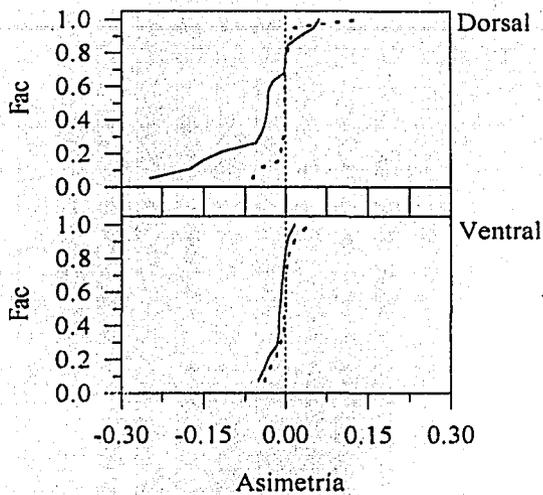
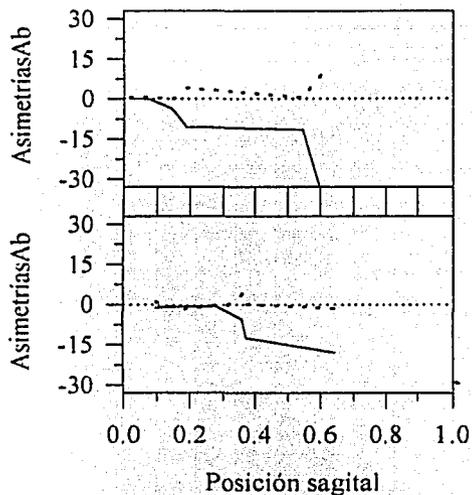


*Stenella attenuata graffmani*

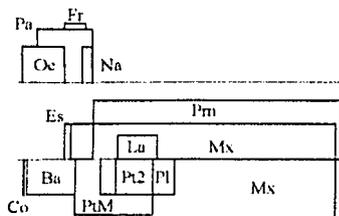
Macho

Islas Marietas, Nayarit

FCMM 0093



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

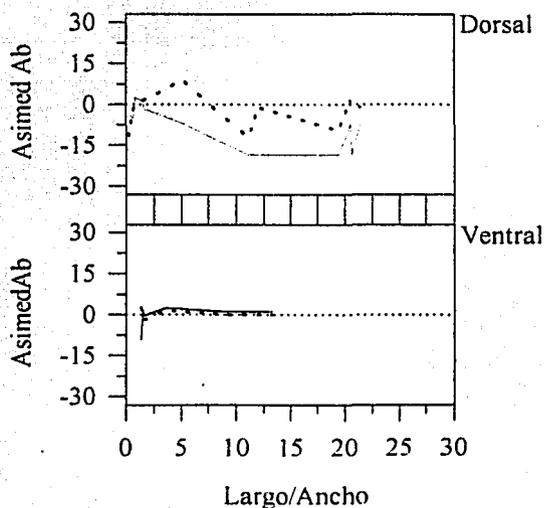
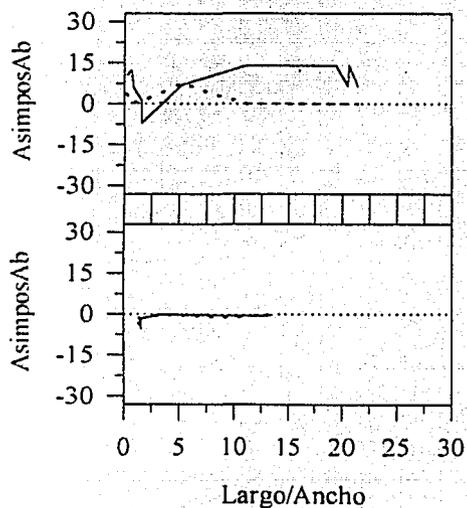
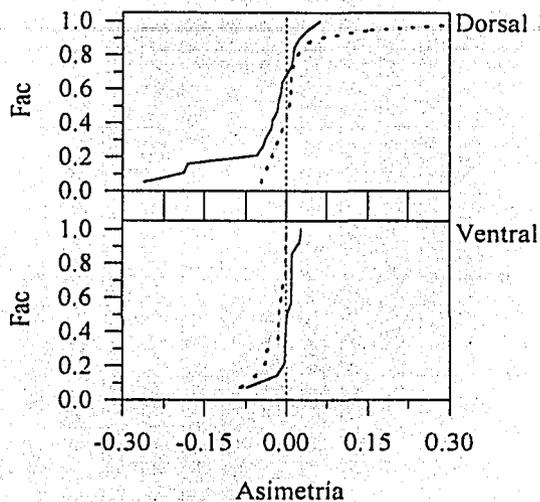
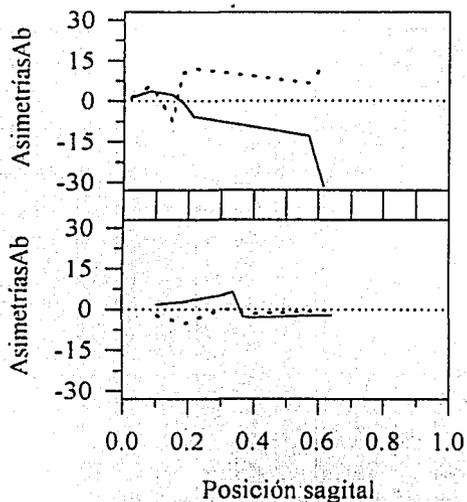


*Stenella attenuata graffmani*

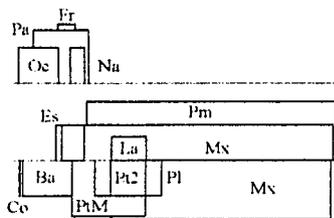
Macho

Islas Marietas, Nayarit

FCMM 0094



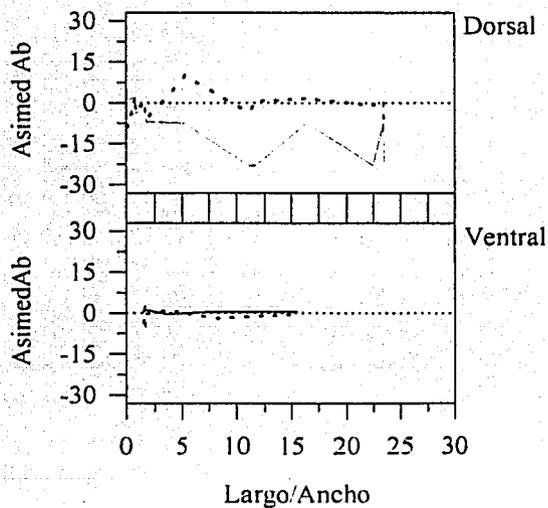
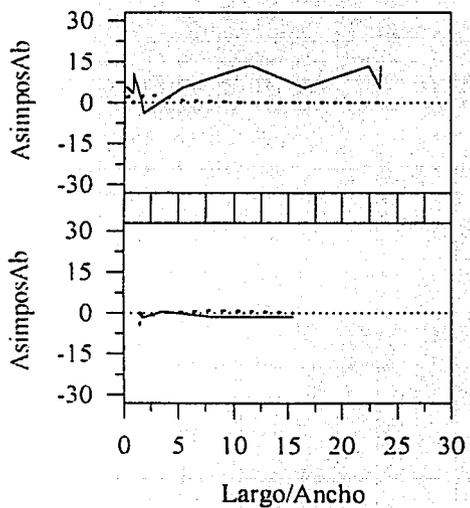
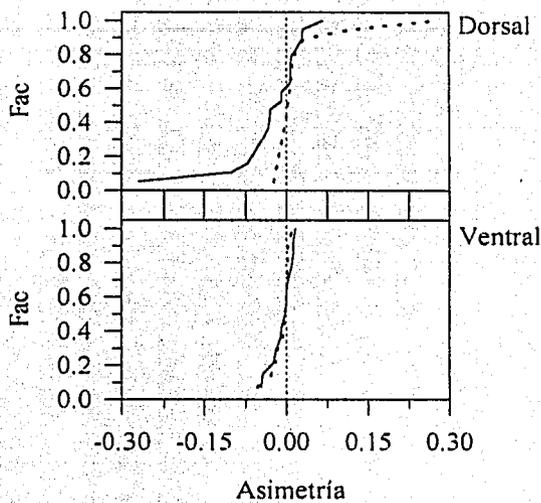
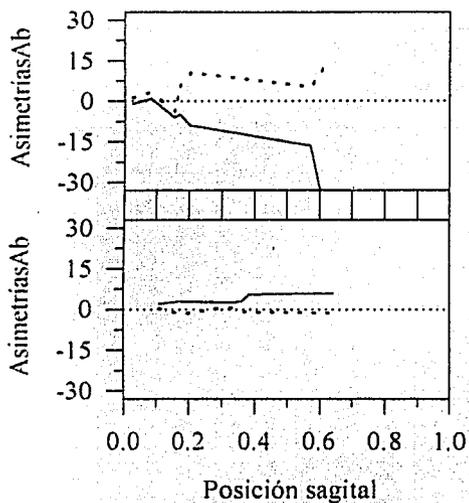
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



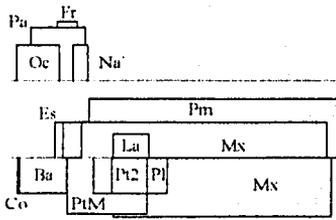
*Stenella attenuata graffmani*

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0096



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

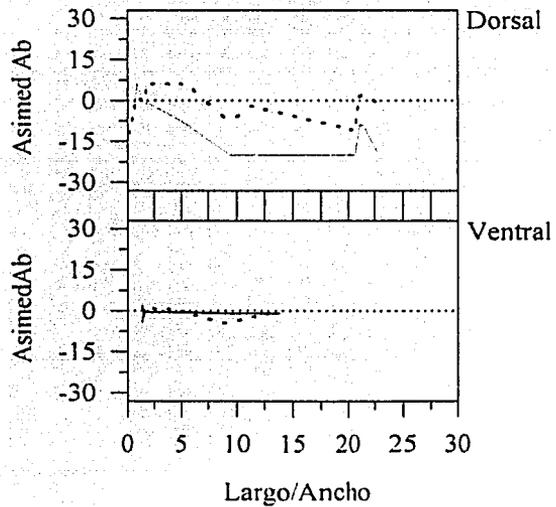
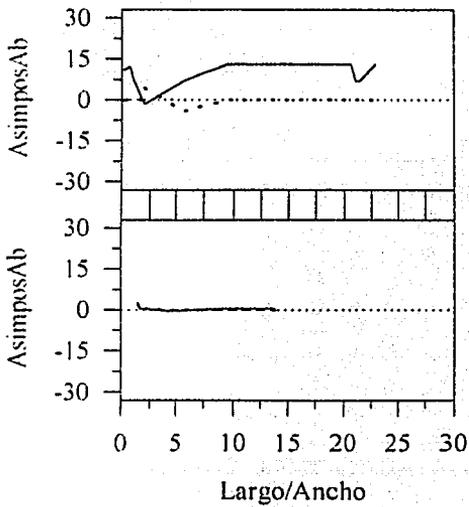
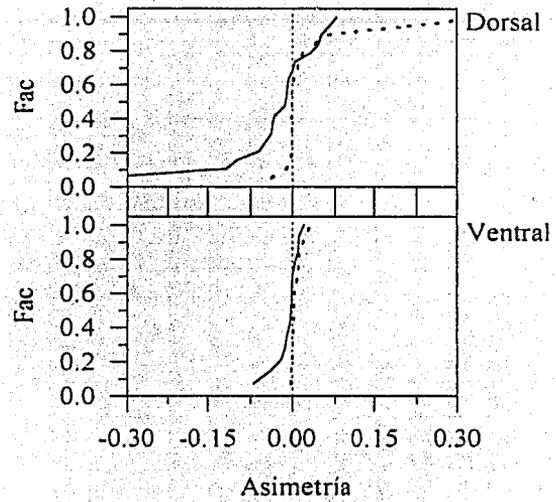
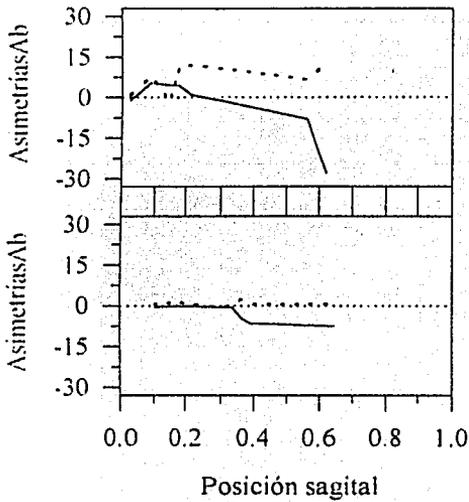


*Stenella attenuata graffmani*

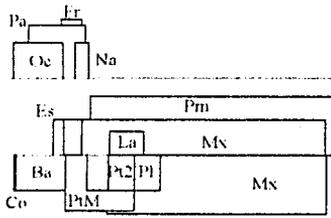
Hembra

La Corbeteña, Nayarit

FCMM 0097



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

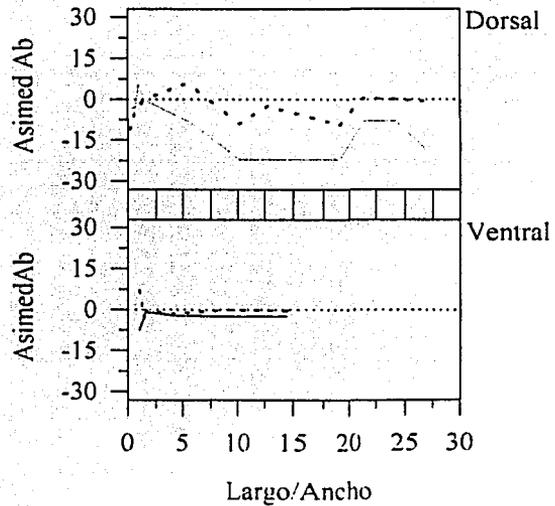
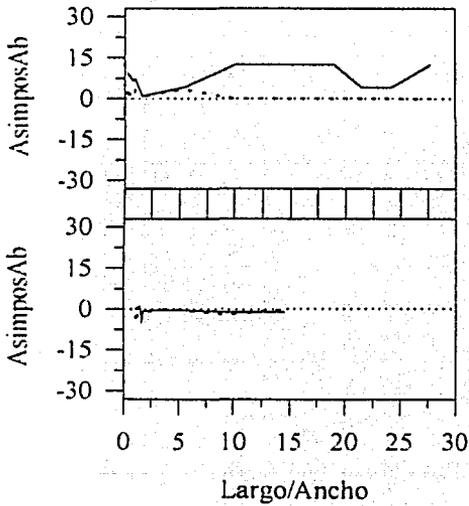
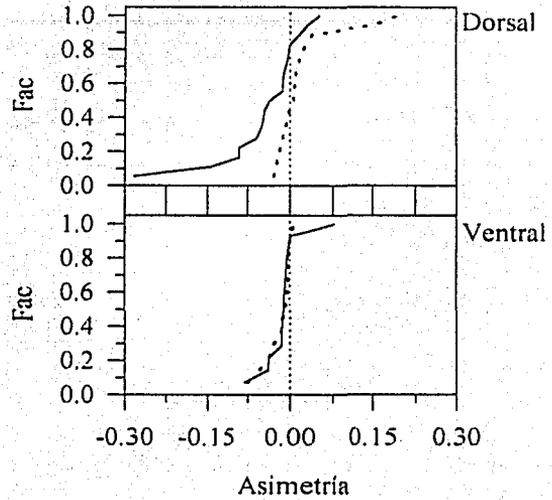
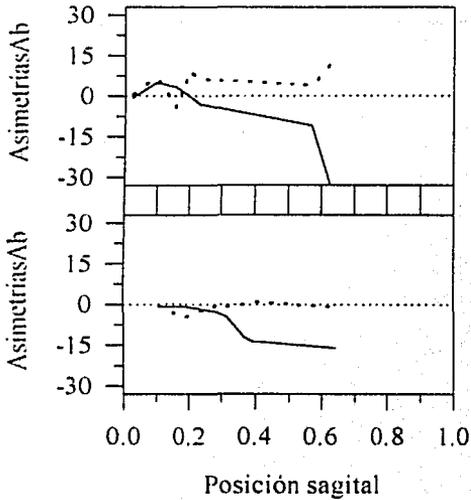


*Stenella attenuata graffmani*

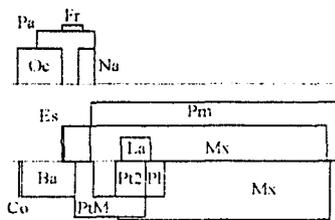
Macho

La Corbeteña, Nayarit

FCMM 0098



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

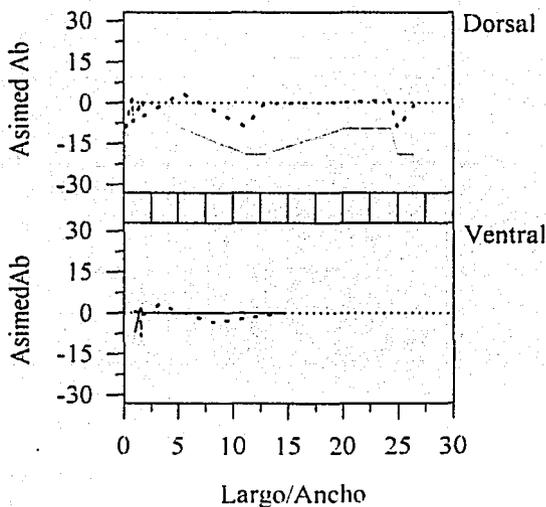
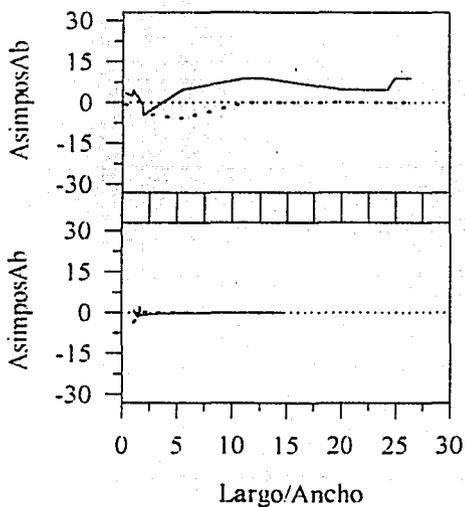
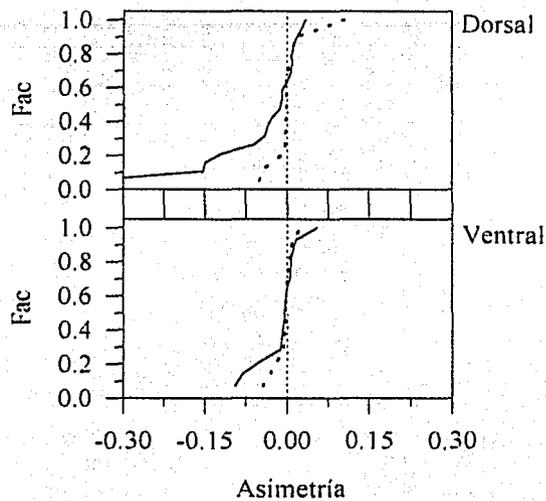
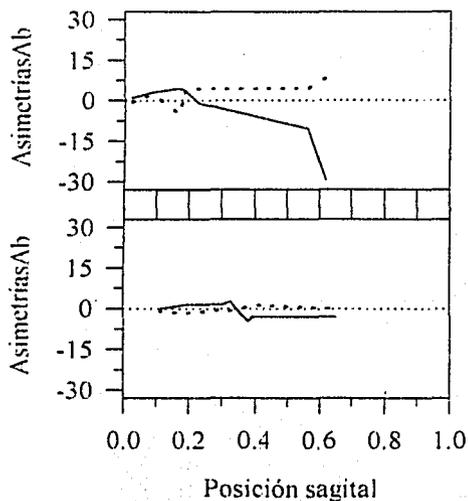


*Stenella attenuata graffmani*

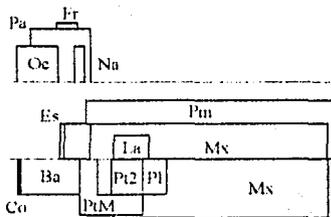
Hembra

La Corbeteña, Nayarit

FCMM 0099



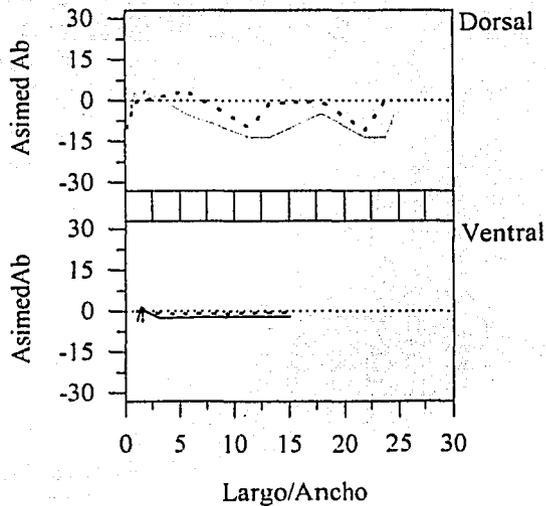
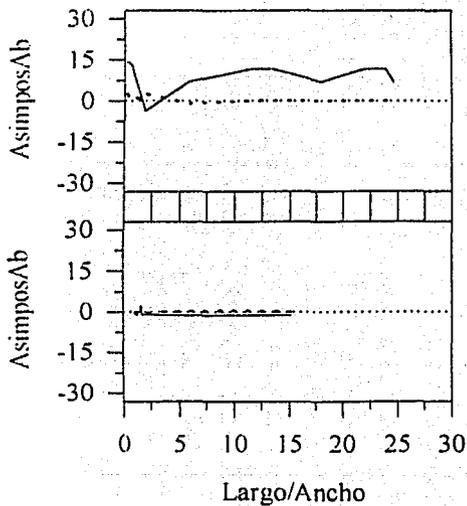
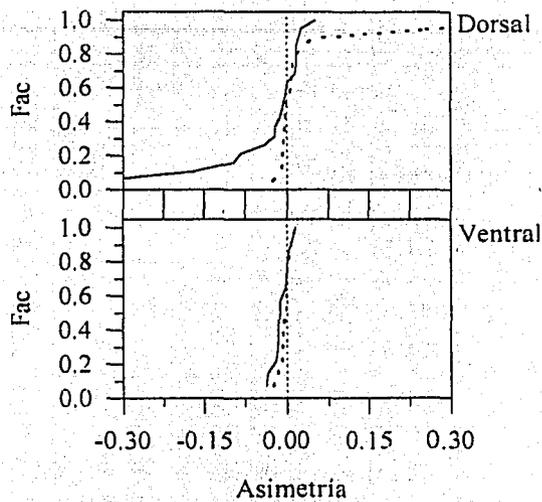
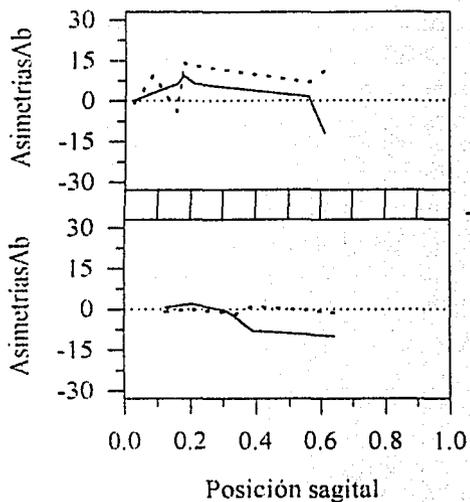
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



*Stenella attenuata*

Punta de Mita, Nayarit

FCMM 0153



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN