



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**ONTOGENIA DE LA ASIMETRÍA CRANEAL
EN EL LOBO MARINO DE CALIFORNIA
(*Zalophus californianus californianus*)**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G O
P R E S E N T A:
JUAN MANUEL SÁNCHEZ PARRA



DIRECTOR DE TESIS: LUIS MEDRANO GONZÁLEZ



MÉXICO, DF

**FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR**

2004



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Ontogenia de la asimetría craneal en el lobo marino de California
(Zalophus californianus californianus)."

realizado por Juan Manuel Sánchez Parra con número de cuenta 3311678-4

quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Luis Medrano González 

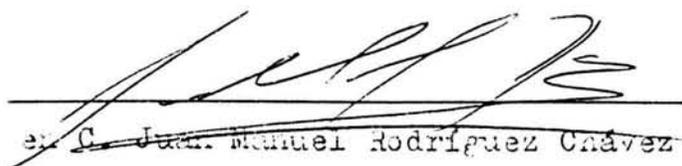
Propietario Biól. María de Jesús Vázquez Cuevas 

Propietario M. en C. Guillermo Alfonso Pérez Saldaña 

Suplente Biól. Abraham Kobelkowsky Díaz 

Suplente Biól. Raúl González Alpizar 

Consejo Departamental de Biología

M. en C. ~~Juan Manuel Rodríguez Chávez~~ 

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

Natura nusquam
magis est tota
quam in minimis

Stephen Jay Gould

CONTENIDO

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
ANTECEDENTES.....	7
Biología del lobo marino de California.....	7
Conservación del lobo marino en México.....	10
Ontogenia, desarrollo y dimorfismo sexual.....	11
Asimetría en los vertebrados.....	13
PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN.....	17
Objetivo general.....	18
Objetivos particulares.....	18
MÉTODOS.....	19
Material óseo.....	19
Identificación del sexo y estimación de la edad.....	19
Medición de cráneos.....	19
Análisis de datos.....	26
RESULTADOS.....	29
Asimetría y error de medición.....	29
DISCUSIÓN.....	42
CONCLUSIONES.....	45
AGRADECIMIENTOS.....	46
LITERATURA CITADA.....	48
APÉNDICES.....	53
1. Medidas craneales empleadas en este trabajo.....	53
2. Fotografías de algunos cráneos examinados.....	55

RESUMEN

El lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*) es una especie dimórfica y poliginica cuyo crecimiento y desarrollo dependen de factores ambientales diversos que se manifiestan en alteraciones como malformaciones anatómicas y asimetrías. Estas usualmente consisten en un leve desarrollo desigual entre lados de un carácter sin que haya alguna direccionalidad entre los organismos de una población. En esta investigación se estudiaron 48 cráneos (28 hembras y 20 machos) de lobos marinos de California de diferentes edades para examinar la ontogenia de la asimetría craneal en relación con la historia de vida de los organismos y determinar si hay etapas más susceptibles para efectos de alteraciones morfológicas por perturbaciones ambientales naturales y antropogénicas. Se encontró que la asimetría en hembras y machos de la especie es esencialmente fluctuante. La mayor parte de la asimetría craneal se presenta desde el nacimiento. Después, las etapas que presentan un mayor incremento en las asimetrías es en las hembras a las 2 y 5 estrías dentarias (ed) y en los machos a las 2 y 10 ed. Estos incrementos puntuales de asimetría pueden explicarse por alteraciones en el balance energético asociados al destete y al inicio de la reproducción en ambos sexos en los cuales puede haber mayor remodelación ósea. Se presenta compensación postnatal de la asimetría que ocurre más en los huesos que más crecen particularmente en la región temporal del frontal. Sin embargo, se encontró una relación inversa entre el crecimiento relativo (*CR*) de los huesos y su incremento relativo de asimetría (*IRA*). Los huesos que presentan mayor direccionalidad en su asimetría son el escamoso, el yugal, el maxilar y el mastoideo. Se requerirá de examinar una muestra más amplia para determinar si esta direccionalidad aparente es real.

ABSTRACT

The California sea lion (*Zalophus californianus californianus*) is a dimorphic and polygynous species whose growth and development depend from diverse environmental factors which may cause misformations and other anatomical variations such as asymmetries. Asymmetries usually happen as a slight unequal development of a character in both sides without directionality among organisms in a population. Here I studied 48 skulls of California sea lions (28 females and 20 males) of different ages to examine the ontogeny of cranial asymmetry, as related to life history and to determine the ages at which there is a higher sensitivity of growth to morphological alterations provoked by environmental disturbances, both natural and anthropogenic. Skull asymmetry in males and females in this species is essentially fluctuating. Most of the skull asymmetry is found since birth. Thereafter, the ages at which higher increases in asymmetry are observed are 2 and 5 dental layers for females and 2 and 10 dental layers for males. These punctual increments of asymmetry may be explained by changes in energy balance associated to the end of lactation and the start of breeding of both sexes in which a greater bone remodeling may occur. There is postnatal compensation of asymmetry which is higher in the bones having greater postnatal growth, especially in the temporal region of the frontal. However, an inverse relationship was found between bone relative growth and its relative postnatal increase of asymmetry. The bones having larger directionality in their asymmetry are the jugal, maxillary and mastoid. Examination of a larger sample will be necessary to determine whether this apparent directionality is real.

INTRODUCCIÓN

El lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*) se ha estudiado en México desde la década de los 1960s como resultado de la importancia económica que tuvo desde el siglo XIX y la explotación a la que se le sometió provocando una severa disminución de su población. Desde entonces, esta especie ha sido el centro de atención de muchos investigadores.

El lobo marino es una especie dimórfica y presenta poliginia cuyo origen deriva de la estrecha relación que hay entre la fisiología y ecología de la reproducción y la morfología en términos de tamaño corporal y caracteres sexuales secundarios. Los machos se alimentan en regiones pelágicas, acumulan una gruesa capa de grasa subcutánea y tienen un tamaño corporal mayor al de las hembras. Estas características favorecen el almacenamiento de reservas de energía que confieren a los machos la capacidad de resistir ayunos prolongados y mantener el control de territorios durante el periodo de reproducción (Bartholomew, 1970).

La necesidad que tienen los machos de mantener un territorio durante un largo periodo en la época reproductiva también se relaciona con la actividad de las hembras en esta época. Para parir y cuidar a sus crías, las hembras tienden a ser gregarias buscando lugares adecuados, en especial libres de depredadores. Por ello, las hembras buscan islas y lugares donde su alimento esté cercano en gran cantidad para alimentarse y amamantar a sus cachorros. La agregación de las hembras hace que los machos compitan por los espacios disponibles en donde las hembras se distribuyen llevando a que sólo unos cuantos machos puedan copular con varias hembras cuando están receptivas (Bartholomew, 1970; Emlen y Oring, 1977).

El dimorfismo sexual es muy marcado en los otáridos y además de las diferencias de tamaño entre sexos, hay caracteres dimórficos tales como un mayor desarrollo de los caninos y otras estructuras óseas en los machos, patrones de coloración diferentes y la emisión de sonidos por los machos para desplegar amenazas (Bartholomew, 1970).

El dimorfismo sexual resulta de distintas maneras de crecimiento relacionadas con la forma de vida de los individuos. Ambos sexos en diferentes especies pueden ser idénticos en su morfología durante las etapas tempranas de su desarrollo llegando a experimentar una alta divergencia durante su crecimiento. Estas diferencias en el crecimiento se pueden presentar desde el nacimiento mismo. Para el caso de los lobos del Golfo de California de los 1960s, Lluch Belda (1969) estableció que, al nacer, los cachorros tienen longitudes que oscilan entre 60 y 85 cm y peso de 6 a 12 Kg. El crecimiento en las hembras es relativamente uniforme sin grandes variaciones en la velocidad de incremento en longitud y peso. En cada periodo de una estría dentaria (ed), las hembras aumentan en promedio 10 cm en longitud y 10 Kg en peso hasta la edad de 10 ed llegando a una talla promedio de alrededor de 180 cm y un peso de 105 Kg. En los machos, la talla promedio al nacer es casi la misma que las hembras pero pronto experimentan un desarrollo más acelerado por lo que a las 7 ed o antes, alcanzan las tallas máximas de las hembras. Su tasa de crecimiento varía considerablemente. Al llegar a 13 ed, los machos alcanzan una talla media de 225 cm y 392 Kg. El crecimiento en longitud y peso es también variable durante la vida de los machos. Inicialmente son mayores los incrementos en longitud y posteriormente son mayores los aumentos de peso (Lluch Belda 1969).

El crecimiento y el desarrollo pueden estar afectados por factores ambientales diversos que se manifiestan en alteraciones como malformaciones anatómicas y asimetrías. La asimetría para los animales bilaterales se define como la diferencia presentada en alguna característica entre el lado derecho y el izquierdo. Esta variación se puede diferenciar en tres tipos de acuerdo a la distribución de la asimetría en una población o muestra (Van Valen, 1962).

- 1) **Asimetría direccional:** Es la inclinación o preferencia consistente de un carácter dentro de una especie hacia el mayor desarrollo de un lado. Esta asimetría puede detectarse por las diferencias entre los promedios de un carácter que difieren sistemáticamente entre ambos lados. La ubicación del corazón en el lado izquierdo en los mamíferos es un claro ejemplo de este tipo de asimetría (Van Valen, 1962).

- 2) **Antisimetría:** También se le llama asimetría aleatoria; consiste en una asimetría marcada y siempre presente pero orientada aleatoriamente al lado derecho o izquierdo. Ejemplos de este tipo son la ocurrencia de diestros, zurdos y pocos ambidiestros entre los humanos y la tenaza significativamente más grande y fuerte de los cangrejos violinistas machos desarrollada con igual frecuencia en ambos lados (Van Valen, 1962; Palmer y Strobeck, 1986).

- 3) **Asimetría fluctuante:** Consiste en una variación pequeña durante el desarrollo de un carácter. Ésta surge de la incapacidad de los organismos para desarrollarse en determinadas vías y existe un desarrollo promedio igual entre un lado u otro. (Van Valen, 1962). Generalmente, las ligeras desviaciones aleatorias de esta asimetría se han atribuido a perturbaciones de magnitud diversa en el desarrollo de los individuos (Palmer, 1996). La mayoría de los caracteres óseos de los vertebrados son ejemplo de asimetría fluctuante.

Una de las perturbaciones que puede generar asimetría es la contaminación ambiental como lo reportan Zakharov y Yablokov (1990) quienes mediante el conteo de forámenes craneales en dos poblaciones de foca gris del Báltico, *Halichoerus grypus*, encontraron diferencias en los niveles de asimetría entre dos poblaciones separadas por periodos de alto contraste de contaminación. Las focas nacidas antes de 1940 presentaban una menor asimetría en comparación con las poblaciones de focas nacidas después de 1960 cuando hubo una contaminación intensa por DDT y PCBS registrado en la región del Báltico a partir de 1955.

La asimetría también puede tener un origen funcional y de tipo evolutivo. Ness (1967) sugiere que la desviación de la parte dorsal del cráneo de los odontocetos hacia la izquierda conserva la simetría de los pasajes respiratorios superiores. Yurick y Gaskin (1988) analizaron la asimetría craneal de la marsopa de puerto, *Phocoena phocoena* y propusieron una asociación entre la asimetría del cráneo y las estructuras blandas involucradas en la emisión de sonidos de comunicación y ecolocalización que ocurren aparentemente en lados contrarios.

La asimetría craneal en los mamíferos marinos no sólo se puede originar por la contaminación o como un carácter adaptativo, existen muchos factores que pueden actuar de manera conjunta para generar asimetría tales como: pérdida de variabilidad genética, teratogénesis o inestabilidad en el desarrollo. Aunque la asimetría se ha estudiado en varias especies o grupos, existen pocas observaciones de la asimetría en los pinnípedos. Panecatí Urquiza (2000) analizó la variación en la asimetría craneal de los pinnípedos, examinando con mayor énfasis la asimetría del cráneo de lobo marino de California. Los resultados de esta autora indican que la asimetría craneal en los pinnípedos es de tipo fluctuante aunque algunas regiones del cráneo pueden tener alguna asimetría direccional de origen ontogénico y mecánico y tal vez adaptativo en el caso del aparato auditivo. Esta autora no encontró ninguna información filogenética en la asimetría craneal de los pinnípedos. La distribución de la asimetría en el cráneo de los pinnípedos indica que se trata de perturbaciones ontogénicas en algunos elementos óseos que son compensadas durante el desarrollo por asimetría de otros elementos. En el caso del lobo marino de California, la asimetría fluctuante presenta variación entre medidas y entre sexos. Con estos resultados, Panecatí Urquiza (2000) sugiere que la ontogenia no es estrictamente el despliegue de un proceso programado genéticamente sino un proceso dinámico autorganizado.

En esta investigación examino la ontogenia de la asimetría craneal en *Z. californianus californianus* para determinar si la ocurrencia de asimetrías puede asociarse a la historia de vida de los organismos y si hay etapas más susceptibles para efectos de alteraciones morfológicas por perturbaciones ambientales naturales y antropogénicas. En ese sentido, se hacen algunas inferencias sobre la historia de vida de los lobos marinos a través del análisis de su crecimiento como lo adelantaron Vázquez-Cuevas *et al.* (2000).

ANTECEDENTES

Biología del lobo marino de California.

De acuerdo con Vaughan (1999), el lobo marino de California se clasifica como sigue:

REINO: Animalia

PHYLUM: Chordata

SUBPHYLUM: Vertebrata

CLASE: Mammalia

SUBCLASE: Theria

INFRACLASE: Eutheria

ORDEN: Carnivora

FAMILIA: Otariidae

SUBFAMILIA: Otariinae

GENERO: *Zalophus*

ESPECIE: *Z. californianus*

SUBESPECIE: *Z. californianus californianus*

En la especie existen otras dos subespecies que son el lobo marino común de las Galápagos (*Z. c. wollebaeki*) y el lobo marino de Japón (*Z.c. japonicus*). El lobo marino común nace relativamente bien desarrollado. Las hembras crías pesan 8.1 Kg y miden 0.70 m en promedio. En la edad adulta registran una talla de 1.8 m y un peso de 110 Kg. Los machos recién nacidos tienen en promedio un peso de 9.7 Kg y longitud de 0.97 m. En la edad adulta alcanzan una talla de 2 a 2.5 m y un peso entre 200 y 300 Kg. Asimismo, la presencia de una cresta sagital, que se nota como una protuberancia en la cabeza, es una característica distintiva de los machos adultos (Lluch Belda, 1969; Morales Vela, 1985; Orr *et al.*, 1970; Odell, 1981). Los patrones de coloración también son diferentes entre sexos siendo los machos adultos de color café oscuro, casi negro en tanto que las hembras son de color café claro. Las crías de ambos sexos tienen una coloración grisácea (King, 1983; Odell, 1981; Morales Vela, 1985).

Los machos maduran sexualmente a los 8 años y alcanzan su madurez física a los 11 mientras que las hembras alcanzan la madurez sexual a partir de los 4 años (Lluch Belda, 1969).

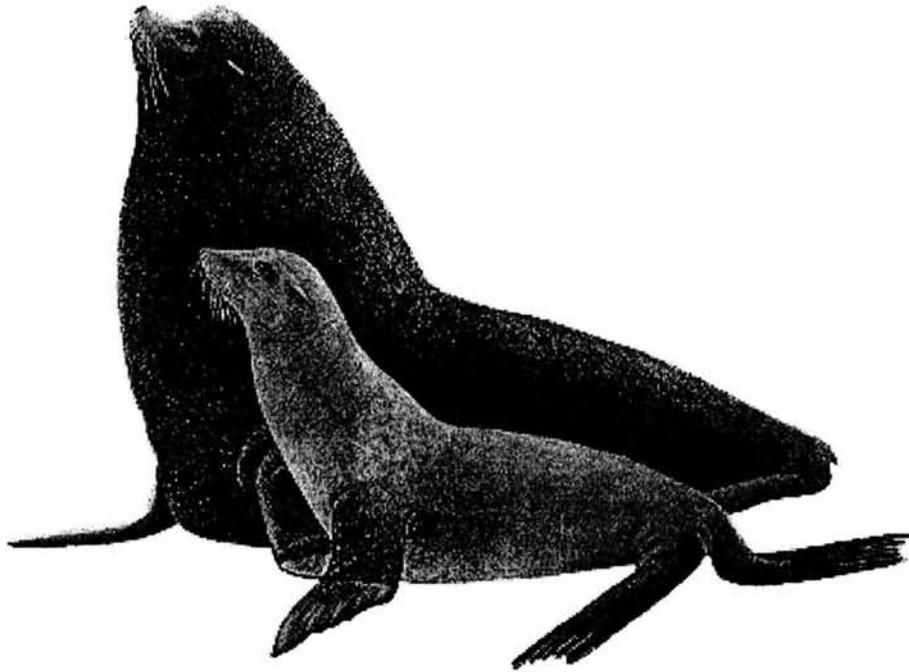


Figura 1. Lobo marino de California. Se ilustran un macho y una hembra para mostrar el dimorfismo sexual. Tomado de Reeves *et al.* (2002).

El lobo marino de California se distribuye a lo largo de la costa occidental de América, desde la Columbia Británica en Canadá hasta Mazatlán y las Islas Tres Marías en México (Peterson y Bartholomew, 1967; King, 1983) incluyendo el Golfo de California (Figura 2). En México, su área de reproducción abarca desde el Alto Golfo de California hasta las costas de Sinaloa ($24^{\circ} 35' N$) y la costa oeste de Baja California Sur ($25^{\circ} 34' N$) donde se sabe de la existencia de 13 colonias reproductivas. Durante la estación reproductiva, la población del Golfo de California representa entre el 39 y el 50% del total de la población distribuida en aguas mexicanas (Zavala González, 1990).

El período reproductivo ocurre durante mayo, junio y julio pariendo las hembras a una sola cría después de un período de gestación de 11 meses (Odell, 1981). En este período, los machos reproductores manifiestan una conducta de defensa de territorios que se definen desde principios de mayo (Mate, 1979) y se defienden hasta agosto (King, 1983). Todos los territorios se forman en la orilla de las playas e incluyen una parte acuática (Peterson y Bartholomew, 1967). Pocas semanas antes de la época de apareamiento, se efectúan los nacimientos de las crías lo cual ocurre en junio.



Luego de la cópula, las hembras se muestran agresivas a los machos dominantes o cualquier otro macho que intente copular con ellas (Lluch Belda, 1969). Cada año, las hembras pueden parir una cría después de una gestación de nueve meses más dos meses en que el blastocisto no se implanta. Después del período reproductivo, los machos realizan movimientos migratorios dispersándose en aguas oceánicas. La abundancia estimada por Lowry *et al.* (2002) para la porción occidental de Baja California y California es de 71,000 y 247,000 individuos respectivamente. En el Golfo de California se estima una población de 28,300 a 30,700 individuos siendo la región de las grandes Islas la zona de mayor abundancia (Zavala González, 1993).

Figura 2. Distribución del lobo marino de California

Conservación del lobo marino en México.

En México se ha registrado un total de 47 especies de mamíferos marinos distribuidos en tres órdenes: Cetacea (40 spp.), Carnivora (6 spp.) y Sirenia (1 sp.) La mayor riqueza de especies se presenta en la costa occidental de Baja California seguida del Golfo de California, el Golfo de México y Mar Caribe y finalmente el Pacífico Sur Mexicano. Por lo menos siete especies de mamíferos marinos de México se encuentran en peligro de extinción. Hasta hace un par de décadas se consideraba que la explotación directa era el principal riesgo de extinción de los mamíferos pero se han reconocido otros problemas derivados de actividades humanas que inciden negativamente en la sobrevivencia de muchas especies. Dentro de los factores más importantes de riesgo para las especies en el país están la contaminación, las pesquerías, el turismo (Torres *et al.*, 1995) y a largo plazo el cambio climático (Harvell *et al.*, 1999). Estos factores generalmente pueden tener fuertes efectos en las poblaciones de mamíferos marinos a escalas locales y regionales (Torres *et al.*, 1995).

La protección de los mamíferos marinos en México ha tenido como consecuencia la recuperación de algunas especies que se encontraban en peligro de extinción pero a pesar de tales esfuerzos, la legislación para su protección es muy general ya que sólo se cuentan con decretos específicos para el manatí, el lobo marino, la ballena gris y la vaquita. Existen además serias contradicciones en la política de conservación entre los diferentes organismos gubernamentales encargados de la conservación del ambiente (Torres *et al.*, 1995). El lobo marino de California se ha recuperado luego de la intensa explotación a la que se sometió desde el siglo XIX hasta la década de los 1960s (Lluch Belda, 1969; Zavala González, 1990). Esta explotación la resumen Zavala González *et al.* (2000) encontrando que el principal uso en el México prehispánico y la colonia era para calzado, artículos diversos de piel y alimento. Después de la Independencia de México, la explotación de estos animales se enfocó a la obtención de pieles y aceite y en este periodo se otorgaron concesiones exclusivas a varias personas lo que llevó a la sobreexplotación de esta especie. Para principios del siglo XX, la atención prestada a esta especie fue mínima y no fue sino hasta 1967 cuando quedó totalmente prohibida su caza. Aun cuando en la actualidad la especie está protegida se sigue cazando de manera clandestina para carnada de tiburón. Estos animales asimismo mueren

frecuentemente en artes de pesca diversos, principalmente chinchorros. En México es común también que los pescadores los maten con armas de fuego para evitar el daño a sus artes de pesca. También se han capturado estos animales en México regularmente para exhibición (Lluch Belda, 1969; Zavala González, 1990).

Ontogenia, desarrollo y dimorfismo sexual.

Se han observado dos patrones de crecimiento en el cráneo de los vertebrados correspondientes al desarrollo neural y al somático. En el desarrollo neural, la caja encefálica y sus componentes relacionados presentan un rápido crecimiento prenatal y en las primeras etapas del nacimiento. En el desarrollo somático, el crecimiento ocurre en un periodo que usualmente incluye un crecimiento explosivo durante la adolescencia (Moore, 1981). La parte facial del cráneo en algunos mamíferos, incluidos los componentes alimentarios y respiratorios, muestran este tipo de crecimiento. Un claro ejemplo de esto lo muestra Lluch Belda (1970) en el elefante marino que tiene cambios bruscos en la velocidad de su crecimiento. Una alta velocidad de crecimiento *in utero* se interrumpe súbitamente por el nacimiento. Este cambio ambiental trae como consecuencia un breve periodo de latencia en que el animal crece muy lentamente y después de este periodo el crecimiento se acelera progresivamente hasta alcanzar una velocidad considerable. El crecimiento se interrumpe de nuevo al momento del destete y luego sigue otro breve periodo de latencia hasta que el animal logra completamente su alimentación normal. La velocidad de crecimiento vuelve a incrementarse entonces alcanzando un máximo que disminuye progresivamente, esta vez no en forma abrupta sino hasta una estabilización progresiva.

En el lobo marino de California, Vazquez Cuevas (1993) caracterizó el desarrollo craneal de la especie y encontró que los machos con cero estrías dentarias presentan cráneos ligeramente menores que los de las hembras y en los machos más viejos parece haber reducción ósea. El cráneo de las hembras presenta un crecimiento relativamente uniforme en tiempo en ancho y largo. En los machos, el cráneo después del nacimiento crece más en longitud y posteriormente más en ancho. Esta heterogeneidad es más marcada en el aparato masticador. La caja craneana es la parte más desarrollada cerca del nacimiento y la que

tiene menos cambios posteriores. El puente frontal es la parte que presenta mayores cambios durante el crecimiento postnatal. Después de las 10 ed no hay cambios considerables en el crecimiento de ninguna parte craneal (Orr *et al.*, 1970).

Girón Téllez (1996) menciona que la parte que más se osifica es el rostro. Las suturas maxilo-cigomáticas, frontal-parietal y escamoso-parietal se cierran desde que los lobos marinos son crías. Las suturas basioccipital-basiesfenoides, basiesfenoides-preesfenoides e interpalatino se cierran cuando los animales son adultos. Asimismo, la parte del cráneo que presenta un mayor crecimiento es la anterior y el rostro crece más en lo ancho que la caja craneana en ambos sexos. Según esta autora, los cráneos de los machos crecen en forma más uniforme que las hembras.

En algunos mamíferos el crecimiento de los elementos craneales es muy sensible a las funciones de sus componentes musculares (Brunner, 1998) como ocurre en la cresta sagital en el lobo marino californiano que es un área extensa de inserción muscular que presenta un grado extremo de dimorfismo sexual (Odell, 1981) el cual puede reconocerse en las proporciones craneales desde el nacimiento (Orr *et al.*, 1970; Vazquez-Cuevas *et al.*, 2000).

Weckerly (1998) examinó la influencia del tamaño del cuerpo y los sistemas de apareamiento en el dimorfismo sexual de tamaño (DST) tomando como referencia las curvas de crecimiento de los taxa más dimórficos, excluyendo a Odontoceti y Tragulidae. Este autor concluyó que los grupos taxonómicos más dimórficos son los taxa Primates, Proboscidea, Odontoceti, Pinnipedia, Ruminantia, Macropodidae y Mustelidae. Este autor también determinó que el tamaño de las especies influye en la existencia del DST. En los otáridos, que son los mamíferos más dimórficos, en promedio los machos son tres veces más grandes que las hembras. El grado de dimorfismo se incrementa paralelamente al tamaño en los otáridos pero este efecto es menor para la mayoría de los taxa. Los sistemas de apareamiento se asocian con el dimorfismo sexual en simios primates y rumiantes. Los simios monógamos tienen un bajo dimorfismo sexual comparados con los simios polígamos. Los rumiantes con tendencias a formar harems son más dimórficos que los polígamos territoriales y los monógamos.

Lindenfors *et al.* (2002) indican que el DST en los pinnípedos es producto de una respuesta exclusiva de los machos a la selección sexual ya que, comparando el tamaño del harem y el tamaño del macho, encuentran una relación positiva que no existe en las hembras. Fairbain (1997) menciona que el DST es común en plantas y animales y las evidencias sugieren que es un reflejo de la adaptación de los machos y hembras a sus diferentes papeles reproductivos en relación con el crecimiento de caracteres sexuales secundarios, respuesta correlacionada de las hembras a la selección sexual entre los machos, distribución de los recursos, selección estabilizadora en hembras y selección correlacionada. Este autor concluye que el DST varía grandemente en dirección y grado. Dada la importancia del tamaño en ecología, historias de vida y adecuación reproductiva de muchos organismos, los patrones de variación interespecifica en el tamaño llevan a suponer que es un reflejo de divergencias adaptativas.

Badyaev (2002) menciona que existen varios factores que están directamente involucrados con el DST como son los efectos genéticos, ambientales, maternos y las interacciones epigenéticas específicas de la edad lo cual en su conjunto afectan dos procesos del desarrollo general que producen dimorfismo sexual y que son las diferencias sexo-especificas en la tasa de crecimiento y la duración del crecimiento lo que puede llevar al DST. El crecimiento diferencial entre los sexos se asocia asimismo a diferencias en el amamantamiento haciendo un mayor crecimiento en los machos que en las hembras. (Ono *et al.*, 1996).

Asimetría en los vertebrados.

Howell (1925) realizó una descripción detallada de cuatro cráneos de mamíferos con asimetría extrema (un gorila macho adulto, *Gorilla beringei mikensis*, el mono *Lasiopyga griseoviridis* y un macho y una hembra de lobo marino de Steller, *Eumatopias jubatus*). Howell concluyó que la asimetría observada en los cráneos de estos mamíferos tiene su origen en accidentes o enfermedades de los huesos y músculos de un lado de la cabeza durante etapas tempranas ocasionando crecimiento disminuido en una parte importante del

esqueleto. Durante la primera mitad del siglo XX los trabajos sobre asimetría son muy pocos pero a principios de los años 1960s se intensifican con la publicación de Van Valen (1962) quien analizó la asimetría fluctuante como una herramienta para inferir la condición y la estabilidad del desarrollo de los organismos. Se han realizado investigaciones sometiendo a diferentes especies a condiciones experimentales drásticas como temperaturas extremas, alimentación deficiente y exposición al ruido y sustancias químicas encontrándose que la asimetría fluctuante puede ser un monitor de alteraciones genotípicas y ambientales (Parsons, 1990). Pankakowski (1985) asoció la asimetría fluctuante de los forámenes nerviosos en cráneos de la rata almizclera de Finlandia, *Ondatra zibethicus*, con un índice de crecimiento (peso/edad del individuo) que describía la velocidad del crecimiento individual como una medida de calidad del hábitat. La asimetría y el índice de crecimiento se correlacionaron altamente a nivel población, es decir, a mayor índice de crecimiento menor asimetría fluctuante, mientras que al nivel individuo la relación desapareció debido a la exposición del organismo a varios factores ambientales como estrés social, parásitos y cambios de hábitat.

La falta de simetría puede tener una base genética como se demuestra en las asociaciones observadas entre asimetría fluctuante y heterocigosis. La variabilidad genética afecta directa o indirectamente la estabilidad del desarrollo de un organismo a través de los componentes de la adecuación como son: tasa de crecimiento, tamaño corporal, reproducción, conducta, eficiencia metabólica y resistencia a parásitos (Vázquez Domínguez, 1997; Moller, 1997). Cothran *et al.* (1983) encontraron que el peso fetal en el venado cola blanca, *Odocoileus virginianus*, tiende a ser mayor conforme aumenta su heterocigosis lo cual, a su vez, incrementa sus probabilidades de sobrevivencia. La variación genética también afecta los procesos metabólicos de los organismos ampliando el intervalo de tolerancia fisiológica (Mitton y Grant, 1984; Samallow y Soulé, 1983) como lo demuestran los resultados obtenidos con individuos del roedor *Peromyscus polionotus*, los cuales con altos niveles de heterocigosis mantuvieron mejores sus pesos corporales bajo condiciones de estrés alimentario (Teska *et al.*, 1990). De igual forma, los resultados obtenidos por Vázquez Domínguez (1997) con *Liomys pictus* apoyan la predicción de que, bajo condiciones

estresantes, los individuos con alta variabilidad genética poseen metabolismos más eficientes.

La influencia del grado de heterocigosis en el metabolismo y estabilidad del desarrollo, demostrada por estudios como los mencionados anteriormente, puede investigarse mediante la forma y estado de alteraciones de estructuras óseas del cráneo. Wayne *et al.* (1986), compararon 16 caracteres craneales en cuatro carnívoros: ocelote, *Felis pardalis*; margay, *F. weidii*, leopardo, *Panthera pardus* y guepardo, *Acinonyx jubatus*. Los resultados mostraron una mayor asimetría fluctuante en el guepardo en comparación con los otros felinos. La relación del bajo nivel de heterocigosis con la mayor asimetría fluctuante del cráneo se vincula con otros aspectos de la biología de las especies. En el caso del guepardo y otros felinos con poca variación genética, existen reportes de epizootias, mayor mortalidad de crías y espermatozoides deformes (hasta un 29% y 70% respectivamente; O'Brien, 1985).

Los niveles de asimetría pueden asociarse al grado de parasitismo en una especie. Un estudio con aves reveló que los grupos expuestos a un mayor número de ácaros presentaban alta asimetría fluctuante en las plumas en relación con los grupos que tenían menos (Moller, 1992; 1996). El mantenimiento de la simetría bilateral para el desplazamiento eficaz también es importante en los mamíferos terrestres. Manning y Okenden (1994) midieron el grado de asimetría fluctuante en caballos de carreras encontrando que los individuos más simétricos tenían mayores oportunidades de ganar.

Aryan (1993) examinó 213 cráneos de nutrias marinas de California, *Enhydra lutris nereis*. En la mayoría de los cráneos adultos se observó fácilmente una desviación hacia la izquierda siguiendo la línea de la cresta sagital desarrollada a lo largo de la línea media dorsal. En las crías, que carecen de cresta sagital, la línea de sutura entre el parietal y el frontal frecuentemente también mostró desviaciones hacia la derecha. Las características examinadas no difirieron entre sexos pero sí entre edades. La mayoría de las crías tuvieron mayores superficies del lado derecho cercano al cerebro mientras que los juveniles y adultos fueron más grandes del lado izquierdo. Como las crías amamantadas aún no desarrollan

músculos con uso diferencial, Aryan consideró que las desviaciones observadas pueden ser más bien de tipo hereditario o teratogénico.

En general, la asimetría craneal en los mamíferos puede deberse a varios factores cómo son: baja variabilidad genética, inestabilidad del desarrollo, contaminación, parasitismo, hibridación y adaptaciones evolutivas (Clarke, 1998; Lens *et al.*, 2002; Leary y Allendorf, 1989; Moller, 1997; Ness, 1967; Palmer, 1996; Zakharov y Yablokov, 1990). Por tanto, el examen de la asimetría craneal puede dar información sobre estos procesos de distinta índole y plazo que afectan la vida de los organismos.

PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

El cráneo es una estructura que puede mantenerse fácilmente por periodos prolongados y brinda mucha información sobre la identidad y el modo de vida de los organismos. El cráneo es por lo tanto, la estructura que se ha estudiado más ampliamente en los vertebrados y su examen es fundamental para la sistemática de todos ellos, particularmente para los mamíferos (Parsons 1990; Torrey, 1983)

El estudio del cráneo del lobo marino de California, *Zalophus californianus californianus*, ha mostrado las formas de crecimiento de machos y hembras de esta especie dimórfica, formas que están vinculadas a la alimentación y reproducción de estos animales. Vázquez-Cuevas *et al.* (2000) han determinado que un mejor conocimiento del crecimiento de *Z. californianus* depende de conocer mejor la ecología y la energética de la especie durante la vida de los organismos y al mismo tiempo, un mejor conocimiento de la ecología de estos animales depende de conocer mejor su ontogenia con particular referencia al crecimiento y al desarrollo del dimorfismo sexual.

La morfología del cráneo es el resultado de la interacción entre el ambiente y el proceso ontogénico el cual a su vez es una manifestación epigénética, esto es, el resultado de la interacción entre varios genes. Panecatí Urquiza (2000) ha reportado en *Z. californianus* y en los pinnípedos la presencia de asimetría craneal fluctuante la cual deriva justamente de perturbaciones ambientales en la ontogenia. El estudio de esta asimetría puede por tanto proveer de información acerca de la estabilidad en el desarrollo y de los efectos de la variación ambiental, natural y antropogénica, en el crecimiento que es de gran importancia para la ecología de esta especie. En este trabajo se aborda el examen de la ontogenia de la asimetría para determinar si existen etapas en la vida de estos organismos particularmente susceptibles a las perturbaciones ambientales.

Objetivo general.

- Examinar la ontogenia de la asimetría en el cráneo de machos y hembras de *Zalophus californianus californianus*.

Objetivos particulares.

- Determinar el tipo de asimetría existente en el cráneo del lobo marino de California.
- Establecer los cambios en los niveles de asimetría a lo largo del crecimiento en hembras y machos en relación con la historia de vida de la especie.
- Determinar qué huesos contribuyen al incremento y compensación de asimetrías durante el crecimiento en ambos sexos.

MÉTODOS

Material óseo.

El material óseo estudiado en este trabajo pertenece a la Colección Osteológica de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCMM). La muestra está compuesta por 48 cráneos de lobos marinos de los cuales 20 son machos y 28 hembras con edades comprendidas de cero a catorce estrías dentarias. Los datos de cada uno de los ejemplares (ejemplar, fecha, localidad, sexo) se muestran en el Cuadro 1.

Identificación del sexo y estimación de la edad.

La identidad del sexo se obtuvo de los datos de campo para algunos ejemplares y a partir de la identificación realizada por Vázquez Cuevas (1993) basada en la presencia de cresta sagital y la forma de los caninos propuesta por Lowry y Folk (1990). Los dientes caninos de los machos son más grandes, anchos y curvos que los de las hembras que son más pequeños, delgados y rectos. Aunque es una característica distintiva de los machos, la cresta sagital también está presente en las hembras adultas siendo su tamaño menor al de machos de la misma edad (Vázquez Cuevas, 1993).

Los datos de edad se obtuvieron también de Vázquez Cuevas (1993) quien utilizó la técnica de Laws (1953) que consiste en el conteo de bandas o anillos de dentina en los caninos (Cuadro 2).

Medición de cráneos.

La nomenclatura de los elementos óseos empleada es la de Kowalsky(1981) y De Blase *et. al.* (1981). La identificación de las estructuras del cráneo se realizó con ayuda de los esquemas del cráneo de un lobo marino común, *Zalophus californianus californianus*, representado por Vázquez Cuevas (1993) (Figura 3).

Cuadro 1. Cráneos de *Z. californianus* estudiados.

Número de catálogo	Fecha de recolección	Lugar	Sexo	Edad (ed)
FCMM-P-Zaca-2	--/Jun/1982	Isla Ángel de la Guarda	H	0
FCMM-P-Zaca-11	24/Nov/1982	Isla Ángel de la Guarda	H	11
FCMM-P-Zaca-12	--/1985	Isla San Martín	H	11
FCMM-P-Zaca-18	05/Ago/1985	Isla Ángel de la Guarda,	H	0
FCMM-P-Zaca-20	05/Ago/1985	Isla Ángel de la Guarda	M	10
FCMM-P-Zaca-22	05/Ago/1985	Isla Ángel de la Guarda	H	2
FCMM-P-Zaca-23	05/Ago/1985	Isla Ángel de la Guarda	H	1
FCMM-P-Zaca-25	05/Ago/1985	Isla Ángel de la Guarda	M	10
FCMM-P-Zaca-29	--/Jun/1986	Isla Ángel de la Guarda	H	7
FCMM-P-Zaca-26	05/Ago/1985	Isla Ángel de la Guarda	M	11
FCMM-P-Zaca-27	05/Ago/1985	Isla Ángel de la Guarda	M	12
FCMM-P-Zaca-34	--/Jun/1986	Isla Ángel de la Guarda	H	7
FCMM-P-Zaca-39	--/Jul/1986	Isla Ángel de la Guarda,	H	7
FCMM-P-Zaca-43	23/Jul/1986	Isla Granito	M	13
FCMM-P-Zaca-44	23/Jul/1986	Isla Granito	M	14
FCMM-P-Zaca-48	17/Jul/1987	Bahía de los Ángeles	M	13
FCMM-P-Zaca-49	--/1988	Isla Ángel de la Guarda	H	12
FCMM-P-Zaca-50	--/1988	Isla Ángel de la Guarda	M	2
FCMM-P-Zaca-52	--/Jun/1988	Isla Ángel de la Guarda	M	0
FCMM-P-Zaca-53	--/Jul/1988	Isla Ángel de la Guarda	M	9
FCMM-P-Zaca-54	--/Ago/1988	Isla Ángel de la Guarda	M	13
FCMM-P-Zaca-55	--/1989	Isla Ángel de la Guarda	H	12
FCMM-P-Zaca-57	--/Jun/1989	Isla Ángel de la Guarda	M	12
FCMM-P-Zaca-58	--/Jun/1989	Isla Ángel de la Guarda	H	12
FCMM-P-Zaca-59	--/1990	Isla Ángel de la Guarda	M	12
FCMM-P-Zaca-60	--/1990	Isla Ángel de la Guarda	M	11
FCMM-P-Zaca-61	--/1990	Isla Ángel de la Guarda	H	12
FCMM-P-Zaca-62	--/1990	Isla Ángel de la Guarda	H	0
FCMM-P-Zaca-63	02/Feb/1991	Isla San Esteban	M	13
FCMM-P-Zaca-64	02/Feb/1991	Isla San Esteban	H	1
FCMM-P-Zaca-65	02/Feb/1991	Isla San Esteban	H	12
FCMM-P-Zaca-67	03/Feb/1991	Isla Granito	M	2
FCMM-P-Zaca-68	03/Feb/1991	Isla Granito	H	1
FCMM-P-Zaca-69	03/Feb/1991	Isla Granito	H	4
FCMM-P-Zaca-70	03/Feb/1991	Isla Ángel de la Guarda	H	12
FCMM-P-Zaca-75	03/Feb/1991	Isla Granito	H	11
FCMM-P-Zaca-78	13/Jul/1991	Isla Ángel de la Guarda	H	11
FCMM-P-Zaca-79	13/Jul/1991	Isla Ángel de la Guarda	H	10
FCMM-P-Zaca-81	13/Jul/1991	Isla Ángel de la Guarda	H	12
FCMM-P-Zaca-82	13/Jul/1991	Isla Ángel de la Guarda	M	0
FCMM-P-Zaca-83	05/Ago/1992	Isla Ángel de la Guarda	M	3
FCMM-P-Zaca-84	05/Ago/1992	Isla Ángel de la Guarda	H	0

FCMM-P-Zaca-85	05/Ago/1992	Isla Ángel de la Guarda	H	1
FCMM-P-Zaca-86	05/Ago/1992	Isla Ángel de la Guarda	H	9
FCMM-P-Zaca-87	05/Ago/1992	Isla Ángel de la Guarda	H	5
FCMM-P-Zaca-89	05/Ago/1992	Isla Ángel de la Guarda	M	3
FCMM-P-Zaca-90	05/Ago/1992	Isla Ángel de la Guarda	M	9
FCMM-P-Zaca-91	05/Ago/1992	Isla Ángel de la Guarda	H	7

Cuadro 2. Número de cráneos de lobos marinos examinados por sexo y edad.

Edad (ed)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Machos	2		2	2						2	2	2	3	4	1
Hembras	4	4	1		1	1		4		1	1	4	7		

Se analizaron 33 elementos óseos en cada cráneo incluyendo la longitud total (Cuadro 3). Por cada lado se tomaron 27 medidas de largos dorsales (LD), 21 de anchos dorsales (AD), 6 de largos laterales (LL), 6 de anchos laterales (AL), 18 de largos ventrales (LV) y 18 de anchos ventrales (AV). Las medidas registradas son las mismas usadas por Panecatí Urquiza (2000). Considerando las medidas de ambos lados y la longitud total, el número total de medidas en cada cráneo es de 193.

Se realizaron dos series diferentes de mediciones. En el primer tipo, denominado de asimetría de medida (Asimed), se registraron las medidas paralelas y perpendiculares al eje axial (largos y anchos) de cada hueso utilizando un antropómetro y una regla graduada en milímetros (Figura 4a). Esta primer tipo de medición se llevó a cabo dos veces en diferentes días por la misma persona para garantizar que el error de medición fuese sistemático. Si la diferencia entre medidas superaba la graduación mínima de la regla (1 mm), esta medida se repetía, hasta obtener variaciones no mayores al valor de resolución de la misma.

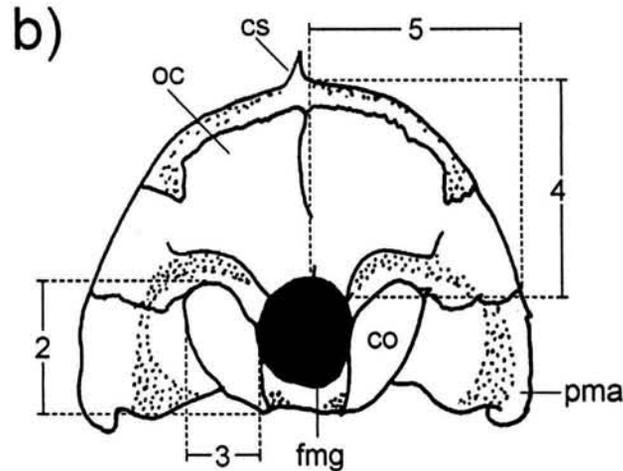
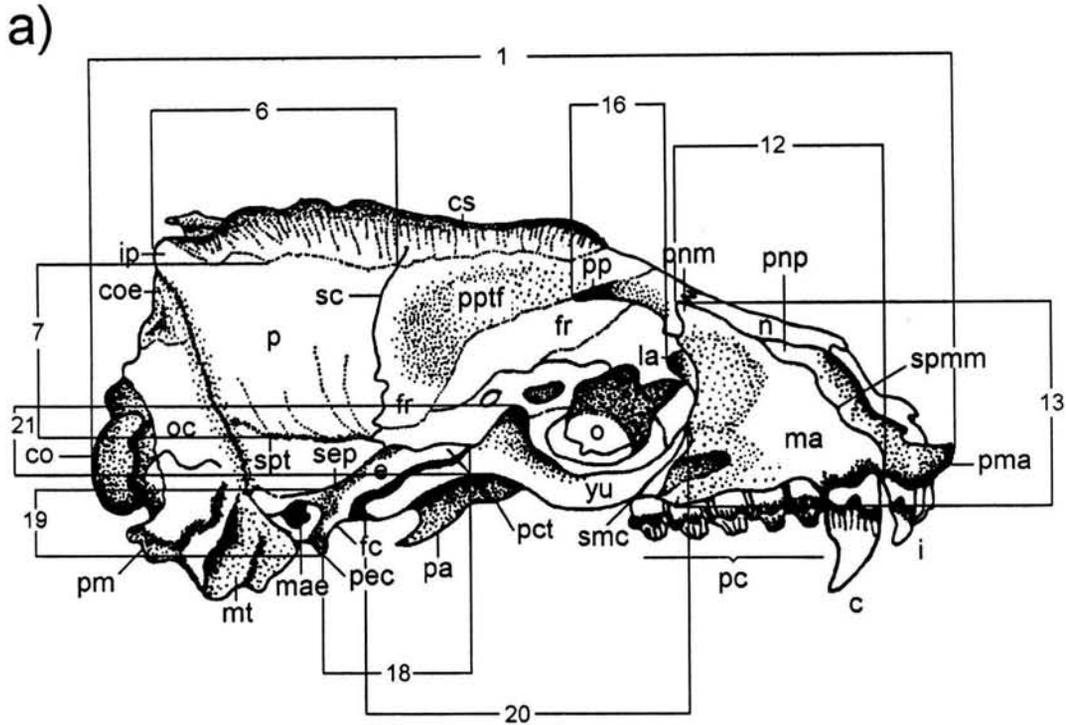
Cuadro 3. Mediciones realizadas en los cráneos estudiados (Apéndice 1).

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

* Grupos de medición: (LD-largo dorsal, AD-Ancho dorsal, LL-Largo lateral, AL-Ancho lateral, LV-Largo ventral y AV-Ancho ventral).

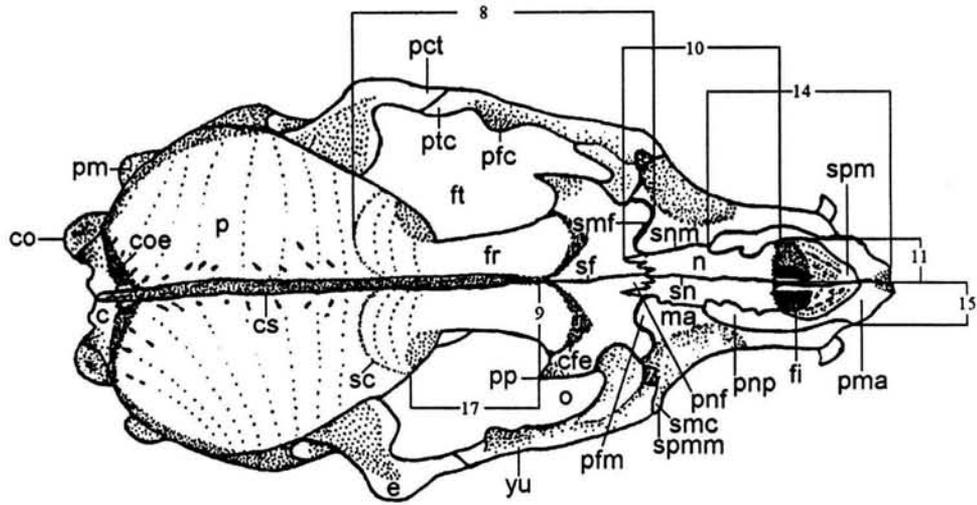
** Definición de acuerdo a Vázquez-Cuevas *et al.* (2000).

Figura 3 (páginas siguientes). Vista lateral (a), posterior (b), dorsal (c) y ventral (d) del cráneo de *Z. californianus californianus*. Los números indican las medidas registradas en el Cuadro 2 y el Apéndice 1. Figuras a,c y d tomadas de Vázquez Cuevas (1993) y b tomada de Panecatí Urquiza 2000.

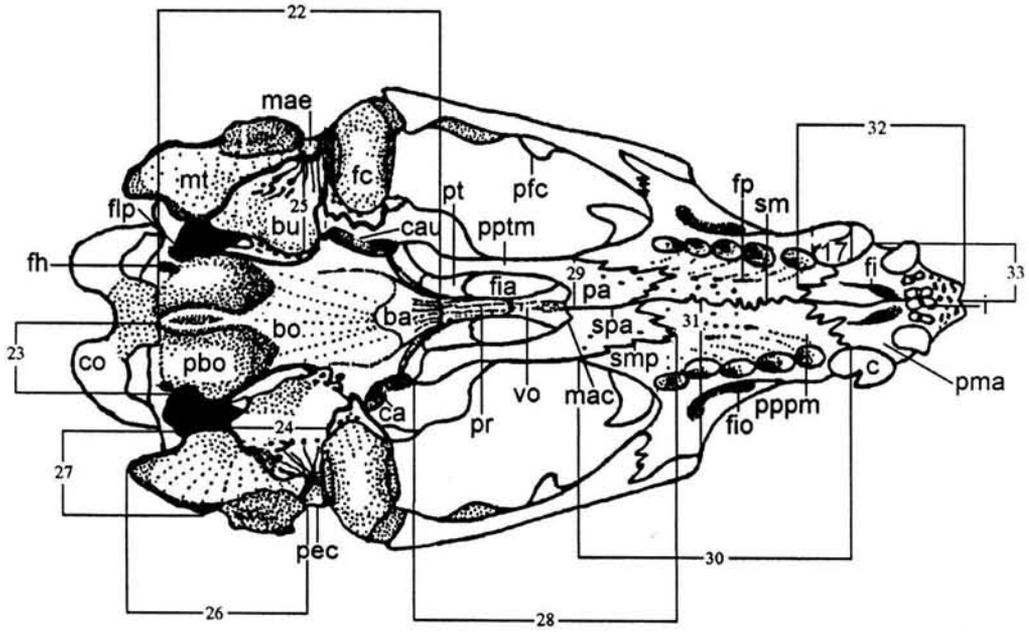


Ba: basiesfenoides, bo: basioccipital, bs: borde supraorbitario, bt: bula timpánica, c: canino(s), ca: canal aliesfenoides, cau: conducto auditivo, cfe: cresta frontal externa, co: cóndilo occipital, coe: cresta occipital externa, cs: cresta sagital, e: escamoso, fc: fosa condilar, fh: forámenes hipoglosos,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

c)



d)



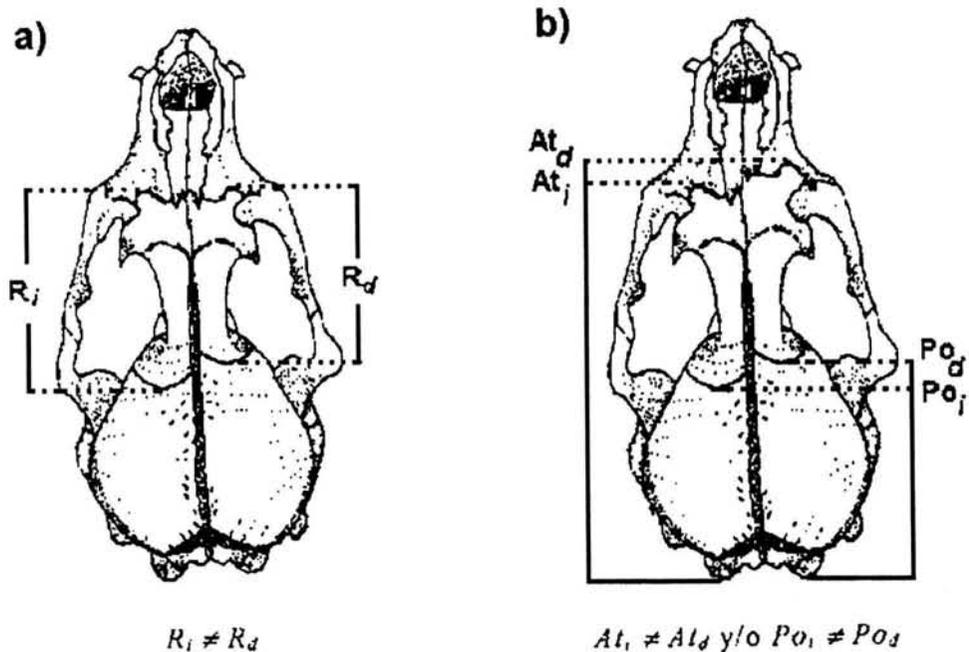


Figura 4. Asimetría de medida (a) y asimetría de posición (b) en el cráneo de *Z. californianus californianus*. Se indica el hueso frontal y las líneas punteadas paralelas a los cóndilos, la referencia a partir de la cual se realizaron las medidas de posición. La asimetría de medida determina la diferencia en tamaño (**R**) entre el lado izquierdo (*i*) y el derecho (*d*) de un cierto elemento óseo. La asimetría de posición mide la diferencia de posición de los extremos anterior (*At*) y posterior (*Po*) de dicho elemento. Tomado de Panécatl Urquiza (2000).

Se tomaron fotos de los cráneos en cuatro vistas diferentes (lateral derecha e izquierda, dorsal y ventral) utilizando rollos T-Max 125 (Apéndice 2). Se amplificaron todas las fotos y se digitalizaron con ayuda de un escáner para realizar el segundo tipo de medición que corresponde al de asimetría de posición (Asimpos). Esto consistió en determinar qué tanto las partes anteriores y posteriores de cada elemento óseo, derecho e izquierdo, presentaban algún desfase hacia atrás o hacia adelante aunque ambos huesos tuviesen la misma longitud (Figura 4b). La medición de la posición se hizo en las fotografías digitalizadas con ayuda del programa de CorelDRAW10 utilizando la herramienta de cotas que permite trazar líneas a lo largo de un eje y dar valores en diferentes escalas numéricas. Se ajustó la fotografía de cada cráneo a la medida de la longitud total del ejemplar en todas las vistas

tomando como referencia uno o los dos cóndilos occipitales que se ubican en la zona más posterior del cráneo. Los datos se capturaron en una base del programa Excel.

Análisis de datos.

La asimetría relativa de cada medida de largo o ancho tomada en el lado izquierdo (*i*) y el derecho (*d*) se definió, a partir del promedio entre las dos mediciones independientes, *R*, como:

$$Asimed = \frac{(R_i - R_d)}{(R_i + R_d)}$$

El valor cero indica simetría de los elementos, el valor +1 indica la ausencia del elemento derecho y el valor -1 la ausencia del elemento izquierdo. Un valor entre cero y +1 indica una medida mayor en el lado izquierdo y un valor entre cero y -1 indica una medida mayor en el lado derecho. La asimetría absoluta se obtuvo como la diferencia entre ambos lados, esto es:

$$Asimedabs = R_i - R_d$$

La asimetría de posición se calculó como la asimetría promedio en las posiciones posteriores (*Po_i* y *Po_d*) y anteriores (*At_i* y *At_d*) de cada medida, esto es:

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

La asimetría de posición absoluta se definió entonces como:

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

Se determinó qué tanto de la asimetría de medida corresponde al error entre las dos mediciones independientes. Importa notar que, al no permitir diferencias mayores a la unidad

de resolución en mediciones independientes, el error de medición es sistemático. El error relativo se definió como:

$$E_{asimed} = \frac{(|R_{i1} - R_{i2}| + |R_{d1} - R_{d2}|)}{|R_i - R_d|}$$

donde R_{i1} y R_{i2} son las dos mediciones del lado izquierdo, R_{d1} y R_{d2} son las dos mediciones del lado derecho y R_i y R_d son, como se dijo, las medidas promedio izquierda y derecha. No se registró error de medición para *Asimpos* porque se usaron imágenes digitalizadas con una resolución en pixeles mayor a 1 mm y porque se registraron las medidas en las imágenes haciendo inecesaria una segunda medición independiente.

La posición de cada medida en el eje axial se determinó como el promedio de las posiciones posterior y anterior de ambos lados, definidas en la Figura 4, con respecto a la longitud total (Lt). Se obtuvo el crecimiento relativo (CR) de cada hueso x con respecto al crecimiento total en Lt de los cráneos de 0 a 12 ed en las hembras y de 0 a 13 ed en los machos (se promediaron individuos con 12 y 13 ed) como:

$$CR = \frac{(Lx_{max} - Lx_0)Lt_{max}}{(Lt_{max} - Lt_0)Lx_{max}}$$

donde Lx_{max} es la longitud máxima de x a las 12 o 13 ed, según sea el caso, Lx_0 es la medida de x a las 0 ed, Lt_0 es la longitud total a las 0 ed y Lt_{max} es la longitud total craneal máxima a las 12 o 13 ed. De esta fórmula se establece lo siguiente:

- CR=0: No hay crecimiento del hueso x .
- CR=1: El hueso x crece en la misma proporción que la longitud total.
- CR>1: El hueso x crece en mayor proporción que la longitud total.
- CR<1: El hueso x crece en menor proporción que la longitud total.

La asimetría fluctuante se midió con la desviación estándar de la asimetría de medición (absoluta y relativa) entre los mismas mediciones de especímenes del mismo sexo y edad o

entre asimetrías relativas de diferentes huesos del mismo individuo. El incremento relativo de la asimetría (*IRA*) se midió entonces como:

$$IRA = \frac{DEAsimed_{max} - DEAsimed_0}{DEAsimed_{max}}$$

donde $DEAsimed_{max}$ corresponde a la desviación estándar de la asimetría de medición a la edad de 12 o 13 ed y $DEAsimed_0$ es la desviación estándar de asimed en el nacimiento. En esta fórmula se establece lo siguiente:

- $IRA=0$: No hay cambio en asimetría fluctuante durante el crecimiento postnatal.
- $IRA=1$: Toda la asimetría fluctuante se origina posterior al nacimiento.
- $IRA>0$: Hay incremento postnatal de la asimetría fluctuante.
- $IRA<0$: Hay compensación de la asimetría fluctuante durante el crecimiento postnatal.

No se determinó la significancia estadística de las diferencias en el crecimiento y la asimetría entre sexos y/o edades en tanto que el tamaño de muestra no permite determinar diferencias con un error de tipo I de 5% o menor. El mayor tamaño de muestra se tiene en animales de 12 ed siendo de 7 hembras y 3 machos (Cuadro 2). En este caso, los datos tienen una resolución para medir probabilidades de $1/(7+3) = 10\%$.

RESULTADOS

Asimetría y error de medición.

Existe una relación inversa entre el error relativo de medición y el valor absoluto de la asimetría de medición absoluta. Los valores de r^2 son 0.86 en el caso de hembras y 0.90 para los machos ambos con un intervalo de confianza del 95%. El error relativo supera la medida de asimetría en diferencias de 2 mm o menores demostrando que el error de medición es sistemático. El error acumulado de mediciones de ambos lados puede generar un error relativo del 200% (Figura 5). El error de medición entre medidas en individuos de diferentes sexos y edades (Cuadro 4) es superior en promedio a 50% lo que indica que la mayoría de las asimetrías no supera 2 mm de diferencia entre lados.

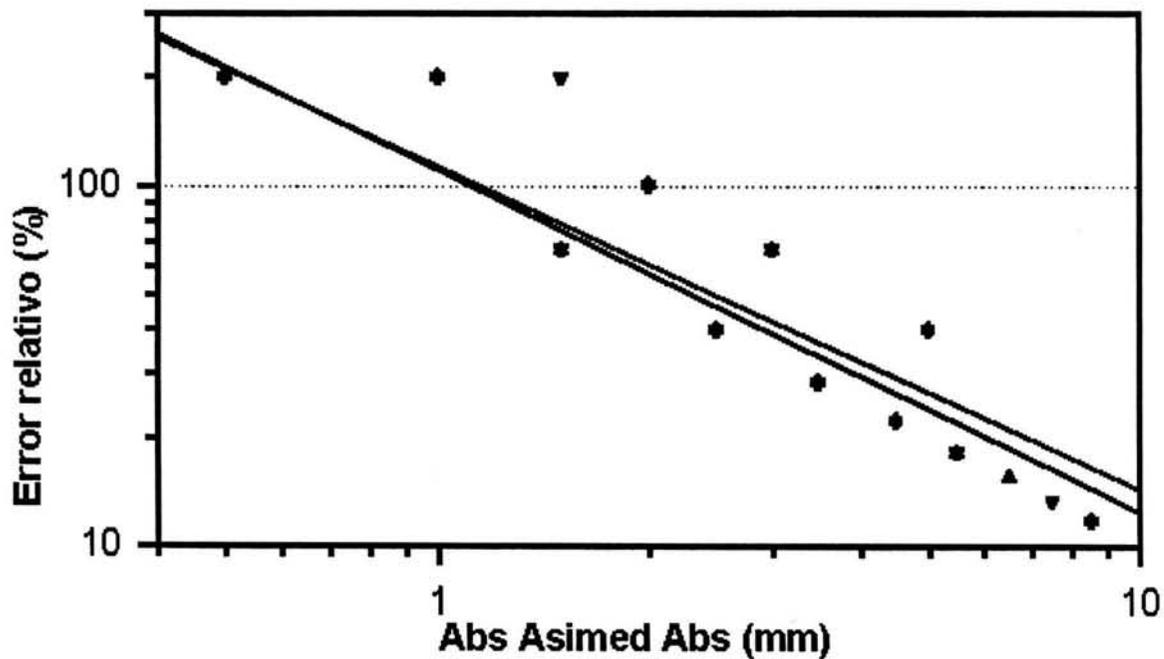


Figura 5. Relación entre el error de medición y el valor absoluto de la asimetría de medición en las hembras (▼) y los machos (▲) de lobos marinos.

Cuadro 4. Error relativo de *Asimed* absoluta por sexo y edad. Se indica la desviación estándar (DE) del error entre medidas.

Edad (ed)	Machos	Hembras
	$E_{asimed} \pm DE$ (%)	$E_{asimed} \pm DE$ (%)
0	92.93 \pm 99.91	103.79 \pm 98.97
1	-	92.74 \pm 89.15
2	73.20 \pm 84.99	87.16 \pm 85.91
3	86.20 \pm 98.38	-
4	-	69.19 \pm 86.88
5	-	72.31 \pm 83.41
7	-	92.83 \pm 91.60
9	86.41 \pm 90.45	102.69 \pm 89.55
10	62.30 \pm 78.52	123.39 \pm 90.16
11	98.47 \pm 88.23	81.66 \pm 86.56
12	77.93 \pm 83.09	98.79 \pm 90.85
13	75.39 \pm 80.24	-
14	98.14 \pm 88.92	-

En ambos sexos la asimetría craneal es esencialmente fluctuante en tanto que la desviación de cero de *Asimed* y *Asimedabs* son muy pequeñas comparadas a la varianza. La asimetría es al nacer casi igual que la asimetría de los adultos pero en machos y hembras hay un aumento considerable de asimetría fluctuante entre las cero y dos estrías dentarias. Posterior a las dos estrías dentarias, la asimetría fluctuante relativa se estabiliza en las hembras y en promedio disminuye en los machos mientras que la asimetría fluctuante absoluta presenta una tendencia general a aumentar en ambos sexos (Figura 6). Estas diferencias sexuales y entre asimetrías es consecuencia del crecimiento.

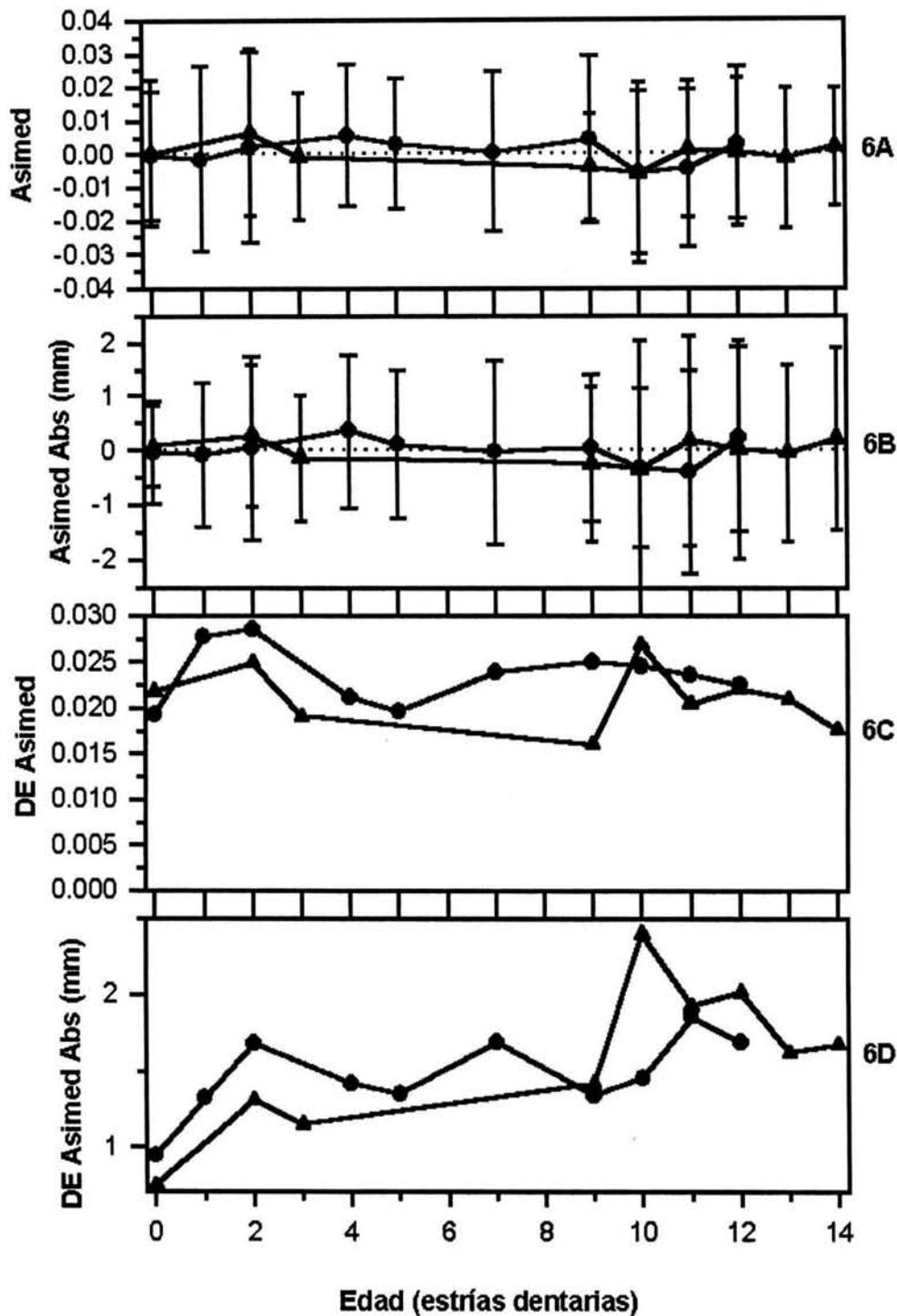


Figura 6. Niveles globales de asimetría de medición (*Asimed*) presente a lo largo del crecimiento en hembras(●) y en machos (▲) del lobo marino de California. En los dos paneles superiores se muestra la desviación entre individuos que define la asimetría fluctuante graficada en los paneles inferiores.

La asimetría de posición alrededor del nacimiento es fluctuante y es notable que en ambos sexos tiende a tener valores negativos aunque nunca mayores que la varianza individual. Esta direccionalidad consiste en una posición promedio más adelantada de los huesos del lado derecho como ocurre con los delfines. En los machos, la asimetría fluctuante de posición se incrementa gradualmente hasta que en las 10 ed se presenta un incremento súbito seguido después de otro a las 14 ed.

Con respecto al crecimiento global del cráneo, que se describe con la longitud total (Lt), se observa que la DE *Asimed* absoluta crece más o menos paralela a Lt con el incremento particular a las 2 ed en las hembras y a las 2 y de 10 a 12 ed en los machos. En la DE *Asimed* relativa se observa en los machos el decrecimiento ya descrito arriba y en las hembras se observa que esta asimetría es menor que el crecimiento en Lt indicando también que hay algún grado de compensación durante el crecimiento. En la asimetría fluctuante de *Asimpos* se observa que la asimetría absoluta y relativa crecen casi igual y ambas en forma muy parecida al crecimiento en Lt en ambos sexos. En las hembras se observa un mayor crecimiento de DE *Asimpos* a las 2 ed y luego a las 5 ed entre las cuales parece haber compensación. En los machos el crecimiento de DE *Asimpos* es menor que la Lt hasta las 10 ed cuando hay un incremento acelerado de esta asimetría. (Figura 8).

De acuerdo al perfil de crecimiento relativo e incremento relativo de asimetría, en las hembras los huesos que aportan el mayor crecimiento relativo según el aparato en el que se encuentran son: en la caja craneal (ADCo, ADOc), masticador puente frontal (LDPo, LVPI, AVPI), masticador rostro (ALEs, LLEs, ALYu, LLYu, LVMx), los huesos que generan asimetría son en la caja craneal (LVMa, AVMa), masticador puente frontal (LVPb, AVPI) nasal (LDNa), masticador rostro (ADMx, LDPm, LLEs) auditivo (LVBt). Los huesos que compensan la asimetría presente son en la caja craneal (LDOc, ADPa, LDFr, ADFr, AVPb), masticador puente frontal (LDPo, LVPI), masticador rostro (ALEs, ALYu, LLYu). En los machos ocurre algo muy semejante, los huesos que aportan el mayor crecimiento relativo son en la caja craneal (ADCo), en el masticador puente frontal (ALEs, LLEs, LLYu, LVPm), masticador rostro (LDPo, LVPI, AVPI) La generación de asimetría presente en los huesos después del nacimiento en machos son en la caja craneal (LDOc, ADPa, LDFr, ADFr, LVMa,

AVMa), nasal (ADNa) masticador rostro (LDPm, ALEs, LVPm, AVPm) en tanto los huesos compensatorios son en masticador puente frontal (LDPo, LVPI, AVPI,) masticador rostro (ADPm, LLYu, ALYu AVMx) auditivo (AVBt) (Cuadro 5, Figuras 9 - 12).

Se observa que en los machos existe una relación inversa entre el crecimiento relativo (*CR*) de los huesos y su incremento relativo de asimetría (*IRA*). En los machos la mayor parte de los huesos de la bóveda craneal y el aparato masticador crecen en proporción igual o menor a la longitud total y presentan incremento postnatal de asimetría. La región temporal del frontal y el palatino, que se encuentran entre ambos aparatos, presentan un crecimiento relativo alto y una marcada compensación de la asimetría. La bula timpánica en los machos también es una estructura muy simétrica pero que crece en menor proporción que la longitud total. En las hembras este patrón es similar pero con la diferencia de que los huesos de la bóveda craneal presentan compensación de la asimetría ($IRA < 0$). El yugal y el escamoso, que forman el arco cigomático, en ambos sexos parecen tener un comportamiento diferente. En estos huesos, los elementos que más crecen presentan mayor incremento postnatal de la asimetría. En la longitud del escamoso de las hembras, por ejemplo, casi toda la asimetría fluctuante es postnatal (Figura 13).

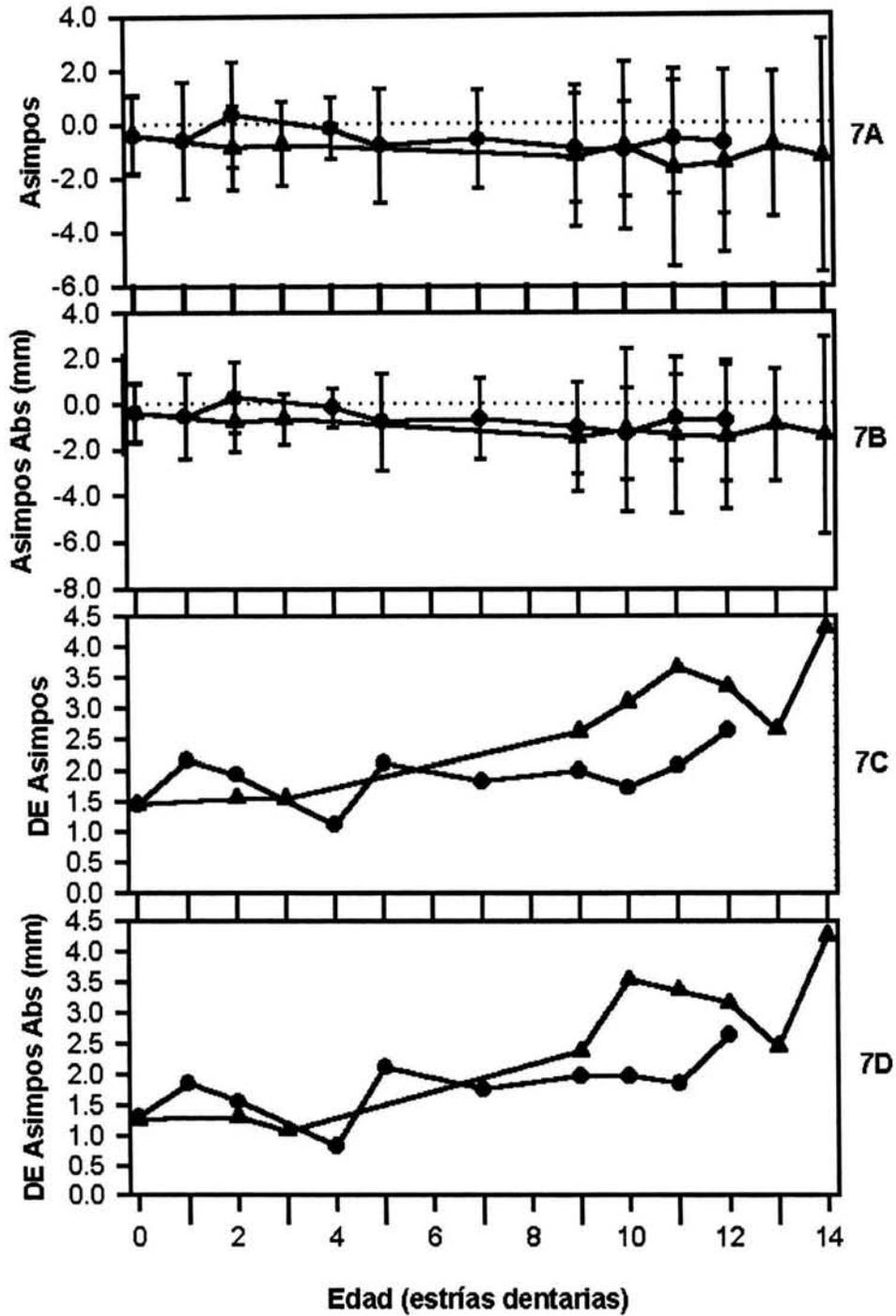


Figura 7. Niveles globales de asimetría de posición (*Asimpos*) durante el crecimiento en hembras (●) y machos (▲) del lobo marino de California. En los dos paneles superiores se muestra la desviación entre individuos que define la asimetría fluctuante graficada en los paneles inferiores.

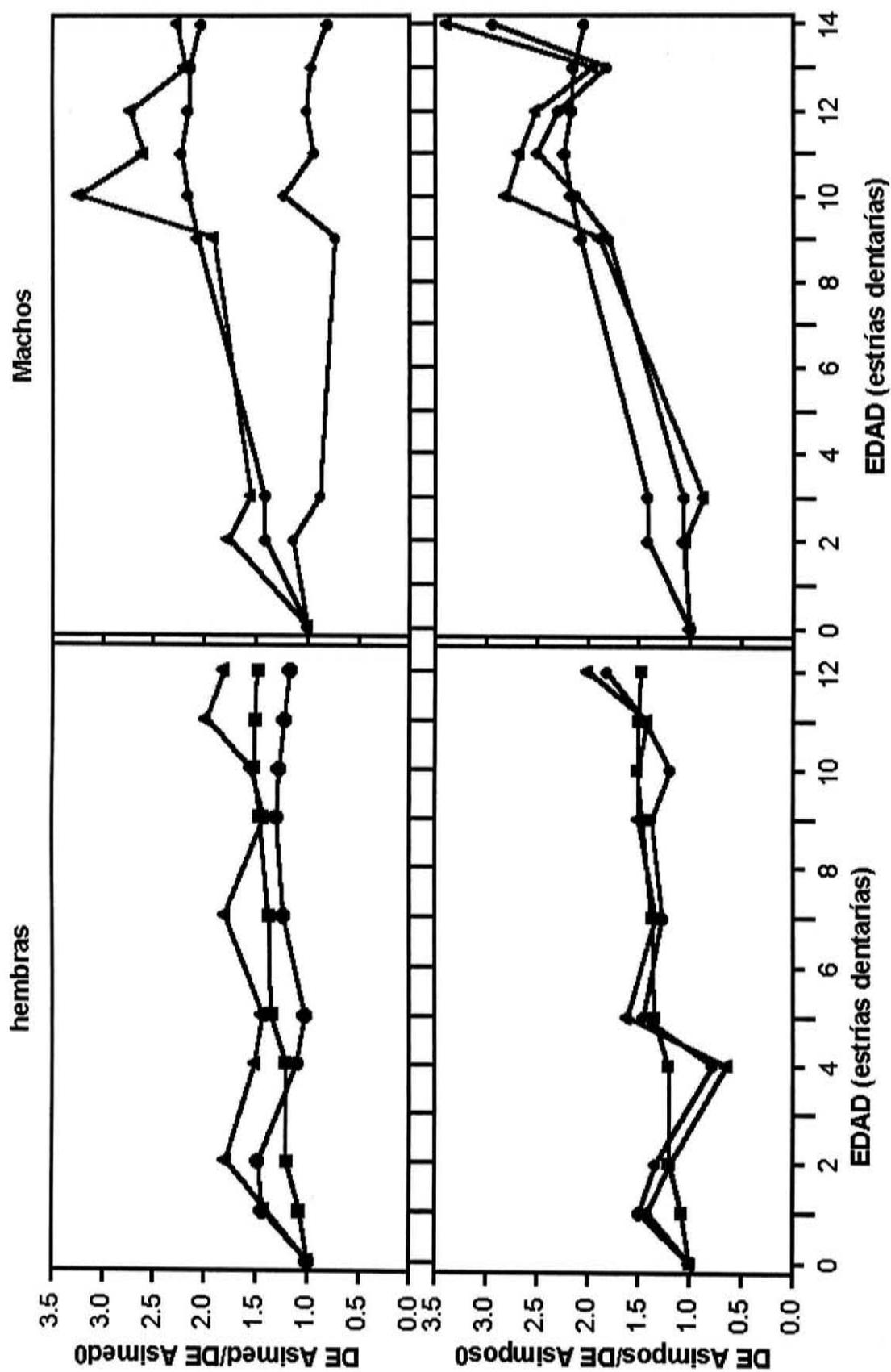


Figura 8. Perfil temporal de asimetría relativa (●), absoluta (▲) para asiméd y asimpos y crecimiento en longitud craneal total (■) con respecto al nacimiento.

Cuadro 5. Posición relativa (*PR*) de cada uno de los huesos tanto en machos como hembras, su crecimiento relativo (*CR*) y su incremento en asimetría fluctuante (*IRA*). Se incluyen 7 machos de 12 a 13 ed y 7 hembras de 12 ed.

Machos				Hembras			
Hueso	<i>PR</i>	<i>CR</i>	<i>IRA</i>	Hueso	<i>PR</i>	<i>CR</i>	<i>IRA</i>
ADCo	0.035	1.867	-	ADCo	0.026	1.348	0.433
LDCo	0.044	1.051	0.118	LDCo	0.038	0.658	0.424
LDOc	0.053	0.649	1.000	LDOc	0.072	0.582	-0.356
ADOc	0.081	0.999	-	ADOc	0.088	1.419	-0.036
LDPa	0.229	0.522	0.280	LDPa	0.247	0.304	-0.017
ADPa	0.252	0.262	0.742	ADPa	0.261	0.342	-0.779
LDPo	0.518	1.551	-0.738	LDPo	0.526	1.884	-1.074
LDFr	0.560	0.833	0.722	LDFr	0.562	0.675	-0.723
ADFr	0.625	0.682	0.633	ADFr	0.604	0.802	-0.395
LDLo	0.675	0.929	0.057	LDLo	0.665	0.879	0.462
ADMx	0.724	0.808	0.489	ADMx	0.721	0.813	0.537
LDNa	0.812	1.005	0.156	LDNa	0.833	0.958	0.615
LDMx	0.837	0.925	0.352	LDMx	0.835	0.973	0.172
ADNa	0.892	0.826	1.000	ADNa	0.912	0.674	0.086
LDPm	0.906	0.923	1.000	LDPm	0.917	0.840	0.516
ADPm	0.970	1.008	-0.966	ADPm	0.971	0.924	-0.154
ALEs	0.273	1.239	0.736	ALEs	0.296	1.170	-0.602
LLEs	0.358	1.098	0.028	LLEs	0.365	1.135	1.000
LLYu	0.523	1.054	-0.508	ALYu	0.525	1.024	-0.402
ALYu	0.530	0.976	-0.991	LLYu	0.533	1.104	0.344
AVPb	0.122	0.704	-	AVPb	0.110	0.536	-0.800
LVMa	0.166	0.549	0.727	LVMa	0.161	0.301	0.503
AVMa	0.170	0.847	0.800	AVMa	0.162	0.022	0.537
LVBt	0.231	0.627	-0.155	LVBt	0.234	0.527	0.550
LVPb	0.257	0.984	-	AVBt	0.249	0.661	-0.065
AVBt	0.257	0.748	-3.516	LVPb	0.259	0.973	0.513
LVPI	0.536	1.192	-1.503	LVPI	0.534	1.241	-1.191
AVPI	0.580	1.095	-0.669	AVPI	0.589	1.071	0.688
LVMx	0.725	1.085	-0.014	AVMx	0.719	0.927	0.325
AVMx	0.726	0.866	-0.861	LVMx	0.721	1.086	0.329
LVPm	0.922	1.091	1.000	LVPm	0.924	0.754	0.370
AVPm	0.954	0.837	1.000	AVPm	0.946	0.688	-0.097

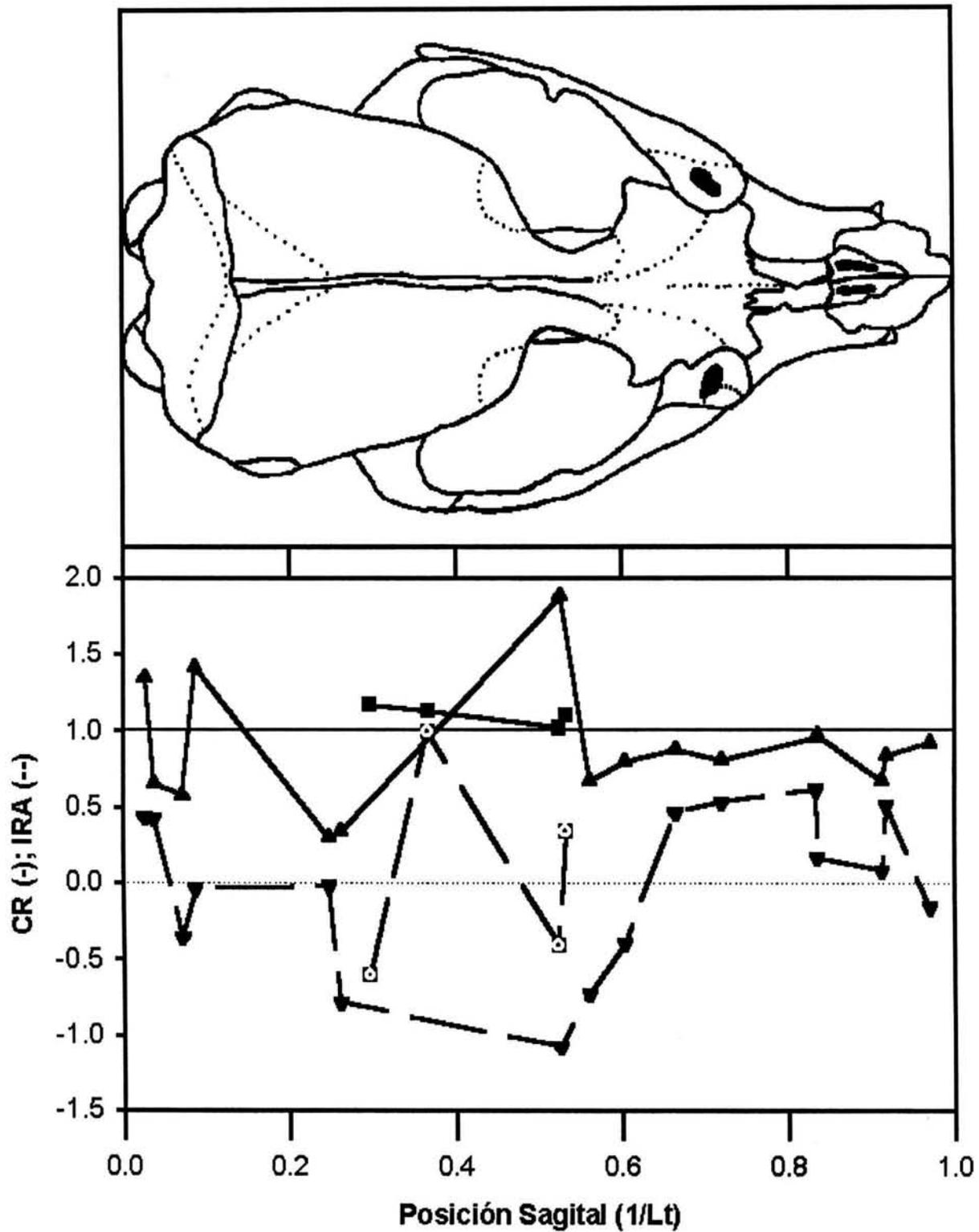


Figura 9. Crecimiento relativo (*CR*, ▲) e incremento relativo de asimetría fluctuante (*IRA*, ▼) en los elementos craneales dorsales de las hembras del lobo marino de California. Se muestran elementos laterales del cráneo *CR* (■) e *IRA* (○).

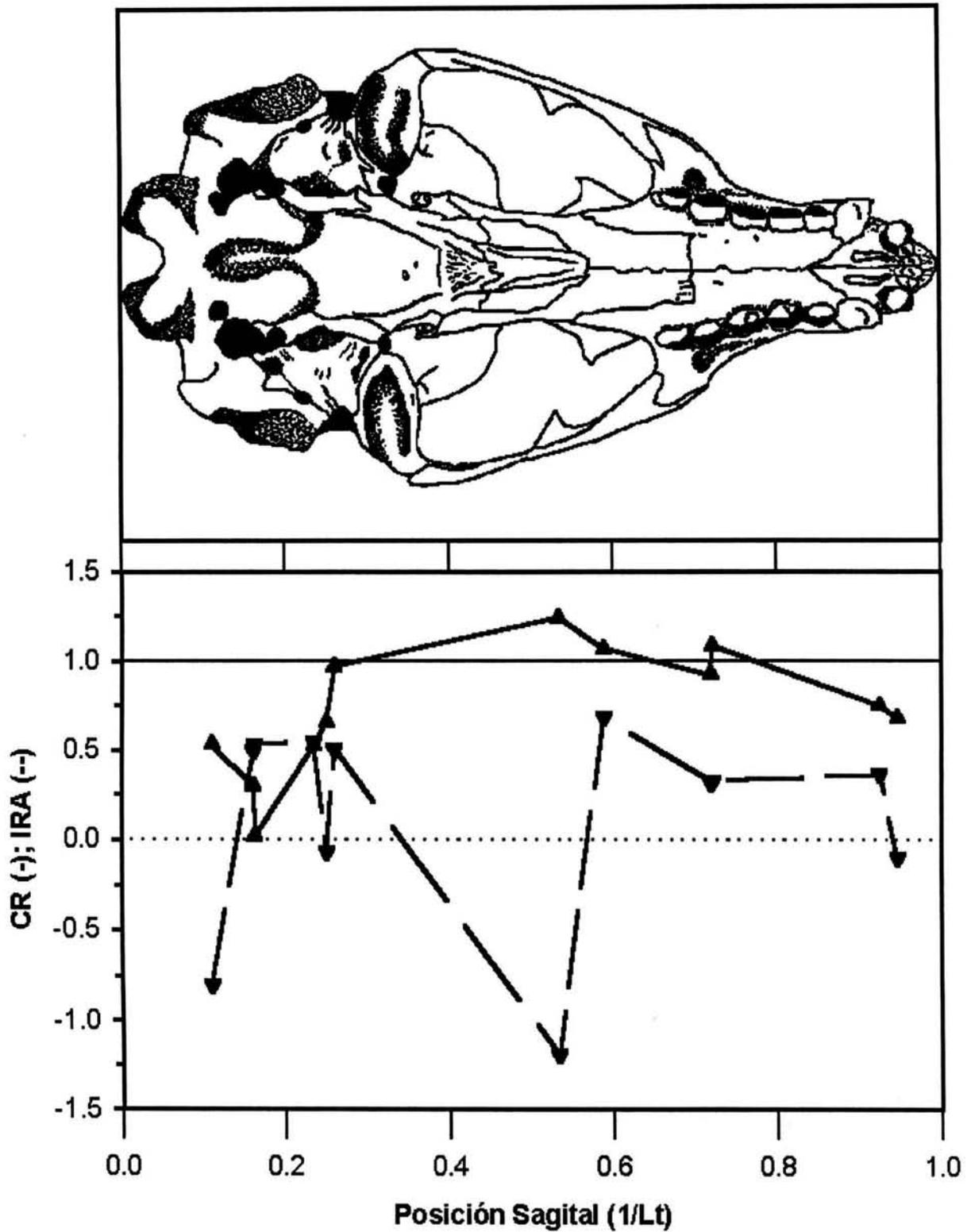


Figura 10. Crecimiento relativo (CR , ▲) e incremento relativo de asimetría fluctuante (IRA , ▼) en los elementos craneales ventrales de las hembras del lobo marino de California.

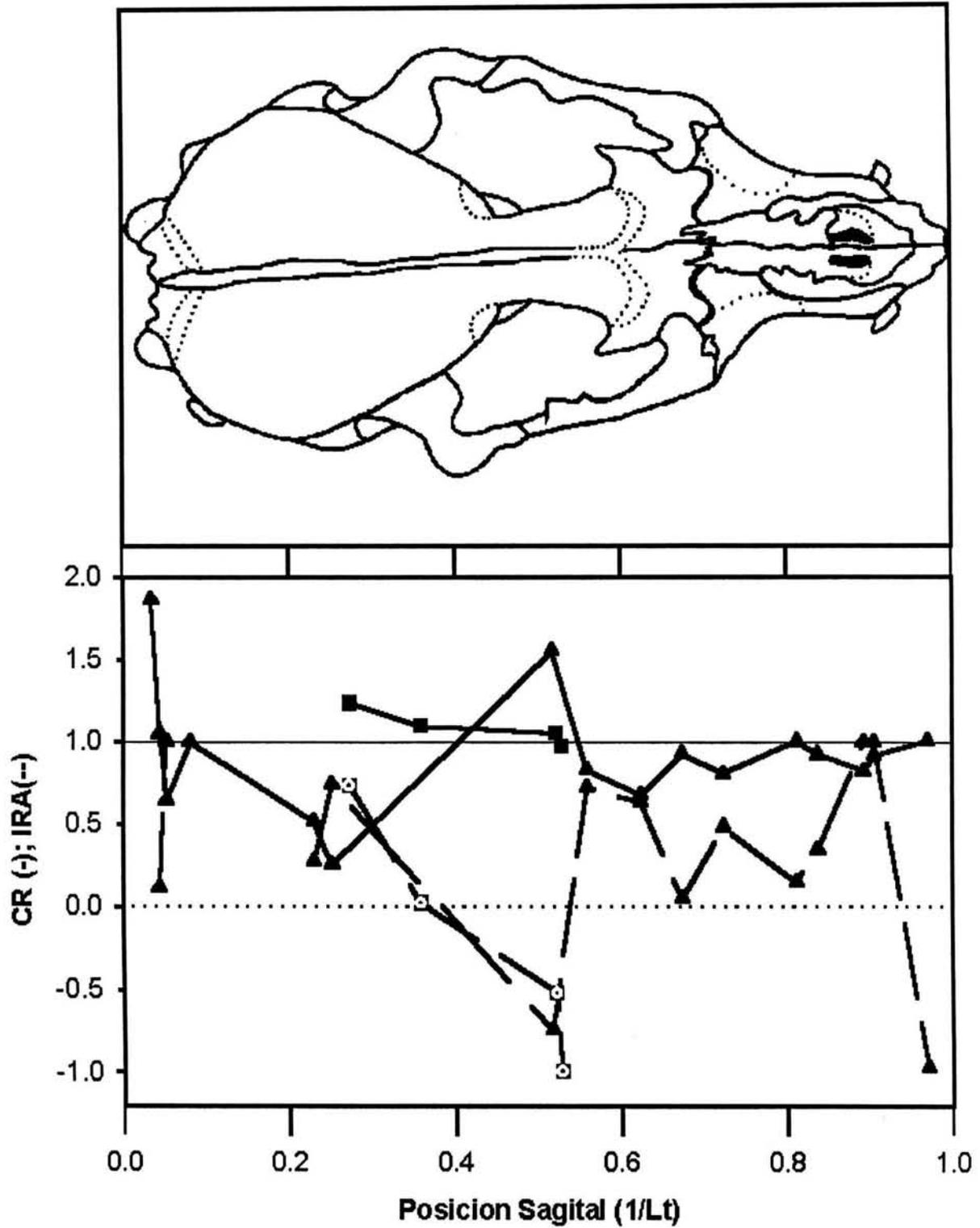


Figura 11. Crecimiento relativo (*CR*, ▲) e incremento relativo de asimetría fluctuante (*IRA*, ▼) en los elementos craneales dorsales de los machos del lobo marino de California. Se muestran elementos laterales del cráneo, *CR* (■) e *IRA* (□).

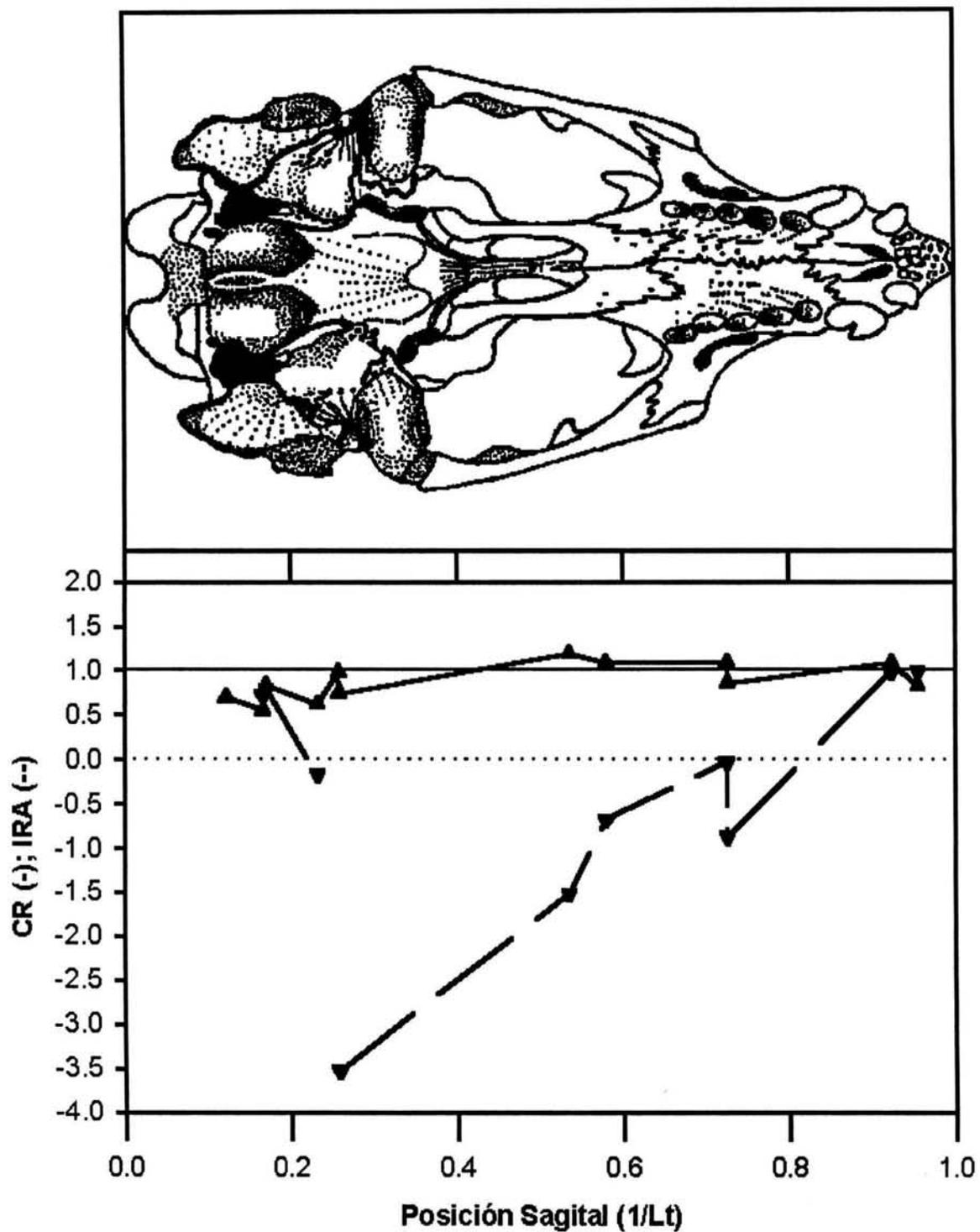


Figura 12. Crecimiento relativo (CR , ▲) e incremento relativo de asimetría fluctuante (IRA , ▼) en los elementos craneales ventrales de los machos del lobo marino de California.

DISCUSIÓN

Importa mencionar primero que el error de medición es sistemático, que el error de medición de la asimetría de posición es menor a 1 mm y por lo tanto, que todas las asimetrías mayores a 1 mm superan con confianza errores de medición.

La asimetría presente en el lobo marino de California es esencialmente de tipo fluctuante *sensu* Van Valen (1962), Leary y Allendorf (1989) y Parsons (1990). Sin embargo, la asimetría de posición en los machos tiende a ser negativa con el incremento de la edad. Esta leve direccionalidad deriva de un crecimiento ligeramente mayor del lado derecho. Esto sería parecido a los cetáceos (Ness, 1967) excepto que los huesos que más contribuyen a la direccionalidad son el escamoso, el yugal y luego el ancho dorsal del maxilar y el largo ventral del mastoideo. Se requerirá de examinar una muestra más amplia para determinar si esta direccionalidad aparente es real.

En el nacimiento se presentan niveles de asimetría de medición y posición relativas muy parecidos a los valores de los animales adultos. Esto significa que la mayor parte de la asimetría craneal se origina durante el desarrollo prenatal, probablemente durante la morfogénesis que es cuando las estructuras son más sensibles a alteraciones en su desarrollo (Palmer, 1996). La diferente distribución en los niveles de asimetría de medición y de posición entre machos y hembras durante el crecimiento del cráneo son un reflejo de los diferentes hábitos de los sexos y su diferente forma de crecimiento. La asimetría fluctuante de medición y posición (DE *Asimed* y DE *Asimpos*) de machos y hembras son casi iguales en recién nacidos y adultos. En ambos sexos hay un incremento de ambas asimetrías a las 2 ed. En los machos hay un incremento notable de DE *Asimed* y DE *Asimpos* de las 10 a 12 ed y en las hembras hay incrementos moderados a las 5 ed en DE *Asimpos* y a las 7 ed en DE *Asimed*. Estos incrementos puntuales de asimetría pueden explicarse por alteraciones en el balance energético asociados al destete y al inicio de la reproducción en ambos sexos en los cuales puede haber mayor remodelación ósea. El incremento de asimetría a las 2 ed también puede derivar de mayor parasitismo (Auriolles y Sinsel, 1988) al cambiar la dieta luego del destete. Efectos del parasitismo en la asimetría se conocen en el plumaje de las aves

(Moller, 1992, 1996). Vázquez-Cuevas *et al.* (2000) mencionaron que un mejor conocimiento del desarrollo de *Z. californianus* depende de tener más información sobre el balance energético durante el ciclo de vida de estos animales. Este trabajo muestra, a partir de conocer mejor el crecimiento, que en el destete y el inicio de la reproducción hay cambios en el balance energético que se reflejan como asimetría fluctuante probablemente derivada de remodelación ósea por movilización de calcio.

Aparte de los incrementos en el destete y el inicio de la reproducción descritos arriba, en general la DE *Asimed* y DE *Asimpos* se incrementan paralelamente a la longitud total en ambos sexos. En los machos, sin embargo es notorio que la DE *Asimed* relativa disminuye con la edad mientras que la DE *Asimed* absoluta se incrementa. Panecatí Urquiza (2000) ya había encontrado que la DE *Asimed* relativa es mayor en las hembras que en los machos aunque a simple vista, la asimetría es más evidente en estos últimos (Vázquez Cuevas, 1993). Esto significa que la asimetría de medición en los machos se hace notoria por su mayor crecimiento postnatal aunque en realidad se está compensando. En general, toda la asimetría fluctuante relativa de posición y medición en ambos sexos es menor que el incremento en longitud total sugiriendo que existe siempre algún grado de compensación y que la asimetría se incrementa por el crecimiento además de los incrementos en el destete y el inicio de la reproducción descritos arriba.

En los machos existe una relación inversa entre el crecimiento relativo (*CR*) de los huesos y su incremento relativo de asimetría (*IRA*). En las hembras, este patrón es similar pero con la diferencia de que los huesos de la bóveda craneal presentan compensación de la asimetría. En ambos sexos, la región temporal del frontal y palatina presenta un crecimiento relativo mayor y una marcada compensación de la asimetría mientras que el arco cigomático, que tiene la misma posición con respecto a la longitud total, presenta valores altos de asimetría de medición y posición así como crecimiento relativo alto. El resto de los huesos tiene $1 > IRA > 0$, esto es, incremento postnatal de la asimetría. La bula timpánica en los machos también es una estructura muy simétrica pero que crece en menor proporción que la longitud total. Esto sugiere que la asimetría del arco cigomático es fundamentalmente de origen postnatal y considerando que la *Asimpos* de esta estructura es asimismo la más direccional,

probablemente derive de la lateralización en el movimiento mandibular. Lo anterior indica que la compensación postnatal de la asimetría ocurre más en los huesos que más crecen, particularmente en la región temporal del frontal.

Panecatl Urquiza (2000, 2003) mencionó que la asimetría fluctuante podría compensarse durante el crecimiento mediante interacciones de retroalimentación negativa entre los huesos determinadas por la restricción de simetría global en el cráneo. Así, la compensación en la región temporal deriva de su mayor crecimiento y de que puede haber regulación dada por la influencia de la asimetría de otros huesos. En el arco cigomático, la interacción con otros huesos está limitada y en esta estructura la asimetría se acumula durante el crecimiento.

En general, estos resultados muestran que el estudio de la asimetría permite inferir algunos aspectos de la ecología del crecimiento de los organismos pero el estudio específico de la ecología será el que demuestre dichas inferencias. Se necesita conocer asimismo de los factores ambientales e intrínsecos a los organismos que pueden favorecer la ocurrencia de asimetrías. González Godoy (en elaboración) ha encontrado que los lobos marinos de California que crecieron durante el fenómeno de El Niño de 1982 tienen mayor asimetría fluctuante en el cráneo reforzando la idea de que el balance energético afecta fuertemente la simetría craneal de estos animales. Un conocimiento sobre las interacciones de los huesos durante el desarrollo asimismo permitirá comprender cómo es posible la compensación postnatal de la asimetría.

CONCLUSIONES

La asimetría craneal en el lobo marino de California es esencialmente de tipo fluctuante. La mayor parte de esta asimetría se origina en el desarrollo prenatal. En el destete y el inicio de la reproducción hay cambios en el balance energético que se reflejan como asimetría fluctuante probablemente derivada de remodelación ósea por movilización de calcio.

Existe siempre algún grado de compensación en la asimetría aunque ésta se incrementa en forma absoluta por el crecimiento. La compensación postnatal de la asimetría es más evidente en los machos y en los huesos que más crecen, esto es, en la región temporal del frontal.

El arco cigomático presenta un alto grado de asimetría direccional como resultado probable de la lateralización en el movimiento de la mandíbula y de la falta de interacciones con otros huesos que compensen la asimetría.

Existe asimetría de posición en los machos con un crecimiento ligeramente mayor del lado derecho. Los huesos que más contribuyen a esta direccionalidad son el escamoso, el yugal, el maxilar y el mastoideo. Se requerirá de examinar una muestra más amplia para determinar si esta direccionalidad aparente es real.

El estudio de la asimetría permite inferir algunos aspectos de la ecología del crecimiento de los organismos pero el estudio específico de la ecología será el que demuestre dichas inferencias.

La diferente distribución en los niveles de asimetría de medición y de posición entre machos y hembras durante el crecimiento del cráneo son un reflejo de los diferentes hábitos de los sexos y su diferente forma de crecimiento.

Un conocimiento sobre las interacciones de los huesos durante el desarrollo permitirá comprender cómo es posible la compensación postnatal de la asimetría.

AGRADECIMIENTOS

Antes que a nadie, he de agradecer a mi mamá, Leticia, por darme la vida y enseñarme a vivir aún antes las situaciones más adversas. A mis hermanos Armando, Maria de la luz, Adela y Ana Rosa (+), por ser las personas de quienes más he aprendido en esta vida. Sus críticas, apoyo y paciencia durante este largo proceso han sido muy valiosos para mi.

A mi sobrina Luz Brenda, por ser una "Luz" en nuestra familia, preguntarme tantas cosas y recordarme lo padre que es ser niño.

A mis abuelos: Mamá Mati y Papá Martín (+). Gracias por enseñarme el valor de la responsabilidad, el trabajo duro y sus sacrificios, pero más aun por el valor que representa para ser una familia muy unida.

A los familiares que siempre me apoyaron de alguna manera en toda mi vida personal y académica.

Al Dr. Luis Medrano por brindarme la oportunidad de pertenecer a un grupo tan maravilloso el cual encabeza, por ser en lo personal y lo académico un persona ejemplar, de quien he aprendido mucho y que siempre brinda su confianza y apoyo. Gracias por su amistad.

A la Biól. Maria de Jesús Vázquez, por aceptar ser mi sinodal en este trabajo, pero más le debo de agradecer por ser mi confidente y amiga en el laboratorio. Gracias por tomarme en cuenta en tus proyectos a futuro, por tus valiosos comentarios, en todos los ámbitos, pero sobre todo por las largas horas de café y pastel que compartimos. Espero invitar la próxima.

Al M. en C. Guillermo Alfonso Pérez Saldaña, al Biól. Abraham Kobelkowsky Díaz y al Biól. Raúl González Alpizar por ser mis sinodales y enriquecer el contenido de este trabajo.

Al Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias por dejarme ocupar su espacio, especialmente a Anabel por su valiosa ayuda y paciencia para fotografiar todos mis cráneos.

A Ivette Reza por abrirme las puertas al maravilloso mundo de los mamíferos marinos y a Irelia López por sus enseñanzas durante mi servicio social en el Instituto de Biología.

A todos y cada uno de mis compañeros del Grupo de Mastozoología marina. Gracias por todas las aventuras en el laboratorio y en campo que hemos pasado juntos y las que faltan.

A Probetel por el apoyo otorgado para la realización de esta tesis.

A la familia López Gómez por abrirme las puertas de su casa para digitalizar mis imágenes.

A Itzel Isaura Baca Ibarra, por ser mi mejor **AMIGA**. Que el tiempo y la distancia no nos separen.

A los mosqueteros de la ciencia: Argelia, Blanca y Jesús. Cada uno en su área aporta lo que puede a este maravilloso mundo.

A Miguel Ángel Medina y Joel, por ser mis amigos en el CCH. Les debo la vida, estoy en deuda con ustedes.

A Rodrigo Vidal Tamayo (**RODRO**) por su inapreciable amistad en la carrera y para la posteridad. Por tu ayuda en la impresión de la tesis. Esto es el principio del fin mi buen amigo.

A esos amigos con los que uno siempre puede contar: Carlos S., Cynthia, Zelic, Katy, Laura, Yadira, Alfredo, Marco, Maribel, Mariana, Jorge L., Victor, Susana, Carlos M., Jorge C. Gracias por las aventuras y desventuras compartidas en toda la carrera.

A Claudia Vázquez Orduña por aparecer en mi vida y ser mi amiga con quien he compartido grandes momentos y los que faltan.

A Amparo, Lenica, Liloy, Maria, Liliana, Monica, Marco, Martín y a todos aquellos amigos que conocí en mi etapa de Divulgador de la Ciencia.

A Guadalupe Espinosa de los Reyes, "Lupita", por ser una gran persona que me brindo la oportunidad de conocerla. Gracias por esos fabulosos momentos en Punta Mita, ojalá algún día volvamos a trabajar juntos. Suerte en tu nueva aventura "LSM".

A la UNAM, por todos sus espacios donde me he formado como persona y como estudiante.

A todos lo que me faltaron les doy gracias.....

LITERATURA CITADA

- Aurioles-Gamboa, D. 1988. Behavioral ecology of California Sea Lions in the Gulf of California. Tesis Doctoral. Universidad de California Santa Cruz. 175 pp.
- Aryan, I. R. 1993. Asymmetry in the skulls of California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Marine Mammals Science* 9(2): 190-194.
- Badvaev. 2002. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology & Evolution*. 17(8): 369-378.
- Bartholomew, G. A. 1970. A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution*. 24: 546-559.
- Brunner, S. 1998. Skull development and growth in the southern fur seals *Arctocephalus forsteri* and *A. pussillus doriferus* (Carnivora: Otariidae). *Australian Journal of Zoology*. 46: 43-66.
- Clarke. 1998. Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear. *American Naturalist*. 152: 762-766.
- Cothran, E. G., Chesser, R. K., Smith, M. H. y Johns, P. E. 1983. Influences of genetic variability and maternal factors on fetal growth in white-tailed deer. *Evolution*. 37(2): 282-291
- De Blasé, A. F. Y Martín, R. E. 1981. A manual of mammalogy with keys to families of the world. Wm. C. Brown Company Publishers. Dubuque. 436 pp.
- Emlen S. T. y Oring, L. W. 1977. Ecology, Sexual selection and the Evolution of Mating Systems. *Science*. 197: 215-223
- Fairbain, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 659-687.
- Girón Téllez, M. B. 1996. Estudio del crecimiento alométrico y posible inicio de la telescopización en el craneo de *Zalophus californianus californianus*, utilizando técnicas radiográficas y morfométricas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 188 pp.

- Harvell, C. D., Kim, K., Burkholder, J. M., Colwell, R. R., Epstein, P. R., Grimes, D. J., Hofmann, E. E., Lipp, E. K., Osterhaus, A. D. M. E., Overstreet, R. M., Porter, J. W., Smith, G. W., Vasta, G. R. 1999. Emerging Marine Diseases-Climate Links and Anthropogenic Factors. *Science*. Vol.285: 1505-1510.
- Howell, A. B. 1925. Asymmetry in the skulls of mammals. *Proceedings of the United States National Museum* 67: 1-18 pls. 1-8.
- King, J. E. 1983. *Seals of the World*. Oxford Univ. Press, Oxford. 240 pp.
- Kowalsky, K. 1981. *Mamíferos. Manual de Teriología*. H. Blume Ediciones. Madrid. 532 pp.
- Laws, R.M. 1953. A new method of age determination in mammals, with special reference to the Elephant Seal, *Mirounga leonina*, Linn. Falkland Is. Dependencies Survey, *Sci. Rep.*, 2: 1-11.
- Lens, L., Van Dongen, S., Kark, S. y Matthysen, E. 2002. Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? *Biol. Rev.* 77: 27-38
- Leary R. F. y Allendorf, F. W. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*. 4: 214-217
- Lindfors, P., Tullberg, B. S., y Biuw, M. 2002. Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 52: 188-193.
- Lluch Belda, D. 1969. El lobo marino de California *Zalophus californianus californianus* (Lesson, 1828) Allen, 1880. Observaciones sobre su ecología y explotación. Pp 1-69. En: *Dos Mamíferos Marinos de Baja California*. IMERNAR. México.
- Lluch Belda, D. 1970. Crecimiento y mortalidad del lobo marino de California, *Zalophus californianus californianus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, México. 18: 167-189.
- Lowry, M. S. y Folk, R.L. 1990. Sex determination of the California sea lion (*Zalophus californianus*) from canine teeth. *Marine Mammal Science* 6(1): 1-13.
- Lowry, M. S. y Maravilla, M. O. 2002. Abundancia de lobos marinos de California (*Zalophus californianus*) en Baja California, México y Estados Unidos de América durante julio y agosto del 2000. p 33. En: *Memorias de la XXVII Reunión*

Internacional para el Estudio de los Mamíferos marinos: Ciencia, Cultura y Conservación. Veracruz.

- Manning, J. T. y Okenden, L. 1994. Fluctuating asymmetry in racehorses. *Nature*. 370: 185-186.
- Mate, B. R. 1979. California sea lion. Pp 5-8. En *Mammals in the seas*. FAO. Fisheries Series No. 5, Vol. II. Rome, 151 pp.
- Mitton, J. B. y Grant, M. C. 1984. Association among protein heterozygosity growth rate, and developmental homeostasis. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 479-499.
- Moller, A. P. 1992. Parasites differentially increase the degree of fluctuating asymmetry in secondary sexual characters. *Journal of evolutionary Biology*. 5. 691-699.
- Moller A. P. 1996. Parasitism and developmental instability of hosts: a review. *Oikos* 77: 189-196.
- Moller, A. P. 1997. Developmental stability and fitness: a review. *American Naturalist*. 149 (5): 916-932.
- Morales Vela, B. 1985. Aspectos del ciclo de vida del lobo marino en la isla Angel de la Guarda, Golfo de California, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 75 pp.
- Moore, W. J. 1981. *The Mammalian Skull*. Cambridge University Press. London.
- Ness, A. R. 1967. A measure of asymmetry of the skulls of odontocete whales. *Journal of Zoology London*. 153: 209-221
- O'brien, S. J., Roelke, M. E., Marker, L., Newman, A., Winkler, C. A., Meltzer, D., Colly, L., Evermann, J. F., Bush, M. y Wildt, D. E. 1985. A genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science* 227: 1428-1434.
- Odell, D. K. 1981. California Sea Lion *Zalophus californianus* (Lesson, 1828), in: *Handbook of Marine Mammals*. Ed. Sam H. Ridgway and Richard J. Harrison F. R. S. Vol 1: The walrus, sea lions fur seals and sea otter. Academic Press. New York. 1: 67-97.
- Ono, K. A. y Boness, D. J. 1996. Sexual dimorphism in sea lion pups: differential maternal investment, or sex-specific differences in energy allocation?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 38: 31-41

- Orr, R. T., Schonewald J. y Kenyon, K. W.. 1970. The California sea lion: skull growth and a comparasion of two populations. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 37(11): 381-394.
- Palmer, A. R. 1996. Waltzing with asymmetry. *BioScience* 46 (7): 518-532.
- Palmer, A. R. y Strobeck, C. 1986. Fluctuating asymmetry Measurement, Analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 17: 391-421.
- Panecatí Urquiza, G.E. 2000. Análisis sobre la variación en la asimetría craneal de los pinnípedos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 93 pp.
- Panecatí Urquiza, G.E. 2003. Desarrollo y asimetría en el cráneo del delfín moteado pantropical (*Stenella attenuata*, Gray, 1846). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 110 pp.
- Pankakoski, E. 1985. Epigenetic asymmetry as an ecological indicador in muskrats. *Journal of Mammalogy* 66 (1): 52-57.
- Parsons, P. A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biological Review* 65: 131-145.
- Peterson, R. S. y Bartholomew, G. A.. 1967. The natural history and behavior of the California sea lion. *Am. Soc. Mammal Spec. Pub. No. 1.* Lawrence. 79 pp.
- Reeves, R. R., Stewart, B. S., Clapham, P. J., Powell. 2002. *Guide to Marine Mammals of the World.* National Audubon Society. New York. 528 pp.
- Samallow, P. B. y Soulé, M. E. 1983. A Case of stress related heterozygote superiority in nature. *Evolution.* 37(3): 646-649.
- Torres, G. A., Esquivel, C. y Cevallos, G.. 1995. Diversidad y conservación de mamíferos marinos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología.* 1: 22-43
- Torrey, T. W. 1983. *Morfogénesis de los vertebrados.* Limusa. México. 576 pp.
- Teska, W. R., Smith, M. H. y Novak, J. M. 1990. Food quality, heterozygosity, and fitness correlates in *Peromyscus polionotus*. *Evolution.* 44(5): 1318-1325.
- Van Valen, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16: 125-142.
- Vaughan, T. A., Ryan, J. M. y Czaplewski, N. J.. 2000. *Mammalogy.* McGraw Hill. New York. 566 pp.
- Vázquez Cuevas, M. J. 1993. El cráneo del lobo marino común *Zalophus californianus californianus* Lesson, 1828. (Carnívora: Otariidae) en el Golfo de California. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 187 pp.

- Vázquez-Cuevas, M. J., Aguayo-Lobo, A. y Medrano-González, L. 2000. El desarrollo del cráneo del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*). Ciencias Marinas. 26 (1): 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. 159 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.
- Weckerly, F. D. W. 1998. Sexual-size dimorphism: Influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. Journal of mammalogy. 79(1): 33-52
- 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: 339-402.
- Zakharov, V. M. y Yablokov, A. V. 1990. Skull asymmetry in the Baltic Grey seal: Effects of environmental pollution. Ambio 19 (5): 266-269.
- Zavala González, A. 1990. la población del lobo marino común *Zalophus californianus californianus* (Lesson, 1828) en las islas del Golfo de California. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 253 pp.
- Zavala González, A. 1993. Biología poblacional del lobo marino de California, *Zalophus californianus* (Lesson, 1828), en la Región de las Grandes Islas del Golfo de California, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 79 pp.
- Zavala-González, A., Mellink, E. 2000. Historical exploitation of the California Sea Lion, *Zalophus californianus*, in México. Marine Fisheries Review. 62 (1): 35-40.

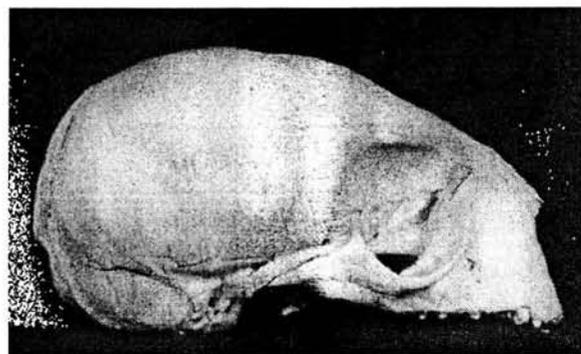
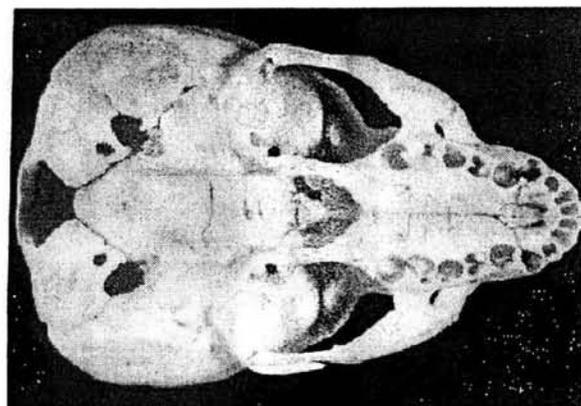
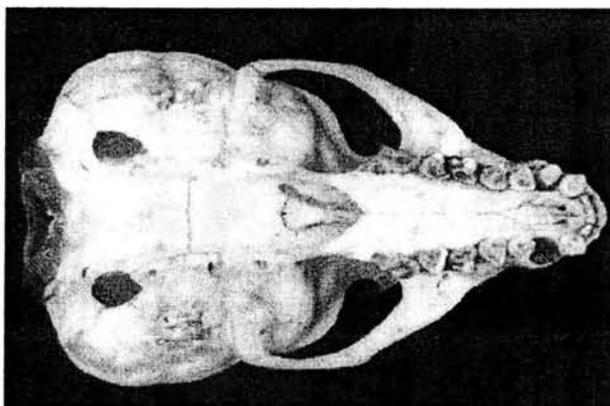
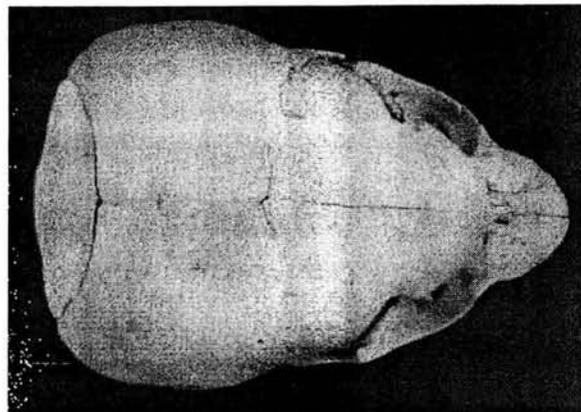
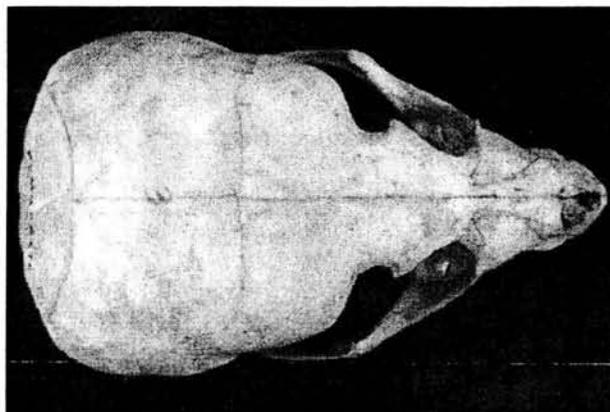
APÉNDICES

1. Medidas craneales empleadas en este trabajo.

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

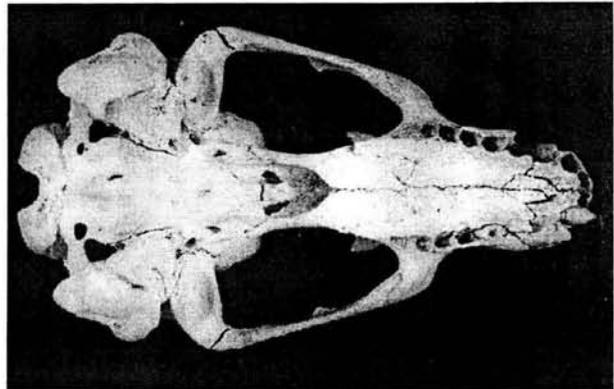
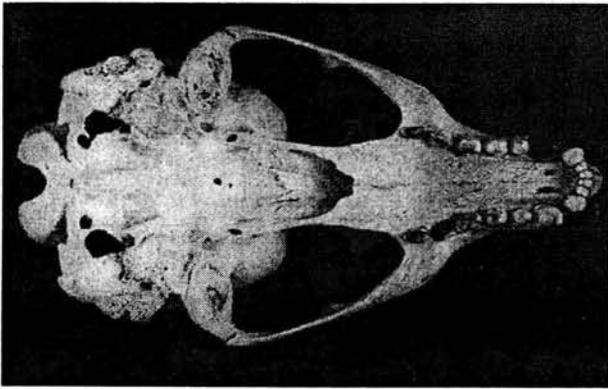
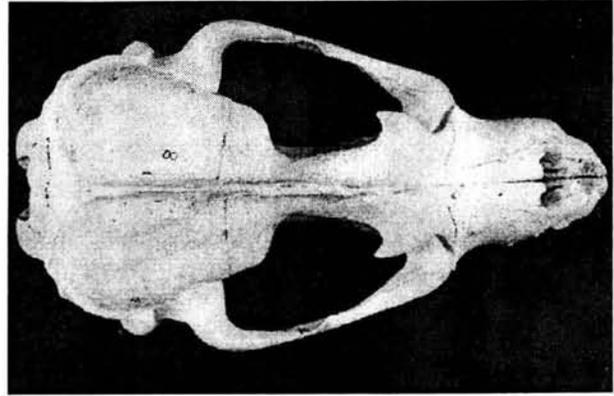
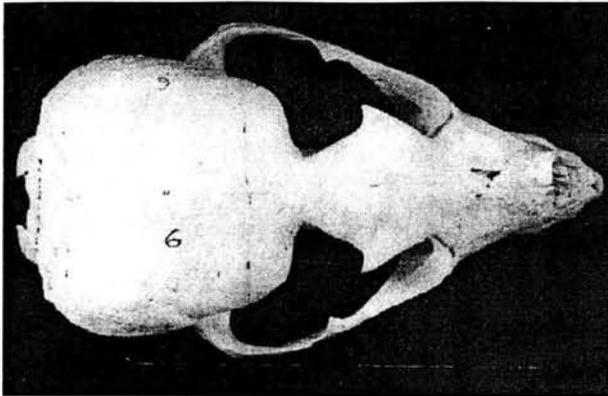
- 16) **Longitud de los lacrimorbitales (LDLo):** Desde el borde posterior del lacrimal hasta la punta del proceso orbitario.
- 17) **Longitud de los postorbitales (LDPo):** Desde la punta del proceso postorbitario a la parte anterior de la caja craneana.
- 18) **Longitud de los escamosos (ALEs):** Desde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

2. Fotografías de algunos cráneos examinados.



FCMM-P-Zaca-2 Hembra a las 0 ED

FCMM-P-Zaca-82 Macho a las 0 ED



FCMM-P-Zaca-82 Hembra a las 12 ED

FCMM-P-Zaca-48 macho a las 13 ED