

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

**INFERENCIA FILOGENÉTICA DE CAMBIOS EN LA ECOLOGÍA
POBLACIONAL DE LOS CETÁCEOS CON BASE EN
MARCADORES MOLECULARES NEUTRALES
DE HERENCIA UNI Y BIPARENTAL**

T E S I S

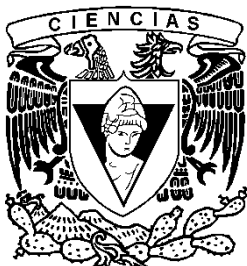
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA

Ana Paula Durán Suárez del Real

Director: Dr. Luis Medrano González



Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos alumno

Durán
Suárez del Real
Ana Paula
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
306534762

2. Datos tutor

Dr.
Luis
Medrano
González

3. Datos sinodal 1

Dra.
Ella
Vázquez
Domínguez

4. Datos sinodal 2

Dr.
Luis
Enrique
Eguiarte
Fruñs

5. Datos sinodal 3

Dr.
Jaime
Gasca
Pineda

6. Datos sinodal 4

Dr.
Alberto
Vladimir
Cachón
Guillén

7. Datos tesis

Inferencia filogenética de cambios en la ecología poblacional de los cetáceos con base en marcadores moleculares neutrales de herencia uni y biparental
216 p
2013

AGRADECIMIENTOS

Este logro es gracias a ustedes.

Antes que nada quiero agradecerle a mis papas, Mónica y Carlos. Su apoyo incondicional es lo mejor que me han podido dar. Mamá, gracias por enseñarme a que la vida se disfruta. Papá, gracias por enseñarme a trabajar duro y ser responsable. A mis hermanos, Chuck y Beбето, quienes amo y odio todos los días. Y a Rooy. Eres mi máximo. Gracias por estar conmigo.

A mi familia en general; mi abuela, mis tíos, primos y sobrinos por todo su apoyo e interés en mi vida académica. A Malik, por entrar a mi vida.

Especialmente quiero agradecerle a mi director de tesis, Luis Medrano, por darme la oportunidad de realizar este trabajo que tanto me gustó. Por enseñarme la parte bella y dura de la ciencia. Gracias por impulsarme a buscar soluciones y por tu paciencia. Hicimos este proyecto por falta de financiamientos y resultó en un trabajo padre con mucho potencial. Gracias al Grupo de Mastozoología Marina por su apoyo y sus consejos.

Gracias a todos los grandes profesores que tuve durante la carrera. Sin ustedes no estaría aquí. Fabrizio Guerrero (Filosofía), Tonatiuh Sánchez (Física), Alfonso Torre Blanco (Mol II), Norma Angélica (Mate II), Arístides III Sampieri (Química), Arturo D. Contreras (Ciencias de la Tierra), Sigfrido Sierra (Hongos), M. Guadalupe Barajas (Ecología), Álvaro Chaos (Biogeo), M. Genoveva González (Mol III), Alfonso José Vilchis (Biotecno), María de Jesús Vázquez Cuevas (Genética), Carlos Cordero y Natalia Lifshitz (Ecología de la conducta), José Aquiles Bernal (Animales III), Adolfo Gerardo Navarro (Deutero), Rodolfo Salas (Evolución), Jaime Gasca y Luis Eguiarte (Genética de poblaciones), Luis Medrano (Adaptación).

Gracias a todos los que me apoyaron de una forma u otra en mi trabajo. Primero que nada a Jerónimo Sainz de Agüero, no hubiera podido sin ti. A mis vecinos de laboratorio por

adoptarme en las tardes, los herpetólogos Felipe, Yolo, Gonza, Oscar, Isra, Pátula. A Jaime Gasca por revisar mis secuencias. A Alejandra Vázquez Lobo por ayudarme con BEAST. A Rodrigo Pacheco por revisar mis escritos. A Hall Whitehead porque su investigación con los cetáceos es inspiradora. A Lorena Colorado por ayudarme con la presentación de mi examen profesional.

A mis compañeras del fut de la Selección de la UNAM y de la Selección de Ciencias. A todos mis amigos que conocí durante la carrera, especialmente a Eri, Inari, Fer y Marina. Nos divertimos harto.

A mis sinodales por aceptar ser parte de mi jurado y revisar una tesis tan larga. Gracias por su apoyo, ayuda y comentarios.

Gracias a mi universidad por darme la educación que cualquier biólogo quisiera tener. Por las experiencias y todas las personas en ellas.

Finalmente a Alonso. Porque me haces querer ser mejor.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ANTECEDENTES	2
1. Generalidades de cetáceos	
2. Clasificación, diversidad y evolución de los cetáceos	4
2.1 Diversidad de los cetáceos	
2.2 Origen de los cetáceos	
2.3 Filogenias de los cetáceos	
3. Evolución molecular y filogenias moleculares	22
3.1 Evolución molecular	
3.2 Factores que influyen en la evolución molecular	
3.3 Evolución molecular de los cetáceos	
3.4 Filogenias moleculares	
3.5 Inferencia filogenética bayesiana	
3.6 Marcadores moleculares	
4. Modos de vida de los cetáceos	37
4.1 Vida en grupo	
4.2 Cultura en los cetáceos	
4.3 Culturas matrilineales	
5. Reproducción, conducta sexual y sistema de apareamiento de los cetáceos	58
5.1 Reproducción	
5.2 Conducta sexual y sistema de apareamiento	
PLANTEAMIENTO Y OBJETIVOS	65
MATERIAL Y MÉTODO	68
Parte 1:	
1. Obtención de datos.....	68
2. Alineamiento de secuencias	70
3. Partición de datos	70
4. Construcción filogenética con MrBayes	72
5. Construcción filogenética con tiempo calibrado	73
5.1 Calibración del reloj molecular	
6. Construcción del “Gran Consenso”	74
Parte 2:	
1. Análisis de trayectorias ecológicas en la filogenia	76

1.1	Análisis de trayectorias para las construcciones filogenéticas sin reloj molecular	
1.2	Análisis de trayectorias para las construcciones filogenéticas con reloj molecular	
Parte 3:		
1.	Análisis ecológico evolutivo	83
1.1	Índice ecológico de las especies	
1.2	Mapeo de caracteres	
1.3	Análisis ecológico evolutivo	
RESULTADOS Y DISCUSIÓN		87
Parte 1:		
1.	Filogenias moleculares	87
1.1	Resultados de las construcciones filogenéticas	
1.2	Discusión de las construcciones filogenéticas	
Parte 2:		
1.	Resultados de las trayectorias	100
1.1	Resultados generales: descripción de trayectorias	
1.2	Descripción de trayectorias por grupo	
1.3	Análisis y discusión de trayectorias	
2.	Trayectorias con tiempo calibrado	120
Parte 3:		
1.	Resultados y discusión del análisis ecológico evolutivo	123
1.1	Consideraciones	
CONCLUSIÓN		130
1.	Conclusiones generales	130
2.	Conclusiones particulares	131
3.	Perspectivas	132
ANEXO		133
Anexo 1.....		133
Anexo 2.....		139
Anexo 3.....		170
Anexo 4.....		171
Anexo 5.....		174
Anexo 6.....		182

Anexo 7.....	188
REFERENCIAS	196
1. Referencias en texto	196
2. Referencias programas	213

RESUMEN

Las filogenias moleculares son un registro histórico sobre la evolución de las especies. Éstas se han utilizado tradicionalmente para estudiar las relaciones de parentesco entre los organismos. En este trabajo se realizó una aproximación filogenética con marcadores de herencia biparental (nuclear, intrón I de la Actina β) y uniparental (mitocondria, que se hereda por vía materna, Citocromo *b*; y el gen *SRY* del cromosomas Y, que se hereda por vía paterna) para inferir cambios en la ecología poblacional y sistema de apareamiento de los cetáceos. Con secuencias de 30 especies de cetáceos (de las 90 aproximadamente que hay) de los marcadores intrón I de la Actina β , Citocromo *b* y el gen *SRY* se obtuvieron tres filogenias consenso con métodos bayesianos. Después de un análisis estadístico de longitud de ramas, las tres filogenias se capturaron en gráficas (llamadas aquí mapas) que indican la relación y la proporción entre las tasas de cambio molecular que cada marcador tiene en cada rama del árbol. Estos mapas, a su vez, caracterizan el flujo génico y la subdivisión poblacional por un lado, y la poliginia y la subdivisión materna por el otro. En los mapas se identificó que el camino evolutivo de los cetáceos está determinado por dos grandes eventos evolutivos sucesivos: 1) un sistema de apareamiento poligínico con amplio flujo génico entre sus poblaciones, y 2) la sociabilidad y a las estructuras matrilineales de todas las líneas de cetáceos.

ANTECEDENTES

1. Generalidades de cetáceos

Actualmente se reconocen 90 especies vivientes dentro del Orden *Cetacea* que se dividen en 2 subórdenes: *Odontoceti*, donde se agrupa a los cetáceos dentados y *Mysticeti*, que incluye a los cetáceos con barbas. El Orden *Cetacea* incluye un tercer suborden actualmente extinto *Archaeoceti* (cetáceos arcáicos) (Jefferson *et al.*, 1993).

La mayoría de las especies de la mastofauna marina pertenecen al orden de los cetáceos. Se les considera como el grupo de mamíferos marinos más especializado y adaptado a la vida acuática. Poseen caracteres anatómicos que enmascaran sus orígenes a partir de mamíferos terrestres (Barnes, 2002) y han desarrollado capacidades de natación, osmorregulación, termorregulación, buceo y percepción que les han permitido pasar toda su vida dentro del agua (Berta *et al.*, 2015). Son, junto con los manatíes, los únicos mamíferos marinos que pasan toda su vida en el agua, a diferencia de otros que descansan y se reproducen en tierra, como los pinnípedos (Berta *et al.*, 2015). Los cetáceos comparten de manera general un plan corporal fusiforme, similar al diseño óptimo hidrodinámico, que oscila entre 1.35 y 33.5 metros de longitud (Barnes, 2002; Watson, 1981). Tal vez debido a que la transferencia de calor es mayor en el agua que en el aire, los cetáceos han desarrollado un gran tamaño corporal, que va desde los 45 kilogramos hasta más de 150 toneladas. Esto les permite minimizar la pérdida de calor y por ende reducir el consumo relativo de energía. Los cetáceos han desarrollado grandes almacenes de grasa subcutánea y en huesos que actúa como aislante térmico, contribuyendo a la termorregulación que permite a los cetáceos vivir en aguas frías, actúan como reserva energética y ayudan a la flotabilidad (Berta *et al.*, 2015). Por otro lado, el gran tamaño corporal les permite almacenar grandes cantidades de oxígeno en los músculos y en la sangre lo que a su vez permite a los cetáceos realizar buceos prolongados de tiempo. Debido a que en el medio acuático la visibilidad es limitada y/o nula, la evolución de los cetáceos se ha dirigido al

desarrollo de adaptaciones para percibir y emitir sonido, por lo que la audición es uno de los principales sentidos y junto con la fonación permiten la comunicación, ubicación y percepción.

Los cetáceos son ecológicamente diversos. Algunas especies viven en ecosistemas dulceacuícolas, como algunos ríos en Sudamérica y Asia, aunque la mayoría viven en el océano, donde habitan zonas tanto costeras como pelágicas y abarcan latitudes que van desde el Ecuador hasta los polos. Hay especies que habitan todos los océanos del mundo, como la ballena jorobada (*Megaptera noveangliae*), mientras que otras se encuentran geográficamente muy restringidas, como la vaquita (*Phocoena sinus*) que sólo vive en el norte del Golfo de California (Jefferson *et al.*, 1993). Los cetáceos ocupan un intervalo trófico amplio y consumen diferentes alimentos, desde zooplancton como los mysticetos, hasta grandes animales, como la orca (*Orcinus orca*).

El Orden Cetacea tiene un registro fósil abundante. Cuenta con 594 fósiles nombrados a nivel de especie (Slater *et al.*, 2010). Este registro fósil abarca 53 millones de años, aproximadamente (Berta, *et al.*, 2015), aunque los cetáceos modernos aparecieron hace 35 millones de años. A pesar de su extenso registro fósil, poco se sabe sobre las radiaciones evolutivas de los neocetos (cetáceos modernos). Se ha sugerido una explosión radiativa, impulsada por la evolución de caracteres relacionados a la sociabilidad, la encefalización y alimentación. Los neocetos ocupan más nichos que los arqueocetos lo que significa que la radiación de estos mamíferos marinos desde el Oligoceno ha estado vinculada a una diversificación ecológica mediante la ocupación de nuevos nichos (Fordyce & Barnes, 1994; Medrano-González, 2009).

2. Clasificación, diversidad y evolución de los cetáceos

El origen de los cetáceos representa una de las transiciones evolutivas más importantes que han ocurrido en los mamíferos. Estos mamíferos marinos se originaron durante el Eoceno hace aproximadamente 55 millones de años, en los márgenes del mar de Tethys probablemente a partir del grupo de los raoélidos (Orden Cetartiodactyla, Familia Raoellidae) (Thewissen *et al.*, 2007). El movimiento de estos animales de un ecosistema terrestre a un ambiente marino requirió grandes cambios anatómicos, fisiológicos y conductuales que hoy en día les permite a los cetáceos modernos estar adaptados a una vida completamente acuática (Thewissen & Bajpai, 2001).

Se reconocen tres subórdenes de cetáceos: los actuales *Odontoceti* y *Mysticeti*, y el extinto *Archaeoceti*.

2.1. Diversidad de los cetáceos

2.1.1. Arqueocetos: Los animales más antiguos que se reconocen como cetáceos son los fósiles de arqueocetos, que se descubrieron por primera vez en la década de 1980 en el estado de Louisiana, Estados Unidos. Aunque el registro fósil de los cetáceos es extenso, está incompleto y aún no se ha descubierto ningún ancestro directo de los cetáceos actuales, por lo que no hay evidencia suficiente sobre si los arqueocetos dieron origen a uno, a los dos o a ninguno de los subórdenes actuales (Milinkovitch *et al.*, 1994). Sin embargo, aunque los arqueocetos parecen primitivos comparadas con los cetáceos modernos, ya estaban bien adaptados a la vida acuática y no se deben de considerar como posibles ancestros. Tanto los misticetos y odontocetos como los arqueocetos derivaron de mamíferos más antiguos que dejaron la tierra para irse al ambiente marino tiempo atrás (Thewissen *et al.*, 2007; Watson, 1981).

Los arqueocetos se originaron en el Eoceno temprano y alcanzaron su apogeo en el Eoceno medio hace 45 millones de años, sin embargo, para el Eoceno tardío ya estaban extintos (Thewissen, 1998; Watson, 1981). Los arqueocetos se dividen en 5 ó 6 Familias:

Pakicetidae, Protocetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae y Basilosauridae (Dorudontidae se reconoce a veces como familia separada) (Berta *et al.*, 2006). Los representantes de la familia Pakicetidae son los cetáceos más antiguos y más basales e incluyen a *Pakicetus sp.*, *Nalacetus sp.*, *Himalayacetus sp.*, e *Ichthyolestes sp.* (Thewissen & Hussain, 1998).

Pakicetidae se llama así debido a que los fósiles de estos cetáceos se encontraron en Pakistán. El registro fósil de este grupo sugiere que aparecieron hace unos 53 millones de años; lo que ahora se conoce como Pakistán estaba a las orillas de un cuerpo marino grande y poco profundo, conocido como el Mar de Thetys (Parsons *et al.*, 2013). Los pakicetos eran mamíferos terrestres de hábitos anfibios del tamaño de un lobo con pezuñas y cola larga. Se les vincula con los cetáceos actuales por el basicranium ¹y por sus oídos, esto es la estructura de la bulla auditiva que está formada a partir del hueso ectotimpánico, lo cual es muy inusual y solo se asemeja a la de los cráneos de los cetáceos. Su dentición y la anatomía general del cráneo sugieren que los pakicetos estaban bien adaptados para alimentarse de peces en aguas superficiales de mares poco profundos (Gingerich *et al.*, 1983).

Los primeros arqueocetos conocidos adaptados completamente a la vida acuática son los basilosáuridos, que presentan un esqueleto muy similar al de los cetáceos actuales (Bejder & Hall, 2002). *Basilosaurus* es el fósil de cetáceo más grande que se conoce del Eoceno. Estos animales vivían en mares cálidos subtropicales hace 37 millones de años. Su extinción hace 35.7 millones de años se asocia al descenso del nivel de mar, relacionado con una disminución de la temperatura en la Tierra y a la formación de capas de hielo en la Antártica a principios del Oligoceno, debido en parte al continuo movimiento de los continentes (Parsons *et al.*, 2013).

2.1.2. Cetáceos modernos: Los primeros odontocetos y misticetos aparecieron en el Oligoceno, hace 35 millones de años aproximadamente (Berta *et al.*, 2015). El tiempo de

¹ Región inferior del cráneo

divergencia estimado para la separación de estos grupos varía dependiendo del tipo de datos y métodos usados (Berta *et al.*, 20015). Según el registro fósil y algunos estudios genómicos mitocondriales se postula que los misticetos y los odontocetos divergieron hace 35 millones de años (Árnason *et al.*, 2004; Barnes *et al.*, 1985 en Berta *et al.*, 2015; Fordyce, 1980), fecha en la que termina el Eoceno y comienza el Oligoceno.

En la transición Eoceno-Oligoceno hubo fuertes cambios climáticos: los continentes continuaron moviéndose, la Antártica se desprendió por completo de Sudamérica y Australia, y en su deriva al polo sur permitió el flujo de agua alrededor del continente sureño originando la Corriente Circumpolar Antártica (*Antarctic Circumpolar Current* o ACC) y la creación del Océano Austral. La ACC es en la actualidad la corriente marina más fuerte en todo el océano, y desde que se formó ha tenido una influencia significativa en el clima de toda la Tierra (Barker & Thomas, 2004). Su origen provocó una caída de temperatura en la Antártica y la formación de capas de hielo, ocasionando que el nivel del mar bajara 55 metros en un periodo relativamente corto; entre hace 37 y 33 millones de años aproximadamente (cuando se extinguen los basilosáuridos) (Parsons *et al.*, 2013).

El tiempo de divergencia estimado para los dos subórdenes actuales está asociado por varios autores al registro fósil y a la descrita discontinuidad ambiental ocurrida en la Tierra, ocasionando un cambio radical en el modo de alimentación de estos organismos separando así a dichos linajes. Por un lado se originaron los odontocetos, mamíferos carnívoros, y por otro lado se originaron los misticetos, mamíferos que se alimentan de zooplancton, anfípodos y pequeños peces. La estructura del cráneo de cada uno de estos grupos es el reflejo de estas adaptaciones. Las radiaciones australes de los cetáceos en el Oligoceno medio se atribuyen a la influencia de la ACC por el aumento de la productividad y la generación de nuevos nichos en el océano (Fordyce, 1977; Fordyce & Barnes, 1994).

Aparte de las adaptaciones externas a la vida acuática, como el alargamiento del cuerpo, la pérdida de cabello y la transformación a la aleta caudal, la tendencia principal en la evolución de los cetáceos ha sido el desarrollo progresivo del maxilar y premaxilar como respuesta a la migración de las aperturas nasales a la parte superior del cráneo, formando

un rostro largo (Berta *et al.*, 2015; Watson, 1981). Los caracteres diagnósticos anatómicos de los cetáceos más importantes son craneales y dentales. Estos incluyen el alineamiento de los molares y premolares con los incisivos y colmillos, y una disminución de las cúspides molares que manifiestan una relación directa con un cambio de dieta.

2.1.3. Mysticetos: Con la aparición de la ACC, las regiones polar y subpolar del sur se volvieron zonas de alta productividad planctónica, generando un ambiente favorable y adecuado para que muchos animales evolucionaran en los modos de alimentación, como ocurrió con los misticetos en aguas frías en tiempos del Oligoceno medio (Fordyce, 1977). La reproducción de estos organismos es dependiente de aguas cálidas y en algunos casos también someras, por lo que viajan en temporadas de invierno a regiones tropicales y subtropicales, originando un ciclo migratorio anual. Pasan los veranos en zonas de alta productividad primaria alimentándose, y los inviernos en aguas relativamente cálidas reproduciéndose, como ocurre notablemente con la ballena jorobada. Se considera que las tres principales cuencas oceánicas de la distribución de este rorcual forman sendas poblacionales, esto es Pacífico Norte, Atlántico Norte y Océano Austral. En verano e invierno se establecen conexiones migratorias entre las zonas de alimentación y las zonas de invierno de las tres poblaciones; pasan los veranos alimentándose en altas latitudes y durante el invierno migra a regiones subtropicales de aguas someras donde se reproducen, paren y crían a su recién nacido (Baker *et al.*, 1993).

El nombre misticeto hace referencia a los cetáceos con barbas, las cuales son láminas de queratina que poseen en el maxilar y que utilizan para filtrar su alimento. Aunque todos los misticetos actuales poseen barbas, existen fósiles de misticetos con dientes. Las tendencias evolutivas de este grupo incluyen: pérdida de dientes, alimentación en niveles bajos de la cadena trófica, un par de orificios nasales, cráneo simétrico, y como otros herbívoros terrestres, desarrollo de grandes tamaños corporales, siendo posiblemente la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) el animal más grande que ha vivido en la Tierra (Gatesy *et al.*, 2013; Perrin *et al.*, 2002). Este misticeto puede superar los 28 metros de longitud y pesar hasta 150 toneladas.

Los misticetos dentados se agrupan comúnmente en tres familias: Aetiocetidae, Llanocetidae, y Mammalodontidae. El misticeto más antiguo descrito es *Llanocetus denticrenatus*, único miembro de la Familia Llanocetidae del Eoceno tardío o el Oligoceno temprano, originario del hemisferio sur, que ocupaba mares polares. Poseía dientes con multicúspides que pudieron haberles servido en la alimentación por filtrado (Fordyce, 1989). Respecto a los misticetos con barbas, hay varios linajes extintos: *Eomysticetus whitmorei* es la ballena con barbas más antigua que se conoce y corresponde al Oligoceno tardío (Sanders & Barnes, 2002). A la agrupación de misticetos extintos que carecen de dientes se les conoce como “Cetotheriidae” y se conocen al menos 60 especies que vivieron del Oligoceno tardío al Plioceno tardío (entre hace 33 y 5 millones de años aproximadamente) en Nueva Zelanda, Australia, Japón, Europa, Norte y Sudamérica. Todos los misticetos actuales descienden de este clado.

Actualmente se reconocen 15 especies de misticetos repartidas en cuatro familias (Tabla 1.). En estudios filogenéticos de ADN nuclear y mitocondrial se ha encontrado que Balaenidae es la familia más basal del grupo, siendo Neoabalaenidae el siguiente linaje divergente (Berta *et al.*, 2015; Rychel *et al.*, 2004).

2.1.4. Odontocetos: Los odontocetos son llamados así por la presencia de dientes. Los cetáceos de este grupo comprenden una amplia variedad de formas y tamaños que van desde cuerpos grandes que bucean en aguas muy profundas, como el cachalote (*Physeter macrocephalus*) que el macho alcanza los 18 metros de longitud y bucea en promedio a 1km de profundidad, a cuerpos pequeños de cetáceos que bucean aguas poco profundas como ríos o cerca de las costas, como la vaquita que mide típicamente entre 1.2 y 1.5 metros de longitud.

Los odontocetos poseen generalmente un gran número de dientes en forma de espada, que utilizan para comer peces. Sin embargo, hay especies con pocos dientes como el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) y el narval (*Monodon monoceros*), o ningún diente en absoluto, como las hembras de dichas especies.

Tabla 1. Especies del suborden Mysticeti. (Jefferson *et al.*, 1993; Jefferson *et al.*, 2008; Parsons *et al.*, 2013, Perrin *et al.*, 2002).

Familia	Nombre científico	Nombre común
Balaenidae	<i>Balaena mysticetus</i>	Ballena de Groenlandia
	<i>Eubalaena australis</i>	Ballena franca austral
	<i>Eubalaena glacialis</i> *	Ballena franca glacial
	<i>Eubalaena japónica</i>	Ballena franca del Pacífico norte
Neobalaenidae	<i>Caparea marginata</i>	Ballena franca pigmea
Eschrichtiidae	<i>Eschrichtius robustus</i> *	Ballena gris
Balaenopteridae	<i>Megaptera novaeangliae</i> *	Ballena jorobada
	<i>Balaenoptera acutorostrata</i> *	Ballena de Minke
	<i>Balaenoptera bonaerensis</i>	Rorcual Minke antártica
	<i>Balaenoptera borealis</i> *	Rorcual boreal
	- <i>B.b. borealis</i>	
	- <i>B.b. schlegelli</i>	
	<i>Balaenoptera brydei</i> *	Rorcual de Bryde
	<i>Balaenoptera edeni</i> *	Rorcual de Eden
	<i>Balaenoptera omurai</i>	Rorcual de Omura
	<i>Balaenoptera musculus</i> *	Ballena azul
	- <i>B.m. musculus</i>	
	- <i>B.m. intermedia</i>	
	- <i>B.m. brevicauda</i>	
	- <i>B.m. indica</i>	
	<i>Balaenoptera physalus</i> *	Rorcual común
- <i>B.p. physalus</i>		
- <i>B.p. quoyi</i>		

* Especies con distribución en México.

Entre los caracteres diagnósticos de este grupo está: la presencia del melón (órgano de tejido adiposo situado en la parte superior del cráneo que sirve para la ecolocalización), un solo orificio nasal (y no dos como en misticetos), alargamiento del premaxilar y el maxilar, y asimetría craneal y facial (Berta *et al.*, 2015).

Los odontocetos aparecieron por primera vez en el Oligoceno hace 28 millones de años, siendo Agorophius, Xenorophus, y Archaeodelphius los linajes más basales del grupo con algunas similitudes a los arqueocetos (Berta *et al.*, 2015).

De los cetáceos actuales, la Familia Physteridae comprende al linaje odontoceto más antiguo, cuya aparición data poco tiempo después de la separación odontoceto-misticeto y existen desde hace 25 millones de años, aproximadamente (Berta *et al.*, 2015). A pesar de que esta familia posee un registro fósil muy diverso, en la actualidad existe solamente una especie: el cachalote. Physteridae se agrupa con la Familia Kogiidae en una Superfamilia llamada Physterioidea a la que pertenecen el cachalote enano (*Kogia sima*) y el cachalote pigmeo (*Kogia brevisrostris*).

El siguiente clado generalmente aceptado, que divergió en el Mioceno fue la familia Ziphiidae, y en los siguientes de 10 millones de años aproximadamente (Eoceno medio y tardío) hubo varios eventos de extinción y especiación, siendo éste último de donde surgen el resto de las familias (Platanistidae, Iniidae, Lipotidae, Pontaporiidae, Monodontidae, Delphinidae y Phocoenidae).

La radiación de los odontocetos es asociada, como la de los mysticetos, a eventos de diversificación de su alimentación. Existe una diversidad muy amplia de modos de alimentación y presas. Los cachalotes bucean a 1500-2000 metros de profundidad durante 75 minutos y atrapan a sus presas por succión. Las orcas tienen una gran diversidad de técnicas de forrajeo y cazan en manada una gran variedad de presas como peces, pinnípedos y cetáceos. Hay delfines (*Tursiops truncatus*) que forrajean con la ayuda de herramientas (esponjas marinas) (Berta *et al.*, 2015; Smolker *et al.*, 1997).

Los odontocetos han perdido el sentido del olfato, y utilizan sistemas de ecolocalización sofisticados para percibir su entorno y detectar a sus presas (Oelschläger, 1992), tienen un cerebro relativamente grande, complejas conductas sociales, uso de herramientas y algunas especies presentan habilidades cognitivas avanzadas (Gatesy *et al.*, 2013). Actualmente se reconocen alrededor de 75 especies de odontocetos con algunas subespecies agrupadas en 10 familias (Tabla 2).

Tabla 2. Especies del suborden Odontoceti. (Jefferson *et al.*, 1993; Jefferson *et al.*, 2008; Parsons *et al.*, 2013, Perrin *et al.*, 2002).

Familia	Nombre científico	Nombre común
Physeteridae	<i>Physeter macrocephalus</i> *	Cachalote
Kogiidae	<i>Kogia breviceps</i> *	Cachalote pigmeo
	<i>Kogia sima</i> *	Cachalote enano
Ziphiidae	<i>Ziphius cavirostris</i> *	Zifio de Cuvier
	<i>Berardius arnuxii</i>	Zifio de Arnoux
	<i>Berardius bairdii</i> *	Zifio de Baird
	<i>Tasmacetus shepherdi</i>	Zifio de Shepherd
	<i>Indopacetus pacificus</i>	Zifio de Longman
	<i>Hyperoodon planifrons</i>	Zifio nariz de botella sureño
	<i>Hyperoodon ampullatus</i>	Zifio nariz del botella del Atlántico norte
	<i>Mesoplodon hectori</i>	Zifio de Hector
	<i>Mesoplodon mirus</i>	Zifio de True
	<i>Mesoplodon bidens</i>	Zifio del Atlántico norte
	<i>Mesoplodon europeus</i> *	Zifio antillano
	<i>Mesoplodon grayi</i>	Zifio de Gray
	<i>Mesoplodon peruvianus</i> *	Zifio perunao
<i>Mesoplodon densirostris</i> *	Zifio de Blainville	
<i>Mesoplodon ginkgodens</i> *	Zifio de Ginokgo	

	<i>Mesoplodon carlhubbsi*</i>	Zifio de Hubb
	<i>Mesoplodon layardii</i>	Zifio de Layard
	<i>Mesoplodon bowdoini</i>	Zifio de Andrew
	<i>Mesoplodon stejnegeri*</i>	Zifio de Stejneger
	<i>Mesoplodon perrini</i>	Zifio de Perrin
	<i>Mesoplodon traversii</i>	Zifio de Travers
Platanistidae	<i>Platanista minor</i>	Delfin del Indo
	<i>Platanista gangetica</i>	Delfin del Ganges
Iniidae	<i>Inia geoffrensis</i>	Delfin del Amazonas
	- <i>I.g. geoffrensis</i>	
	- <i>I.g. humboldtiana</i>	
	- <i>I.g. boliviensis</i>	
Lipotidae	<i>Lipotes vexillifer</i>	Delfin del Yangtze
Pontoporiidae	<i>Pontoporia blainvillei</i>	Delfin de la Plata
Monodontidae	<i>Dlephinapterus leucas</i>	Beluga
	<i>Monodon monoceros</i>	Narval
Delphinidae	<i>Cephalorhynchus commersonii</i>	Delfin de Commerson
	- <i>C.c. commersonii</i>	
	- <i>C.c. subsp.</i>	
	<i>Cephalorhynchus eutropia</i>	Delfin chileno
	<i>Cephalorhynchus heavisidii</i>	Delfin de Heaviside
	<i>Cephalorhynchus hectori</i>	Delfin de Hector
	- <i>C.h. hectori</i>	
	- <i>C.h. maui</i>	
	<i>Steno bredanensis*</i>	Delfin de dientes rugosos
	<i>Sousa teuszii</i>	Delfin jorobado Atlántico
	<i>Sousa chinensis</i>	Delfin jorobado del Pacífico
	- <i>S. c. chinensis</i>	
	- <i>S. c plumbea</i>	
	<i>Sousa plumbea</i>	Delfin jorobado Índico
	<i>Sotalia fluviatilis</i>	Tucuxi
	<i>Sotalia guianensis</i>	Delfin costero
	<i>Tursiops truncatus*</i>	Tonina
	- <i>T.t. truncatus</i>	
	- <i>T.t. gillii</i>	
	- <i>T.t ponticus</i>	
	<i>Tursiops aduncus</i>	Delfin del Indo-Pacífico
	<i>Stenella attenuata*</i>	Delfin moteado pantropical
	- <i>S.a. graffmani</i>	
	- <i>S.a. subsp. A</i>	
	- <i>S.a. subsp. B</i>	
	<i>Stenella frontalis*</i>	Delfin moteado Atlántico
	<i>Stenella clymene*</i>	Delfin tornillo Atlántico
	<i>Stenella coeruleoalba*</i>	Delfin listado
	<i>Stenella longirostris*</i>	Delfin girador de rostro largo
	- <i>S.l. longirostris</i>	
	- <i>S.l.centroamericana</i>	
	- <i>S.l. orientalis</i>	
	<i>Delphinus delphis*</i>	Delfin común de rostro corto
	<i>Delphinus capensis*</i>	Delfin común de rostro largo
	<i>Delphinus tropicalis</i>	Delfin común Arábigo
	<i>Lagenodelphis hosei*</i>	Delfin de Fraser
	<i>Lagenorhynchus albirostris</i>	Delfin de hocico blanco
	<i>Lagenorhynchus acutus</i>	Delfin de costados blancos del Atlántico
	<i>Lagenorhynchus obliquidens*</i>	Delfin de costados blancos del Pacífico
	<i>Lagenorhynchus australis</i>	Delfin antártico
	<i>Lagenorhynchus cruciger</i>	Delfin cruzado
	<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	Delfin oscuro
	- <i>L.o. fitzroyi</i>	
	- <i>L.o. obscurus</i>	

	<i>Lissodelphis borealis*</i>	Delfín liso norteño
	<i>Lissodelphis peronii</i>	Delfín liso sureño
	<i>Grampus griseus*</i>	Delfín de Risso
	<i>Peponocephala electra*</i>	Delfín cabeza de melón
	<i>Feresa attenuata*</i>	Orca pigmea
	<i>Pseudorca crassidens*</i>	Orca falsa
	<i>Orcinus orca*</i>	Orca
	<i>Globicephala melas</i>	Calderón de aletas largas
	- <i>G.m. melas</i>	
	- <i>G.m. subs.</i>	
	- <i>G.m. ewardii</i>	
	<i>Globicephala macrorhynchus*</i>	Calderón de aletas cortas
	<i>Orcaella brevirostris</i>	Delfín del río Irawadi
	<i>Orcaella heinsohni</i>	Delfín de aleta chata australiano
Phocoenidae	<i>Neophocaena phocaenoides</i>	Marsopa lisa
	- <i>N.p. phocaeoides</i>	
	- <i>N.p. sunameri</i>	
	- <i>N.p. asiaeorientalis</i>	
	<i>Phocoena phocoena</i>	Marsopa común
	- <i>P.p. phocoena</i>	
	- <i>P.p. vomerina</i>	
	<i>Phocoena sinus*</i>	Vaquita
	<i>Phocoena spinipinnis</i>	Marsopa negra
	<i>Phocoena dioptrica</i>	Marsopa de anteojos
	<i>Phocoenoides dalli*</i>	Marsopa de Dall
	- <i>P.d. dalli</i>	
	- <i>P.d. truei</i>	

* Especies que se distribuyen en las costas de México.

2.2. Origen de los cetáceos

2.2.1. Raoélidos: Thewissen *et al.* (2007) proponen que los cetáceos se originaron a partir de los raoélidos. Raoelidae es una familia de mamíferos cetartiodáctilos que existieron en el Eoceno en el sur de Asia. Dentro de esta familia los representantes más importantes son *Indohyus* y *Khirtharia*. Los cetáceos debieron de haberse originado de un ancestro similar a *Indohyus* que cambió de una dieta terrestre a una dieta acuática, en la que hubo grandes transformaciones en la morfología de los dientes, de la mandíbula y en los órganos de los sentidos que hicieron a los cetáceos muy diferentes de sus ancestros (Thewissen *et al.*, 2007). *Indohyus* era un artiodáctilo bajo y fornido que andaba en aguas someras.

Al ser los raoélidos el grupo hermano de los cetáceos, implica que los hábitos acuáticos se originaron antes del Orden Cetacea. Thewissen *et al.* (2007) proponen que los cetáceos debieron de originarse de un ancestro similar a *Indohyus* que cambió de una dieta terrestre a una dieta acuática, a la piscivoría probablemente, y sugieren que el gran cambio

evolutivo que originó a los cetáceos no fue precisamente una adaptación a la vida acuática sino un cambio de vida dulceacuícola a marina.

2.2.2. Radiaciones evolutivas de los cetáceos: El registro fósil demuestra que han ocurrido tres grandes radiaciones en la historia evolutiva de los cetáceos. La primera ocurrió en el origen de éstos, con la aparición de los arqueocetos en el Eoceno temprano. Los arqueocetos radiaron rápido y se diversificaron durante el Eoceno en mares cálidos con la aparición y extinción de diversas familias. Hasta ahora se han reportado más de 35 especies para un intervalo de 35-53 millones de años (Fordyce, 2002).

La desaparición del mar de Thetys por la colisión de India con Asia en el Eoceno medio provocó un enfriamiento global del clima del planeta y un reestructuramiento oceánico que aparentemente resultó en una disminución de especies de los arqueocetos. Finalmente se extinguieron los basilosáuridos quienes habían logrado expandirse por muchos mares del Pacífico. (Fordyce, 2002; Thewissen 1998; Thewissen & Williams, 2002).

La segunda gran y rápida radiación del Oligoceno corresponde a la de los cetáceos actuales y está asociada a procesos geológicos. La deriva continental ocasionó la apertura y cierre de varios canales marítimos, América del Sur se separó de la Antártica, se creó la ACC e India colapsa con Asia (Fordyce & Barnes, 1994). El registro fósil de los cetáceos en el Oligoceno temprano (34 a 30 millones de años) es limitado, posiblemente por cambios globales en el nivel del mar, lo que deja mucha incertidumbre en el origen de los cetáceos actuales. Sin embargo, el registro fósil global del Oligoceno tardío es rico y diverso (30 a 23 millones de años). Estos fósiles incluyen cachalotes, delfinoideos, varios platanistoideos y muchos misticetos (Nikaido *et al.*, 2001). Este registro indica una radiación de los cetáceos (principalmente misticetos) en el Oligoceno temprano justo después de la transición y sustitución de los arqueocetos por los odontocetos y los misticetos.

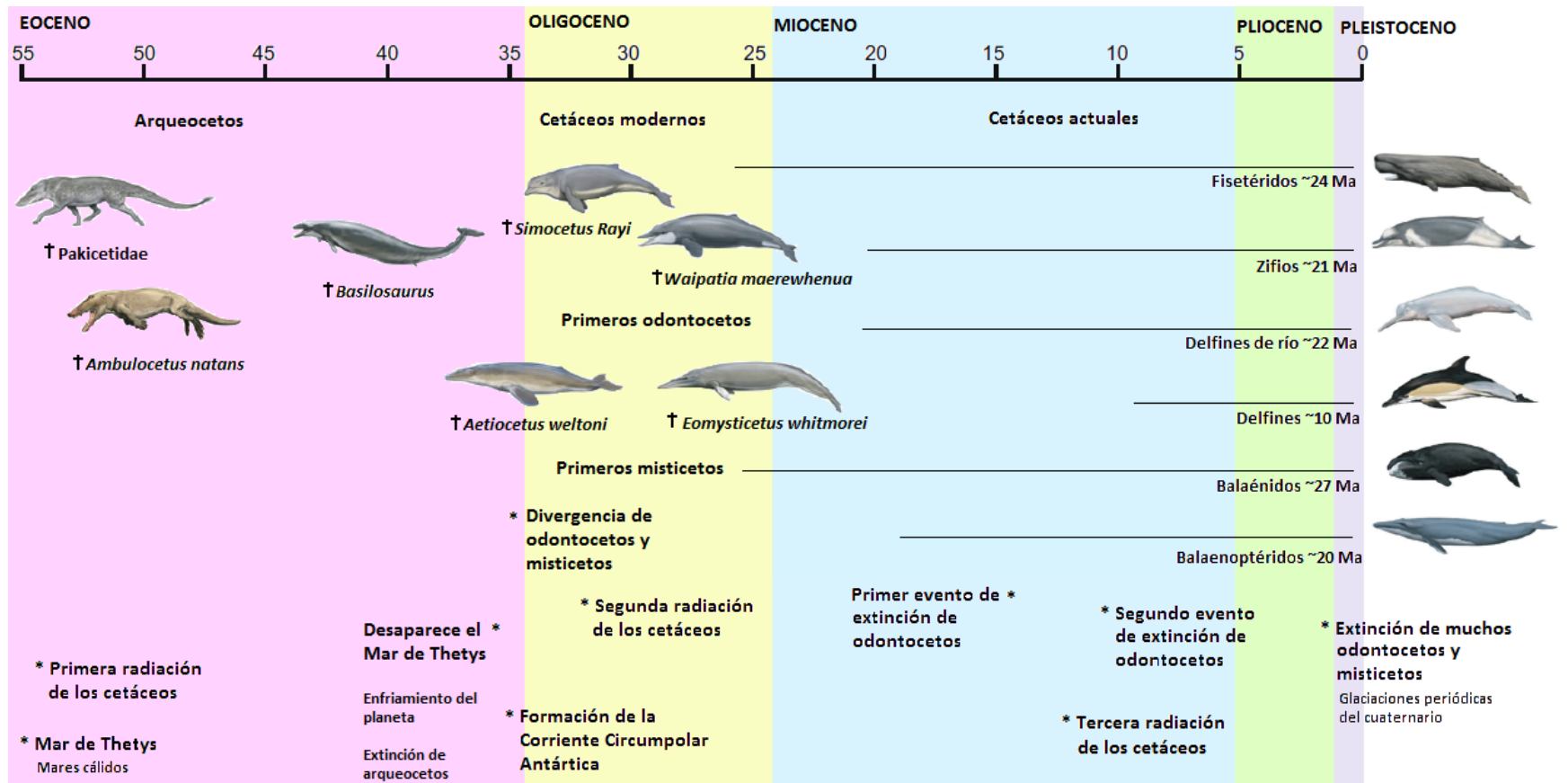


Fig. 1. Origen y evolución de los cetáceos. Imágenes tomadas y editadas de Gatesy *et al.*, 2013.

Eventos climáticos y tectónicos como el enfriamiento de los mares australes por la ACC y el continuo movimiento de los continentes permitieron la invasión y radiación de los cetáceos actuales y otros grupos de mamíferos marinos y aves (Berger, 2007; Berta *et al.*, 2015). Lipps y Mitchell (1976) propusieron que las radiaciones y extinciones de diversos mamíferos marinos en el pasado están asociadas a variaciones en la disponibilidad de recursos en los ambientes marinos (Berta *et al.*, 2015). La transición del Eoceno tardío al Oligoceno temprano (38-31 millones de años) fue marcada por varios cambios ambientales a lo largo de todo el planeta. Se ha visto que los patrones del clima, el plancton y los cetáceos han evolucionado en conjunto; la productividad oceánica histórica, la restauración de los ecosistemas marinos australes y la evolución de los cetáceos están claramente relacionadas (Berger, 2007).

La segunda radiación de los cetáceos es explicada por una cascada de cambios en el planeta como respuesta directa a nuevas oportunidades ecológicas en ambientes marinos cambiantes como la restauración de corrientes marinas en todo el océano, la formación de glaciares en la Antártica y por ende una drástica disminución de la temperatura y la aparición de nuevos patrones climáticos, sucesos que tuvieron grandes repercusiones en la fauna y la biota de todo el planeta. Simultáneamente al enfriamiento, se crearon importantes zonas de surgencia en el hemisferio sur, en donde se introducen nutrientes a aguas superficiales ocasionando cambios en los patrones de densidad del plancton y en su disponibilidad estacional capaces de alimentar a animales marinos grandes con altos requerimientos energéticos como los misticetos (Berger, 2007; Berta *et al.*, 2015; Fordyce, 1980; Nikaido *et al.*, 2001; Steenman *et al.*, 2009).

La aparición y la rápida radiación de los neocetos refleja el surgimiento de grandes concentraciones de alimento que caracterizan un ambiente marino frío. Se ha sugerido que los primeros odontocetos y misticetos estaban restringidos al hemisferio sur, debido a que los recursos en el hemisferio norte no se vieron afectados lo suficiente como para ser explotados por las ballenas (en este caso). Los ambientes marinos del Oligoceno propiciaron

la evolución de diversas estrategias alimentarias desencadenando la diversificación de los cetáceos.

La diversificación de la alimentación por filtrado de los mysticetos está relacionada con el incremento de la productividad primaria, como ya mencionado. Dicha productividad provoca a su vez un incremento en la abundancia de otros animales marinos como pequeños peces y calamares, presas consumidas por los odontocetos que se alimentan en niveles tróficos superiores mediante la caza con ecolocalización (Berta *et al.*, 2015).

La tercera radiación en el Mioceno medio, hace 12-15 millones de años, está marcada por la aparición de la mayoría de las familias de los odontocetos actuales y una familia de mysticetos. Los balaenoptéridos o rorcuales radiaron para convertirse en la familia con el mayor número de especies de mysticetos (Fordyce, 2002). Dentro de los odontocetos aparecieron las Familias Kogiidae, Delphinidae, Phocoenidae, Monodontidae, Pontoporiidae e Iniidae, de los cuales los delfinoideos se diversificaron dramáticamente.

Hubo dos eventos importantes de extinción en los odontocetos: en el primero hace ~15 millones de años desaparecieron las Familias Dalpiazinidae y Eoplatanistidae, y en el segundo hace ~12 millones de años Squalodontidae, Squalodelphinidae y Eurohinodelphinidae desaparecieron. Odobenocetopsidae y Albireonidae son dos familias que aparecieron por un breve periodo de tiempo a finales del Mioceno y principios del Plioceno (Berta *et al.*, 2015; Fordyce, 2002). Desde el Plioceno ha ocurrido una considerable extinción de los mysticetos y los fiseteroideos. Ambos grupos de cetáceos presentan formas altamente especializadas de alimentación que no parecen permitir adaptarse a cambios drásticos ocasionados por las glaciaciones periódicas del Cuaternario.

2.3. Filogenia de los cetáceos

2.3.1. Relaciones filogenéticas de los cetáceos y otros grupos: En la década de 1990, se estableció que los artiodáctilos son el grupo hermano de los cetáceos, los cuales a su vez son descendientes de los condilartros, mamíferos placentarios originados en el Paleoceno,

y se han relacionado especialmente con la Familia Mesonychidae. Estudios filéticos morfológicos sugieren que el grupo hermano de los cetáceos son los mesónquinos (Thewissen *et al.*, 2001). Los mesónquinos eran un grupo de mamíferos estrechamente relacionados con los artiodáctilos, que existieron hace 65 millones de años. Eran claramente carnívoros exitosos que ocuparon nichos ecológicos que quedaron con la extinción del Cretácico. Los mesónquinos lograron expandirse por el hemisferio norte, convirtiéndose en depredadores dominantes por 20 millones de años (Parsons *et al.*, 2013). La evidencia utilizada se basó en la morfología del cráneo, en las extremidades traseras vestigiales y en los patrones de dentición. Los dientes de los primeros arqueocetos son muy similares a los de los mesónquinos y a los de los artiodáctilos actuales, por lo que los caracteres dentales han respaldado por mucho tiempo la cercanía de estos grupos (Bejder & Hall, 2002; Zhou *et al.*, 2011).

Sin embargo, estudios filéticos moleculares recientes (transposones, ADN nuclear y mitocondrial codificante y no codificante) respaldan que los cetáceos en realidad han evolucionado a partir de artiodáctilos (Gatesy 1997; Gatesy *et al.*, 1996; Gatesy *et al.*, 1999; Gatesy *et al.*, 2013; Milinkovitch *et al.*, 1993; Nikaido *et al.*, 1999), y se encuentran estrechamente relacionados con los hipopótamos, poniendo en duda la visión tradicional de Artiodactyla como grupo monofilético. Los cetáceos permanecen como grupo monofilético, mientras que los artiodáctilos son un grupo parafilético por la exclusión de los cetáceos, por lo que actualmente se reconoce el Superclado Cetartiodactyla. En las últimas décadas se han realizados diversos estudios para investigar a fondo las relaciones filogenéticas de los cetartiodáctilos, éstas siguen controversiales y algunas permanecen poco claras (Zhou *et al.*, 2011).

Ahora se sabe que el grupo hermano de los cetáceos, como dicho anteriormente, son los raoélidos (Thewissen *et al.*, 2007), clado que a su vez es hermano de los demás artiodáctilos que radiaron en el Eoceno temprano y de los cuales sobreviven dos grandes grupos: los bunodontos (cerdos e hipopótamos) y los selenodontos (tilópodos y rumiantes). Los hipopótamos son, de los animales actuales, los más emparentados genéticamente con

los cetáceos. Esta relación está claramente establecida y fue resuelta primero por Árnason & Gullberg (1996) y después confirmada por diversos estudios filogenéticos como los de Gatesy (1997), Gatesy *et al.* (1996), Hasegawa & Adachi (1996), Nikaido (1999) y Thewissen *et al.* (2001) entre otros.

2.3.2. Relaciones filogenéticas entre cetáceos: El Orden Cetacea es un grupo universalmente aceptado como monofilético. Sin embargo, esta relación no fue aceptada sino hasta finales de 1960 y principios de 1970 con datos paleontológicos, como los de Van Valen (1968), y la acumulación de estudios citogenéticos en los que encontraron grandes similitudes entre odontocetos y misticetos (Árnason, 1974; Árnason & Gullberg, 1996).

Las relaciones evolutivas en todos los niveles taxonómicos dentro del orden de los cetáceos han sido controversiales por el uso de datos/caracteres independientes (Perrin & Reeves, 2004; May-Collado & Agnarsson, 2006), resultando en hipótesis contradictorias. La filogenia de los cetáceos ha sido un tema popular y de gran interés para biólogos evolutivos, en el que se han hecho diversos estudios utilizando diferentes métodos y aproximaciones. Aunque la relación de parentesco y la monofilia tanto de odontocetos como de misticetos están establecidas y respaldadas por diversos estudios morfológicos y genéticos (Messenger & McGuire, 1998; Nikiado *et al.*, 2001; Nishiada *et al.*, 2007; Rychel *et al.*, 2004; Yang, 2009), hay estudios que contradicen esta evidencia, causando debates como el de Milinkovitch *et al.* (1993, 1994 y 1995) y otros que sugieren que los fisetéridos, tradicionalmente agrupados con los odontocetos, se encuentran más emparentados con los misticetos.

Dentro de los misticetos es generalmente aceptada la Familia Balaenidae como la más basal de grupo, como previamente mencionado (Árnason *et al.*, 1992; Árnason & Gullberg, 1996; Hatch *et al.*, 2006; Milinkovitch *et al.*, 1994; Nishiada *et al.*, 2007). Sin embargo, las relaciones filogenéticas de las demás familias son debatidas, así como las relaciones y posiciones de varios taxa dentro de la Familia Balaenopteridae (Árnason & Gullberg, 1994, Árnason & Gullberg, 1996; Messenger & McGuire, 1998; Rychel *et al.*, 2004).

Dentro de Odontoceti, al igual que en Mysticeti, las relaciones entre grupos son poco claras. Los actuales odontocetos se han dividido en cuatro grupos: fiseteroideos (Familias Kogiidae y Physeteridae), zifios (Familia Ziphiidae), platanistoideos o delfines de río (Familias Platanistidae, Iniidae, Pontoporiidae y Lipotidae) y delfinoideos (Monodontidae, Delphinidae y Phocoenidae).

El análisis bayesiano de Yang (2009) de genomas mitocondriales y otros estudios (Árnason *et al.*, 2004; May-Collado & Agnarsson, 2006) coinciden en la posición basal de la Superfamilia Physeteroidea. Los debates incluyen las posiciones y las relaciones dentro de: los delfinoideos (Milinkovitch *et al.*, 1993; Nishida *et al.*, 2003; Waddell *et al.*, 2000), los delfines (Familia Delphinidae) (Barnes *et al.*, 1985; LeDuc *et al.*, 1999), los delfines de río (Hamilton *et al.*, 2001; Nikaido *et al.*, 2001; Yan *et al.*, 2005) y las marsopas (Rosel *et al.*, 1995), siendo que distintas combinaciones de clados se han propuesto. Los delfinoideos son el grupo que divergió más recientemente y son frecuentemente situados como el grupo hermano de los delfines de río (Nikaido *et al.*, 2001). Los zifios se han situado con los delfinoideos y con los delfines de río, o bien, se han relacionado con los fisetéridos. Aunado a esto, Hamilton (2001) y otros (Nikaido *et al.*, 2001; Yan *et al.*, 2005) han encontrado que los delfines de río son dos linajes independientes.

2.4. Estudios paleontológicos y moleculares sobre la filogenia de los cetáceos

La evolución de los cetáceos ha sido objeto de un amplio interés científico, ya que ha fascinado en tantas formas y por tanto tiempo a científicos en todo el mundo. En la Tabla 3 se presentan algunos de los principales estudios sobre la filogenia de los cetáceos desde 1960 hasta la actualidad. Los primeros estudios se basaban en la morfología de cetáceos actuales y de fósiles, pero para la década de 1990, con las nuevas técnicas moleculares, fue posible estudiar a los cetáceos a nivel molecular.

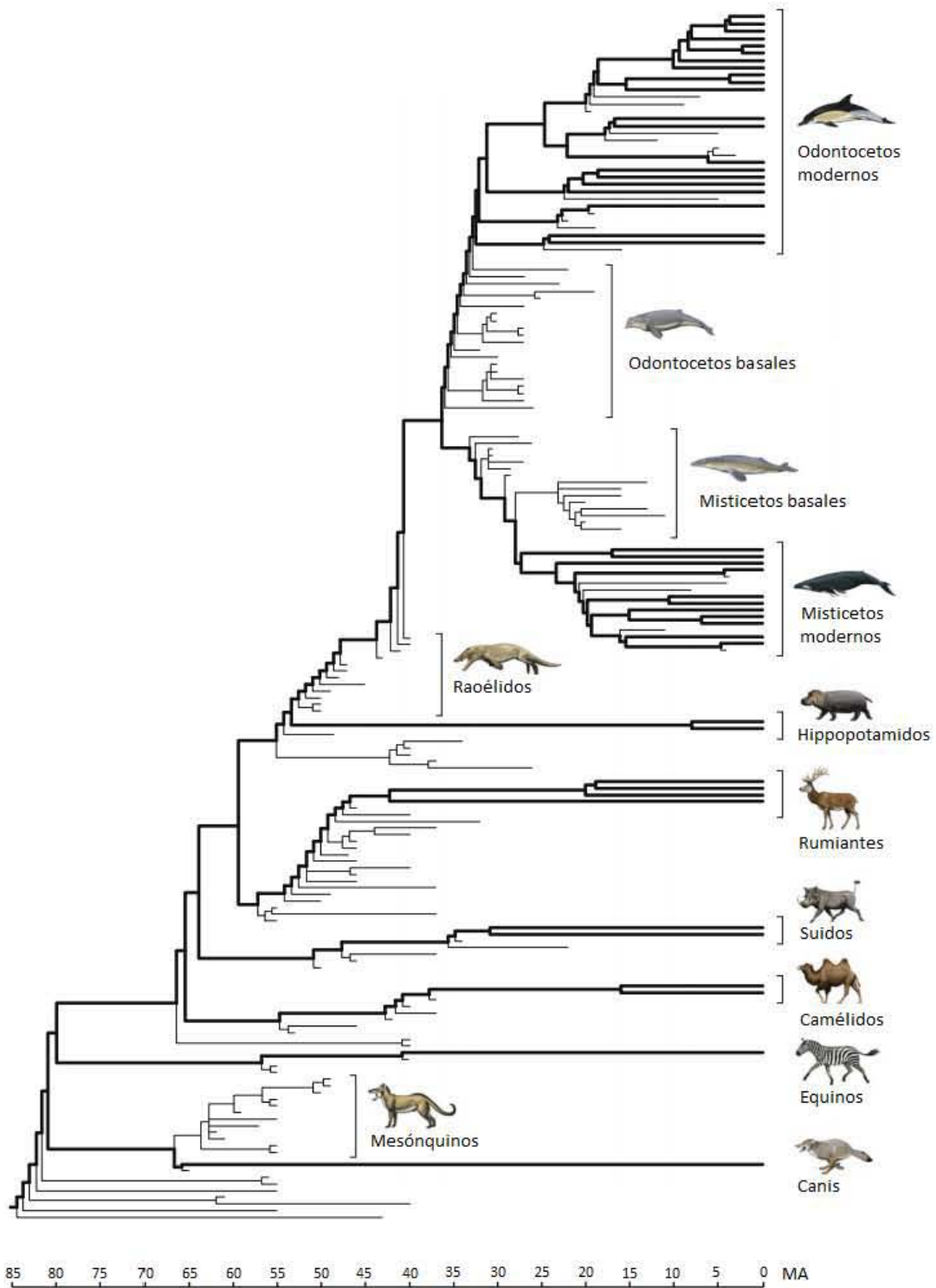


Fig. 2. Muestra las relaciones filogenéticas de los cetartiodáctilos. El árbol es una composición hipotética resultado de diversos estudios que incluyen datos moleculares, fenotípicos y de fósiles. Las ramas delgadas representan linajes extintos y las ramas oscuras representan linajes actuales. Los paréntesis delimitan los clados. (Imagen tomada y editada de Gatesy *et al.*, 2013).

Tabla 3. Algunos de los principales estudios sobre la evolución de los cetáceos.

Tipo de análisis	Autores	Año	Revista
Morfológico	Van Valen	1968	Evolution 22: 37-41.
Cromosomas	Árnason	1974	Hereditas 77: 1-36.
Fósiles	Fordyce	1977	Paleoecology, Paleogeography and Paleoclimatology 21: 265-271.
Fósiles	Fordyce	1980	Paleoecology, Paleogeography and Paleoclimatology 31: 319-336.
Fósiles	Gingerich <i>et al.</i>	1983	Science 220(4595): 403-406.
Fósiles	Barnes <i>et al.</i>	1985	Marine Mammal Science 1: 15-53.
Fósiles	Gingerich <i>et al.</i>	1990	Science 249(4965):154-7.
ADN nuclear	Árnason & Best	1991	Hereditas 114: 263-269.
Región control	Hoelzel <i>et al.</i>	1991	Molecular Biology and Evolution 8:475-493.
Satélites	Árnason <i>et al.</i>	1992	Molecular Biology and Evolution 9(6):1018-10.
ADN ribosomal	Milinkovitch <i>et al.</i>	1993	Nature 361: 346-348
Genes mitocondriales	Milinkovitch <i>et al.</i>	1994	Molecular Biology and Evolution 11: 939-948.
Paleobiología	Fordyce	1994	Annual Review of Earth And Planetary Sciences 22: 419-455.
Citocromo <i>b</i>	Árnason & Gullberg	1996	Molecular Biology and Evolution 13(2): 407-417.
ADN nuclear	Gatesy <i>et al.</i>	1996	Molecular Biology and Evolution 13: 954-963.
ADN nuclear y mitochondrial	Hasegawa & Adachi	1996	Molecular Biology and Evolution 13: 710-717.
ADN nuclear	Gatesy	1997	Molecular Biology and Evolution 14(5): 537-543.
Datos morfológicos	Messenger & McGuire	1998	Systematic Biology 47: 90-124.
Retrotransposones	Nikiado <i>et al.</i>	1999	PNAS 96: 10261-10266.
Citocromo <i>b</i>	LeDuc <i>et al.</i>	1999	Marine Mammal Sciences 15: 619-648.
Morfología y fósiles	O'Leary & Geisler	1999	Systematic Biology 48: 455-490.
Retroposones	Nikiado <i>et al.</i>	2001	PNAS 98: 7384-7389.
Morfología y fósiles	Thewissen <i>et al.</i>	2001	Nature 413: 277-281.
ADN nuclear	Nishiada <i>et al.</i>	2003	Mammal Study 28: 57-66.
Datos mitogenómicos	Árnason <i>et al.</i>	2004	Gene 333: 27-34.
ADN nuclear y mitochondrial	Rychel <i>et al.</i>	2004	Molecular Phylogenetics and Evolution 32(3):892-901.
ADN nuclear y mitochondrial	Hatch <i>et al.</i>	2006	Molecular Phylogenetics and Evolution 41: 12-27.
Datos morfológicos y fósiles	Thewissen <i>et al.</i>	2007	Nature 450: 1190-1194.
Datos morfológicos y fósiles	O'Leary & Gatesy	2008	Cladistics 24: 397-442.
	Jackson <i>et al.</i>	2009	Molecular Biology and Evolution 26(11): 2427-2440.
ADN nuclear	Zhou <i>et al.</i>	2011	Molecular Phylogenetics and Evolution 61: 255-264.
Datos moleculares y fósiles	Gatesy <i>et al.</i>	2013	Molecular Phylogenetics and Evolution 66: 479-506.

3 Evolución molecular y filogenias moleculares

3.1. Evolución molecular

La evolución molecular es el cambio en la secuencia de nucleótidos del ADN (también de ARN y de aminoácidos en las proteínas) que ha ocurrido en la historia evolutiva de los linajes. Para la biología evolutiva es central comprender los factores que afectan la sustitución nucleotídica. La causa primaria de evolución es el cambio mutacional en la secuencia de ADN (Nei & Kumar, 2000). Un gen o una secuencia de ADN mutada, ya sea causada por una sustitución, inserción, deleción, recombinación, etcétera, puede esparcirse en una población mediante deriva génica y/o selección natural y eventualmente fijarse en una especie o linaje, es decir, que se incorpore en su genoma y todos sus miembros tengan esa mutación (Nei & Kumar, 2000). Si este gen mutante produce un carácter físico, fisiológico o conductual nuevo, este carácter será heredado por todos los organismos descendientes, hasta que vuelva a mutar. O bien, puede ocurrir que las mutaciones nuevas desaparezcan de la población por azar o por selección purificadora.

El cambio evolutivo del ADN varía enormemente, dependiendo del tipo de secuencia en donde la mutación suceda (secuencia codificante, secuencia no codificante, exón, intrón, secuencias repetitivas, etcétera). Cuando dos secuencias de ADN derivan de una ancestral común, las secuencias descendientes divergen gradualmente mediante sustitución nucleotídica. Este cambio puede ser estimado mediante modelos matemáticos de sustitución nucleotídica ya que permiten cuantificar las diferencias entre las secuencias (Nei & Kumar, 2000).

La tasa de evolución molecular mide la frecuencia con la que se fijan mutaciones en una población. Específicamente la tasa de sustitución nucleotídica se refiere a la velocidad de cambio en las secuencias de ADN, es decir, es la cantidad de cambio que hay por una unidad de tiempo dada.

En la hipótesis original y en su forma más simple el reloj molecular afirma que la tasa de sustitución tanto nucleotídica como de aminoácidos es aproximadamente constante en el tiempo (Zuckerlandl & Pauling, 1962), de modo que éstas se pueden extrapolar a través del Árbol de la Vida para inferir edades de divergencia y datar eventos evolutivos (Ho & Duchene, 2014). Sin embargo, no todas las secuencias tienen la misma tasa de sustitución, sino que ésta varía entre ellas y entre linajes (Martin & Palumbi, 1993; Jackson *et al.*, 2009): cada secuencia y región (codificante o no) tiene su propia historia evolutiva determinada por la relación entre su función y variabilidad. Por ejemplo, si se consideran regiones codificantes, los patrones de sustitución nucleotídica en las posiciones uno, dos y tres son diferentes, o simplemente hay regiones que están sujetas a selección natural más seguido que otras (Nei & Kumar, 2000).

En otras palabras el reloj no es universal: los linajes no acumulan cambios nucleotídicos a una tasa constante, sino varían sus tasas de evolución molecular, algo que ya está bien documentado a lo largo del Árbol de la Vida (Britten, 1986; Dornburg *et al.*, 2012; Gaut *et al.*, 2011; Martin & Palumbi, 1993; Smith & Donoghue, 2008; Wu & Li, 1985).

Smith y Eyre-Walker (2003) partieron la variación de las tasas en tres componentes: a) por efectos de gen (*gene effects*), b) por efectos de linaje (*lineage effects*) y c) por efectos de gen-linaje (*gene-by-lineage effects*). El efecto que tienen los genes en la variación de las tasas evolutivas (a) llevan a diferencias absolutas en las tasas evolutivas de los genes. Por ejemplo, en mamíferos las histonas tienen una tasa evolutiva menor que las hemoglobinas, y las hemoglobinas tienen a su vez una tasa menor que los fibrinopéptidos (Kimura & Ohta, 1974 en Ho & Duchene, 2014). El efecto que tienen los linajes (b) se refiere a los factores que causan que las tasas evolutivas varíen entre taxa, pero que actúan en todo el genoma de modo que todos los genes se afectan por igual. Por ejemplo, aspectos de historia de vida de los organismos como el tiempo generacional y las tasas metabólicas (explicado a fondo más adelante), o bien, los mecanismos de reparación del ADN pudieron haber evolucionado de manera distinta entre grupos taxonómicos (Bromham, 2009). Los efectos de gen-linaje (c) son mucho más complejos y se refiere cuando a) y b) ocurren en conjunto ocasionando

un patrón evolutivo en donde las tasas específicas de cada gen varían entre linajes. Por ejemplo, el gen A evoluciona el doble de rápido que el gen B, siendo esta proporción constante entre linajes, aunque la tasa absoluta varíe entre ellos (Ho & Duchene, 2014).

3.2. Factores que influyen en la evolución molecular

La tasa de sustitución de las secuencias de ADN es influenciada por diversas fuerzas evolutivas, por distintos procesos moleculares y celulares y por factores ambientales (como pueden ser errores de replicación del ADN, agentes mutagénicos internos o externos), pero también existen varios aspectos a nivel de organismos que influyen en las tasas evolutivas de dichas secuencias, como puede la historia de vida de las especies o aspectos ecológicos poblacionales (Cordero & Janzen, 2013).

3.2.1. Historia de vida: De manera general la historia de vida se refiere a aquellos componentes de la adecuación y aspectos que funcionan como reguladores de los ciclos de vida de las especies. Los organismos difieren enormemente en cómo se desarrollan: en el tiempo que tardan en crecer, en cuánto tardan en madurar sexualmente, en el número y tamaño de crías que producen, y cuánto tiempo viven. La edad, tamaño, crecimiento, maduración, reproducción, sobrevivencia, longevidad y la conducta definen el ciclo de vida de un organismo y componen su historia de vida (Fabian & Flatt, 2012).

Diferentes biólogos evolutivos han propuesto diferentes modelos sobre los factores de la historia de vida que determinan la variación en la tasa evolutiva del ADN entre taxa. Éstos se asocian a la tasa de división celular, al tiempo generacional y a la tasa metabólica con relación al tamaño corporal, y establecen una clara relación entre la historia de vida y la evolución molecular (Cordero & Janzen, 2013; Martin & Palumbi, 1993). Para especies de tamaño corporal pequeño y con tiempos generacionales cortos, como los roedores, se esperan tasas de mutación mayores. Al copiarse los genomas con mayor frecuencia, aumenta la probabilidad de que ocurran errores de replicación por unidad de tiempo. En esencia, especies con tiempos generacionales cortos experimentan una cantidad de divisiones celulares y un grado de sustitución nucleotídica similar a especies de tiempos

generacionales largos por generación, sin embargo, especies de tiempos generacionales cortos, al someterse a un mayor número de rondas de meiosis acumulan un mayor número de cambios en su ADN por año (Martin & Palumbi, 1993). Comparado con organismos longevos y de tiempos generacionales largos como los cetáceos, primates y elefantes, en los roedores se esperan poblaciones más grandes con muchos individuos con capacidad reproductiva, y un mayor tamaño efectivo de sus poblaciones, N_e . Consecuentemente, mutaciones neutrales ocurren con mayor frecuencia aumentando las tasas de evolución molecular (Cordero & Janzen, 2013).

A su vez, especies pequeñas usualmente presentan tasas metabólicas mayores. Particularmente la tasa metabólica se ha relacionado con procesos de mutación. La tasa metabólica está asociada al daño de ADN y la hipótesis predice que la relación entre la tasa metabólica y la tasa de sustitución es proporcional, debido a los agentes mutagénicos resultado del metabolismo celular, que causan daño al ADN (Martin & Palumbi, 1993). Aproximadamente el 90% del oxígeno es consumido por las mitocondrias y los radicales libres generados durante la respiración cuando escapan de la cadena transportadora de electrones alteran el mtADN, al oxidar a los nucleótidos, conocido como daño oxidativo. Aunque el daño oxidativo afecta el ncADN en menor grado, daña principalmente al mtADN, lo que explica, en parte por qué la tasa evolutiva del mtADN es mayor a la del ncADN (Bromham, 2009; Martin & Palumbi, 1993).

3.2.2. Tamaño efectivo poblacional: Aunque el ADN es universal, su forma y modo evolutivo varía considerablemente entre los organismos. Es cada vez más claro que la forma en que evoluciona el ADN de un organismo es influenciada por diversos aspectos ecológico-poblacionales. Uno de estos aspectos es tamaño efectivo, N_e , el cual tiene el potencial de afectar la tasa evolutiva de diversas formas (Woolfit, 2009,) que se explicarán posteriormente. El N_e fue mencionado por primera vez por S. Wright (1931) en su trabajo sobre deriva génica y enfatiza la importancia de N_e como factor evolutivo. Él considera que N_e es el factor determinante de la tasa de decaimiento de la heterocigosis, es decir, cuantifica la tasa a la cual la variación genética es eliminada por la deriva génica: la

proporción de heterocigotos de una población disminuirá a una tasa de $1/(2N)$, en donde N es el tamaño de la población (i.e., si N es infinito, la proporción de heterocigotos se mantiene constante). N_e se puede definir como el tamaño de una población ideal que experimenta los mismos efectos de deriva génica que la población real estudiada (Wright, 1931).

Entre más grande sea el número de individuos de una población, el efecto de la deriva génica es menor y por lo tanto la diferencia de las frecuencias alélicas de una generación a otra es poca. Pero lo importante es el número real de individuos de la población que dejan descendencia. N_e se puede pensar como el número de adultos reproductivos que dejan descendientes, que en el caso de casi todos los organismos es un número mucho menor que N , y se puede calcular en organismos dioicos (con sexos separados) con diferencias en el número de individuos de cada sexo como:

$$N_e = 4N_f N_m / (N_f + 1) \quad (1)$$

En donde, N_f corresponde al número de machos y N_m corresponde al número de hembras. N_e refleja el balance que la selección y la deriva ejercen en poblaciones pequeñas, en donde la deriva tiene un papel más importante que la selección (tanto positiva como negativa). En poblaciones con N_e pequeño las mutaciones poco deletéreas pueden fijarse por deriva en vez de ser removidas por selección purificadora ocasionando que aumenten las tasas de sustitución nucleotídica. Por el contrario, las mutaciones poco ventajosas es probable que se pierdan por deriva en vez de fijarse por selección positiva y provoca que disminuyan las tasas de sustitución.

La eficiencia de la selección para determinar si una mutación benéfica se fija o una deletérea se pierde es controlada por N_e y por la fuerza de selección en sí. Sin embargo, cuando el valor del coeficiente de selección de las mutaciones es menor o igual a la inversa de N_e éstas tienden a ser neutrales, de modo que, cuando N_e disminuye las mutaciones se comportan generalmente de forma neutra (Woolfit, 2009). Si a) las mutaciones ventajosas

son raras, y b) abundan las mutaciones poco ventajosas y poco deletéreas que se comportan de forma neutral, entonces en poblaciones con N_e pequeño las mutaciones, por efecto de deriva, tienen una mayor probabilidad de fijarse, ocasionando que la tasa de sustitución nucleotídica incrementa. El valor de N_e , por lo tanto, afecta enormemente la variación genética por un lado y las tasas de evolución molecular por otro.

Tabla 4. Efectos que tiene el N_e en las tasas de evolución.

Tamaño poblacional	Tamaño poblacional efectivo	Efecto
a) N bajo	b) N_e bajo	c) Por deriva génica la probabilidad de que se fijen mutaciones aumenta, y por lo tanto aumenta la tasa de sustitución nucleotídica.
a) N alto	b) N_e alto	c) Por deriva génica la probabilidad de que se fijen mutaciones disminuye, y por lo tanto disminuye la tasa de sustitución nucleotídica.

N_e varía entre poblaciones, pero también varía en los diferentes lugares del genoma de una especie como resultado de las diferencias en los modos de herencia de los distintos componentes de genoma como el mtDNA, ADN autosómico o ADN del cromosoma Y (yDNA) (Charlesworth, 2009). N_e no es sólo un parámetro central en estudios evolutivos, sino también es un buen estimador de medidas ecológico-poblacionales. N_e es influenciado por una gran variedad de factores de la ecología poblacional de las especies como los que se indican en la Tabla 5.

Tabla 5. Factores que influyen en el N_e (Charlesworth, 2009; Gillespie, 1998).

Factor	Efecto
Proporción desigual de sexos	Especies o poblaciones con menor cantidad de individuos de un sexo pueden reducir considerablemente N_e .
Sistema de apareamiento	Variación en el éxito reproductivo conduce a una proporción desigual de sexos. En especies con poliginia y alta competencia entre machos son pocos los machos reproductivos y N_e disminuye. Igual e inversamente ocurre con la poliandria.
Fluctuaciones en N	Uno de los principales factores que afecta N_e es las fluctuaciones de N ya que N_e tienen una relación directamente proporcional a N .
Poblaciones estructuradas por edad y sexo	En poblaciones estructuradas N_e tiende a ser mucho menor que N .
Endogamia	La correlación causada por la endogamia entre los alelos maternos y paternos reduce N_e .

3.3. Evolución molecular de cetáceos

Está bien establecido que los cetáceos, en particular los misticetos, poseen una tasa de evolución molecular lenta (Tabla 6) comparada con las de otros mamíferos,

aproximadamente 10 veces más lenta que el promedio estimado para otros mamíferos (Bininda-Emonds, 2007; Jackson *et al.*, 2009; Martin & Palumbi, 1993; Nabholz *et al.*, 2008). Los cetáceos presentan también las menores tasas de evolución cariotípica y de formación de especies entre los mamíferos (Medrano-González, 2009). Los factores que determinan estas diferencias en las tasas de evolución son poco claros. Sin embargo, distintos aspectos biológicos (como la longevidad, tiempo generacional, tamaño corporal, sistemas de apareamiento y tasa metabólica), ecológicos (como la fragmentación poblacional y capacidad de dispersión) y oceánicos (como los cambios climáticos y en las corrientes marinas que se derivaron del origen de la ACC en el Cenozoico) tienen el potencial de afectar las tasas de evolución molecular de los cetáceos (Dornburg *et al.*, 2012). Asimismo, la disparidad en las tasas de sustitución entre misticetos y odontocetos es evidencia de que los odontocetos y misticetos divergieron en su ecología y tamaño corporal durante su historia evolutiva temprana.

Tabla 6. Tasas de sustitución nucleotídica publicadas para cetáceos (modificada de Jackson, *et al.*, 2009). La tasa promedio de sustitución del citocromo *b* (tercer codón) en mamíferos es de 9.8%. La tasa promedio de ADN nuclear en mamíferos es de 0.21-0.37%.

Orden/ADN origen	Sustitución/sitio/MA (%)	Locus	Referencia
Misticetos:			
Mitocondrial	0.50-.1.00	Región control	Hoelzel <i>et al.</i> (1991)
	0.40-1.80	Región control	Baker <i>et al.</i> (1993)
	0.37-0.43	Citocromo <i>b</i>	Alter <i>et al.</i> (2007)
	0.563	ND1, ND2, COX1, COX2, ATP8, ATP6, COX3, ND3, ND4L, ND4, ND5, ND6 y Citocromo <i>b</i>	Dornburg <i>et al.</i> (2012)
Nuclear	0.015-0.100	Intrones nucleares	Alter <i>et al.</i> (2007)
	0.0220	RAG1, PRM1, BDNF y ATP7A	Dornburg <i>et al.</i> (2012)
Odontocetos:			
Mitocondrial	1.38	ND1, ND2, COX1, COX2, ATP8, ATP6, COX3, ND3, ND4L, ND4, ND5, ND6 y Citocromo <i>b</i>	Dornburg <i>et al.</i> (2012)
Nuclear	0.09	RAG1, PRM1, BDNF y ATP7A	Dornburg <i>et al.</i> (2012)

3.4. Filogenias moleculares

Los análisis filogenéticos de secuencias de ADN o de proteínas se han convertido en una herramienta importante para el estudio evolutivo de las especies. Debido a que la tasa de sustitución nucleotídica varía extensamente entre gen y región de ADN, entre genoma

nuclear y mitocondrial, es posible estudiar y analizar 1) las relaciones evolutivas en los distintos niveles de clasificación de los organismos y 2) los patrones evolutivos de familias de genes, para así entender los procesos de evolución adaptativa a nivel molecular (Nei & Kumar, 2000).

La obtención de filogenias moleculares se basa en la selección, amplificación y secuenciación de genomas, regiones de ADN (nuclear, plastidial y mitocondrial), ARN o de proteínas. Dichas secuencias son alineadas en función de su similitud y posteriormente analizadas bajo los distintos métodos de reconstrucción filogenética. El resultado del análisis es uno o más árboles filogenéticos de genes, que representan las relaciones evolutivas de las muestras analizadas. A partir de estos árboles, si el muestreo taxonómico y de regiones ha sido adecuado, se pueden realizar inferencias sobre las relaciones evolutivas de las especies y sobre la historia evolutiva de los linajes. En algunos casos, los árboles filogenéticos permiten aclarar los principales mecanismos evolutivos de los diferentes procesos de especiación (Lemey *et al.*, 2009).

En los análisis filogenéticos de marcadores moleculares se pueden estudiar una gran cantidad de caracteres por unidad de esfuerzo. Estos caracteres se codifican de forma discreta y la variación representa procesos unitarios de cambio evolutivo. Por otro lado los datos moleculares facilitan el cómputo de distintos métodos de reconstrucción filogenética (comparados con otros datos, como morfológicos) para los cuales existen diferentes modelos de evolución. Estos modelos permiten estimar las edades de divergencia, e inferir: a) aspectos poblacionales de la historia de vida de los organismos, tales como cambios en N_e por abundancia y/o fragmentación poblacional, y b) el efecto de fuerzas evolutivas, como la mutación, migración y selección natural.

Las filogenias moleculares son útiles para estudios ecológico-evolutivos, pues permiten analizar procesos poblacionales históricos, ya que contienen información histórica de los cambios en la abundancia, flujo génico, sistema de apareamiento, historia de vida y modos de selección. Esta información puede ser estudiada a partir de la longitud de las

ramas del árbol filogenético, pues la longitud indica la cantidad de cambio acumulado, y refleja el patrón de variación de las tasas evolutivas del marcador y del linaje.

La interacción entre el efecto de los genes y de los linajes (también conocido como efectos residuales) (Gillespie, 1991, en Ho & Duchene, 2014) pueden llevar a un patrón complejo, en donde la distribución de la variación de la tasa de linajes sea diferente entre genes (Figura 3). Los efectos residuales pueden ser causados por cambios en la abundancia y el N_e en una especie, lo que lleva a que cambie la proporción de sitios neutrales de los genes en una población. Por lo tanto, la selección puede actuar sobre un grupo de genes en ciertos linajes, ocasionando que haya efecto de genes (diferencia en las tasas evolutivas absolutas) en distintas ramas del árbol filogenético.

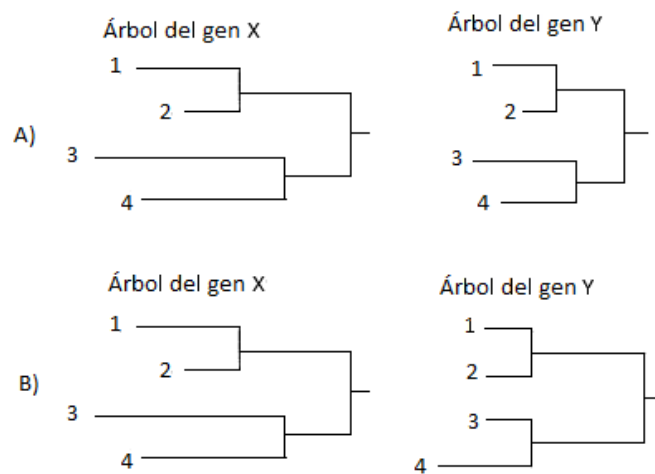


Fig. 3. Muestra la comparación de la tasa relativa de evolución (longitud de las ramas) entre distintos genes (X y Y). Tanto para A) como B) los árboles de gen X son iguales. En el caso de A) los árboles de los genes X y Y tienen tasas absolutas diferentes, sin embargo, sus tasas relativas son iguales. En el caso de B) las tasas absolutas y relativas de ambos genes son diferentes. Este caso puede suceder cuando ocurren los efectos residuales (Tomada y editada de Muse & Gaut, 1997).

Cabe mencionar que la filogenia de los genes no necesariamente representa la filogenia de las especies. El sorteo de diversidad genética ancestral (sorteo incompleto de linajes), la conversión de genes, los genes xenólogos y parálogos, así como el polimorfismo

genético ocasionan inconsistencias filogenéticas entre distintos loci dificultando la interpretación de las filogenias moleculares como filogenias organísmicas (Rogers & Gibbs, 2014). Estas inconsistencias entonces contienen información sobre polimorfismos ancestrales que puede ser cambios poblacionales como los ya mencionados (abundancia, flujo génico, sistema de apareamiento, historia de vida y modos de selección).

3.5. Inferencia filogenética bayesiana

Existen diversos métodos de reconstrucción e inferencia de filogenias moleculares. Estos se pueden dividir por el tipo de datos empleados (caracteres discretos o distancia), o bien por el método de reconstrucción (criterio de optimización, o el algoritmo de agrupamiento). Los métodos bayesianos analizan estados de caracteres discretos y utilizan criterios de optimización para evaluar más de un árbol filogenético (distintas topologías). Estos métodos emplean el concepto de máxima verosimilitud, pero con un grupo de árboles posibles como objetivo, es decir, buscan una población de árboles muestreados en función de su probabilidad posterior (*a posteriori*) (Vandame, 2009).

Las probabilidades posteriores (los árboles resultados del estudio) están dadas por la verosimilitud y la probabilidad anterior (*a priori*) de los datos que son especificados en los parámetros iniciales (tipo de datos, tipo de modelo evolutivo) y se obtienen explorando el espacio de las topologías posibles, con una técnica de muestreo llamada método Monte Carlo por Cadenas de Markov (MCMC por sus siglas en inglés). Si la probabilidad anterior no es informativa, se asume que cada árbol o cada topología es igualmente probable. La inferencia filogenética bayesiana se basa en la relación cuantitativa entre la función de verosimilitud y las distribuciones anteriores y posteriores que puede ser calculada con el teorema de Bayes. Dada cierta hipótesis H (como un posible árbol) y los datos D (como las secuencias), la probabilidad de la hipótesis dado los datos es:

$$\Pr(H|D) = \frac{\Pr(H \& D)}{\Pr(D)} \quad (2)$$

La probabilidad conjunta de H y D , $\Pr(H \& D)$, puede escribirse como producto de la probabilidad de H y la probabilidad condicional de D dado H :

$$\Pr(H \& D) = \Pr(H)\Pr(D|H) \quad (3)$$

Si se sustituye la ecuación 2 en la ecuación 1, entonces tienes:

$$\Pr(H|D) = \frac{\Pr(H) \Pr(D|H)}{\Pr(D)} \quad (4)$$

Este es el teorema de Bayes en su forma más simple (ecuación 4) en donde H es la hipótesis o parámetro, D corresponde a los datos, $\Pr(H|D)$ es la verosimilitud de los datos (probabilidad de H dado A ; probabilidad de un árbol según tus datos), $\Pr(D)$ es la probabilidad anterior y $\Pr(H)$ es la probabilidad incondicional de D (constante normalizadora que asegura que la sumatoria de la probabilidad posterior sea 1). Esto lleva a una forma más usual del teorema de Bayes, en donde la probabilidad posterior de un árbol filogenético (H) condicional a un alineamiento múltiple (D) puede ser calculado como:

$$\Pr(H|D) = \frac{\Pr(H) \Pr(D|H)}{\sum_H \Pr(H) \Pr(D|H)} \quad (5)$$

3.6. Marcadores genéticos

Los marcadores genéticos son segmentos de ADN que corresponden a una amplia gama de herramientas para el análisis directo e indirecto del genoma. Han sido utilizados en diversas áreas biológicas, como en la ecología, genética, evolución y sistemática. Los marcadores moleculares se clasifican de dos maneras: por función (codificantes, no codificantes o ARN estructural), o por genoma al que pertenecen (por ejemplo, mitocondrial, plastidial o

nuclear). Cada marcador tiene sus propias características que serán útiles según el tipo y enfoque del estudio filogenético.

El mtADN animal tiene un papel importante como marcador genético en la biología molecular, evolutiva y poblacional. Se caracteriza por heredarse como una unidad simple, haploide, no recombinante, es decir, tiene secuencias simples en cuanto a su organización y una herencia exclusivamente vía materna. Estas características lo convierten en un marcador ideal para trazar linajes maternos, pero también su herencia haploide conduce a un tamaño efectivo poblacional menor que aquel del ncADN. Esto resulta a su vez en tiempos de coalescencia más cortos para los loci mitocondriales en contraste con loci nucleares (Springer *et al.*, 2001), y con ello mayor probabilidad por locus de coincidir con la filogenia organísmica.

En contraste, el ncADN tiene la ventaja de que la filogenia de sus marcadores refleja procesos de diferenciación poblacional por ambos sexos y la información poblacional ancestral que se puede trazar a través de la filogenia.

3.6.1. Intrón I de la Actina β (marcador nuclear-no codificante): Las actinas son de las proteínas más abundantes en las células y por su importancia se encuentra en gran cantidad en el citoplasma, representando hasta el 20% en peso de proteína celular total. Las actinas son codificadas por una familia multigénica (grupo de genes). Este conjunto de proteínas globulares es altamente conservado en su evolución en organismos eucariontes. Sus genes contienen un gran número de elementos (pseudogenes, exones, intrones) que varían entre linajes, aunque son bastante conservados. Así, existen variantes de la actina llamadas isoformas, que poseen funciones ligeramente distintas.

Con base en su secuencia se han identificado 6 isoformas de la actina en mamíferos: músculo esquelético, miocardio, dos actinas para el músculo liso y dos actinas citoplasmáticas. Estas proteínas se encuentran presentes en las células, y forman una parte integral del aparato contráctil de las fibras musculares (actinas α) y de la red de

microfilamentos que componen la arquitectura citoplasmática (actinas β e γ) (Ponte *et al.*, 1983).

La Actina β es una de las proteínas más expresadas en todas las células no musculares en mamíferos y aves y, junto con la actina γ , es el componente principal de los microfilamentos del citoesqueleto. Funcionalmente la Actina β está implicada en el movimiento intracelular de organelos, en la citocinesis y en la motilidad celular. Su secuencia en general consiste en 84 pares de bases (pb) de 5'-UTR, 1,128 pb de secuencias codificantes interrumpidas por 5 intrones cuya longitud varía entre organismos (SunYu *et al.*, 1985). El ActInt1 es la primera secuencia no codificante (Figura 3) del gen y su longitud es de 832 pb en humanos, 927 pb en rata, 903 pb en pollo y es alrededor de 1500 pb en la mayoría de los cetáceos (1800 pb para los fisetéridos) (SunYu *et al.*, 1985).

El ActInt1 fue estudiado en los cetáceos por primera vez por Palumbi y Baker (1984) en un examen de variación en ballena jorobada. En los cetáceos tiene una fracción de AT promedio de un 60%, una proporción de Transiciones/Transversiones promedio de 3 (fundamentalmente por citosina a timina), y una tasa de sustitución de 0.15-0.20%/Ma. Estas características hacen al ActInt1 un marcador con propiedades similares a la región control mitocondrial, pero con una tasa de sustitución más lenta y por lo tanto más adecuada para examinar filogenias a nivel de orden.

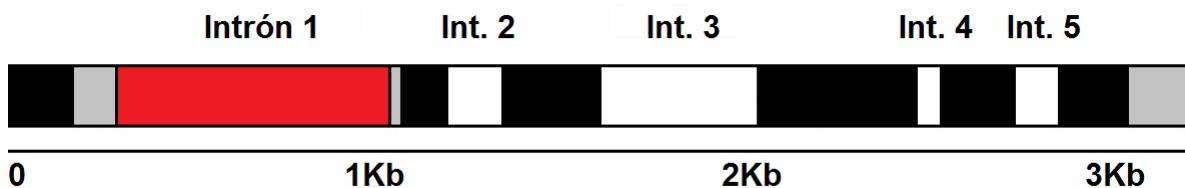


Fig. 4. Muestra la secuencia del ActInt1. La caja roja corresponde al ActInt1. Las cajas negras representan las regiones codificantes, las blancas las regiones no codificantes (intrones) y las cajas grises representan los UTR's.

3.6.2. Citocromo *b* (marcador mitocondrial-codificante): El *Cyt b* es una proteína transmembranal que se encuentra en las mitocondrias y es la subunidad principal de los complejos enzimáticos transmembrana *b6f* (plastoquinol-plastocianina reductasa) y *bc1*

(ubiquinol-citocromo-c-reductasa). El *Cyt b* se encarga de la oxidación del plastoquinol y ubiquinol y se encuentra involucrado en la cadena transportadora de electrones y la generación de ATP (Esposti *et al.*, 1993).

El *Cyt b* se encuentra en casi todos los organismos eucariontes y en muchos procariontes, sugiriendo que esta proteína es ancestral y apareció en momentos tempranos de la evolución. Es posiblemente el gen más conocido del genoma mitocondrial con respecto a su estructura y la función de la proteína para la cual codifica. Es también uno de los genes más secuenciados. En estudios filogenéticos ha demostrado ser útil para resolver relaciones en bajos niveles taxonómicos (Farias *et al.*, 2001).

El *Cyt b* parece haber cambiado poco a través del tiempo. Su secuencia, aunque tiende a ser conservada, tiene regiones que exhiben gran variación. Contiene tanto posiciones de codones de evolución lenta como posiciones cuya tasa evolutiva es rápida. El *Cyt b* al ser parte del mtADN tiene una tasa relativamente rápida de sustitución nucleotídica (comparada con el ncADN). En los mamíferos la tasa evolutiva del mtADN varía entre dos órdenes de magnitud y oscila entre 1 sustitución/1-2 Ma a 1 sustitución/más de 100 Ma (Nabholz *et al.*, 2008).

3.6.3. SRY (marcador nuclear -codificante): El gen *SRY* consiste en una sola copia que se encuentra en el brazo corto del cromosoma Y, por lo que es exclusivo de los machos. Tiene un papel crucial en la determinación sexual. En los mamíferos la determinación sexual masculina está dada por la presencia del gen *SRY*. Este gen codifica para la proteína TDF (*testis-determining factor*) responsable de iniciar la cascada de expresión génica y los procesos que darán lugar a la formación de los testículos a partir de aproximadamente 4000 células germinales en los órganos genitales del embrión (Nishiada *et al.*, 2003).

La región codificante del *SRY* consta de una secuencia sin intrones de 600 pb aproximadamente y es altamente conservada entre mamíferos (Waters *et al.*, 2007). Este gen muestra una herencia estrictamente paterna, por lo que no sufre procesos de

recombinación. Debido a esto y por su presencia en machos, provee información intra e interespecífica de linajes paternos en mamíferos.

En cetáceos este gen ha sido empleado como marcador nuclear para realizar inferencias filogenéticas en pocos estudios (Hatch *et al.*, 2006; Nishiada *et al.*, 2003; Nishiada *et al.*, 2007).

4 Modos de vida de los cetáceos

Los animales tienen cierta tendencia a juntarse, impulsados por el requerimiento de recursos, protección o reproducción (Jacoby *et al.*, 2010). La formación de grupos es común en animales terrestres y marinos y los individuos pueden disponer de una serie de beneficios por su proximidad a otros. Los pinnípedos y cetáceos se juntan de manera habitual, a veces en manadas de hasta miles de individuos, pero se ha visto que no necesariamente lo hacen como resultado de una atracción por factores externos, sino porque son grupos intrínsecamente sociales (Whitehead & Van Parijs, 2010).

Los cetáceos son un grupo de mamíferos con una historia de vida y tasas reproductivas lentas, por lo que importa la forma en que explotan los recursos de su medio y evitan la mortalidad. De manera general los cetáceos han evolucionado a la vida en grupo y relaciones sociales complejas que les permiten minimizar los riesgos que implica la vida en el mar, pero éste no es siempre el caso. Algunos cetáceos son solitarios, otros son gregarios y otros son altamente sociales. Tanto la función de las agrupaciones como el tamaño y estructura son diversas y se ajustan a las necesidades principales de estos animales marinos. Las estructuras sociales de los cetáceos se han estudiado en general desde la perspectiva de sociedades de tipo fisión-fusión (Whitehead & Van Parijs, 2010) en donde los grupos se forman y separan, y cuya estabilidad posiblemente esté basada en los beneficios socio-ecológicos de determinadas áreas y de determinados momentos (Gero *et al.*, 2005).

4.1. Vida en grupo

El trabajo cooperativo dentro de un grupo puede incrementar el acceso a recursos, ya sea comida o pareja. Sin embargo, la sociabilidad puede significar costos a la adecuación. La vida en grupo se favorecerá solamente cuando los beneficios de estar con otros superen a los costos.

El factor principal que promueve la vida en grupo en cetáceos parece ser la depredación, ya que es una fuente importante de mortalidad en muchos organismos (Norris & Dohl, 1980). Se ha visto que los cetáceos se agrupan para protegerse, forrajear y alimentarse, en crecimiento y reproducción, para socializar y aprender. La formación de grandes grupos favorece la detección y escape de depredadores, la detección y captura de alimento, el encuentro de parejas y el aprendizaje social. En los costos de las agrupaciones se encuentran la transmisión de parásitos y enfermedades, la competencia por recursos y la detección por parte de depredadores y de las presas. Estos factores ecológicos son los que gobiernan tanto el tamaño como la persistencia de un grupo (Beck, *et al.*, 2011). La balanza de los costos y beneficios parece estar indicada por un tamaño grupal óptimo en donde la competencia por los recursos no supera a los beneficios y hay una adecuación individual máxima (Medrano González, 2009; Mann *et al.*, 2000; Whitehead, 2003).

4.1.1. Estructura social: El ambiente acuático de los cetáceos limita el estudio social de éstos, debido a que la mayoría de sus interacciones conductuales ocurren bajo el agua y no se pueden observar. Para ello se han realizado diversos estudios en campo a largo plazo en los que se han podido identificar a individuos y se ha logrado obtener un panorama sobre cómo viven estos animales (Connor *et al.*, 1998).

El estudio de la sociedad en la que vive un animal puede proveer información sobre la conducta, ecología y dinámica poblacional (Whitehead, 1997). La sociedad se puede definir como un grupo de conspecíficos que interaccionan entre ellos de manera más frecuente que con miembros de otras sociedades y hay cierta subdivisión de actividades codependientes (Kappeler & van Schaik, 2002).

Una sociedad está compuesta por tres aspectos interrelacionados:

a) la organización social (la parte demográfica de una población que describe su tamaño, la edad, la proporción de sexos, etcétera)

b) el sistema de apareamiento (que describe los aspectos genéticos y conductuales de las interacciones reproductivas de los miembros de la población), y

c) la estructura social (se refiere a las interacciones sociales y a las relaciones de los miembros de una sociedad (Gero *et al.*, 2005; Kappeler & van Schaik, 2002).

La estructura social de una población se refiere a la naturaleza de las relaciones que hay entre sus miembros (Gero *et al.*, 2005; Hinde, 1976; Whitehead & Van Parijs, 2010). La estructura social define ciertas relaciones ecológicas entre conspecíficos como la competencia, cooperación o dominio en la búsqueda y adquisición de pareja o recursos. A su vez, la estructura social provee el contexto para que acontezcan la comunicación y la cognición, fenómenos bien desarrollados en los cetáceos (Whitehead, 1997). Para entender la estructura social de los cetáceos ha sido importante investigar los factores que determinan la formación de grupos y la identidad de las asociaciones mediante la colecta de datos durante un determinado tiempo (Connor *et al.*, 1998).

Los mysticetos también difieren de los odontocetos por sus historias de vida y organización social. En estos animales no hay vínculos sociales fuertes, y con algunas excepciones, no suelen agruparse ni forman manadas, posiblemente debido a que las zonas de alimentación no podrían sostener los requerimientos de comida de grupos grandes de ballenas (Berta *et al.*, 2015). Más allá de la relación madre-cría, la cual termina al destete, en ballenas no hay evidencia de conductas ni relaciones sociales a largo plazo (Mann *et al.*, 2000).

Se han sugerido para la ballena jorobada, el rorcual común, el rorcual enano y la ballena de Groenlandia la ocurrencia de conductas cooperativas en forrajeo y alimentación. Particularmente, la ballena jorobada en las zonas de alimentación forma grupos de tipo fisión-fusión de dos o tres individuos caracterizados por la colaboración y el uso de técnicas de caza complejas que suelen darse entre individuos con el mismo haplotipo de mtDNA (Weinrich *et al.*, 2006). Sin embargo, estas asociaciones duran sólo unas cuantas horas.

En la mayoría de los odontocetos son evidentes los lazos sociales fuertes y relaciones de larga duración. Son animales con capacidades cognitivas que presentan estructuras sociales altamente complejas y necesitan gastar parte de su energía y tiempo en mantener las relaciones sociales. La mayoría de los odontocetos viven en grupos estructurados en sexo y edad en donde los jóvenes tienen periodos de crianza y aprendizaje social largos (Tyack, 1986). Viven en asociaciones sociales que pueden ser manadas, grupos o unidades bien estructuradas. En los delfínidos el tamaño y la estabilidad de estas asociaciones son variables entre especies y entre locaciones.

Los calderones, los narvales y las belugas viven en grupos sociales estructurados por edad y sexo. Aunque estos grupos son pequeños, se han visto también en grandes agregaciones. Se han reportado grupos de hembras con crías y jóvenes. Las belugas en la Bahía de Hudson en Canadá, parecen tener una red social estructurada con individuos emparentados con quienes viajan grandes distancias de las zonas de alimentación a las zonas de reproducción. Su estructura social parece tener un rol importante en el aprendizaje de conductas complejas como la migración (Amos *et al.*, 1993; Collbeck *et al.*, 2015).

En el delfín girador de rostro largo se han observado estructuras grupales plásticas. Hay registros de manadas de 100 individuos, dentro de las cuales hay a su vez, subgrupos de alrededor de doce individuos quienes mantienen relaciones más cercanas, están juntos y sincronizan sus movimientos (Berta *et al.*, 2015; Coscarella *et al.*, 2011).

Poco se sabe sobre la estructura social de muchos odontocetos, sin embargo hay algunas especies a las que se les ha descrito con detalle su estructura social como la tonina, la orca y el cachalote que se mencionan a continuación.

Las toninas tienen agrupamiento fisión-fusión, en el cual los individuos se asocian en grupos cuya composición cambia constantemente. A diferencia de los animales que viven en grupos estables, las relaciones en sociedades de tipo fisión-fusión dependen fuertemente del contexto tanto ecológico como social (Whitehead, 2003). Las toninas

suelen formar grupos grandes en aguas más pelágicas y grupos pequeños en zonas más costeras. En estos delfines se ha visto una gran variedad de estrategias sociales entre y dentro de poblaciones posiblemente asociada a la depredación, a la disponibilidad de recursos y al contexto cultural. Viven en grupos de varias decenas de individuos estructuradas en subgrupos con base en su edad, sexo, parentesco y condición reproductiva (Berta *et al.*, 2015). Se han registrado en diversas poblaciones alianzas de dos o tres machos que pueden durar pocos años (alrededor de dos), muchos años (alrededor de 10) o pueden llegar a ser de por vida (Gero *et al.*, 2005). Hay bandos de hembras relativamente estables, que suelen cambiar en su organización y estructura social con el tiempo conforme cambia la composición femenina de la comunidad. Hay machos y hembras que tienden a ser más solitarios.

Gero *et al.* (2005) encontraron que en *Tursiops* hay diferencia en las relaciones y asociaciones entre ambos sexos que pueden ser el reflejo de que las opciones sociales de machos y hembras son limitadas por la organización social y el sistema de apareamiento de su sociedad. Asimismo encontraron que estos delfines tienen preferencias sociales, es decir, escogen con quién y cuándo asociarse; las alianzas de los machos son este tipo de asociación. Tanto machos como hembras expresan su afiliación con los miembros de su grupo social mediante proximidad, contacto físico, sincronía, silbidos y con conductas socio-sexuales. Las relaciones madre-cría son fuertes los primeros años de vida de la cría, caracterizadas principalmente por contacto físico y respiración sincronizada. Las crías desarrollan rápidamente la conducta social y la cercanía de la relación va perdiendo fuerza al destete cuando la cría cumple los 3-4 años de edad. Es común también que formen grandes grupos interespecíficos, pues se han observado en asociaciones con calderones de aletas largas y con calderones de aletas cortas (Connor *et al.*, 2000).

Las orcas son los miembros más grandes de la Familia Delphinidae. Sólo se reconoce una especie de orca, aunque existen grandes diferencias interpoblacionales morfológicas y ecológicas. Se han descrito tres ecotipos simpátricos aislados reproductivamente. Los más estudiados son las orcas residentes (llamadas así por su patrón de movimiento y dispersión),

y las orcas transitorias. Ambas se especializan en presas distintas, peces y mamíferos marinos respectivamente (Bigg *et al.*, 1987; Ford *et al.*, 1998). El tercer ecotipo parapátrico es poco estudiado y se les ha llamado orcas no costeras (*offshores*) (Ford *et al.*, 2000 en Barrett-Lennard & Heise, 2000). Estas poblaciones de orcas varían en morfología, pigmentación, genética, patrón de dispersión, uso de hábitat, estructura y conducta social, tradiciones vocales, comportamiento acústico, en forrajeo y alimentación (Baird, 1994; Hoelzel & Dover, 1991; Whitehead, 2003).

Las orcas residentes se alimentan de peces y viven en grupos matrilineales; grupos que contienen de 1 a 4 generaciones de descendientes de una hembra viviente. La matrilinea es la unidad social fundamental de las orcas y es particularmente estable, con crías de ambos sexos que tienen filopatría natal, es decir, permanecen en el grupo de su madre de por vida (Bigg *et al.*, 1990) (registrado también en calderones). Cuando muere la matriarca, las matrilineas de sus hijas se separan gradualmente y forman su unidad social independiente. Cada matriarcado es integrado por dos-nueve (o más) individuos que varían en sexo y edad. La vida de las orcas residentes se caracteriza por una vida en manada. Las manadas (*pods*) tienen varias líneas maternas posiblemente emparentadas que pasan alrededor de la mitad de su tiempo juntas, a diferencia de las matrilineas que nunca se separan. Ford (1991) demostró que las manadas a su vez se dividen en grupos acústicos o clanes, que se basan en las diferencias de tono y tipo de sus llamados. Una subpoblación es un grupo de clanes acústicos que comparten un área geográfica y a este nivel de asociación se le ha llamado 'comunidad' que indica que todas las manadas se asocian ocasionalmente aunque sean de distintos clanes acústicos (Barrett-Lennard & Heise, 2000). Las manadas se asocian con mayor frecuencia con las de su clan acústico, poco con las de otro clan, pero rara vez o nunca con las de otra comunidad (Bigg *et al.*, 1990).

Se considera que la dispersión de uno o ambos sexos es una conducta que evita la endogamia (Greenwood, 1980). En las orcas residentes el apareamiento no ocurre entre miembros de la misma matrilinea, manada o clan acústico, sino que generalmente ocurre entre individuos con repertorios acústicos diferentes.

Las orcas residentes tienen baja competencia y territorialidad, posiblemente asociado a un amplio rango natal (territorio en la que vive y se mueve comúnmente un animal) dando cabida a un incremento en interacciones y conductas socio-sexuales entre grupos de orcas en lugares de abundantes recursos. Las poblaciones de orcas residentes más estudiadas son las del Noreste del Pacífico (*Northwest Pacific*); Residentes Norteños (*Northern Residents*), Residentes Sureños de Alaska (*Southern Alaska Residents*), Residentes de Alaska Oeste del Pacífico Norte (*Western Alaska North Pacific Residents*) y Residentes Sureños (*Southern Residents*), ésta última, la más pequeña de las poblaciones, está actualmente amenazada (Bain & Balcomb, 1999; NOAA Fisheries, 2014). Se distribuyen desde la costa de Alaska hasta las costas de California, E.U.A. pasando por la Isla de Vancouver, Columbia Británica, Washington y Oregon (Barrett-Lennard & Heise, 2000).

Los sistemas sociales de las orcas transitorias han sido menos estudiados y por lo tanto son menos comprendidos que los de las orcas residentes. Las orcas transitorias comen mamíferos marinos y viven también en matrilineas. Estos son grupos móviles que consisten de individuos de distinto sexo y edad, típicamente con una hembra adulta y uno o dos descendientes, en los cuales puede haber dispersión de uno o ambos sexos. Para los machos esta dispersión puede ser de dos formas: 1) los machos primogénitos se quedan de por vida junto a su madre de donde se benefician al maximizar su ingesta en un grupo de dos o tres individuos formando una alianza matrilineal cooperativa de forrajeo y defensa contra amenazas: aquí son evidentes las relaciones estables y a largo plazo de tipo madre-cría, y 2) los machos hermanos menores, al nacer tiempo después que el primogénito, no tienen el tamaño ni la fuerza para retarlo, por lo que dejan a la madre al llegar a la madurez sexual y merodean aguas relativamente cercanas pasando tiempo en soledad, o bien se asocian a grupos con hembras con capacidad reproductiva (Whitehead, 2003). Sin embargo, los machos siguen teniendo filopatría geográfica; permanecen y utilizan su rango natal, típico también en belugas (Berta *et al.*, 2015; Collbeck, 2015; Mann *et al.*, 2000). Los machos que se dispersan aparentemente no tienen relaciones a largo plazo o lazos fuertes con otros individuos y las alianzas entre machos son poco comunes. Las hembras que se dispersan de su grupo natal se convierten en individuos gregarios y socialmente móviles, es decir, se

asocian con muchos individuos por poco tiempo y pasan diversos periodos con diferentes grupos. La relación madre-cría es fuerte hasta la madurez y se rompe en aquellos hijos machos o hembras que se dispersan (Baird & Whitehead, 2000). Se cree también que al llegar a la madurez sexual o al tener a su primera cría las hembras se dispersan de su grupo, aunque, mientras no tengan una cría independiente estarán asociándose a otros grupos de orcas transitorias.

El cachalote, al igual que las orcas, habita todos los océanos del mundo y vive en asociaciones que varían en tamaño. Las hembras son altamente gregarias y altruistas. Viven en grupos con sus crías y jóvenes de ambos sexos en mares tropicales y subtropicales todo el año. A estos grupos se les conoce como unidades, su estructura social es equivalente a la de una manada de orcas. Las unidades están formadas por una o más líneas maternas. Tienen en promedio una docena de individuos con hembras emparentadas y sus crías. La mayoría de las hembras pasan toda su vida como miembros socialmente activos de su grupo natal en el cual forrajean, se defienden y cuidan a las crías comunalmente (Gero *et al.*, 2015). Las unidades pueden juntarse con otras, formando grandes grupos de cachalotes que, cuando no están forrajeando en las profundidades, tienden a socializar en la superficie donde exhiben por varias horas una serie de actividades y conductas sociales, manteniendo contacto físico entre ellas (Whitehead & Weilgart, 1991). Sin embargo, las relaciones siempre serán más fuertes entre miembros de la misma unidad que entre miembros de distintas unidades.

A diferencia de las orcas, los cachalotes machos no tienen filopatría de ningún tipo y no pertenecen a la estructura social de las unidades. En la adolescencia los machos dejan a su grupo matrilineal y algunos forman coaliciones con otros machos de su mismo tamaño, las cuales pueden durar hasta varios años. Conforme crecen los machos se dispersan gradualmente a latitudes mayores hasta que pasan a una vida solitaria. Los machos grandes y fuertes son lo que se reproducen. Éstos suelen moverse de una unidad a otra en busca de hembras con quien aparearse.

Similar a las orcas, los cachalotes también tienen clanes acústicos basados en las similitudes y diferencias de sus dialectos vocales. Los clanes pueden tener miles de individuos en cientos de unidades y cuando dos clanes simpátricos existen las unidades se asocian con aquellas que comparten un dialecto similar (Gero *et al.*, 2015). Este cetáceo presenta el mayor grado de dimorfismo sexual en cetáceos: el macho es del doble de tamaño que la hembra y tres veces más pesado (Berta, *et al.*, 2015). Whitehead (2003) sugiere que este marcado dimorfismo sexual favorece la vida solitaria y deambulante de los machos; sus grandes demandas energéticas no se abastecen en zonas altamente explotadas por hembras, quienes tienen el tamaño óptimo mesopelágico para forrajear en bajas latitudes. Por lo tanto, los machos se mueven a lugares donde la disponibilidad de recursos cubra sus necesidades. El éxito reproductivo de la hembra está limitado principalmente por el acceso a recursos, mientras que el éxito reproductivo de los machos está limitado más por el acceso a pareja. Por lo tanto, los patrones de agrupamiento y las relaciones entre hembras posiblemente estén siendo afectados directamente por parámetros ecológicos como la depredación y la disponibilidad de recursos (Whitehead *et al.*, 1991; Whitehead, 2003). Así las unidades cumplen una función adaptativa mediante el forrajeo cooperativo y protección comunal de las crías y son el centro de la sociedad de los cachalotes.

4.2. Cultura en los cetáceos

La existencia de cultura en los animales no humanos ha sido controversial y un asunto polémico entre científicos (Norris, 2002). Estudios recientes han establecido la existencia de culturas en animales sociales como en algunos primates, aves y cetáceos (Claidère & Sperber, 2010). La cultura se puede definir de muchas maneras. Rendell y Whitehead (2001) y Norris (2002) la definen, desde un punto de vista evolutivo, como información o conductas compartidas por los miembros de una población que se crean y mantienen por el aprendizaje social a través de la enseñanza y la imitación:

“[...] information acquired from members of the same species through some form of social learning which causes similarities in behavior among members of a population or sub-population” (Rendell & Whitehead, 2001),

“Culture may be broadly defined as shared variation in behavior that is generated and maintained by social learning, for example, through imitation or teaching” (Norris, 2002).

Hay cultura cuando una conducta se pueda propagar en el grupo social y permanezca estable o similar de generación en generación. Es para muchos científicos incuestionable la existencia de cultura en los cetáceos. Rendell y Whitehead (2001) proponen que los cetáceos tienen facultades culturales singulares de todo el reino animal y plantean un nuevo panorama al entendimiento de la evolución animal. Estos autores consideran que la coevolución genética-cultural puede llegar a explicar algunos de los patrones conductuales y de historia de vida inusuales que presentan los cetáceos.

Los cetáceos proveen un contraste con el estudio de las culturas humanas y de otros animales terrestres, ya que viven en un ambiente radicalmente diferente; representan una evolución independiente del aprendizaje social resultando en una convergencia evolutiva de la transmisión cultural (Norris, 2002). Whitehead (1998) sugiere que las condiciones y la estructura del ambiente marino posiblemente han favorecido la transmisión cultural en los cetáceos. La cultura es el único mecanismo no genético por el cual la información se comparte y propaga entre los miembros de la población: *“Traditions are expressions of conserved information that are not coded genetically but learned socially and are stable for several generations”* (Yurk *et al.*, 2001). Es mediante el aprendizaje y la transmisión social que el organismo usa la información que le proveen otros, ajusta su conducta a través de mecanismos de imitación, y responde adaptativamente a fluctuaciones ambientales (Whitehead & Richerson, 2009). Por lo tanto las culturas tienen la capacidad, por un lado, de afectar la evolución genética; la transmisión social puede cambiar las presiones selectivas en los genes y provocar una reducción en las tasas de mutación (ver *“gene-culture coevolutionary theory”* Feldman & Laland, 1996), y por otro lado, pueden permanecer por largos periodos mientras sean ventajosas para un grupo o población (Laland, 1992; Whitehead, 2003).

La cultural es similar a la variación genética en el sentido de que también es heredable y ambas pueden estar sujetas a presiones de selección. Ambos difieren en que la

herencia cultural no es únicamente transmitida por dos padres, sino que se puede recibir por un gran número de individuos del grupo social y puede evolucionar más rápido que los genes (Whitehead, 2003).

La estructura social puede afectar significativamente las formas de aprendizaje social y el tipo de cultura que muestra una población (Whitehead & Lusseau, 2011); las estructuras sociales matrilineales, típicas de orcas y cachalotes, tienden a producir transmisión cultural vertical (madre-cría) y son específicas para distintos grupos, mientras que las relaciones sociales más frágiles, como las de ballenas jorobadas, producen culturas que se transmiten horizontalmente (dentro de la misma generación) que varían en tiempo y espacio (Rendell & Whitehead, 2001).

Las tradiciones sociales exclusivas, comunes en las diferentes poblaciones de cetáceos, pueden surgir mediante procesos de deriva cultural y la selección de caracteres conductuales que sobresalen de ciertos grupos, y cuando la frecuencia de las migraciones o el flujo entre grupos es bajo (Yurk *et al.*, 2001).

Las culturas se pueden dividir en distintas categorías: las que involucran vocalizaciones, las que se consideran costumbres sociales o las que involucran el uso o la manipulación de objetos.

Las poblaciones de cachalotes, orcas y otros cetáceos parecen estar estructuradas culturalmente y las diferencias culturales aparentan tener aspectos funcionales importantes. Whitehead (2003) sugiere que la cultura es un determinante de muchos aspectos conductuales de estos animales. En las orcas y toninas es evidente que la cultura afecta aspectos conductuales como la dieta, las estrategias de forrajeo y las costumbres sociales. Se ha registrado para muchos cetáceos aspectos culturales y atributos que se han sugerido favorecen el aprendizaje social mediante ciclos de vida largos, habilidades cognitivas avanzadas y cuidado parental intenso, (Roper, 1986 en Rendell & Whitehead, 2001), y por lo tanto es posible que la transmisión cultural haya tenido un rol importante en su historia evolutiva.

Tabla 7. Patrones conductuales que sugieren la presencia de cultura. (Rendell & Whitehead, 2001).

Nombre común	Fenómeno cultural
Ballena jorobada	Canciones
	Red de burbujas
	Rutas migratorias
Ballena boreal	Canciones
Beluga	Rutas migratorias
Tonina	Uso de herramienta
	Abastecerse a través de los humanos
	Pesca cooperativa con humanos
	Silbidos particulares de individuos
	Formas de juego
	Tipos de caza
	Dialectos acústicos de residentes
Orca	Técnicas de forrajeo especializadas entre manadas
	Patrones migratorios particulares entre manadas
	Ceremonias de saludos entre grupos de la misma comunidad
	Dialectos acústicos
Cachalote	Patrones de migración particulares entre grupos y unidades
	Métodos comunales de defensa particulares entre grupos
	Pesca cooperativa con humanos
Delfín del Río Irawadi	Pesca cooperativa con humanos

4.2.1. Dialectos vocales: Los dialectos vocales representan caracteres conductuales complejos y variables. Su estudio ha sido de gran importancia para determinar los procesos implicados en la evolución del comportamiento (Deecke *et al.*, 2000). Los animales sociales necesitan permanecer en constante comunicación con los miembros de su grupo social y las vocalizaciones son fundamentales para ambientes en donde los animales están dispersos o cuando la comunicación visual es limitada.

En los cetáceos, como en algunas aves y pinnípedos, las vocalizaciones son conductas adquiridas por aprendizaje social que suelen definirse como cultura (Riesch *et al.*, 2006). Particularmente en los cetáceos, la estructura social y las relaciones entre individuos pueden influenciar en gran medida las culturas acústicas. Por ejemplo, en las toninas cada individuo produce un silbido único que sirve como identificación individual. En las orcas y los cachalotes, que viven en grupos estables, cada grupo tiene su repertorio vocal a los que se les llama dialectos.

Un silbido (*signature whistle*) es una vocalización aprendida e individualmente distintiva del repertorio de vocalizaciones de un delfín. Éste le otorga identidad y sirve como señal propia. Las toninas utilizan estos silbidos como medio de contacto entre miembros de un grupo. Ayudan a la identificación de individuos, facilitando la cohesión de un grupo de

delfines, a las reuniones entre familiares como la cría con su madre o a las alianzas de machos (Sayigh *et al.*, 2007). El silbido se aprende en el primer año de vida y su desarrollo es influenciado por la capacidad y experiencia auditiva del delfín. Las crías modelan su silbido por los sonidos que escuchan y crean uno distinto al de los delfines con quienes se relacionan más. Una vez formado permanece estable durante décadas reteniendo su identidad (Kriesell *et al.*, 2014).

Las vocalizaciones de las orcas residentes pueden ser de tres tipos: *clicks*, silbidos y llamados. Los *clicks* parecen ser utilizados en la ecolocalización durante el forrajeo y la cacería. Producen silbidos en encuentros sociales entre grupos y cuando los individuos están físicamente cerca. Los llamados son la vocalización predominante que les sirve en momentos en que el grupo está disperso o como señales para permanecer en contacto con el grupo matrilineal (Yurk *et al.*, 2001). Las orcas residentes forman clanes o grupos acústicos diferentes, cada uno con un dialecto único de llamados discretos (*discrete calls*). Los dialectos de las orcas residentes de Vancouver han sido bien estudiados y se han caracterizado diversos clanes acústicos. Cada manada tiene un repertorio acústico específico por lo que los linajes maternos se reflejan en los llamados. Algunas manadas comparten partes de ese repertorio con otras manadas agrupándose en clanes acústicos. Sin embargo, los clanes acústicos no comparten ningún tipo de llamados (Ford, 1991). Estudios de conducta y genética han encontrado que los dialectos son aprendidos socialmente por parientes maternos y no heredados genéticamente.

Similar a las orcas, los cachalotes tienen señales de comunicación vocal distintivas y patrones de *clicks* llamados codas que no se pueden explicar por factores genéticos ni ambientales (Mann *et al.*, 2000). Los *clicks* de los codas son vocalizaciones de 5 kHz (Madsen *et al.*, 2002 en Whitehead, 2003) que difieren estructuralmente de los *clicks* que utilizan para ecolocalizar en las profundidades (son menos poderosos y no son emitidos en una dirección específica). Los codas consisten en un patrón específico de *clicks* que utilizan los cachalotes como fuente principal de comunicación social. Posiblemente funcionan para mediar interacciones y reafirmar lazos sociales entre miembros de un grupo al reunirse tras

pasar periodos de dispersión forrajeando. Los codas se pueden clasificar en distintas categorías con base en su patrón y el número de *clicks* que contienen, y suelen darse ordenadamente entre individuos próximos como si entablaran una conversación (Weilgart & Whitehead, 1997). Asimismo hay evidencia de dialectos en los diferentes tipos de codas emitidos por distintos grupos de cachalotes y variación geográfica de estos dialectos. Los codas son raramente producidos por machos maduros. Estos producen en vez otro tipo de *clicks* en las zonas de reproducción que pueden servirles para anunciar su presencia a grupos de hembras u otros machos.

En las ballenas jorobadas los machos producen un largo y elaborado despliegue vocal para aparearse, al que se le llama 'canción'. Una canción en biología se puede definir como dos o más notas que se repiten en un patrón temporal (Clapham, 2000). Estos cantos se componen de sonidos únicos que en conjunto forman una 'frase'. La repetición de las frases forman un 'tema' y una canción consiste en el canto de dichos temas en un orden específico. Dentro de una población, los machos componen el arreglo vocal de la canción en las zonas de reproducción y son ellos los únicos que cantan. Cada población posee una canción única y distinta de las demás poblaciones, la cual se cree es adquirida por aprendizaje social y cambia progresivamente en el tiempo (Garland *et al.*, 2013).

Las canciones entre poblaciones cercanas suelen parecerse, sin embargo, el grado de diferenciación está asociado a la distancia geográfica entre ellas (Cerchio *et al.*, 2001). Las canciones de ballena jorobada son el mejor ejemplo de transmisión cultural horizontal pues cada macho las aprende, repite y se mantiene al tanto con los cambios en los sonidos o frases que ocurren.

4.2.2. Costumbres sociales: Las costumbres sociales en animales con cultura son diversas entre especies o poblaciones y específicas para el grupo cultural que las exhibe. Un claro ejemplo es el comportamiento inusual que se ha observado en la población de orcas residentes sureñas (*Southern Residents* de Vancouver, Columbia Británica, Washington y Oregon) compuesta por las manadas 'J', 'K' y 'L', en temporadas de mucha disponibilidad de alimento. Estas manadas se asocian durante los meses de verano, cuando abunda la

comida permitiendo la convivencia social sin la necesidad de competir por los recursos. Las manadas realizan lo que se ha denominado una “ceremonia de saludo” (*greeting ceremony*) (Baird, 2000). Dicha ceremonia es un tipo de convención social que ocurre cuando alguna de las manadas se encuentra con otra después de haber estado separadas por un día o más tiempo. Los individuos de cada manada se forman en línea en la superficie de frente con los miembros de la otra manada. Se acercan a una distancia de 10-20 metros y permanecen inmóviles entre 10 y 30 segundos. Ambas manadas se sumergen y nadan hacia la otra formando un gran grupo mezclado de hasta 100 individuos con conductas sociales y sexuales.

4.2.3. Uso de herramienta: Existe evidencia de que en muchas poblaciones de animales hay individuos especializados que pueden variar su dieta o sus técnicas de forrajeo del resto de los individuos, como ocurre con las toninas de la Bahía Shark (*Shark Bay*), Australia, en donde únicamente un cierto número de individuos presentan dentro de sus técnicas de forrajeo el uso de herramienta (Smolker *et al.*, 1997). Krützen *et al.* (2014) llaman a este proceso “explotación cultural del nicho”. Éste se induce por la transferencia de innovaciones adquiridas por el aprendizaje social y no está controlada por el ambiente ni los genes. La población de estos delfines exhibe una gran variedad de técnicas de forrajeo, la única que utiliza herramientas es el “esponjeo” (*sponging behavior*). Se ha visto que utilizan esponjas marinas (*Echinodictyum mesenterinum*) en su boca para a) protegerse de la abrasión del sustrato duro o de las toxinas de animales venenosos cuando forrajean en el suelo marino, y b) para extraer presas ocultas que carecen de vejiga natatoria y que por lo tanto son difíciles de encontrar mediante la ecolocalización (Patterson & Mann, 2011). El uso de herramientas en esta población parece estar limitado casi exclusivamente a la transmisión social de líneas maternas (Kopps *et al.*, 2014).

4.3. Culturas matrilineales

Las culturas matrilineales están definidas como un grupo de animales con la hembra viviente de mayor edad como ancestro común, “*set of animals with a common oldest living female ancestor*” (Whitehead, 2003). Están caracterizadas por relaciones a largo plazo, por

una estructura tanto social como genética y compuesta por miembros con permanencia estable. Los beneficios de la vida en este tipo de grupos van más allá del éxito alimenticio. El conocimiento, el cuidado de las crías y la protección son la base de esta agrupación y han permitido la evolución de conductas específicas y altamente complejas. Las madres son el eje de las poblaciones, y las relaciones sociales entre hembras de grupos estables matrilineales son el núcleo de la estructura social de los cachalotes, orcas y posiblemente de muchos otros odontocetos (Berta *et al.*, 2015; Mann *et al.*, 2000).

4.3.1. Dieta y forrajeo cooperativo en orcas: La información sobre la dieta de las orcas proviene principalmente de observaciones en campo y de contenidos estomacales de animales varados y de animales capturados por la industria ballenera. Las orcas son depredadores por excelencia en todos los océanos del mundo y ocupan el más alto nivel de la cadena alimenticia de su ecosistema (Baird, 1987). Tienen gran variedad de presas que incluye cefalópodos, peces óseos y cartilagosos, tortugas marinas, aves y una gran diversidad de mamíferos marinos como nutrias, dugongos, pinnípedos y cetáceos (Baird, 2000). Además, su dieta y conductas de forrajeo pueden ser extremadamente especializadas a nivel local. En muchos mares del mundo las orcas se alimentan de peces o mamíferos marinos, pero no ambos (Barrett-Lennard & Heise, 2006).

Diversos estudios indican que las poblaciones de orcas tienen forrajeo especializado; diferencias en dieta y técnicas empleadas para la búsqueda, captura y tipo de alimento entre dos o más individuos (Connor, 2001). La diferencia en la organización social de ambas poblaciones (orcas residentes y orcas transitorias) es posible que esté relacionada con estas diferencias ecológicas de forrajeo.

En algunos lugares las orcas presentan conductas altamente riesgosas que pueden ser varamientos intencionales para cazar pinnípedos en tierra o el ataque a animales mucho más grandes y fuertes como algunos misticetos. Aunque son delfines grandes y ágiles son más pequeños y más lentos que muchas de sus presas, por lo que su éxito ecológico en forrajeo no depende únicamente en el uso de fuerza, sino que ha evolucionado a conductas

especializadas de coordinación y trabajo en grupo (Barrett-Lennard & Heise, 2006), similar al de los lobos, perros salvajes y leones en tierra.

Se ha demostrado que las orcas transitorias tienen métodos de caza diferentes y conductas de forrajeo específicas a nivel de manada (Baird, 2000). Al parecer las manadas tienden a asociarse más con aquellas que comparten sus métodos específicos de caza que con aquellas en las que difieren sus estrategias. Los patrones de asociación demuestran que las orcas prefieren forrajear con parientes, posiblemente por la ventaja de la caza cooperativa y trabajo en grupo de algún método en particular. Las manadas multigeneracionales pueden ser más eficientes coordinando sus conductas de forrajeo debido a la estabilidad del grupo y/o a la mejor transmisión de conductas aprendidas ya que comparten una cultura común. Esto es una posible señal de transmisión social en el que las crías adquieren las habilidades específicas que su manada presenta mediante la enseñanza y el aprendizaje social (Miller, 2007).

- **Orcas que comen peces (*Fish eating killer whales*):** Las orcas residentes del noreste del Océano Pacífico forrajean en manadas y se alimentan de una gran diversidad de peces, principalmente salmón (*Oncorhynchus* spp.). De manera general estas orcas son activas acústicamente cuando forrajean, a diferencia de aquellas que comen mamíferos marinos (Ford *et al.*, 1998). Cuando forrajean las matrilineas suelen dispersarse en áreas de varios kilómetros pero siempre en contacto acústico.

Existen muchas poblaciones de orcas en todo el mundo que se alimentan de peces (incluyendo rayas y tiburones) (Fertl *et al.*, 1996; Pyle *et al.*, 1999; Visser *et al.*, 2000), y presentan estrategias específicas para su captura: como la 'alimentación por carrusel' (*carousel feeding*) que utilizan las orcas en Noruega con el arenque (Similä & Ugarte, 1993), o las orcas de la Antártica (tipos A, B y C) que aparentemente se alimentan de tres maneras distintas (Barrett-Lennard & Heise, 2006).

- **Orcas que comen mamíferos marinos (*Marine mammal eating killer whales*):** Las poblaciones de orcas transitorias tienen una gran variedad de técnicas de caza y estrategias empleadas en la captura de alimento. Las orcas transitorias maximizan su ingesta per cápita forrajeando en grupos estables de tres individuos aproximadamente y se especializan en la caza de mamíferos marinos (Bigg *et al.*, 1987; Ford *et al.*, 1998). La mayoría del tiempo viajan en silencio para evitar ser detectadas por sus presas con sensibilidad auditiva. El forrajeo lo realizan mayormente en aguas abiertas (forrajeo no costero), aunque también cerca de las costas donde abundan los pinnípedos (forrajeo costero). Cuando la captura de alimento es exitosa, rompen el silencio y vocalizan intensamente compartiendo la comida (Barrett-Lennard & Heise, 2006). Posiblemente la estrategia de caza más dramática que emplean las orcas transitorias es el varamiento intencional, las orcas se encallan en la playa para capturar crías de lobo marino sudamericano (*Otaria flavescens*) en Punta Norte, Península de Valdés, Argentina (López & López, 1985), y de elefante marino del sur (*Mirounga leonina*) en Isla Posesión del Archipiélago de Crozet en el Océano Índico subantártico (Guinet, 1991). En ambos lugares se ha observado a hembras que varan en juego y de manera social enfrente de sus crías.

4.3.2. Cuidado aloparental y defensa comunal en cachalotes:

“La producción y el cuidado de las crías es central para las interacciones sociales y las relaciones entre miembros de sociedades complejas.” (Whitehead, 1996).

La integración de las unidades que tienen los cachalotes hembra con sus descendientes es posible que esté asociada a la necesidad de un sistema cooperativo para el cuidado de las crías, ya que éstas no pueden acompañar a sus madres a los buceos largos y profundos que realizan en el forrajear (Gero, 2015). Debido a que la depredación de orcas y tiburones es una amenaza para las crías de cachalote sin la protección de su madre, estos animales tienen un sistema de cuidado comunal de crías llamado *“babysitting”* (Whitehead, 1996), en el cual las crías son cuidadas por alguien que no es su madre. Cachalotes jóvenes y otras hembras adultas acompañan a las crías de su grupo social cuando la mayoría del grupo se

encuentra en las profundidades. Su presencia incrementa la seguridad de la crías, lo que le otorga libertad a la madre para forrajear mientras su cría está protegida. Whitehead (1996) sugiere que el cuidado comunal de las crías es un tipo de cuidado alop parental. La cría, al pasar considerable tiempo sin su madre, socializa con los miembros de su unidad desde que nace. Estas relaciones pueden ser funcionales y brindarle a la cría, además de protección, otro tipo de beneficios como el aloamamanto (*allosuckling*). Hay evidencia de que las crías son amamantadas también por parientes e incluso por hembras que no son de su unidad sino de un círculo social más grande (Whitehead, 1996).

Las crías adaptan su conducta a la de otras hembras adultas y jóvenes de ambos sexos cuando su madre no está, pero también los demás cachalotes cambian su conducta para acompañar y proteger a las crías. En las unidades sin crías se ha visto que los miembros del grupo coordinan y sincronizan sus inmersiones de modo que se encuentran al mismo tiempo en la superficie o buceando. Por el contrario, las unidades con crías parecen mostrar menos sincronía en sus buceos. Esto parece ser resultado de amenazas contra las crías que permanecen en la superficie cuando sus madres no están; las hembras y los jóvenes se turnan en las inmersiones para que siempre haya por lo menos uno cuidando a las crías en la superficie. (Whitehead, 1996; Whitehead, 2003).

Cuando los cachalotes son atacados, las hembras toman medidas defensivas y cooperan para proteger a las crías. Los cachalotes hembra hacen diversos tipos de formaciones alrededor de la o las crías, de forma que sus cabezas y dientes se enfrentan cuando son atacadas o acosadas por orcas (principalmente), tiburones, ballenas piloto u orcas falsas (Whitehead & Weilgart, 2000). Este comportamiento concuerda con los reportes de caza por los balleneros en el pasado, incluso entre hembras también se defendían y ayudaban cuando estaban siendo acosadas por barcos balleneros o heridas por los arpones.

La filopatría parece ser fundamental para la evolución de caracteres cooperativos. Este tipo de conductas es posible que se seleccionen únicamente en aquellos individuos emparentados que permanecen juntos por periodos largos, beneficiando a hembras

familiares a través de la selección de parentesco (*kin selection*) o a través de altruismo recíproco (Whitehead, 2003) como sucede con los cachalotes.

4.3.3. Información en cetáceos matrilineales: En las últimas décadas diversos estudios han encontrado fuerte evidencia de senescencia reproductiva en diversos cetáceos, en la cual las hembras son post-reproductivas (menopáusicas): ya no pueden reproducirse o sostener un embarazo exitoso. El calderón tropical, la orca y posiblemente otros odontocetos como el cachalote, el calderón común, la orca falsa, la beluga, la tonina y algunas especies de *Stenella* tienen menopausia similar a la de las mujeres (Marsh & Kasuya, 1986; McAuliffe & Whitehead, 2005) y viven de 10 a 20 años más después de haber dado a luz a su última cría. Esto sugiere que la menopausia juega un papel adaptativo en estos animales y resulta del *tradeoff* entre continuar con la reproducción o asistir a los parientes con sus crías. Diferentes teorías se han surgido para describir la función adaptativa de la menopausia. Éstas sugieren que las hembras de especies con cuidado parental intenso pueden incrementar su adecuación cesando su reproducción e invirtiendo en su última cría, o bien, que la vida postreproductiva es favorecida cuando incrementa su éxito reproductivo y el de sus hijas invirtiendo directamente en los nietos y otros parientes cercanos (Whitehead & Mann, 2000).

Un factor común en las especies de cetáceos con menopausia es que viven en sistemas sociales matrilineales, en los cuales los procesos culturales son de vital importancia. Las abuelas poseen conocimiento ecológico y experiencia y se convierten en una fuente de información que puede incrementar la adecuación de sus descendientes y beneficiar a otros miembros de su grupo social, guiándolos en situaciones ambientales difíciles. Brent *et al.* (2015) encontraron a hembras postreproductivas de orcas residentes guiando a su manada a zonas de alta productividad de salmón. La guía se convierte de vital importancia en momentos de escasez de recursos y las hembras aumentan el éxito reproductivo de sus hijas mediante la transmisión de conocimiento ecológico. El valor de esta sabiduría puede explicar por qué, las orcas en este caso, viven por varios años más a partir de que terminó su etapa reproductiva. Las abuelas o matriarcas, al proveer a su

familia con información útil de su ambiente, cumplen una función a través de la menopausia y son un conductor importante en la eusociabilidad en estos animales (McAuliffe & Whitehead, 2005).

“This is the first evidence that the wisdom of elders can drive selection on survival following the termination of reproduction” (Brent et al., 2015).

5 Reproducción, conducta sexual y sistema de apareamiento

5.1. Reproducción

Los cetáceos presentan una gran variedad en tamaño corporal, hábitat, patrón reproductivo y estructura social. De manera general, los caracteres reproductivos de las especies y su éxito reproductivo parecen estar bien adaptados a las condiciones ambientales en las que viven los organismos (Kasuya, 1995). En el caso de los cetáceos, todos sin excepción se reproducen en el agua: apareamiento, preñez, parto y crianza. El conocimiento que se tiene con respecto a la reproducción, la conducta sexual y social y los sistemas de apareamiento de los cetáceos es limitado y está basado mayoritariamente en datos provenientes de la industria ballenera (tiempo de gestación, edad de madurez sexual, épocas de reproducción) y después por observaciones de individuos en cautiverio, algunas observaciones en vida libre, y estudios a largo plazo de muy pocas especies, la gran mayoría de ballena jorobada, tonina, orca y cachalote. Muy recientemente se ha obtenido información de estudios genéticos, como de relaciones de parentesco y paternidad (Schaeff, 2007).

La reproducción y el cuidado parental son elementos fundamentales para la viabilidad de las poblaciones animales. En los cetáceos las estructuras reproductivas y su reproducción es similar a la de otros mamíferos.

Las hembras de cetáceos comienzan a reproducirse en una gama de tres a 15 años de edad, cuando alcanzan un 85-95% de su tamaño promedio adulto (Mann *et al.*, 2000). Cuando la reproducción de la hembra es menor que el 90% de su tamaño promedio adulto, la supervivencia de la cría se ve afectada por las demandas y requerimientos energéticos de la madre, aún en crecimiento.

La edad reproductiva en odontocetos varía mucho entre especies; la marsopa común en algunas poblaciones se ha visto que alcanza la madurez sexual y se reproduce a los tres, cuatro años de edad, mientras que la orca alcanza la madurez sexual entre los seis y 10 años de edad, pero no es hasta las 15 años de edad que comienzan a reproducirse

(madurez social). Para el caso de los misticetos generalmente las hembras alcanzan la madurez sexual alrededor de los 10 años, por lo que es posible que la variación en la edad reproductiva en hembras esté asociada a las diferencias en las tasas de crecimiento.

Para muchas especies de cetáceos se ha reportado reproducción estacional en donde se alcanzan picos de ovulación y partos en determinadas temporadas del año, como sucede notablemente con los misticetos (Miller, 2007). La reproducción de los misticetos está asociada a un ciclo migratorio anual de alimentación y crianza: se alimentan en latitudes altas en verano (cuando hay una abundante disponibilidad de alimento) alcanzando grandes tamaños corporales, y se reproducen en latitudes tropicales y/o cerca del Ecuador en invierno en aguas más tranquilas y cálidas, adecuadas para el desarrollo temprano de las crías (Berta *et al.*, 2015). Este patrón reproductivo se asocia con: 1) La disponibilidad estacional de alimento. Cuando los recursos se encuentran en mayor abundancia pueden ser explotados por las hembras que, en periodos de gestación y/o lactancia, tienen grandes demandas energéticas. 2) Las aguas cálidas tropicales pueden favorecer en términos de energía a la madre, que convierte la grasa corporal en leche rica en ésta para ayudar al crecimiento rápido de la cría 3) Las aguas cálidas pueden contribuir en la supervivencia de las crías reduciendo sus gastos energéticos y protegiéndolas contra depredadores. 4) Es probable que los picos de abundancia de alimento sean de gran importancia para la cría en destete (Mann *et al.*, 2000).

En temporadas de alimentación, las hembras consiguen los requerimientos energéticos para la gestación y lactancia que retienen en grandes almacenes de grasa y las prepara para los periodos de reproducción y hambruna. En contraste con los periodos estacionales de reproducción y alimento de los misticetos, en los odontocetos esto es menos contrastante. El alimento de los odontocetos es más variable entre especies y poblaciones. Pero también su reproducción depende de los picos de abundancia de sus presas.

Los cetáceos son especies que presentan baja mortalidad adulta y mucha mortalidad infantil, por lo que las hembras poseen estrategias reproductivas que influyen en la

supervivencia neonatal. La mayoría de los cetáceos tienen periodos de gestación que duran entre 10 y 12 meses, teniendo un ciclo anual que permite la concepción y el parto en el mismo periodo del año (Mann *et al.*, 2000).

Ambos subórdenes tienen estrategias divergentes de lactancia y composición de leche. El periodo de lactancia varía mucho entre especies. En misticetos la lactancia dura alrededor de seis meses y el destete ocurre normalmente en la primera temporada de alimento de la cría, mientras que en los odontocetos la lactancia puede durar hasta varios años (generalmente entre uno y cuatro). Hay algunos registros de cachalotes que siguen siendo amamantados a los 13 años de edad.

Después de los pinnípedos, la leche de los cetáceos es la que tiene mayor contenido de grasa (Mann *et al.*, 2000). La leche de los misticetos es rica en grasa (30-53%) y baja en agua y proteínas, lo que ayuda a la madre a conservar agua y a la cría a crecer rápido. La de los odontocetos tiene de un 10 a un 30% de grasa, lo que resulta en la tasa diferenciada de crecimiento de los neonatos de ambos grupos.

El intervalo entre embarazos varía entre especies. En la ballena de Minke este periodo dura un año mientras que en el cachalote es de cuatro a 20 años. El parto es casi sin excepción de una sola cría, posiblemente por dos razones adaptativas: la necesidad de parir neonatos de tamaño grande y la importancia de un desarrollo rápido en las crías, aunque también las limitaciones energéticas asociadas a la gestación, lactancia, y en muchos casos la migración, restringe a las hembras a una sola cría por temporada reproductiva, o incluso por varias temporadas más.

5.2. Conducta sexual y sistema de apareamiento

Los mamíferos marinos, como los mamíferos terrestres, están predispuestos a la poliginia (cuando los machos de una especie se aparean con diferentes hembras por temporada reproductiva) y promiscuidad (sistema de apareamiento poligínico en el que ambos sexos tienen varias parejas sexuales por temporada reproductiva), debido a la disparidad entre

ambos sexos en términos de su fisiología y anatomía reproductiva y en términos de selección y conducta sexual (Berta *et al.*, 2015; Miller, 2007).

Los machos producen gametos energéticamente poco costosos e invierten poco o nada en el cuidado parental. En las estrategias reproductivas de los machos los esfuerzos reproductivos se dirigen al apareamiento con el mayor número de hembras en cada época reproductiva, con el riesgo de quedarse sin pareja por la alta competencia entre machos. Esto aumenta la adecuación del macho con cada apareamiento exitoso (número de copias de sus genes que pasan a la siguiente generación), por lo que el potencial reproductivo masculino depende de su capacidad para acceder a hembras. Las estrategias que emplea individualmente cada macho para aparearse dependen de la distribución de las hembras.

Las hembras producen un gameto energéticamente costoso e invierten la mayoría de sus esfuerzos reproductivos en la gestación, el parto, la lactancia y el cuidado de la cría, sus estrategias reproductivas involucran un bajo riesgo en exclusión reproductiva que resulta en la creación de una sola cría (Miller, 2007; Mann *et al.*, 2000).

Los sistemas de apareamiento y las estrategias reproductivas pueden tener una gran influencia en la conducta y éxito reproductivo. Los sistemas de apareamiento reflejan el esfuerzo individual para maximizar el éxito reproductivo, y las estrategias varían entre especies y entre sexos de la misma especie (Schaeff, 2007). Los sistemas de apareamiento que tienen los cetáceos, como los de otros grupos, reflejan la distribución de parejas y recursos en el tiempo y espacio, así como la cantidad de cuidado parental necesario para una crianza exitosa.

Hay poca evidencia de formación de parejas reproductivas estables y las asociaciones a largo plazo son raras. La monogamia evoluciona generalmente cuando el cuidado de la cría es de ambos padres. El cuidado parental en los cetáceos es costoso y prolongado, y las hembras lo llevan a cabo, mientras que la contribución del macho está limitada únicamente a sus genes. Es por ello que la monogamia es rara en cetáceos y éstos tienen sistemas de apareamiento que tienden a ser una mezcla de poliginia y promiscuidad.

Los machos móviles y solitarios viajan entre diferentes grupos de hembras asociándose a ellas por distintos periodos de tiempo, como ocurre notablemente en los cachalotes y las orcas. Estas especies se caracterizan por un alto grado de poliginia y un dimorfismo sexual muy marcado con machos más grandes que las hembras. Esto probablemente sea también el resultado de una alta socialización en modos de vida muy especializados (Berta *et al.*, 2015; Medrano, 2009).

Contrario a los odontocetos, las hembras en misticetos alcanzan dimensiones superiores. Debido a su hábito de alimentación estacional, los misticetos están bajo fuertes presiones selectivas entorno a almacenamiento energético y tamaño corporal. Sus grandes y pesados cuerpos permiten almacenar grandes reservas energéticas para los periodos de reproducción. Las hembras al gastar más energía en el embarazo y la lactancia necesitan cuerpos más grandes que guarden más grasa (Miller, 2007).

La competencia entre machos parece ser común en los cetáceos, aunque existen alianzas de machos con conductas cooperativas en *Tursiops* (Connor *et al.*, 2005; Lasseau, 2007). Durante la competencia los machos demuestran su calidad en contienda o bien, se exhiben conductual o anatómicamente.

En las contiendas los machos interactúan agresivamente por acceso a las hembras o para prevenir el acceso de otros machos. Muchos cetáceos exhiben este tipo de competencia, especialmente odontocetos como la beluga, la orca, los zifios, el cachalote y el narval, que posee un colmillo que sirve como ornamento que exhibe a la hembra en celo o la usa como herramienta en las competencias. Este colmillo del narval es uno de los caracteres sexuales secundarios más complejos; es un canino izquierdo que crece en espiral y puede llegar a medir tres metros de longitud (Heide-Jørgensen, 2002).

El grado de dimorfismo sexual en cuanto al tamaño corporal u otros caracteres físicos refleja la intensidad de esta competencia, como sucede con el cachalote, el cual presenta un dimorfismo sexual extremo (el macho es el doble de tamaño y tres veces más pesado que la hembra). Estos machos, en comparación con las hembras, tienen una

maduración retardada física y social, que aunque lleguen a la madurez sexual no se reproducen sino hasta muchos años más tarde, lo que sugiere que la competencia por las hembras es intensa y peligrosa (Miller, 2007).

Los machos también compiten indirectamente por las hembras, es decir, tienen conductas sexuales que no involucran contiendas físicas. Los cachalotes machos producen una serie de repeticiones de sonidos “metálicos” que pueden reflejar su tamaño y/o alejar a otros machos (Whitehead, 2003). Las ballenas jorobadas machos compiten intensamente produciendo redes de burbujas o canciones elaboradas y muy complejas en contenido y duración. Otros rorcuales también producen una serie de vocalizaciones, sin embargo no son cercanamente complejas como las canciones de la ballena jorobada (Mann *et al.*, 2000).

El tamaño corporal en los machos de la ballena jorobada, y posiblemente para la ballena franca austral y la ballena gris, permite tener posiciones dominantes en las zonas de reproducción (escolta principal de una hembra receptiva) (Miller, 2007).

Múltiples machos pueden cooperar para obtener acceso a hembras y mantener lejos a otros machos. Estas alianzas, comunes en *Tursiops*, se favorecen como estrategia reproductiva cuando aumentan el acceso a hembras, y un incremento en el éxito reproductivo individual se puede lograr mediante cópulas compartidas con muchas hembras a lo largo del tiempo (Mann *et al.*, 2000).

El número de parejas que tienen las hembras por temporada reproductiva varía entre especies de cetáceos. En especies donde las hembras tienen varias parejas por temporada hay cabida para la competencia espermática (Schaeff, 2007). Los apareamientos múltiples son comunes en los misticetos y en muchos delfínidos, en donde la selección debe favorecer a los machos que puedan producir grandes cantidades de semen, producción que se ve reflejada en el tamaño de los testículos y/o la longitud del pene, sugiriendo que la competencia espermática puede ser un factor determinante en el éxito reproductivo del macho.

En la ballena gris y en ballenas francas se han visto agregaciones de machos con hembras en zonas de reproducción y se ha reportado que ocurre apareamiento intenso en donde las hembras se aparean con varias parejas. Los testículos de estas especies son relativamente grandes en proporción a su tamaño corporal. Por el contrario, los machos de ballena jorobada tienen testículos y un pene más pequeños, y los machos pelean intensamente por las hembras de manera directa o indirecta mediante sus cantos (Berta *et al.*, 2015).

La elección del macho por la hembra es sutil, sin embargo, es un factor vital en la evolución del comportamiento y de las historias de vida en términos de selección sexual. Es posible que las hembras en los cetáceos escojan a sus parejas de formas diversas, siendo la elección y el sistema de apareamiento dos elementos cruciales en la evolución de la conducta masculina, por ejemplo, los machos de especies con promiscuidad intensa suelen escoltar a las hembras durante cierto periodo de tiempo maximizando así la probabilidad de paternidad (Mann *et al.*, 2000; Ralls & Mesnick, 2002; Wells *et al.*, 1999).

Las hembras invierten mucho en su descendencia, y dado que los machos sólo aportan sus genes, es ventajoso para las hembras que maximicen su oportunidad de aparearse con el macho de mayor calidad. Para ello, hay un gran número de caracteres conductuales, acústicos y físicos que pueden proporcionar a la hembra (y a otros machos): información sobre estado reproductivo y calidad (Miller, 2007). La conducta de las hembras sugiere que tienen algún tipo de control sobre qué macho se apareará con ellas. Asimismo llevan a cabo distintas estrategias para fomentar la competencia entre sus posibles parejas para aumentar las posibilidades de aparearse con aquél que resulte en una cría fuerte.

PLANTEAMIENTO Y OBJETIVOS

La evolución de los cetáceos ha sido objeto de un amplio interés científico y ha sido por muchos años un tema fuertemente debatido, existiendo controversias sobre la filogenia de algunos taxa. Por otra parte, en los últimos años ha crecido considerablemente el conocimiento de los cetáceos arcaicos que vivieron durante el Eoceno hace entre 55 y 35 millones de años, pero poco se conoce sobre el origen de los cetáceos modernos durante los cambios ambientales del Oligoceno hace entre 35 y 23 millones de años.

Una amplia investigación sobre la evolución de los cetáceos modernos se ha hecho con filogenias moleculares empleando diversos marcadores, principalmente de ADN mitocondrial (mtADN) (Árnason & Gullberg, 1996; Gatesy *et al.*, 1996; Milinkovitch *et al.*, 1994). En el estudio de las poblaciones animales típicamente se examinan marcadores genéticos neutrales de herencia uniparental, que brindan información histórica y demográfica de las poblaciones por género (mtADN para el examen de linajes maternos y marcadores del cromosoma Y para el examen de linajes paternos).

En este trabajo se analizan marcadores con ambos tipos de herencia: uniparental (el Citocromo *b* (*Cyt b*) como estimador de linajes maternos y el gen *SRY* de determinación sexual del cromosoma Y como estimador de linajes paternos) y biparental (intrón 1 de la Actina β (*ActInt1*) como estimador de linajes que incluye a ambos sexos). Los caracteres moleculares son adecuados para realizar inferencias filogenéticas, los modelos de evolución de estos caracteres, las diferentes historias selectivas de mtDNA y DNA nuclear (ncDNA), y los patrones de velocidad de las tasas de cambio permiten estimar edades de divergencia, así como inferir aspectos poblacionales de la historia de vida de los organismos tales como cambios en el tamaño efectivo poblacional (N_e). En este trabajo consideramos que el análisis de variaciones en el N_e de marcadores moleculares con distintos modos de herencia puede permitir inferencias en la evolución de algunos aspectos de la ecología poblacional.

Los estudios de evolución molecular han establecido que la historia evolutiva de las secuencias de ADN (mtADN y ncADN) es única y específica debido a una tasa diferencial de sustitución nucleotídica (Nei & Kumar, 2000), por lo que la evolución molecular de cada gen varía entre sí y varía entre linajes. Las tasas de sustitución están asociadas a la mutación y son influenciadas por la selección, pero también se encuentran estrechamente ligadas a procesos ecológicos poblacionales como pueden ser cambios en el N_e (que incluye proporción desigual de sexos y apareamiento no aleatorio) (Hatch *et al.*, 2006), y a aspectos de la historia de vida de las especies, como pueden ser la longevidad, tiempos generacionales y tasa metabólica entre otros (Martin & Palumbi, 1993). Se ha visto una variación considerable en las tasas de sustitución, siendo notablemente menor en los cetáceos con respecto a otros mamíferos, y la de los mysticetos más lenta que la de los odontocetos (Martin & Palumbi, 1992; Jackson *et al.*, 2009).

Los sistemas sociales de los cetáceos son complejos y se han analizado en una variedad de cetáceos, especialmente odontocetos. El origen de los cetáceos y su sociabilidad están marcados por una transición de una vida solitaria a una vida en grupo con relaciones sociales fuertes cuya estabilidad posiblemente esté basada en los beneficios socio-ecológicos de determinadas áreas y de determinados momentos (Gero *et al.*, 2015). Hay una diferencia interespecífica en cuanto la estructura y organización social que se refleja en el sistema de apareamiento.

Este trabajo contempla comparar los sistemas sociales en cetáceos a partir las tasas de sustitución de los marcadores moleculares previamente mencionados. Las tasas de sustitución, al reflejarse en la longitud de las ramas de los árboles, permiten trazar a través de las filogenias ciertas características sobre la ecología poblacional, modos e historia de vida de estos organismos.

Objetivo General

Contrastar las filogenias de las secuencias neutrales de ADN de herencia uni y biparental y examinar su cambio evolutivo en algunas especies de cetáceos, para inferir cambios evolutivos en la ecología poblacional.

Objetivos Particulares

1. Ampliar y analizar la base de datos existente en el Laboratorio de Mastozoología Marina de la Facultad de Ciencias de la UNAM de secuencias nucleotídicas del intrón 1 de la Actina β , el Citocromo b y el gen *SRY* de cetáceos.
2. Realizar y contrastar las filogenias moleculares con y sin reloj molecular de secuencias neutrales de ADN de herencia uni y biparental en cetáceos.
3. Inferir cambios de la ecología poblacional y sistema de apareamiento a partir del cambio en las proporciones de los marcadores en las ramas.
4. Plasmar las filogenias a un espacio gráfico que represente las proporciones de las tasas de evolución molecular de los marcadores en las ramas para poder visualizar los cambios.
5. Definir un índice ecológico con algunos parámetros de la historia de vida de los cetáceos que se pueda asociar a las tasas de cambio.
6. Realizar un mapeo de caracteres a lo largo de la filogenia multigénica y trazar los cambios.
7. Juntar información relevante al estudio sobre la biología de los cetáceos.

MATERIAL Y MÉTODO

Parte 1

1. Obtención de datos

Antes de este trabajo, la base de secuencias dedicadas a filogenias moleculares de los cetáceos del Laboratorio de Mastozoología Marina del Facultad de Ciencias de la UNAM (LMM-FC), contaba con secuencias de ADN de lactoalbúmina, la región control mitocondrial, el *Cyt b*, el gen *SRY* y el intrón 1 de la actina de varias especies de cetáceos y algunos artiodáctilos (32 y cinco especies, respectivamente). Esta base de datos se amplió con secuencias del *ActInt1*, *Cyt b* (región codificante), y el gen *SRY* (región codificante) mediante una búsqueda en el *National Center for Biotechnology Information-GenBank* (Benson *et al.*, 2008), disponible en la página <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/> (fecha de consulta: Junio, Julio y Agosto del 2014). Se lograron capturar secuencias de 82 especies de cetáceos (Tabla 2 del Anexo 1). Únicamente de 27 especies de cetáceos y tres de artiodáctilos se obtuvieron secuencias completas o casi completas de los marcadores *ActInt1* (biparental), *Cyt b* (materno) y *SRY* (paterno). La ficha biológica de estas 30 especies se encuentra en el Anexo 2.

Se juntó un total de 88,873 nucleótidos con representantes de las Balaenidae y Balaenopteridae entre los mysticetos así como las Familias Physteridae, Kogiidae, Monodontidae, Phocoenidae, Ziphiidae y Delphinidae entre los odontocetos. Las tres especies de artiodáctilos, pertenecientes a las Familias Bovidae, Camelidae y Suidae fueron empleadas como grupo externo. Las especies, y secuencias de *GenBank* finalmente utilizadas están listadas en la Tabla 8.

Tabla 8. Lista de las especies y secuencias analizadas. Longitud en pares de bases (pb).

Especie	Abreviatura	Longitud ActInt1	Fuente/N° acceso GB	Longitud Cyt b	Fuente/N° acceso GB	Longitud SRY	Fuente/N° acceso GB
<i>Megaptera novaeangliae</i>	Mnov	1346	LMM-FC*	1140	X75584.1	615	AB108513.2
<i>Balaenoptera physalus</i>	Bphy	1364	LMM-FC	1140	X61145.1	615	AB108512.2
<i>Balaenoptera musculus</i>	Bmus	1365	LMM-FC	1140	X72204.1	615	AB108511.2
<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	Bacu	1362	LMM-FC	1140	X75753.1	615	AB108509.2
<i>Balaenoptera bonaerensis</i>	Bbon	1365	LMM-FC	1140	X75581.1	615	AB108510.2
<i>Balaenoptera edeni</i>	Bede	1365	LMM-FC	1140	X75583.1	615	AB275393.1
<i>Eubalaena australis</i>	Eaus	1367	LMM-FC	1140	DQ095152.1	615	AB108514.2
<i>Tursiops truncatus</i>	Ttru	1336	LMM-FC	1140	X92526.1	606	AB108521.2
<i>Tursiops aduncus</i>	Tadu	1173	JF504731.1	1140	AF084091.1	606	AB275396.1
<i>Stenella longirostris</i>	Slon	943	EU121208.1	1140	X56292.1	606	AB275398.1
<i>Stenella coeruleoalba</i>	Scoe	920	AB610306.1	1140	AF084081.1	606	AB275397.1
<i>Delphinus delphis</i>	Ddel	1335	LMM-FC	1140	AF084084.1	606	AB108522.2
<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	Lobl	1119	LMM-FC	1140	AF084067.1	606	AB108523.2
<i>Grampus griseus</i>	Ggri	1344	EU121220.1	1140	AF084058.1	606	AB108524.2
<i>Peponocephala electra</i>	Pele	964	EU121217.1	1140	AF084053.1	606	AB108525.2
<i>Feresa attenuata</i>	Fatt	964	AB610312.1	1140	AF084052.1	606	AB275399.1
<i>Pseudorca crassidens</i>	Pcra	920	AB610313.1	1140	AF084057.1	606	AB275400.1
<i>Orcinus orca</i>	Oorc	920	LMM-FC	1140	X92528.1	606	AB108526.2
<i>Globicephala macrorhynchus</i>	Gmac	962	EU121215.1	1140	AF084054.1	606	AB108527.2
<i>Orcaella brevirostris</i>	Obre	964	EU121219.1	1140	X92527.1	606	AB108528.2
<i>Delphinapterus leucas</i>	Dleu	1331	LMM-FC	1140	X92531.1	606	AB108518.2
<i>Neophocaena phocaenoides</i>	Npho	908	AB610287.1	1140	AF334489.1	591	AB108520.2
<i>Phocoena phocoena</i>	Ppho	946	EU121226.1	1140	X92533.1	591	AB108519.2
<i>Ziphius cavirostris</i>	Zcav	1345	LMM-FC	1140	X92540.1	605	AB275395.1
<i>Kogia sima</i>	Ksim	1111	AB572015.1	1140	AF334482.1	651	AB108516.2
<i>Kogia breviceps</i>	Kbre	1348	LMM-FC	1140	X92542.1	651	AB275394.1
<i>Physeter macrocephalus</i>	Pmac	1715	LMM-FC	1140	X75589.1	588	AB108515.2
<i>Ovis aries</i>	Oari	1310	LMM-FC	1140	D84205.1	635	Z30265.1
<i>Vicugna pacos</i>	Vpac	1704	LMM-FC	1140	U06425.1	146	DQ862123.1
<i>Sus scrofa</i>	Sscr	1687	LMM-FC	1140	AF136554.1	623	AY842527.1
Total		36803		34200		17870	88873

*Secuencias generadas por el Laboratorio de Mastozoología Marina de la Facultad de Ciencias UNAM, la mayor parte reportadas al GenBank por Jackson *et al.* (2009).

2. Alineamiento de secuencias

Las secuencias de cada marcador se editaron por separado con el programa de edición *Biological Sequence Alignment Editor-BioEdit* (Hall, 2013), el cual utiliza el alineador múltiple ClustalW. Luego de un alineamiento múltiple que permitió huecos (*gaps*) de cualquier tamaño para minimizar su número, se introdujeron algunas modificaciones a mano que evidentemente aumentaron la parsimonia. Las secuencias de los marcadores ya alineadas se juntaron en un solo alineamiento multigénico al que se llamó *ClonactCtbSRY* el cual tiene una longitud de 4,176 caracteres por taxa, es decir, 125,280 caracteres en total. (Figura 5). Este alineamiento contiene muchos insertos grandes en *ActInt1* y no permitió hacer una reconstrucción filogenética bien resuelta y con buena determinación de parámetros de su modelo evolutivo.

Por ese motivo, en *ActInt1* y *SRY* se retiraron todos aquellos fragmentos de secuencias que contenían a pocas especies y que requerían de huecos en las demás. A este alineamiento reducido se llamó *RedactCtbSRY* (Figura 6). A este alineamiento lo constituyen 79,755 residuos identificados, 2 no identificados y 1,123 huecos, sumando un total de 2,696 caracteres por taxa, es decir, 80,880 caracteres en total.

3. Partición de datos

Para definir una partición de los datos mínima adecuada se utilizó el programa PartitionFinder 1.1.1 (Lanfear *et al.*, 2013). Con este programa por un lado se analizaron los marcadores moleculares por separado (*Cyt b* y *SRY*), y por otro se analizaron todos los marcadores juntos (*RedactCtbSRY*). Ambos análisis se realizaron bajo los parámetros indicados abajo. Téngase en cuenta que las secuencias *ActInt1* son una partición.

1. Longitud de ramas: no ligadas
2. Modelo evolutivo: todos (incluye al *raxml*, *mrBayes* y *beast*)
3. Método de selección: criterio de información bayesiano (BIC por sus siglas en inglés)

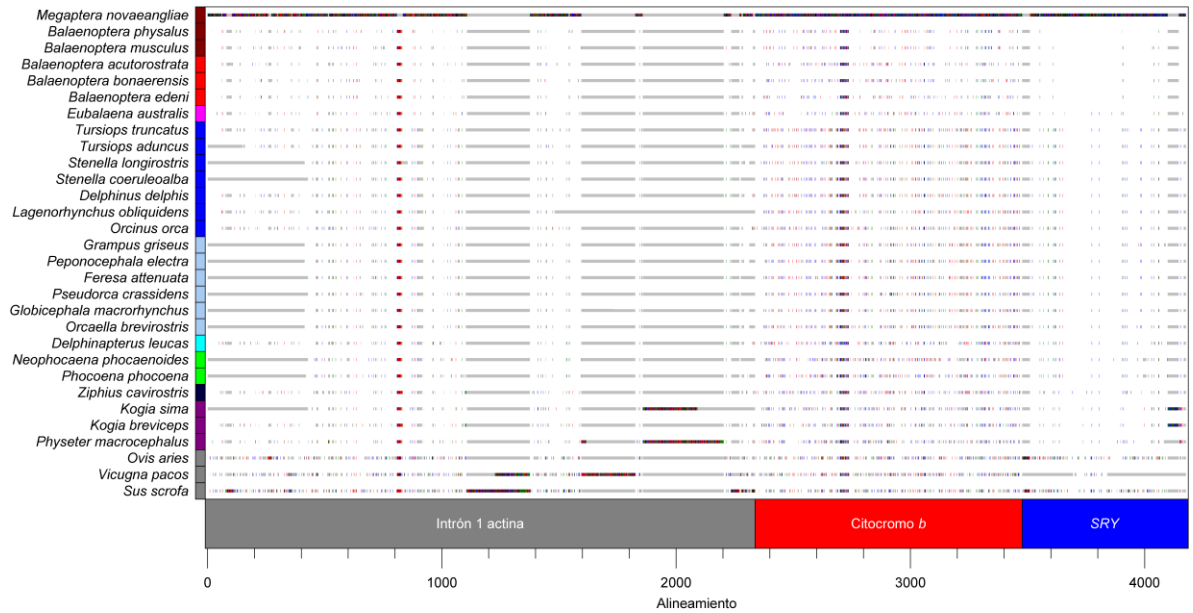


Fig. 5. Alineamiento ClonactCtbSRY. La imagen del alineamiento fue elaborada como una gráfica del programa SigmaPlot utilizando datos generados por el programa COLORAL2 el cual fue desarrollado por Luis Medrano González. La gráfica tiene el formato llamado Match-first en donde la primera secuencia o secuencia de referencia (Mnov), se indica completa con barras de color y en el resto de las secuencias se indican solamente los residuos diferentes a la referencia. Los colores que identifican a las especies en el eje de las ordenadas están agrupados en taxones y se mantienen en todo este trabajo. Código de las barras de las secuencias: verde: adenina; azul: citosina; rojo: timina; negro: guanina; gris: huecos o bases indeterminadas. Los huecos se indican todos.

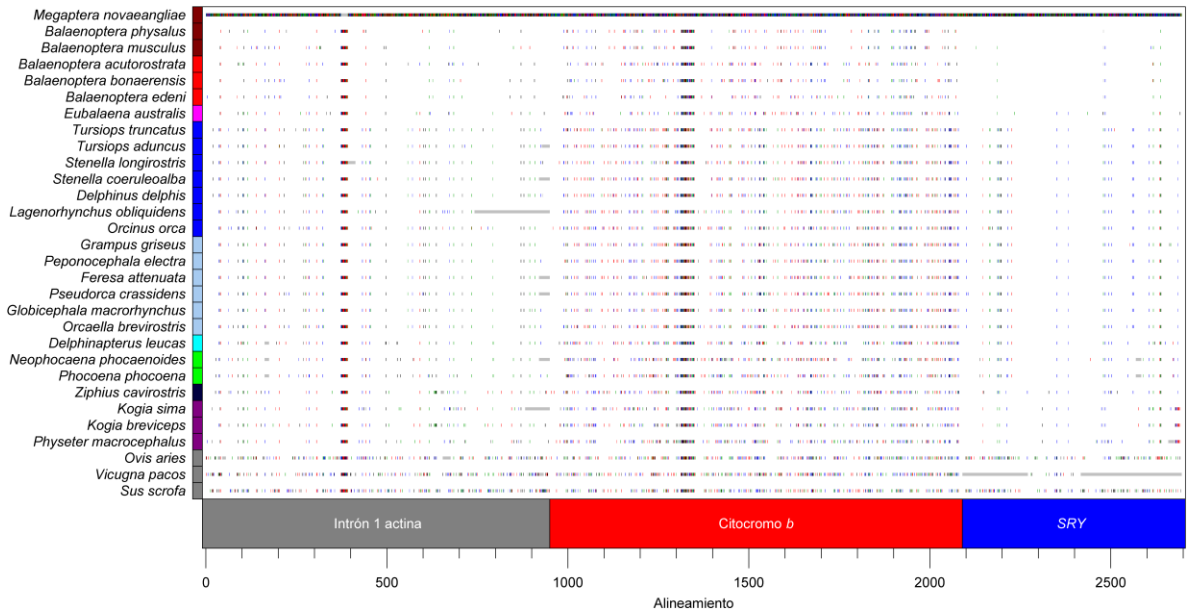


Fig. 6. Alineamiento RedactCtbSRY. Código de las barras de las secuencias: verde: adenina; azul: citosina; rojo: timina; negro: guanina; gris: huecos o bases indeterminadas. Los huecos se indican todos.

El análisis de las particiones de datos se muestra resumido en la Tabla 9. El análisis completo se encuentra en el Anexo 3. Los resultados individuales del *Cyt b* y del *SRY* son congruentes con los resultados del alineamiento multigénico, en donde el *Cyt b* se separa

por posición de codón en dos particiones y para el *SRY*, aunque sea un marcador codificante, el mejor modelo de partición de sus datos es en una sola partición.

Tabla 9. Resumen del análisis de PartitionFinder. Se muestran únicamente las mejores dos particiones por posición en los condones del ADN.

Marcador/Secuencia	Partición	BIC	InL
<i>Cyt b</i>	(Cytb1, Cytb2) (Cytb3)	-9000.49411	18894.9137
	(Cytb1, Cytb2, Cytb3)	-9638.03327	19733.5875
<i>SRY</i>	(SRY1, SRY2, SRY3)	-2192.36549	4784.25968
	(SRY1,SRY3) (SRY2)	-2178.04577	5122.40068
<i>RedactCtbSRY</i>	(ActInt1) (Cytb1, Cytb2) (Cytb3) (SRY1,SRY2,SRY3)	-15610.6625	33235.7038
	(ActInt1) (Cytb1,Cytb2) (Cytb3) (SRY1,SRY2)(SRY3)	-15607.2988	33655.5507

Abreviaturas: BIC: criterio de información bayesiano; InL: logaritmo de verosimilitud.

4. Construcción filogenética con MrBayes

Tres construcciones filogenéticas de *RedactCtbSRY* se realizaron con métodos bayesianos mediante el programa MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.*, 2011), a las que se les llamaron *RedactCtbSRY_1*, *RedactCtbSRY_2* y *RedactCtbSRY_3*. En estas construcciones se probaron las particiones máxima y mínima de los datos junto con la más adecuada según PartitionFinder (Tabla 10).

Tabla 10. Particiones empleadas para cada construcción filogenética empleada con MrBayes 3.2.

Construcción filogenética	Aproximación	Particiones
<i>RedactCtbSRY_1</i>	Máxima	(ActInt1) (Cytb1) (Cytb2) (Cytb3) (SRY1) (SRY2) (SRY3)
<i>RedactCtbSRY_2</i>	Mínima	(ActInt1) (Cytb) (SRY)
<i>RedactCtbSRY_3</i>	Óptima según PartitionFinder	(ActInt1) (Cytb1,Cytb2) (Cytb3) (SRY)

Las construcciones se numeraron en el orden en que se hicieron. El modelo evolutivo empleado fue el GTR (*General Time Reversible*) de 6 tasas obtenido con PartitionFinder. Las corridas MCMC se realizaron aleatoriamente desde el principio: 38 y 35 millones de generaciones se emplearon para *RedactCtbSRY_2* y *RedactCtbSRY_3*, respectivamente. Ocho cadenas independientes de MCMC fueron empleadas a una temperatura de 0.01, con una frecuencia de muestreo cada 1000 generaciones. La fracción de árboles iniciales descartados (*burn-in*) fue de 25%.

En la Tabla 11 se indican los parámetros de las construcciones filogenéticas incluyendo los valores de convergencia (*Average Standard Deviation of Split Frequencies*).y de verosimilitud (*log-Likelihood* o InL). RedactCtbSRY_1 no mostró convergencia luego de 35 millones de generaciones, y al tener asimismo valores bajos de verosimilitud, se descartó para reiniciar otras búsquedas con valores menores de temperatura. El valor de convergencia de RedactCtbSRY_3 es un poco mayor al deseado máximo de 0.01, pero los valores de verosimilitud en este caso son altos. En esta construcción el valor de verosimilitud oscilaba entre valores cercanos a la convergencia durante la parte final del análisis, lo que significa que es factible que en el espacio muestreado por las cadenas MCMC existan varios valores de parámetros adecuados en el espacio muestreado que estén siendo reconocidos por las cadenas. Por ello, el análisis se detuvo en 35 millones de generaciones.

Tabla 11. Parámetros de las construcciones filogenéticas empleadas con MrBayes 3.2.*

Construcción filogenética	Car	Gen (E 10 ⁶)	Cadenas	Temp	Frec de muestreo	de Burn-in	Convergencia (ASDSF)	InL Run1	InL Run2
RedactCtbSRY_1	2696	35	4	0.5	10000	0.25	0.089769	-19764.134	-19782.245
RedactCtbSRY_2	2696	38	8	0.01	1000	0.25	0.009863	-16287.01	-16274.91
RedactCtbSRY_3	2696	35	8	0.01	1000	0.25	0.041174	-15716.87	-15714.13

*Abreviaturas: Car: caracteres; Gen: generaciones; Temp: temperatura; Frec. de muestreo: frecuencia de muestreo; Burn-in: fracción de árboles iniciales descartados; ASDSF (*Average Standard Deviation of Split Frequencies*); InL Run1: logaritmo de verosimilitud de la corrida 1; InL Run2: logaritmo de verosimilitud de la corrida 2.

5. Construcción filogenética con tiempo calibrado

Otra reconstrucción filogenética de RedactCtbSRY se hizo con el método bayesiano implementado en BEAST 1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012), y en el cual se identificaron tres particiones primarias (una por cada marcador) y la subpartición de *Cyt b* como (Cytb1-Cytb2) (Cytb3) de acuerdo con PartitionFinder. Los modelos empleados fueron el GTR de 6 tasas para las particiones (ActInt1) y (SRY), y el GTR G+I (*Gamma + Invariant Sites*) de 6 tasas para la partición del *Cyt b*. Las edades de divergencia se estimaron para 11 nodos utilizando un reloj no correlacionado log-normal. Se realizaron 60 millones de generaciones con una frecuencia de muestro de un árbol cada 10 000 generaciones y se restringió la edad del clado *Cetacea* a 34 millones de años. Para el árbol final se usó un *burn-in* conservador de 50%.

Los resultados se visualizaron y analizaron con Tracer 1.6.0 (Rambaut *et al.*, 2013) y TreeAnnotator 1.8.2 (Rambaut & Drummond, 2015).

5.1. Calibración del reloj molecular

El reloj molecular se ajustó para estimar edades de divergencia para distintos nodos a partir de datos publicados. Se calibró como lo muestra la Tabla 12 bajo una distribución normal y una desviación estándar calculada para un intervalo de confianza del 99% (37).

6. Construcción del Gran Consenso

MrBayes 3.2 da como resultado un árbol consenso por cada partición, de modo que para la construcción RedactCtbSRY_2 hay tres árboles consenso que representan a ActInt1, *Cyt b* y *SRY*, y para la construcción RedactCtbSRY_3 hay cuatro árboles consenso que representan a ActInt1, *Cyt b1-Cyt b2*, *Cyt b3* y *SRY*. Estos árboles consenso en cada construcción son topológicamente iguales, y difieren únicamente en la longitud de las ramas. La construcción del Gran Consenso consiste en representar en un solo árbol filogenético los árboles de cada partición. Por lo tanto, para la construcción filogenética de RedactCtbSRY_2 se construyó el *GranConsenso_2* en donde se representan los árboles relativos de las tres particiones empleadas, con los colores gris para el ActInt1, rojo para el *Cyt b* y azul para el *SRY*. El árbol de cada partición está normalizado a una longitud total de 1, por lo que el valor de la longitud total del GranConsenso_2 es igual a 3.

Para la reconstrucción filogenética de RedactCtbSRY_3 se armó el *GranConsenso_3*, en donde se representan los árboles relativos de las cuatro particiones empleadas con los colores gris para el ActInt1, rojo para el *Cyt b1-Cyt b2*, café para el *Cyt b3* y azul para el *SRY*. La longitud total del *GranConsenso_3* por lo tanto, es igual a 4. Ambos Grandes Consensos se construyeron como archivos de texto, que posteriormente se editaron con FigTree 1.4.2 (Rambaut, 2014). La construcción detallada de los Grandes Consensos se encuentra en el Anexo 4.

Tabla 12. Edades en millones de años (Ma) con los que se calibró el reloj molecular para el análisis de BEAST.

Grupo	Límite alto (Ma)	Valor inicial (media) (Ma)	Límite bajo (Ma)	Desviación estándar	Referencia
Cetacea	40	34	27	1.67	McGowen <i>et al.</i> , 2014. Nikaido <i>et al.</i> , 2001.
Mysticeti	32	29	27	0.83	Fordyce, 2002. Gatesy <i>et al.</i> , 2013. Jackson <i>et al.</i> , 2009. McGowen <i>et al.</i> , 2014.
Balaenopteridae	22	16	10	2	Gatesy <i>et al.</i> , 2013. Jackson <i>et al.</i> , 2009. McGowen <i>et al.</i> , 2014. Miller, 2007. Nikaido <i>et al.</i> , 2001.
Odontoceti	39	34	30	1.5	Nikaido <i>et al.</i> , 2001. McGowen <i>et al.</i> , 2014. Gatesy <i>et al.</i> , 2013. Jackson <i>et al.</i> , 2009.
Physeteroidea	32	24	16	2.67	Gatesy <i>et al.</i> , 2013. McGowen <i>et al.</i> , 2014. Miller, 2007.
Delphinoidea + Zcav	36	31	26	1.67	Gatesy <i>et al.</i> , 2013. McGowen <i>et al.</i> , 2014.
Delphinoidea	24	19	14	1.67	Gatesy <i>et al.</i> , 2013. McGowen <i>et al.</i> , 2014. Nikaido <i>et al.</i> , 2001.
Monodontoidea	20	14.5	9	1.83	Gatesy <i>et al.</i> , 2013. McGowen <i>et al.</i> , 2014. Nikaido <i>et al.</i> , 2001.
Phocoenidae	11.5	8.5	5.5	1	Gatesy <i>et al.</i> , 2013. McGowen <i>et al.</i> , 2014.
Delphinidae	13	10	7.5	0.92	Gatesy <i>et al.</i> , 2013. McGowen <i>et al.</i> , 2014.
Delphininae	5	3.7	2.5	0.42	Gatesy <i>et al.</i> , 2013. McGowen <i>et al.</i> , 2014.

Parte 2

1. Análisis de trayectorias ecológicas en la filogenia

Este análisis se realizó con tres conjuntos de datos:

1. Trayectorias de la construcción filogenética RedactCtbSRY_2 (datos sin reloj molecular)
2. Trayectorias de la construcción filogenética RedactCtbSRY_3 (datos sin reloj molecular)
3. Trayectorias de la construcción filogenética RedactCtbSRY en BEAST (datos reloj molecular).

1.1 Análisis de trayectorias para las construcciones filogenéticas de MrBayes

Buscamos inferir cambios en la ecología poblacional, sistema de apareamiento y/o estructura social de los cetáceos a partir de cómo son las proporciones de cambio de los marcadores empleados (biparental, materno y paterno) en la longitud de las ramas de los árboles. Para esto, en una base de datos se examinaron las longitudes de los tres marcadores moleculares en las distintas ramas que componen los árboles GranConsenso_2 y GranConsenso_3. Para cada rama del árbol Gran Consenso de cada filogenia, se determinaron dos cantidades *ad hoc*:

$$\log(rLT/Ln) \quad (6)$$

$$(Lm - Ly)/Ln \quad (7)$$

En donde \log es el \ln , rLT es la longitud promedio de los tres marcadores normalizada a uno y acumulada desde la raíz del árbol hasta la rama en examen, Ln (Longitud nuclear) es la longitud acumulada también normalizada a uno del ActInt1, Lm (Longitud

mitocondrial) es la longitud también acumulada y normalizada de la rama *Cyt b* y L_y (Longitud Y) es la longitud acumulada y normalizada del árbol *SRY*.

La cantidad $\log(L_rT / L_n)$ (Fórmula 6) en su valor cero indica que la cantidad acumulada y normalizada de cambio nuclear es igual a la cantidad correspondiente de cambio en los tres marcadores. El valor positivo de esta cantidad indica que L_n es menor comparado a L_m y L_y lo cual se puede interpretar como una población con flujo génico amplio, que denominamos aquí panmixia o dispersión. Consecuentemente, el valor negativo indica subdivisión poblacional general, la cual puede deberse a alguna forma de estructura social.

La cantidad $(L_m - L_y) / L_n$ (Fórmula 7) en el valor cero indica que el cambio evolutivo en los marcadores de herencia materna y paterna son iguales. Cuando el valor es positivo significa que L_m es mayor a L_y y se interpreta como una subdivisión en la población de hembras y que en general se puede conceptualizar como algún grado y forma de estructura social materna. En consecuencia, los valores negativos indican mayor cantidad de cambio evolutivo en el marcador paterno lo cual es indicativo de poliginia (N_e chico del marcador *SRY*).

Con estas dos cantidades se construyó una gráfica que denominamos Espacio de Evolución y Ecología Poblacional (EEEP). Se graficó la cantidad $\log(rLT/L_n)$ en el eje X y la cantidad $(L_m - L_y) / L_n$ en el eje Y (Figura 7). Posteriormente las filogenias se trazaron en el EEEP como indicador de 1) fragmentación poblacional, 2) estructura materna, 3) poliginia y 4) sociabilidad, que puedan estar asociados a machos, hembras o ambos.

La filogenia polarizada con los cambios acumulados en los 3 marcadores trazados en el EEEP se denomina Mapa de Evolución y Ecología Poblacional (MEEP). Finalmente, a los trayectos acumulados de cada rama a lo largo del árbol filogenético trazados en el EEEP se les llamó Trayectorias de Evolución y Ecología Poblacional, o simplemente *trayectorias*.

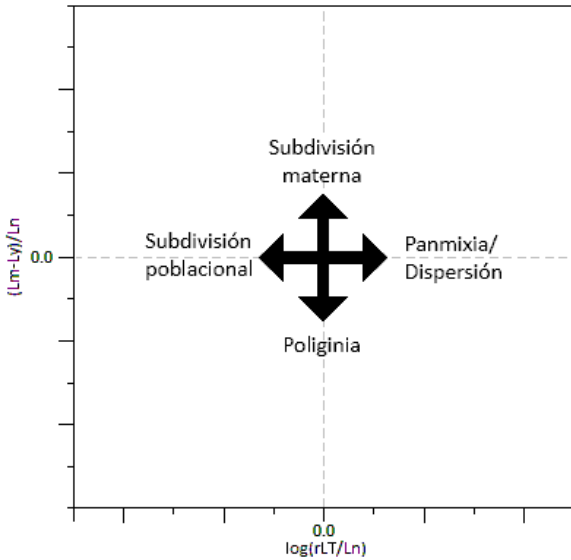


Fig. 7. Espacio de Evolución y Ecología Poblacional (EEEEP). Lm: longitud normalizada y acumulada mitocondrial; Ly: longitud normalizada y acumulada del gen SRY; Ln: longitud normalizada y acumulada nuclear; rLT: longitud promedio normalizada acumulada de las tres particiones. Las posiciones y direcciones de las trayectorias indican los cambios interpretados de ecología poblacional en la filogenia.

El análisis detallado sobre el cálculo de las cantidades y la construcción de las trayectorias se encuentra en el Anexo 5. La filogenia mapeada como trayectorias en el EEEP es un reflejo de las tasas de cambio de cada marcador en cada linaje y por lo tanto, puede reflejar algunos aspectos de la ecología poblacional y modos de vida, de los cetáceos en este caso.

Las trayectorias en los MEEP's tienen direcciones y se proyectan hacia diferentes lados en el mapa. La relación entre la actina y la longitud total ($\log(rLT/Ln)$, eje X) establece la importancia y la magnitud que tiene este marcador nuclear en la estructura poblacional. Dicha relación, si es positiva, implica que la trayectoria se proyecta hacia la parte derecha del mapa (Figura 8, región gris claro) y figura una población panmítica y/o extensa y con flujo génico. Por el otro lado, si la relación es negativa (Figura 9, sección gris oscuro) es indicación de que la trayectoria se proyecta a la izquierda debido a que la rama nuclear es larga y hay una subdivisión y una estructura poblacional asociada a ambos sexos (por ser la actina un marcador heredado biparentalmente).

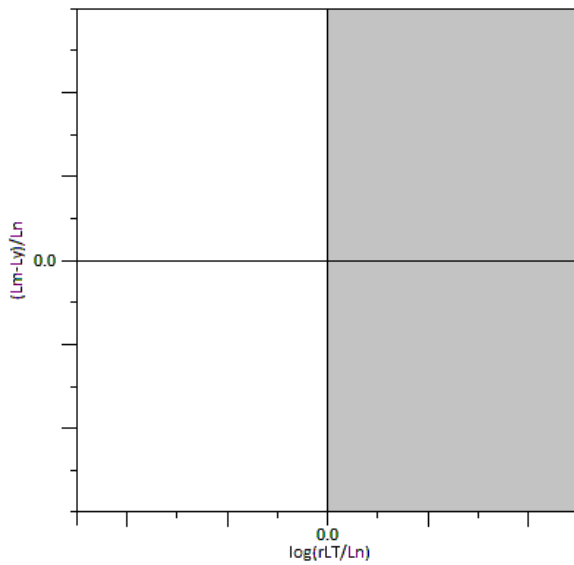


Fig 8. EEEP, valor $\log(rLT/Ln)$ positivo que implica la parte derecha del espacio (gris claro). Las trayectorias positivas estarían en este lugar del mapa (Dispersión/Panmixia).

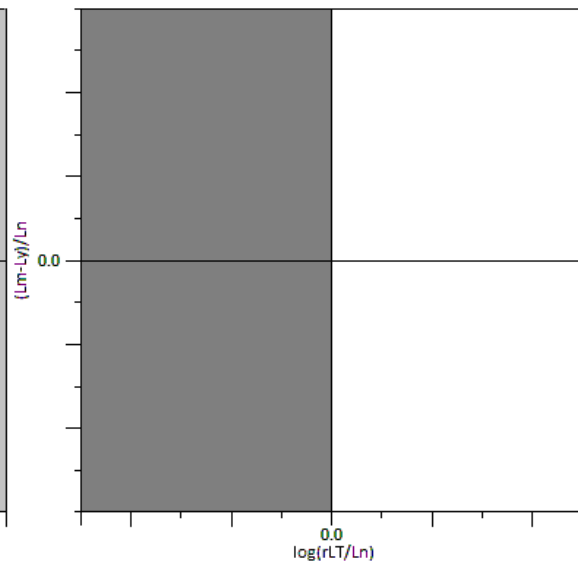


Fig. 9. EEEP, valor $\log(rLT/Ln)$ negativa que implica la parte izquierda del espacio (gris oscuro). Las trayectorias negativas estarían en este lugar del mapa (Fragmentación poblacional asociada a ambos sexos).

La relación entre el marcador materno y el marcador paterno, dada por la cantidad $(Lm-Ly)/Ln$ (eje Y), establece una diferencia entre marcadores y representa qué tan grandes son las ramas mitocondriales con respecto a las ramas del gen *SRY*. Si esta relación es positiva (Figura 10, región roja) significa que 1) la trayectoria tiende hacia arriba, 2) el marcador mitocondrial tiene una mayor proporción de cambio molecular que el marcador paterno, y 3) es evidencia de una estructura poblacional asociada a hembras (estructura materna).

La región azul de la Figura 11 representan las trayectorias que tienden a bajar e indica que en las proporciones de estos marcadores, la longitud del *SRY* es mayor a la del *Cyt b* y la relación $(Lm-Ly)/Ln$ tiene un valor negativa. Estos valores negativos por lo tanto indican un sistema de apareamiento, que se refleje en tasas de cambio altas del gen *SRY* (ramas largas), es decir, poliginia.

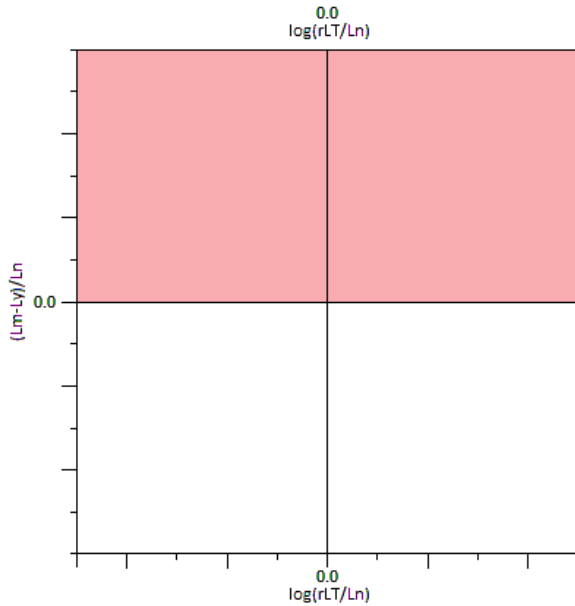


Fig. 10. EEEP, valor $(Lm-Ly)/Ln$ positivo que implica la parte superior del espacio. Las trayectorias positivas estarían en este lugar del mapa (subdivisión/estructura materna).

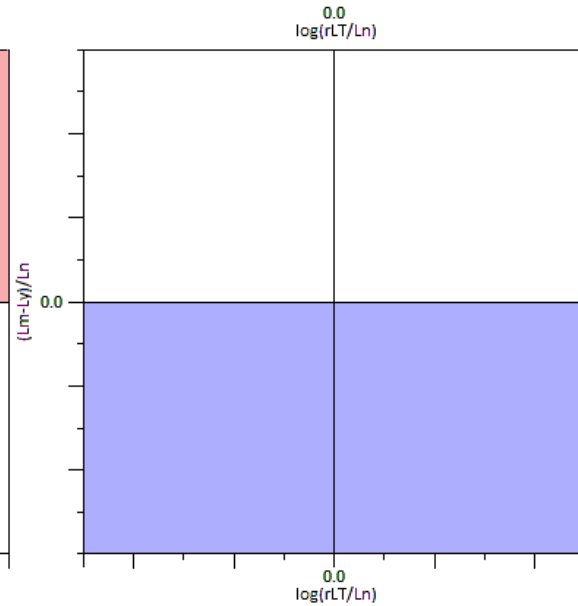


Fig. 11. EEEP, valor $(Lm-Ly)/Ln$ negativo que implica la parte inferior del espacio. Las trayectorias negativas estarían en este lugar del mapa (poliginia).

Las trayectorias se graficaron y editaron con SigmaPlot 10.0 (Systat Software Inc., 2006). Para cada construcción filogenética se realizaron 6 MEEPs distintos para la mejor representación y examen de los resultados, éstos son: 1) Un MEEP envolvente de toda la filogenia, 2) uno con sólo los cetáceos, 3) uno con los mysticetos, 4) uno con los fiseteroideos, un zífido y los monodontoideos, 5) uno con los delfininos, orca y delfín de costados blancos y 6) uno con los globicefalinos.

1.2 Análisis de trayectorias para la construcción filogenética de BEAST

Para considerar el tiempo de la filogenia e incorporar un reloj molecular, se construyó un EEEP determinado por las siguientes cantidades *ad hoc*:

$$1/Rn \quad (8)$$

R_n (tasa nuclear) es la tasa de mutación absoluto de ActInt1 en pb/millón de años, es una tasa absoluta. $1/R_n$ es entonces el tiempo medio en el que toda la secuencia sería sustituida; a este tiempo se le llama *periodo evolutivo* (Wilson *et al.*, 1977). En el supuesto de que el régimen de selección sobre la secuencia ActInt1 es constante en la filogenia, las variaciones en la tasa R_n se interpretan como efectos en N_e .

R_m es la tasa relativa mitocondrial, esto es, la longitud de la rama normalizada a uno para todo el árbol del *Cyt b* por millón de años. Esta normalización se hace para poder comparar con la tasa respectiva de *SRY* (R_y), sin influencia de diferencias en el reloj molecular absoluto de los dos marcadores. La cantidad $R_m - R_y$ (MA^{-1}), al igual que la cantidad $(L_m - L_y)/L_n$; en valor cero indica que el cambio evolutivo en los marcadores de herencia materna y paterna son iguales. Cuando el valor es positivo significa que L_m es mayor a L_y y se interpreta como un efecto de subdivisión poblacional de las hembras. En consecuencia, los valores negativos indican mayor cantidad de cambio evolutivo en el marcador paterno lo cual es indicativo de poliginia. El EEEP en este caso (Figura 12) está construido con $1/R_n$ (MA/pb) en el eje X y la cantidad $R_m - R_y$ (MA^{-1}) en el eje Y .

Las trayectorias se graficaron y editaron con SigmaPlot 10.0 (Systat Software Inc., 2006) y para esta construcción filogenética se hicieron también los 6 MEEPs indicados arriba. El análisis detallado se encuentra en el Anexo 6.

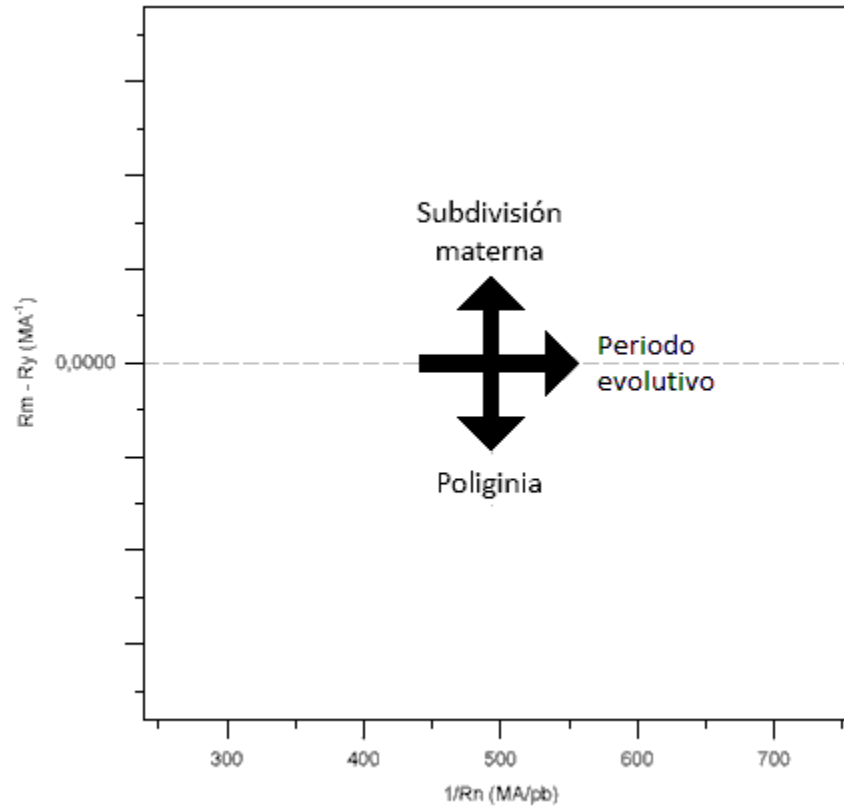


Fig. 12. EEEP con reloj molecular. Este espacio se definió *ad hoc* para tener la misma visualización que el EEEP sin reloj molecular. Rm: Tasa mitocondrial relativa; Ry: Tasa *SRY* relativa; Rn: Tasa absoluta de ActInt1; MA: millón de años; pb: pares de bases.

Parte 3

1. Análisis ecológico evolutivo

1.1. Índice ecológico de las especies Se colectó información sobre distintos parámetros poblacionales y de historia de vida de las especies del estudio. Estos son el tamaño corporal, la edad de madurez sexual de las hembras y la abundancia histórica. A partir de esta información se calculó un índice ecológico (SpeR) para cada especie, con el fin de asociar este valor con las tasas de cambio molecular. El SpeR se definió como:

$$SpeR = \frac{1}{(rTC)(rEMSF)(rAH)} \quad (10)$$

En donde rTC es el tamaño corporal relativo (normalizado a uno con el más grande), rEMSF es la edad de madurez sexual femenina relativa (normalizada a uno con el más grande) y rAH es la abundancia histórica relativa (normalizada a uno con el más grande). SpeR es hipotéticamente paralelo a la tasa de cambio evolutivo molecular. En la Tabla 13 están los parámetros para cada especie y su valor SpeR.

1.2. Mapeo de caracteres

El árbol filogenético con tiempo calibrado obtenido con BEAST se usó de base para mapear distintos parámetros como caracteres y para poder observar los cambios que han ocurrido en el tiempo entre los linajes.

Los caracteres son de naturaleza continua, de modo que para trazar los cambios a lo largo del árbol filogenético se le asignó a cada uno de los caracteres un estado correspondiente de tipo discreto. Dicho estado de carácter es un valor que va de cero a cinco (menos al sistema de apareamiento) (Tabla 14). Este valor se calculó de manera general mediante un ajuste logarítmico de los valores iniciales, y posteriormente redondeando a una cifra. El análisis completo se encuentra en el Anexo 7.

Tabla 13. Tabla de parámetros con los que se calculó el índice SpeR. (Cerchio, S. 2003; Mann, et al., 2000; Miller, 2007).*

Especie	Tamaño corporal (toneladas)	Edad sexual (TC) (EMSF) (años)	madurez femenina	Abundancia histórica (AH) (E 10 ⁶)	rTC	rEMSF	log rAH	SpeR	Sistema de Apareamiento
Mnov	40.00	6		0.23	0.27	0.40	0.60	15.73	Poliginia
Bphy	80.00	11		0.76	0.53	0.73	0.65	3.91	¿Monogamia?
Bmus	150.00	10		0.34	1.00	0.67	0.61	2.44	ND*
Bacu	10.00	8		0.26	0.07	0.53	0.60	46.77	ND*
Bbon	10.00	7.5		0.38	0.07	0.50	0.62	48.40	Poligamia/Poliandria
Bede	20.00	11		0.15	0.13	0.73	0.57	17.82	ND*
Eaus	49.00	10		0.09	0.33	0.67	0.55	08.37	Poliginia
Ttru	0.300	10		0.21	0.002	0.67	0.67	1125	Poliginia/Promiscuidad
Tadu	0.230	10		ND*	0.001	0.67	0.56	1761	Poliginia/Promiscuidad
Slon	0.065	6.5		2.63	0.0004	0.43	0.71	7466	Promiscuidad
Scoe	0.155	10		ND*	0.001	0.67	0.56	2613	Promiscuidad
Ddel	0.200	6.5		7.2	0.001	0.43	0.76	2272	Promiscuidad
Lobl	0.175	10		1.0	0.001	0.67	0.67	1929	Poliginia
Ggri	0.400	7		ND*	0.002	0.47	0.56	1446	ND*
Pele	0.228	7		ND*	0.001	0.47	0.56	2538	ND*
Fatt	0.150	4		0.05	0.001	0.27	0.52	7182	ND*
Pcra	1.700	12		0.02	0.01	0.80	0.47	234.5	¿Promiscuidad?
Oorc	8.000	15		0.04	0.05	1.00	0.51	36.54	Poliginia/Promiscuidad
Gmac	2.000	10		0.06	0.01	0.67	0.53	213.1	¿Poliginia?
Obre	0.124	5		ND*	0.008	0.33	0.44	8165	¿Poligamia?
Dleu	1.500	7		0.17	0.01	0.47	0.58	368.7	¿Poligamia?
Npho	0.045	5.5		ND*	0.003	0.37	0.44	20455	ND*
Ppho	0.060	4.5		0.58	0.004	0.30	0.64	13018	ND*
Zcav	3.000	7		ND*	0.02	0.47	0.44	241.1	ND*
Ksim	0.200	4		ND*	0.001	0.27	0.44	6328	ND*
Kbre	0.363	5		ND*	0.002	0.33	0.44	2789	ND*
Pmac	45.00	11		1.1	0.30	0.73	0.67	06.77	Poliginia
Oari	0.2	1		1078.2	0.001	0.06	1	11250	Poliginia artificial
Vpac	0.065	1.5		0.35	0.0004	0.10	0.61	37598	Poliginia
Sscr	0.17	0.5		1000.0	0.001	0.03	0.99	26567	Poliginia

*Abreviaturas: ND: no hay datos; rTC: tamaño corporal relativo; EMSF: edad de madurez sexual femenina relativa; log rAH: logaritmo de la abundancia histórica relativa. Nótese que no hay datos para la AH de algunas especies. Por lo tanto en la rHA se ponen los valores con logaritmo para amortiguar el error de un valor supuesto.

Los caracteres de estado son seis categorías que describen ordenadamente el incremento del carácter, es decir, el incremento del tamaño, la edad de madurez sexual, la abundancia y el índice ecológico, de modo que en la categoría cero están los animales

más pequeños, que se reproducen rápido, de poblaciones pequeñas e índice ecológico chico. Y en la categoría cinco están los animales grandes, de reproducción retardada, poblaciones grandes e índice ecológico grande.

Al sistema de apareamiento se le asignó un código de una letra como estado de carácter de tipo discreto.

Tabla 14. Caracteres que se mapearon en la filogenia molecular.

Caracter	Estado de caracter
Tamaño corporal (TC)	0, 1, 2, 3, 4, 5
Edad de madurez sexual femenina (EMSF)	0, 1, 2, 3, 4, 5
Abundancia histórica (AH)	0, 1, 2, 3, 4, 5
SpeR (Índice ecológico)	0, 1, 2, 3, 4, 5
Sistema de apareamiento	Poliginia: P Monogamia: M Indeterminado: I Poligamia: R Promiscuidad: Q

El mapeo de caracteres se realizó con MacClade 4.0 (Maddison & Maddison, 2011). Al programa se le indicó que rastreara todos los cambios (no ambiguos) posibles.

1.3. Análisis ecológico-evolutivo

En este análisis se graficaron los valores de longitud relativa acumulada (SpL) de cada especie con respecto al SpeR y otros parámetros para examinar si hay alguna asociación entre los rasgos de la ecología poblacional actual con los rasgos de evolución molecular. El SpL se refiere a la longitud relativa acumulada de todas las especies, es decir, la suma de todas ramas del árbol desde su raíz hasta un taxón terminal.

Tres gráficas fueron realizadas. En cada una de ellas están representados los tres conjuntos de datos de este trabajo con diferentes colores: RedactCtbSRY_2 (azul), RedactCtbSRY_3 (rojo), y BEAST (negro). Estas gráficas son:

- Gráfica Tamaño Corporal y Longitud de Ramas: tamaño corporal vs SpL
- Gráfica Índice Ecológico y Longitud de Ramas: SpeR vs SpL
- Gráfica Cantidad y Longitud de Ramas: número de ramas por taxa vs SpL

Esta última gráfica pretende examinar si el muestreo de las ramas y/o procesos de radiación pueden afectar la estimación de las longitudes de rama. Todas las gráficas se construyeron con SigmaPlot 10.0 (Systat Software, Inc., 2006) y se les realizó una regresión lineal simple con una confianza del 99%. El análisis detallado se encuentra en el Anexo 7.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Parte 1

1. Filogenias moleculares

1.1. Resultados de las construcciones filogenéticas

De las tres construcciones filogenéticas (RedactCtbSRY_2, RedactCtbSRY_3 y RedactCtbSRY_BEAST) se obtuvo un total de ocho árboles absolutos. Tres y cuatro árboles consenso (topológicamente iguales) se obtuvieron con MrBayes 3.2 para las construcciones RedactCtbSRY_2 y RedactCtbSRY_3, respectivamente, que representan las particiones empleadas en las construcciones filogenéticas. Un solo árbol consenso se obtuvo a partir de la construcción filogenética empleada con BEAST. Sin embargo, en estos resultados se presentan 10 árboles filogenéticos (nueve árboles a partir de las construcciones filogenéticas realizadas con MrBayes 3.2 y un árbol filogenético de la construcción de BEAST) (Tabla 14). De los nueve árboles, siete son construcciones relativas como indicadores de proporciones y dos árboles son Gran Consenso.

1.1.1. Árboles RedactCtbSRY_2: La Tabla 15 muestra la longitud total de los árboles consenso absolutos, así como la longitud total del análisis bayesiano RedactCtbSRY_2. El análisis estadístico y los valores de los parámetros de esta construcción filogenética están enlistados en la Tabla 3 del Anexo 1. La filogenia resultante de este análisis tiene altos valores de muestreo efectivo (ESS) y valores de convergencia (PSRF) muy cercanos a 1.

La Figura 13 muestra la construcción filogenética de RedactCtbSRY_2. Los tres árboles presentes en la figura representan por color a las particiones empleadas. Estos árboles son relativos y topológicamente iguales. En éstos se puede fácilmente apreciar la diferencia entre tasas de cambio de cada marcador y de cada especie. La Figura 14 muestra la construcción del Gran Consenso de este análisis realizada a partir de los árboles relativos,

por lo que su longitud es igual a tres. En este árbol se puede distinguir la proporción que cada marcador tiene en cada rama de la filogenia multigénica (por ser una construcción total relativa). Es evidente que el marcador mitocondrial tiene tasas de cambio mucho más elevadas que los marcadores nucleares: tiene los valores de longitud absoluta (y relativa) más grandes y por lo tanto ramas largas (árbol rojo) (Tabla 15, Figura 14).

Tabla 14. Árboles filogenéticos por cada construcción que se presentan en los resultados.

Construcción	Árboles	Tipo de árbol*	Topología**	Figura
RedactCtbSRY_2	ActInt1Int1	Relativo (longitud = 1)	Topología 1	Fig. 8. Árbol gris
	<i>Cyt b</i>	Relativo (longitud = 1)	Topología 1	Fig. 8. Árbol rojo
	<i>SRY</i>	Relativo (longitud = 1)	Topología 1	Fig. 8. Árbol azul
	GranConsenso_2	Total relativo (longitud = 3)	Topología 1	Fig. 9.
RedactCtbSRY_3	ActInt1Int1	Relativo (longitud = 1)	Topología 2	Fig. 10. Árbol gris
	Cytb1-Cytb2	Relativo (longitud = 1)	Topología 2	Fig. 10. Árbol rojo
	Cytb3	Relativo (longitud = 1)	Topología 2	Fig. 10. Árbol café
	<i>SRY</i>	Relativo (longitud = 1)	Topología 2	Fig. 10. Árbol azul
	GranConsenso_3	Total relativo (longitud = 4)	Topología 2	Fig. 11.
RedactCtbSRY_BEAST	GranConsenso_BEAST	Absoluto (longitud = 6.8062)	Topología 3	Fig. 12.

*Los árboles relativos son árboles cuya longitud total es igual a uno. Los árboles total relativos (GranConsenso_2 y GranConsenso_3) son árboles cuya longitud es igual a la sumatoria de los árboles relativos.

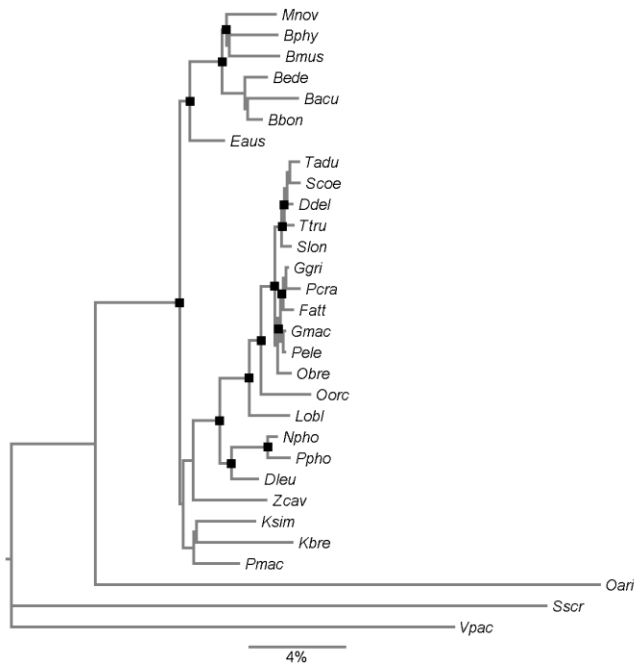
**Se nombró *topología 1* a la topología de los árboles de la construcción filogenética de RedactCtbSRY_2, *topología 2* a la topología de los árboles de la construcción filogenética de RedactCtbSRY_3, y *topología 3* a la topología del árbol de la construcción filogenética de RedactCtbSRY_BEAST.

Tabla 15. Valores de longitud.*

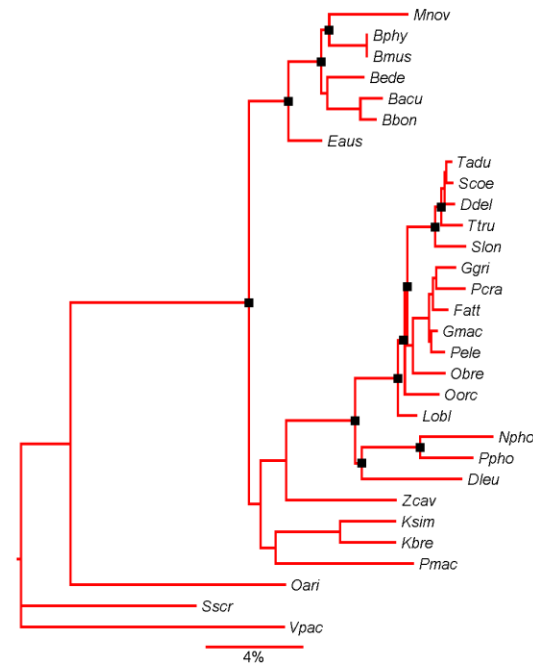
TL ActInt1	TL <i>Cyt b</i>	TL <i>SRY</i>	TL	LnL Run1	LnL Run2
1.3783489	4.7377555	0.816679602	6.932784002	-16287.01	-16274.91

*Abreviaturas: TL ActInt1: longitud total de la ActInt1Int1 (*Tree Length ActInt1in*); TL *Cyt b*: longitud total *Cyt b* (*Tree Length Cytochrome b*); TL *SRY*: longitud total del gen *SRY* (*Tree Length SRY gene*); TL: longitud total (*Tree Length*), LnL Run1: valores de verosimilitud de la corrida 1; LnL Run2: valores de verosimilitud de la corrida 2.

ActInt1



Cyt b



SRY

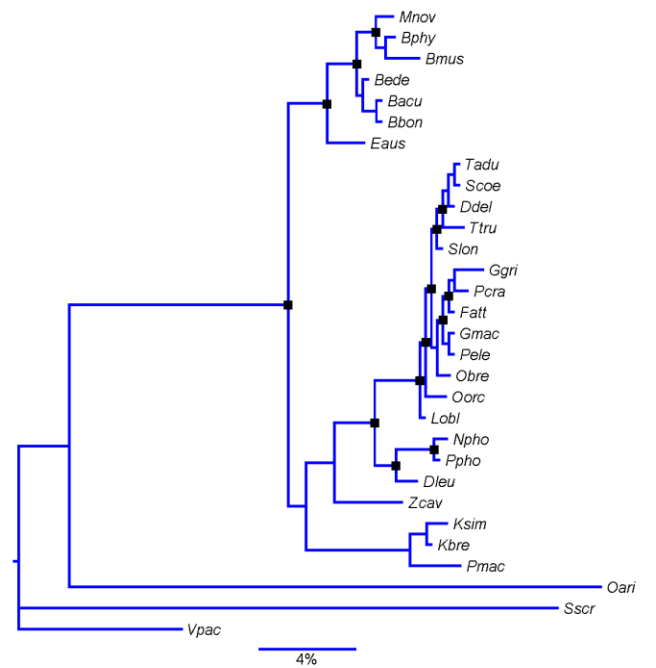


Fig. 13. Árboles relativos de la construcción filogenética RedactCtbSRY_2 con MrBayes. El árbol en gris representa al ActInt1Int1, el rojo representa al *Cyt b* y el azul representa al *SRY*. Los nodos que tienen una probabilidad mayor a 0.9 están marcados con un cuadrado negro. La longitud de cada árbol relativo es uno (LT=1). Estos árboles están normalizados al 100%.

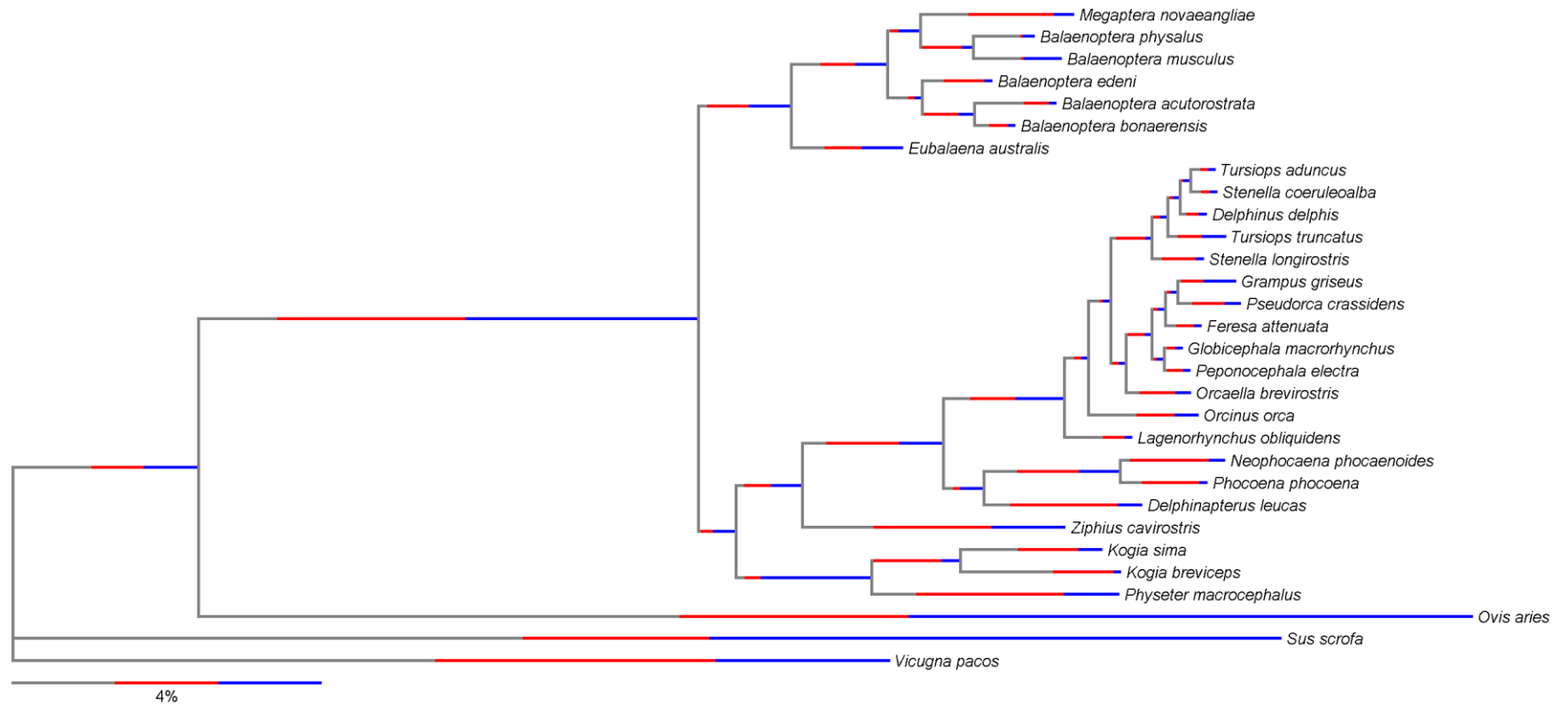


Fig. 14. GranConsenso_2. En colores están representadas las proporciones que las particiones tienen en cada rama: el gris representa a la ActInt1Int1, el rojo representa al Cyt *b* y el azul representa al SRY. Este árbol es un árbol total relativo, es decir, su longitud equivale a la suma de la longitud los árboles relativos (LT=3).

1.1.2. Árboles RedactCtbSRY_3: En la Tabla 16 se encuentran los datos de las longitudes de los árboles consenso del análisis de RedactCtbSRY_3. El análisis estadístico y los valores de los parámetros de esta construcción filogenética están enlistados en la Tabla 4 del Anexo 1. Esta filogenia tiene buenos valores de convergencia (PSRF), y en general los valores del tamaño efectivo de muestreo (ESS) son altos. La separación por posición de codones del marcador mitocondrial otorga un buen acercamiento a la relación de sustituciones sinónimas y no sinónimas (dS/dN). La tercera posición del *Cyt b* tiene tasas de sustitución mucho mayores a las demás particiones reflejándose en los altos valores de longitud total (más de 10 veces mayor) (Tabla 16).

La Figura 15 muestra los cuatro árboles de este análisis filogenético, y la Figura 16 muestra la construcción del Gran Consenso. En este árbol es muy notoria la gran proporción que el *Cyt b* tiene en las ramas de esta filogenia (colores rojo y café).

Tabla 16. Valores de longitud.*

Longitud total ActInt1	Longitud total Cytb1-Cytb2	Longitud total Cytb3	Longitud total SRY	Longitud Total	LnL Run1	LnL Run 2
1.05356943	1.553187038	17.93397848	0.800728433	21.34146338	-15716.87	-15714.13

*Abreviaturas: TL ActInt1: longitud total de la ActInt1Int1 (*Tree Length ActInt1in*); TL *Cyt b1-Cyt b2*: longitud total posiciones 1 y 2 del *Cyt b* (*Tree Length positions 1,2 Cytochrome b*); TL *Cyt b3*: longitud total tercera posición del *Cyt b* (*Tree Length position 3 Cytochrome k*); TL *SRY*: longitud total del gen *SRY* (*Tree Length SRY gene*); TL: longitud total (*Tree Length*), LnL Run1: valores de verosimilitud de la corrida 1; LnL Run2: valores de verosimilitud de la corrida 2.

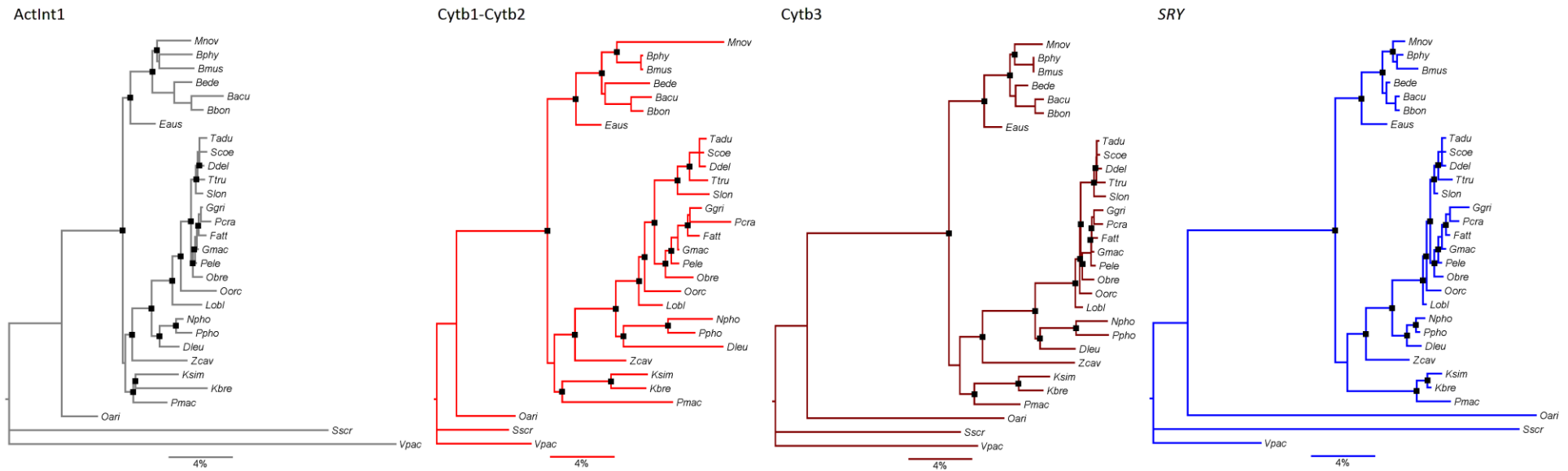


Fig. 15. Árboles relativos de la construcción filogenética RedactCtbSRY_2 con MrBayes. El árbol en gris representa a la ActInt1Int1, el rojo representa a la partición Cytb1-Cytb2, el árbol café representa la partición Cytb3 y el azul representa al SRY. Los nodos que tienen una probabilidad mayor a 0.9 están marcados con un cuadrado negro. La longitud de cada árbol relativo es uno (LT=1). Estos árboles están normalizados al 100%.

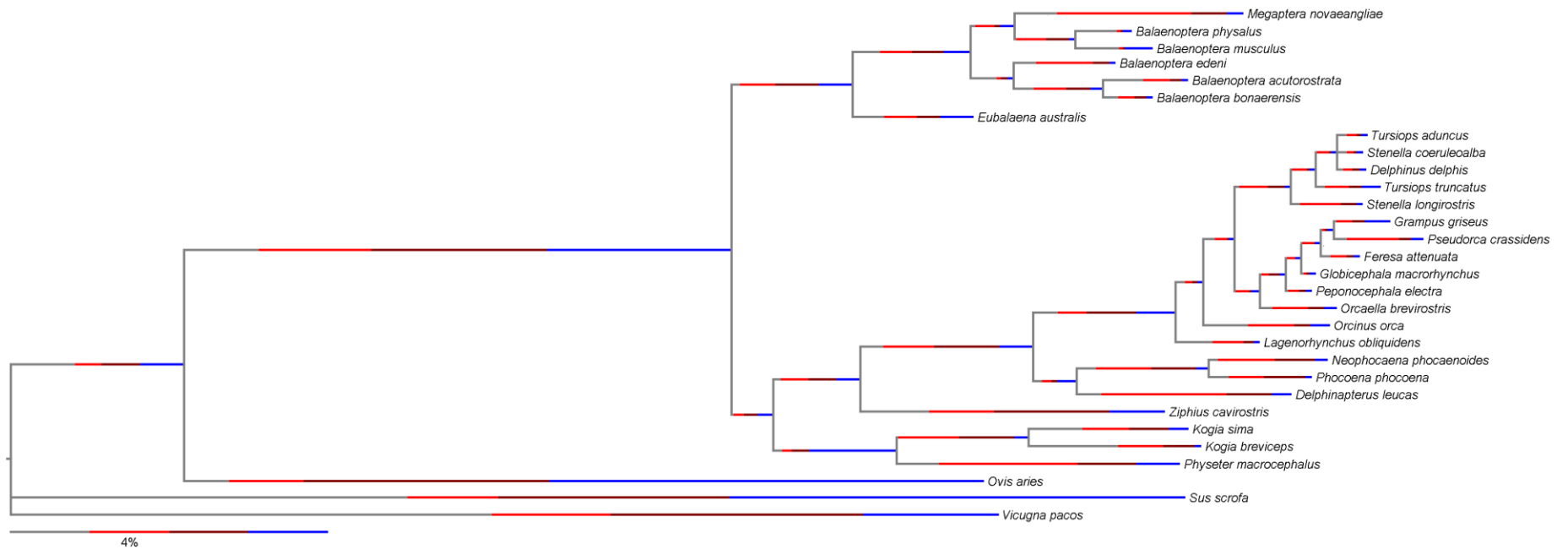


Fig. 16. GranConsenso_3. En colores están representadas las proporciones que las particiones tienen en cada rama: el árbol en gris representa a la ActInt1Int1, el rojo representa a la partición Cytb1-Cytb2, el árbol café representa la partición Cytb3 y el azul representa al SRY. Este árbol es un árbol total relativo, es decir, su longitud equivale a la suma de la longitud los árboles relativos (LT=4).

1.1.3. Árbol BEAST y edades de divergencia: Se obtuvieron estimaciones válidas de los parámetros del modelo de evolución con distribuciones normales. Este árbol sumó una longitud total de 6.8062, dentro de la cual la longitud de la ActInt1Int1 es de 0.8106, la del *Cyt b* es de 5.4955 y la del *SRY* es de 0.5. La Tabla 17 muestra las estimaciones de algunos parámetros. Para éstos se tomaron los valores óptimos con un *burn in* de 50%. Los valores del ESS resultaron altos y confiables. El promedio de la tasa de sustitución del I1A β es de 0.001645 sustituciones/año, el del *Cyt b* es de 0.01015 sustituciones/año y el del *SRY* es de 0.011 sustituciones/año.

Tabla 17. Estimaciones de parámetros evaluados.*

Parámetro	Media	ESS
Posterior	-16170.216	615
Prior	-442.222	247
LnL	-15727.993	1949

*Abreviaturas de parámetros: posterior: probabilidad *a posteriori*; prior: probabilidad *a priori*; LnL: valor de verosimilitud. Para cada parámetro se tiene el promedio y el tamaño de muestreo efectivo (ESS o *Effective Sample Size*).

La Figura 17 muestra la filogenia multigénica construida con BEAST. Su topología es similar a las topologías de los árboles construidos con MrBayes 3.2. A pesar de la evidente diferencia en la agrupación de los mysticetos con respecto a los otros árboles, este análisis resultó en una filogenia útil para trazar cambios en la ecología poblacional de los cetáceos.

Los resultados del reloj molecular fueron consistentes con datos ya reportados (Fordyce, 2002; Gatesy, *et al.*, 2013; Jackson, *et al.*, 2009; McGowen, *et al.*, 2014; Nikaido, *et al.*, 2001). La Figura 18 muestra las edades de divergencia calculadas para los grupos seleccionados. La edad del árbol es de 54.8 millones de años, fecha que corresponde al nodo Cetartiodactyla, y momento en el que divergen los cetáceos de los artiodáctilos. La edad estimada para la aparición de los cetáceos actuales es de 36.9 millones de años. Las edades estimadas de éstos y el resto de los nodos resultaron en fechas muy cercanas a los valores iniciales con los que se calibró el reloj molecular (Tabla 12 en Métodos).

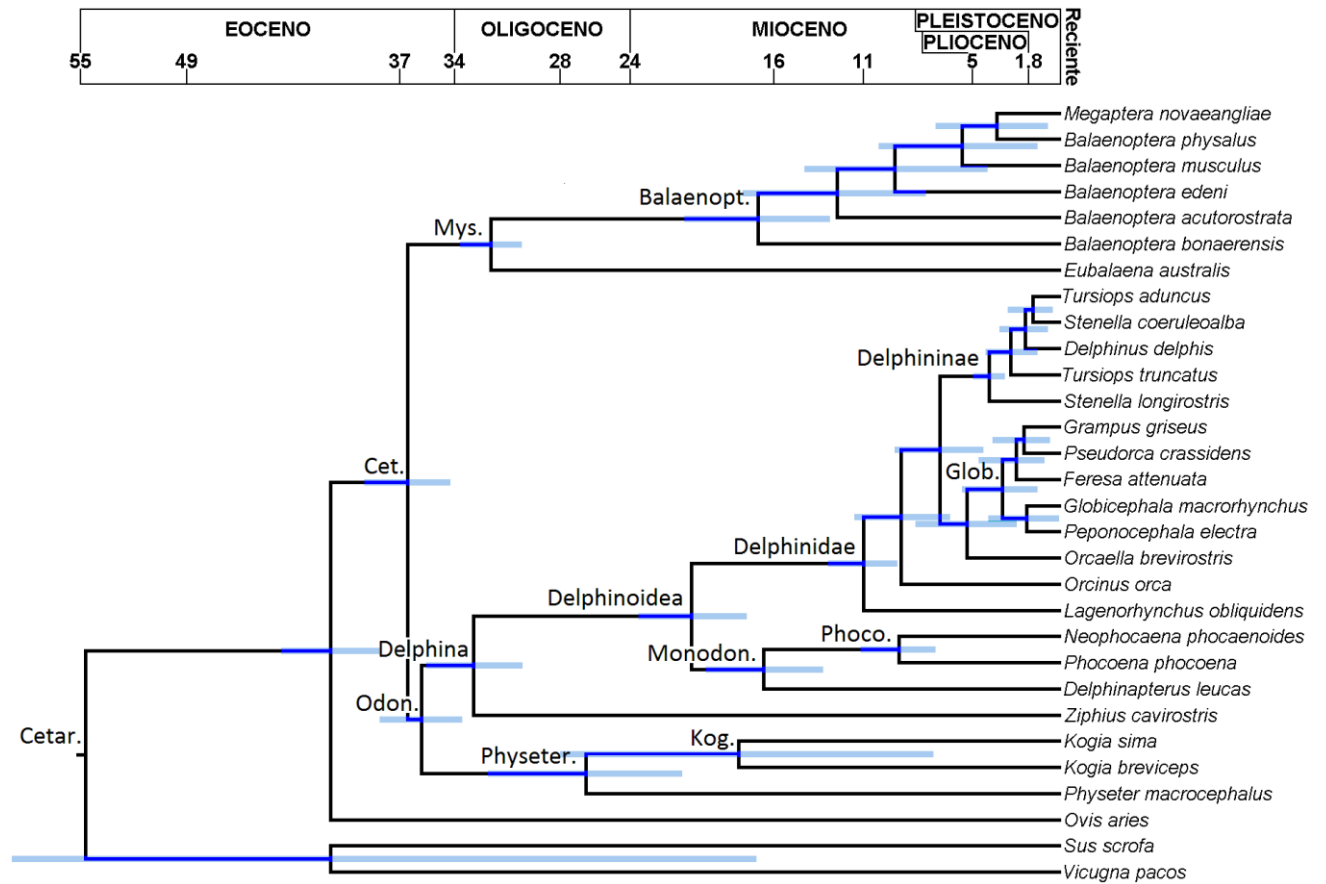


Fig. 17. Árbol filogenético de cetáceos construido con análisis bayesiano. La topología y las edades de divergencia se estimaron con BEAST. Las barras azules de los nodos representan el intervalo de 95% de confianza para las edades estimadas (edades en Figura 13). Ramas: Cetar: Cetartiodactyla; Cet: Cetacea; Mys: Mysticeti; Balaenopt: Balaenopteridae; Odon: Odontoceti; Physeter: Physeteroidea; Kog: Kogiidae; Monodon: Monodontoidea; Phoco: Phocoenidae; Glob: Globicephaline.

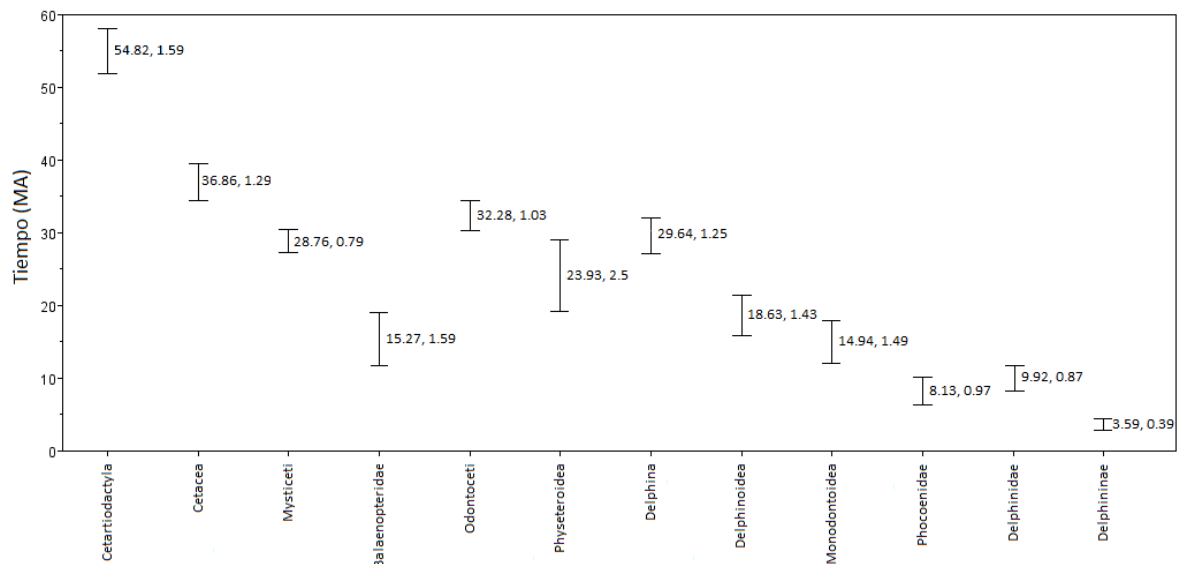


Fig. 18. Gráfica con las edades de divergencia y desviación estándar (Ma) de los cetáceos estimadas con BEAST.

1.2. Discusión sobre construcciones filogenéticas

A pesar de que los cetáceos son un grupo de animales marinos con los que se han hecho diversas investigaciones en los últimos años sobre genética, ecología, evolución y conducta, es sorprendente que la cantidad de información disponible sea insuficiente. En particular la información sobre sus modos de vida es incompleta o nula. De las 90 especies de cetáceos aproximadamente, sólo existen trabajos a largo plazo sobre los sistemas sociales (Connor, 1998) de cuatro especies: el cachalote, la orca, la tonina y la ballena jorobada. Es por ello que la discusión a continuación está sesgada a estos cetáceos.

De los tres marcadores empleados, las tasas de cambio molecular más elevadas corresponden al *Cyt b*. Está registrado que la tasa de sustitución del mtDNA es mayor que la tasa del ncDNA (Lynch *et al.*, 2006; Nabholz *et al.*, 2008). Esta diferencia está asociada al N_e que tiene el mtDNA con respecto al ncDNA y a que no tiene mecanismos de reparación.

Las secuencias codificantes evolucionan de manera distinta que las secuencias no codificantes, en el sentido de que las distintas fuerzas evolutivas no operan por igual ni ejercen la misma fuerza sobre ellas. La evolución de las secuencias codificantes, en este caso el *Cyt b* y el *SRY*, está parcialmente gobernada por selección, a diferencia del ActInt1. En los análisis con MrBayes las tasas más lentas corresponden al *SRY* (longitud total absoluta más corta). Este marcador tiene un papel crítico en la determinación sexual en mamíferos marsupiales y placentarios, y por lo tanto tiene regiones altamente conservadas como las cajas HMG (*High Mobility Group box*). Sin embargo, tiene regiones fuera de las cajas HMG que son altamente variables entre especies (Waters *et al.*, 2007), lo que sugiere que la secuencia codificante del gen *SRY* tiene tasas evolutivas relativamente rápidas (Foster *et al.*, 1992). El N_e de este marcador, por ser haploide (al igual que el *Cyt b*), es susceptible a cambios demográficos y más aún en especies muy poligínicas, donde el N_e se ve reducido drásticamente. A pesar de que el ActInt1 y el *SRY* hayan tenido tasas bajas comparadas con el *Cyt b*, y que el *SRY* haya sido el marcador más conservado, estas secuencias parecen evolucionar de manera rápida.

Asimismo, dentro de los cetáceos es sabido que las tasas de sustitución son más lentas en misticetos que en odontocetos (Baker & Palumbi, 1993). La Tabla 18 muestra las tasas de cambio que promedió cada grupo (misticetos, odontocetos y artiodáctilos) en cada construcción filogenética. Aquí se puede ver que los artiodáctilos tienen las tasas más rápidas para el intrón pero tienen las tasas mitocondriales más lentas. Esto último posiblemente esté relacionado a que los artiodáctilos no tienen fragmentación poblacional asociado a hembras como es el caso de los odontocetos, quienes presentan las tasas mitocondriales más rápidas (discutido en trayectorias).

Tabla 18. Tasa de cambio relativa acumulada que promedió cada grupo por partición. Unidades en sustituciones/sitio. Las tasas de BEAST son datos ajustados sin reloj molecular.

Tasa acumulada promedio de cada grupo por partición

RedactCtbSRY_2	ActInt1	Cyt b	SRY	Total
Artiodáctilos	0.2661	0.4572	0.1431	0.8665
Misticetos	0.1295	0.6812	0.1215	0.9322
Odontocetos	0.1395	0.8235	0.1434	1.1064
RedactCtbSRY_3	ActInt1	Cyt b*	SRY	Total
Artiodáctilos	0.1654	0.0900	0.1778	0.5232
Misticetos	0.1093	0.1476	0.1522	0.5567
Odontocetos	0.1178	0.1766	0.1786	0.6495
RedactCtbSRY_BEAST	ActInt1	Cyt b	SRY	Total
Artiodáctilos	0.2111	0.1109	0.1901	0.5121
Misticetos	0.1166	0.1907	0.1666	0.4739
Odontocetos	0.1118	0.1967	0.1826	0.4911

*El *Cyt b* de RedactCtbSRY_3 en esta tabla es un promedio de las dos particiones que componen a este marcador en dicha construcción (Cytb1-Cytb2 y Cytb3).

De manera general, los árboles filogenéticos de los tres métodos diferentes resultaron confiables y coherentes entre sí, es decir, las tres topologías son muy parecidas entre ellas y con respecto a filogenias moleculares reportadas (Amaral *et al.*, 2012; Collado & Agnarsson, 2006; Hatch *et al.*, 2006; Zhou *et al.*, 2011).

Su topología varía en el clado de los balaenoptéridos, en la relación entre los delfininos (con el delfín del Indo-Pacífico, el delfín lisado y el delfín común oceánico) y entre los globicefalinos (con el calderón tropical y el delfín cabeza de melón). No es sorprendente que en estas especies las filogenias hayan resultado distintas. En especies en los que hubo eventos recientes de radiación evolutiva o que pasaron por eventos de rápida radiación, las relaciones filogenéticas pueden ser poco claras debido al sorteo incompleto de linajes y/o por hibridación introgresiva (Amaral *et al.*, 2012; Maddison & Knowles, 2006). Asimismo, en estos casos de eventos de radiación rápida las barreras biológicas que previenen la hibridación entre especies han tenido poco tiempo desde el momento de la divergencia para establecerse, ocasionando que haya hibridación (Seehausen, 2004).

En los tres árboles filogenéticos de este trabajo, los balaenoptéridos están agrupados en un clado monofilético. La aparición de estos mysticetos no es particularmente reciente (15.3 millones de años), sin embargo, diversos autores sugieren que la base de los balaenoptéridos representa un evento de radiación rápida en un corto periodo de tiempo (Sasaki *et al.*, 2005; Nikaido *et al.*, 2006). Las inconsistencias filogenéticas en este y otros trabajos son ocasionadas posiblemente por la presencia de polimorfismos ancestrales y posteriormente por sorteo incompleto de linajes, fenómenos que se han reportado en casos de especiación sucesiva (Shedlock *et al.*, 2004).

La existencia de eventos de hibridación en la historia evolutiva de un grupo provocará que éste no continúe el procedimiento de divergencia de algún ancestro como esperado, lo que podría conducir a árboles discordantes (Henning, 1996 en Amaral *et al.*, 2012). Hasta ahora no hay evidencia suficiente para asegurar de que la hibridación conduzca a errores filogenéticos en animales (Hatch *et al.*, 2006) pero es posible que este fenómeno haya ocurrido durante los eventos de especiación de los balaenoptéridos.

Los rorcuales han sido de gran interés científico en cuanto a sucesos de hibridación. Se han descrito varios híbridos entre ballena azul y el rorcual común, entre ballena jorobada y ballena azul y entre ballena de Minke y el Minke antártico (Árnason *et al.*, 1991; Bérubé & Aguilar, 1998; Spilliaert *et al.*, 1991; Glover *et al.*, 2013).

Los delfininos y globicefalinos son otro caso de linajes que experimentan tasas de especiación elevadas (McGowen *et al.*, 2009; Steeman *et al.*, 2009). El origen de los delfínidos modernos (Familia Delphinidae) ocurrió en el Mioceno tardío hace aproximadamente 10 millones de años, al que le siguen eventos sucesivos de especiación. En un intervalo de alrededor de tres millones de años surgen la mayoría de las subfamilias actuales casi simultáneamente Lissodelphininae, Globicephalinae y Delphininae (4.32, 4.20 y 3.84 millones de años, respectivamente) (McGowen *et al.*, 2009). Aproximadamente 36 especies de tamaño chico y mediano componen a esta familia (Jefferson *et al.*, 2008). Esta rápida diversificación origina múltiples ramas de corta longitud, las cuales pudieron haber tenido poco tiempo para acumular cambios dificultando el análisis filogenético.

La rápida radiación de estos cetáceos y las discrepancias entre las filogenias moleculares y las filogenias de caracteres morfológicos han hecho que la inferencia de las relaciones filogenéticas de los delfínidos sea complicada (Amaral *et al.*, 2012). Dentro de los delfininos las relaciones entre los géneros *Tursiops*, *Delphiuns* y *Stenella* han sido especialmente controversiales (McGowen *et al.*, 2009; McGowen 2011; Vilstrup *et al.*, 2011).

Parte 2

1. Resultados de las trayectorias

En la actualidad existen diversos programas de cómputo para el análisis de secuencias y construcciones filogenéticas que incluyen diversos parámetros que permiten realizar inferencias sobre ecología poblacional. Hasta ahora ninguna investigación se ha realizado sobre trazar e inferir cambios en la ecología poblacional y sistemas de apareamiento a través de filogenias moleculares, por lo que no resulta sencillo el análisis con el poco apoyo de la literatura. En este trabajo se trató de integrar diversos aspectos (fragmentación poblacional, abundancia, N_e , sistemas de apareamiento, sociabilidad y estructuras maternas) con base en el comportamiento de las trayectorias que reflejan tasas de cambio y la proporción de los marcadores en los árboles filogenéticos.

Es importante comprender el movimiento de las trayectorias en el MEEP y su significado. Las trayectorias van a tener 1) un lugar físico en el mapa, 2) un origen, es decir, de dónde vienen y 3) una dirección o tendencia, es decir, a donde van o hacia dónde se proyectan. Su lugar físico, su origen y su tendencia se interpretan en este trabajo como aspectos de su estructura poblacional, modo de vida y sistema de apareamiento, aunque cabe mencionar que puede deberse a otras razones moleculares, alométricas, metabólicas y por azar.

Dentro del mapa hay cuatro posibles interpretaciones de las trayectorias sobre los aspectos mencionados (Figura 19). Los MEEP's de la Figura 19 muestran dichas interpretaciones. Las trayectorias se pueden originar en algún cuadrante, ocupar de manera general otro cuadrante y proyectarse hacia otro, es decir, pueden moverse entre cuadrantes dentro del mapa. Este movimiento se debe a cambios en tasas de evolución molecular, que puede o no ser un producto de cambios en la ecología poblacional o sistema de apareamiento y se debe a que la proporción de cada marcador cambia entre rama y rama a lo largo del árbol filogenético. Las trayectorias pueden encontrarse dentro de un

mismo cuadrante y ahí proyectarse o direccionarse hacia otros cuadrantes aunque físicamente se queden en el mismo.

Cabe mencionar que la interpretación de las trayectorias en sus extremos arriba (subdivisión materna) y abajo (poliginia)) no es contradictoria, es decir, los organismos pueden estar sujetos a ambos modos de vida; tener una estructura materna muy definida y asimismo presentar altos grados de poliginia (esto se verá más adelante).

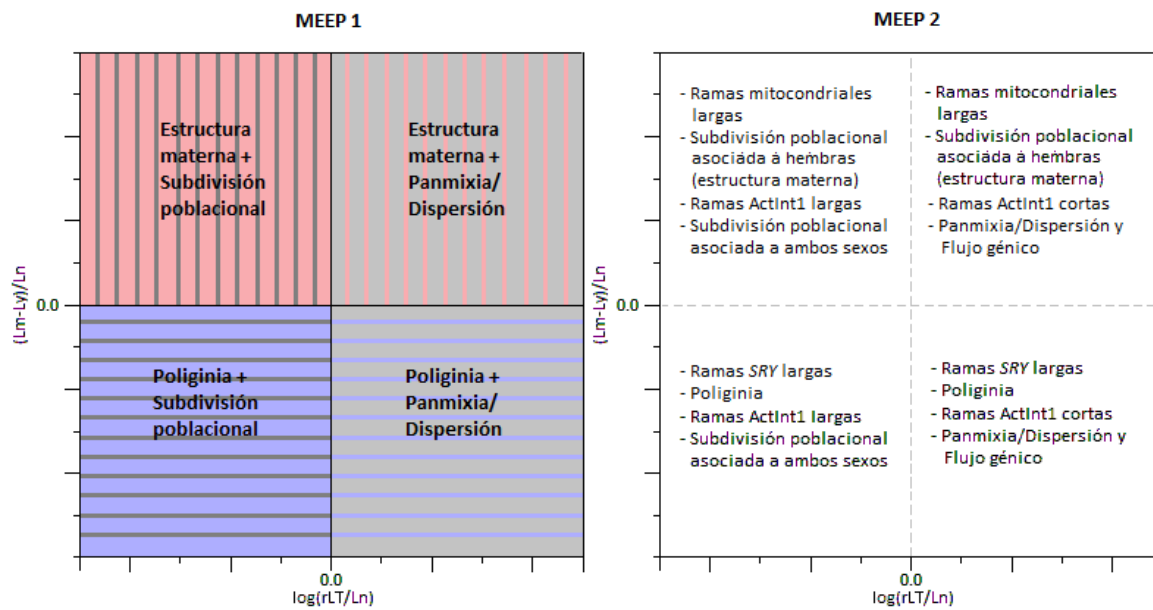


Fig. 19. MEEP's con la interpretación de las trayectorias, esto es: derecha: panmixia/dispersión; izquierda: subdivisión poblacional; arriba: estructura materna; abajo: poliginia. Cada interpretación está dada según las proporciones de los marcadores en cada rama, esto es: derecha: menor proporción del ActInt1 con respecto a la longitud total del árbol; izquierda: mayor proporción del ActInt1 con respecto a la longitud total del árbol; arriba: mayor proporción del *Cyt b* con respecto al *SRY*; abajo: mayor proporción del *SRY* con respecto al *Cyt b*.

Las trayectorias, de manera más simple, representan la filogenia en el mapa, y por lo tanto representan caminos evolutivos. Las ramas profundas de la filogenia son aquellas que constituyen la historia evolutiva temprana de los cetáceos. Las ramas intermedias constituyen su camino evolutivo, y las ramas terminales son las especies en el momento actual. El MEEP, al ser un espacio de **proporciones**, refleja las proporciones que cada marcador tiene en cada rama del árbol filogenético. Se realizaron 6 MEEPs en donde se

representan las trayectorias de cada uno de los conjuntos de datos analizados (RedactCtbSRY_2, RedactCtbSRY_3 y BEAST). Es decir, hay un total de 18 MEEPs.

1.1 Resultados generales: descripción de trayectorias

Los MEEPs envolventes son los mapas de toda la filogenia de los métodos RedactCtbSRY_2, RedactCtbSRY_3. En estas trayectorias están marcadas las áreas de distribución en el espacio de los grupos con distintos colores (Figura 20).

En primera instancia es muy evidente como los cetáceos se encuentran físicamente en el lado de panmixia (derecha), a partir de un origen cetartiodáctilo de fragmentación poblacional (izquierda). Lo segundo más notorio en estos mapas es que tanto las trayectorias de la rama *Cetacea* (origen de los cetáceos), como las de los cetáceos en general se encuentran físicamente en la parte de poliginia (abajo). Por último, es muy evidente como todas las trayectorias de los cetáceos se proyectan de manera general hacia la estructura materna (arriba), aunque ocupen un espacio poligónico (Figura 20).

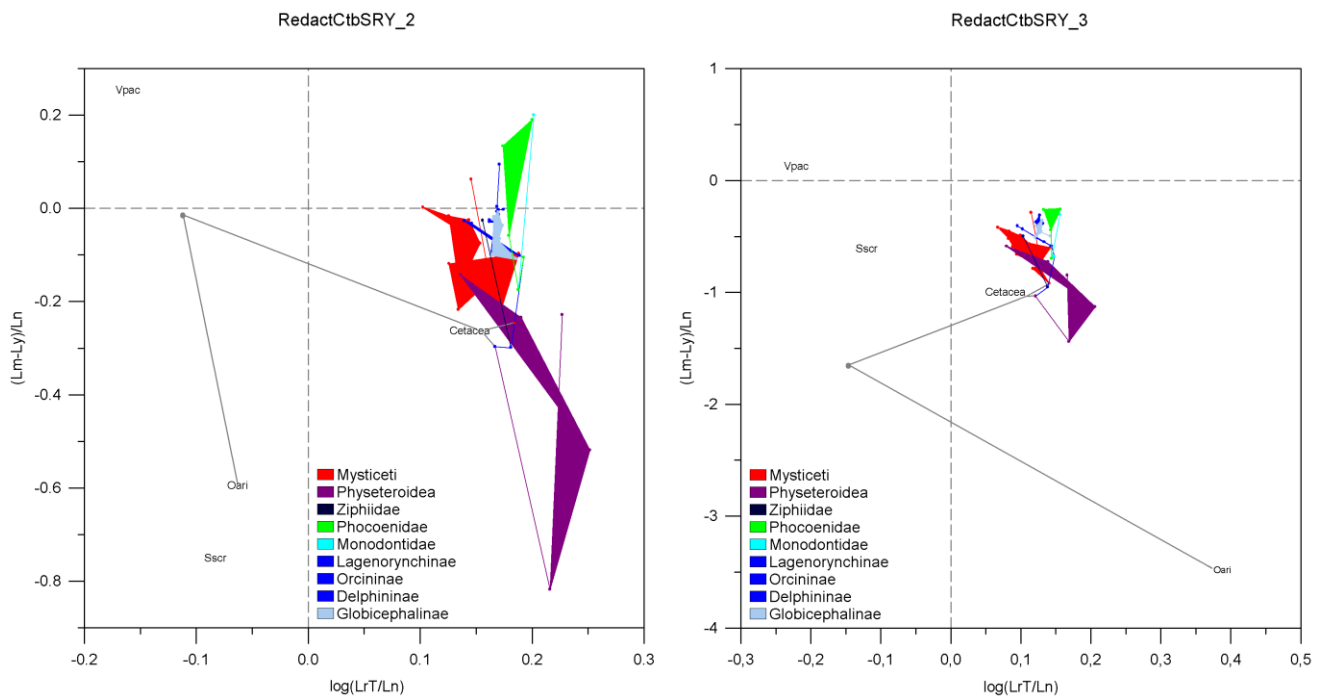


Fig. 20. MEEP's de trayectorias envolventes de los métodos RedactCtbSRY_2 y RedactCtbSRY_3. Los colores representan las áreas de distribución de las trayectorias por grupos.

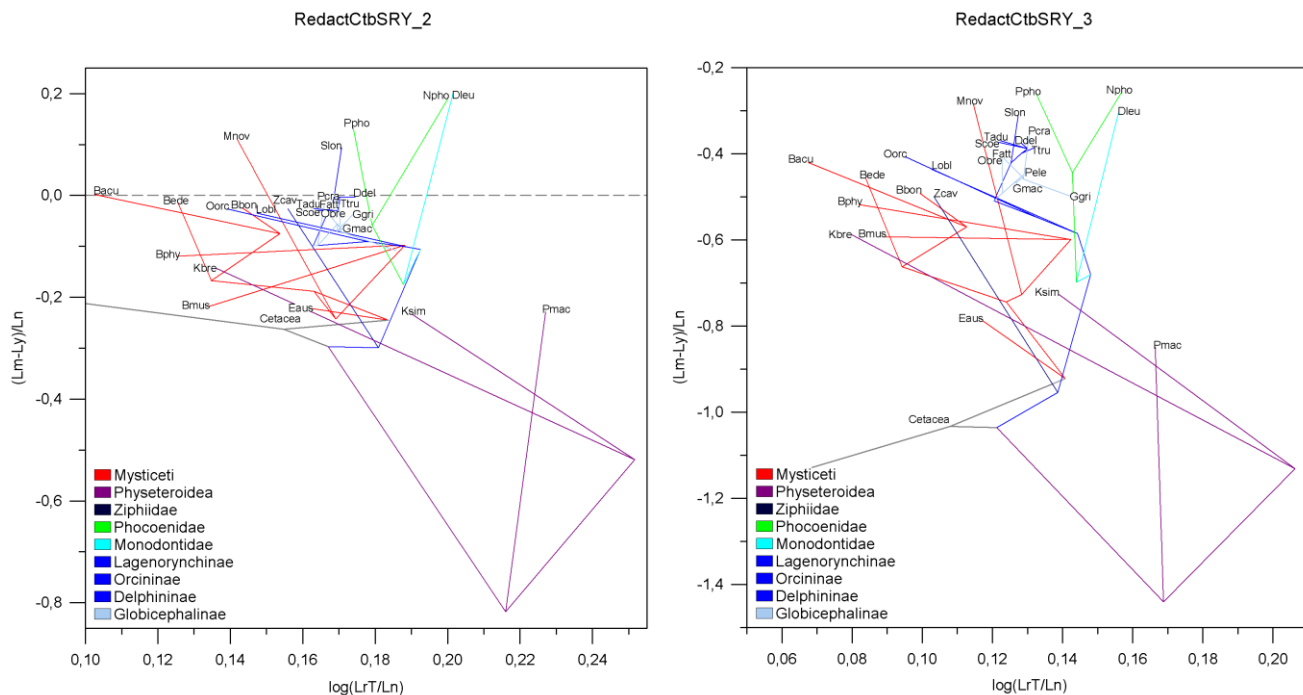
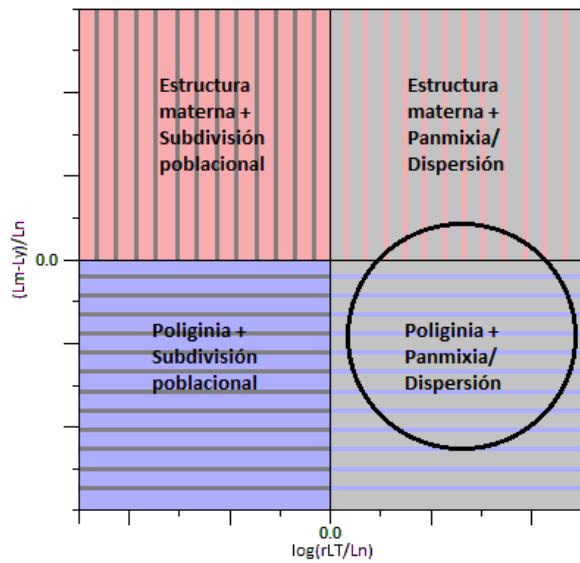


Fig.21. MEEP's de trayectorias de todos los cetáceos de los métodos RedactCtbSRY_2 y RedactCtbSRY_3.

Las trayectorias de los cetáceos se encuentran físicamente en la panmixia/dispersión y la poliginia (derecha-abajo). Sin embargo, estas trayectorias dentro de este cuadrante se mueven y se proyectan de manera muy específica según el grupo (misticetos, fiseteroideos, focénidos, etcétera) (Figura 21).

Hay otro factor sobre las trayectorias importante de entender que está relacionado a lo previamente mencionado. En la Figura 22 se puede ver marcada con un círculo el área que ocupan las trayectorias de los cetáceos en el MEEP. Dentro de esta área, las trayectorias tendrán proyecciones o tendencias diferentes. Éstas pueden ser a la panmixia o dispersión, subdivisión poblacional, estructura materna o poliginia, pero también pueden tener tendencias mixtas. Estas tendencias mixtas representan la interacción entre los marcadores en cuestión (*Cyt b* con *ActInt1* o *SRY* con *ActInt1*).

Lugar físico de las trayectorias de los cetáceos



Proyecciones/tendencias de las trayectorias

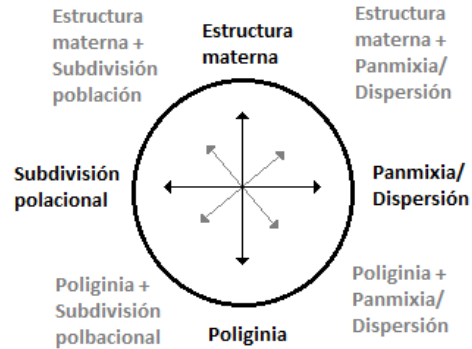


Fig. 22. Muestra 1) marcada con un círculo el área que ocupan las trayectorias de los cetáceos en el MEEP, 2) las tendencias que pueden tener las trayectorias de manera más específica, éstas son ocho posibles.

1.2 Descripción de trayectorias por grupo

1.2.1. Mysticeti: Los misticetos (color rojo) son los cetáceos que en general se encuentran más hacia la subdivisión poblacional (izquierda) (aunque el espacio físico que ocupan es el de la panmixia). Su área de distribución es grande debido a sus ramas de los árboles filogenéticos son largas. En los misticetos las trayectorias parecen moverse mucho entre la subdivisión poblacional y la panmixia (de izquierda a derecha y viceversa) (Figura 23). La ballena jorobada (Mnov) es el misticeto cuya trayectoria resalta más: ésta se proyecta hacia la subdivisión materna (arriba) más que cualquier otro misticeto. Por lo tanto, este animal es en el que mayor proporción se encuentra el marcador mitocondrial. La ballena azul (Bmus) es el misticeto que tiene la mayor proporción del SRY y esto ocasiona que su trayectoria tienda hacia la poliginia.

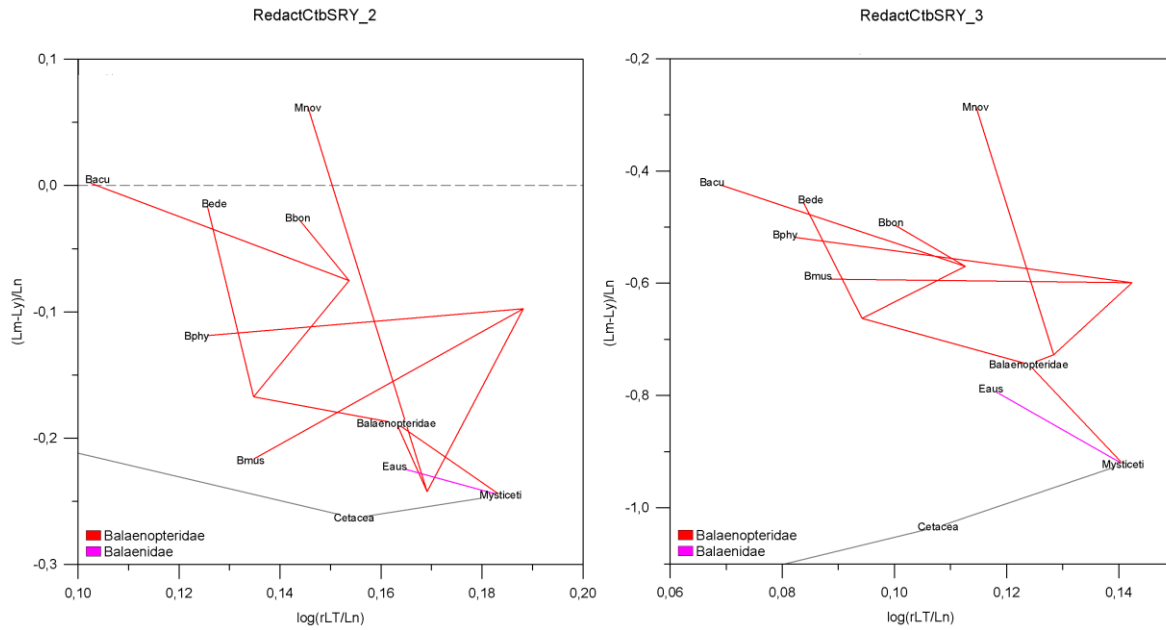


Fig. 23. MEEP's de Mysticeti de los métodos RedactCtbSRY_2 y RedactCtbSRY_3.

1.2.2. Fiseteroidea-monodontoidea: El patrón de las trayectorias de los fisetéridos es muy particular (Figura 24). Estas trayectorias (color morado), a diferencia del resto de los cetáceos, se proyectan hacia la poliginia. Esto significa que la proporción del marcador SRY está en mucho mayor proporción en esta rama que en cualquier rama de los demás cetáceos. Posteriormente, la dirección de las trayectorias de los fisetéridos cambia hacia la subdivisión materna (ramas Kogiidae y el cachalote). Es decir, en esta línea filogenética hay un cambio de dirección de las trayectorias muy notorio.

Los focénidos (verde), al igual que el cachalote, tienen trayectorias muy evidentes hacia arriba indicando estructuras matriarcales. El zifio y las kogias tienen una trayectoria con tendencia mixta hacia la estructura materna + subdivisión poblacional.

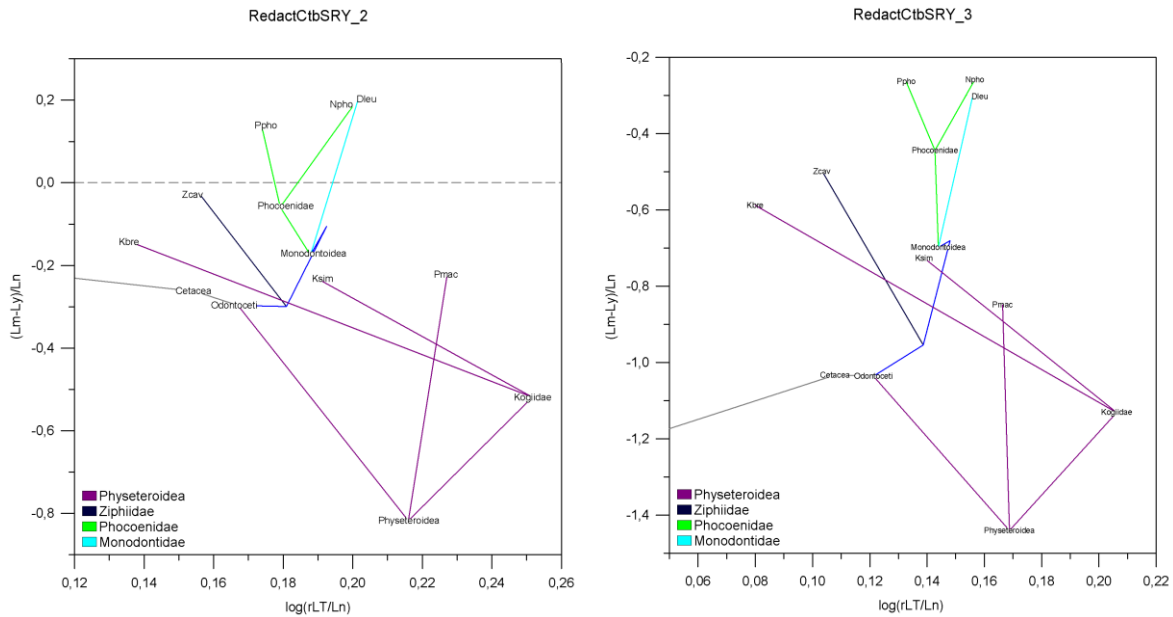


Fig. 24. MEEP's de Physeteroidea, Ziphiidae, Phocoenidae y Monodontidae de los métodos RedactCtbSRY_2, y RedactCtbSRY_3.

1.2.3. Globicephaline: La Figura 25 muestra las trayectorias del grupo Globicephaline (azul claro). Este grupo en general fue en el que menor longitud tuvo el ActInt1Int1 y por lo tanto la menor proporción de este marcador. El calderón gris fue una de las especies en donde menor proporción se encuentra el marcador biparental, y es por ello que su trayectoria tiene hacia la panmixia (rama ActinInt1 corta).

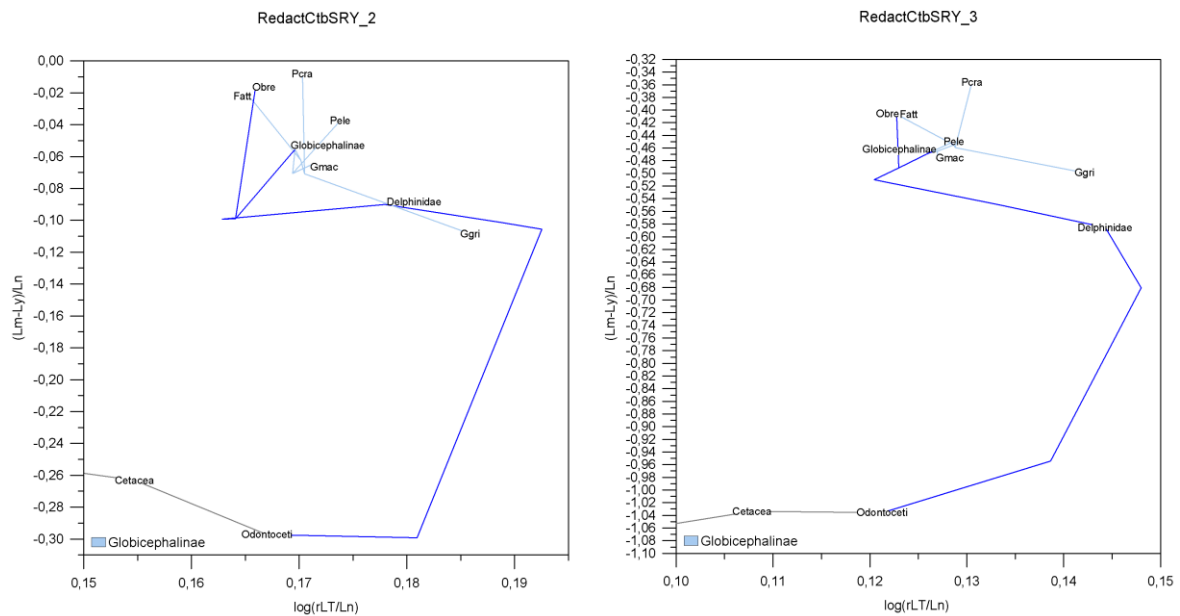


Fig. 25. MEEP's de Globicephaline de los métodos RedactCtbSRY_2 y RedactCtbSRY_3.

1.2.4. Delphinine: La Figura 26 muestra las trayectorias únicamente de Lagenorhynchinae, Orcininae y Delphininae (azul). Las trayectorias de estos delfines son céntricas respecto a las trayectorias del resto de los cetáceos (Figuras 20 y 21).

Es muy evidente la distinción entre las trayectorias del delfín del Pacífico de lados blancos (Lobl) y la orca (Oorc) con las trayectorias de los delfininos. En el delfín del Pacífico de lados blancos y la orca las trayectorias son largas proyectándose hacia la subdivisión poblacional. En este caso el marcador nuclear biparental (ActInt1Int1) tiene una mayor proporción de longitud en estas ramas que los marcadores materno y paterno.

Las trayectorias de los delfininos se proyectan de forma diferente. Se puede ver como unas proyecciones son hacia a subdivisión poblacional (Scoe, Tadu, Ddel), otra hacia la panmixia (Ttru) y otra hacia la estructura materna (Slon).

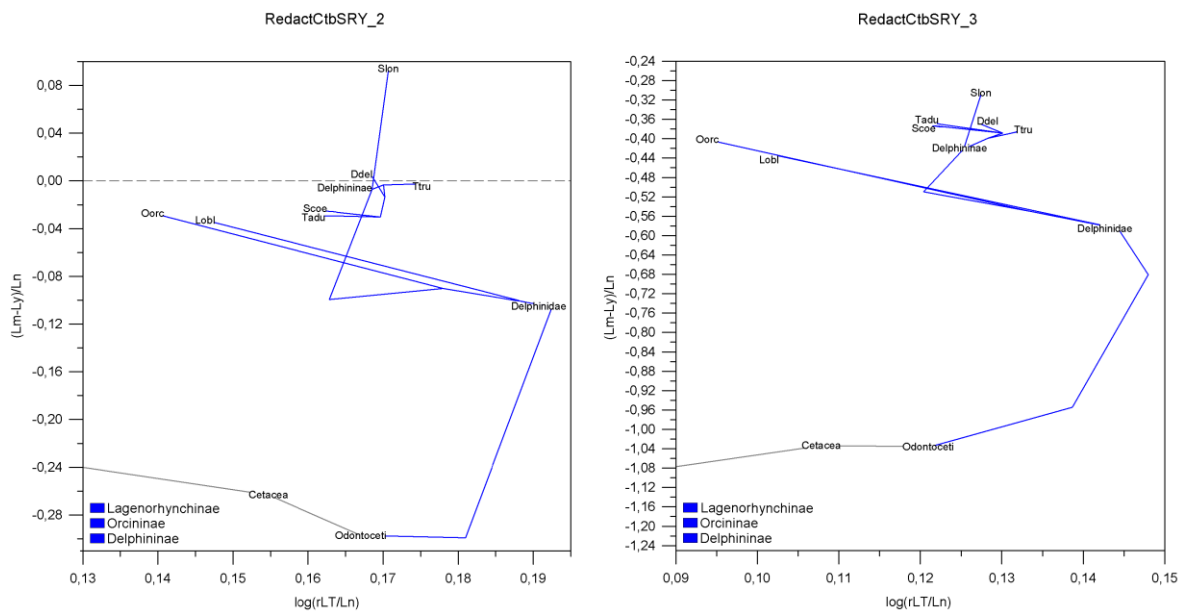


Fig. 26. MEEP's de Lagenorhynchinae, Orcininae y Delphininae de los métodos RedactCtbSRY_2 y RedactCtbSRY_3.

1.3. Análisis y discusión de trayectorias de la construcción de MrBayes

Las trayectorias son interesantes en diferentes sentidos. El comportamiento de las trayectorias describe detalladamente los cambios en un linaje en las tasas de evolución molecular entre sus genomas, y parece tener información sobre los distintos parámetros que se contemplan en este trabajo.

En la evolución de los cetáceos han ocurrido diversos eventos que han ido moldeando sus modos de vida dando como resultando su estructura poblacional y social actual. Aunque las trayectorias de los cetáceos como grupo se comportan de manera similar, la trayectoria de cada familia, género y especie es única, inclusive, trayectorias pueden resultar parecidas por motivos diferentes. Con estos resultados podemos inferir de manera general que el origen de los cetáceos está caracterizado por el surgimiento de un sistema de apareamiento poligínico y flujo génico o poblaciones extensas. Asimismo, los resultados parecen indicar que la tendencia evolutiva principal de los cetáceos, en cuanto a modos de vida, es hacia la subdivisión poblacional materna (estructura materna).

1.3.1. La poliginia y el origen de los cetáceos: La poliginia se ve reflejada en las tasas evolutivas de los genes del cromosoma Y. Este sistema de apareamiento ocasiona que disminuya el N_e dichos genes. En la rama *Cetacea* el marcador *SRY* es el que se encuentra en mayor proporción con respecto a las demás particiones. Esto sugiere que en ese momento de su evolución las poblaciones de los cetáceos tenían un N_e bajo asociado a machos (cromosoma Y) que ocasionó tasas de sustitución elevadas en este marcador.

La poliginia es el sistema de apareamiento predominante en los cetáceos, al igual que en muchos otros mamíferos. Los resultados indican que el origen de este sistema de apareamiento en los cetáceos surge en etapas tempranas de su historia evolutiva (en el Eoceno, hace de 37 millones de años o más), posiblemente incluso antes de la aparición de los primeros odontocetos y misticetos. Es posible también que si la poliginia se origina antes de la divergencia entre los odontocetos y los misticetos la presentaran algunos arqueocetos.

La variación en el éxito reproductivo se ha asociado al fenotipo, edad, cambios ambientales, densidad poblacional y calidad del hábitat (Clutton-Brock, 1988; Sinervo & Zamudio, 2001). Esta estrategia reproductiva presente en los cetáceos puede estar asociada a 1) los drásticos cambios climáticos y oceánicos que ocurrieron a finales del Eoceno y principios del Oligoceno, y 2) al contexto poblacional de los cetáceos en cuanto a abundancia, proporción de sexos y dispersión de hembras. Es generalizado en los mamíferos que a finales del Eoceno y durante el Oligoceno ocurrieron varios cambios de diversidad (extinciones y orígenes) (Medrano, 2009). Estos cambios de diversidad continuos pudieron ocasionar en los cetáceos poblaciones con baja abundancia y variación en el éxito reproductivo de los machos.

Es difícil saber si la poliginia como estrategia reproductiva se originó en los cetáceos primitivos o modernos. Independientemente si ya existía la poliginia antes de la aparición de los cetáceos actuales y simplemente se acentuó, o si se origina después de la extinción de los arqueocetos y con la aparición de los neocetos, las trayectorias sugieren que este sistema de apareamiento ha sido un rasgo prolongado en los cetáceos, ha evolucionado y se ha permanecido por selección al incrementar el éxito reproductivo tanto de machos como de hembras. Es sin duda un aspecto fundamental en la evolución y en los modos de vida de estos animales marinos.

1.3.2. Fisetéridos poligínicos: La poliginia, al igual que otras conductas, depende fuertemente del contexto social y ecológico de una especie o población, y su intensidad puede cambiar en el tiempo conforme cambian la organización social, la estructura social y/o las presiones ambientales. Las trayectorias de los fisetéridos permiten visualizar este fenómeno (Figura 23, trayectorias moradas).

Tras un origen poligínico en los cetáceos, los fisetéridos como linaje independiente, evolucionan hacia un grado de poliginia más acentuado (esto es una trayectoria larga que baja drásticamente debido a ramas largas del *SRY*), a diferencia de los demás cetáceos. Es difícil saber qué llevó a estos animales marinos hacia una poliginia más marcada. Factores ecológicos y demográficos pueden fuertemente influir a los sistemas de apareamiento

(Ficetola *et al.*, 2009) y pudieron ser la causa de este cambio en los fisetéridos, y que hasta ahora ha retenido el cachalote. Estudios moleculares de diversos autores sugieren que las poblaciones de los odontocetos primitivos no eran grandes (Nikaido *et al.*, 2001; Nikaido *et al.*, 2006) y por lo tanto su N_e era pequeño. Los subórdenes actuales de cetáceos divergieron hace 32 millones de años aproximadamente (37 en este trabajo) y los fisetéridos divergieron del resto de los odontocetos poco tiempo después: hace 30 millones de años (36 es este trabajo) (Nikaido *et al.*, 2001). Si las poblaciones de los primeros odontocetos eran pequeñas, es posible que los fisetéridos tuvieran una estructura poblacional (abundancia, y N_e) similar.

Hasta ahora no hay estudios en mamíferos que relacionen el grado de poliginia con en tamaño poblacional ni con las tasas de evolución molecular, pero no es absurdo pensar que en poblaciones pequeñas las hembras reproductivas se vuelven un recurso importante para los machos lo que favorecería la competencia entre éstos. Los fisetéridos debieron de haber experimentado situaciones similares, e incluso un poco más drásticas, a las que pasaron los cetáceos en su camino a la poliginia tiempo atrás.

Las estrategias reproductivas y el dimorfismo sexual del cachalote indican que este animal retuvo el grado de poliginia de sus ancestros fiseteroideos. El cachalote es una de las pocas especies de animales que presentan dimorfismo sexual extremo, en donde el macho es el doble de tamaño y tres veces más pesado que la hembra. Esta diferencia tan marcada en el tamaño físico entre sexos es indicador del grado de intensidad que hay en la competencia entre machos por las hembras reproductivas (Miller, 2007). Tan solo entre el 10 y el 25% de los machos sexualmente maduros de una población son los que se reproducen (Ballenger, 2003). Además, los ambientes en donde las hembras viven en grupo promueven la poliginia y una gran varianza en el éxito reproductivo del macho (Ford *et al.*, 2011). Como consecuencia de la poliginia, inferimos que el N_e de los cachalotes (y los primeros fisetéridos) fue muy bajo y por lo tanto, lo que creemos se reflejaría en una tasa sustitución del gen *SRY* elevada.

Poco se sabe sobre la reproducción y el sistema de apareamiento de las kogias. Dadas las trayectorias, suponemos un ancestro común fiseteroideo entre el cachalote y estos animales muy poligínico. Estos animales presentan poco dimorfismo sexual por lo que es fácil suponer que la competencia entre machos se hizo menos intensa.

1.3.3. Estructuras maternas: La tendencia general de las trayectorias hacia arriba, como sucede notablemente con los odontocetos, sugiere presencia de subdivisión materna y en algunos casos presencia de estructuras sociales complejas. En diversas especies de odontocetos se ha registrado gran diversidad dentro de su estructura social, es decir, modos de vida altamente especializados, y es característico en estos animales la evolución de vínculos sociales fuertes. Estas trayectorias se pueden interpretar como el origen y evolución de una subdivisión poblacional que puede estar asociada a líneas maternas (filopatría, estructuras maternas o culturas matrilineales).

En los mapas se puede observar cómo resaltan trayectorias largas hacia la estructura o subdivisión materna de algunas especies, muy notoriamente las de la ballena jorobada, el cachalote y la beluga, y en menor grado las de la marsopa sin aleta, la marsopa común y el zifio. Es interesante como la ballena jorobada, el cachalote y la beluga tienen trayectorias similares cuando cada especie pertenece a cada una de las principales líneas filogenéticas de los cetáceos (misticetos, fiseteroideos y odontocetos no fiseteroideos). Más interesante aún, es cómo el ambiente marino ha llevado a estas especies tan distintas ecológica, anatómica y conductualmente a modos de vida asociados fuertemente a líneas maternas. Ahora bien, la estructura materna en las tres especies es muy diferente (Collbeck *et al.*, 2015; Gero *et al.*, 2015; Whitehead & Weilgart, 2000).

La ballena jorobada no es un animal social, como lo son los odontocetos, no tiene un modo de vida en grupo y no hay evidencia de conductas ni relaciones sociales a largo plazo (Mann *et al.*, 2000). Sin embargo, la vida de la ballena jorobada está marcada por un ciclo migratorio anual que realizan las madres con sus crías de las zonas de reproducción en invierno a las zonas de alimentación en verano. En las zonas de verano se ha visto a la ballena jorobada formar pequeños grupos de colaboración durante el forrajeo y alimentación con

individuos con el mismo haplotipo mitocondrial (Baker *et al.*, 1990; Weinrich *et al.*, 2006). Esto sugiere un tipo de filopatría materna. Durante el periodo de cuidado de la cría que dura alrededor de un año, ésta se aprende la ruta migratoria y acuden a las mismas zonas de alimentación que su madre (Acevedo *et al.*, 2006). Estos patrones de asociación en las zonas de alimentación se han observado también en el rorcual común y en el rorcual enano, sin embargo, las trayectorias de estos rorcuales no indican una estructura materna como en la ballena jorobada. Esto puede deberse a que el rorcual jorobado tenga un alto grado de filopatría materna a sus destinos migratorios.

La beluga es también un cetáceo con ciclo migratorio, que pasa toda su vida en las aguas frías del ártico y subártico (Berta *et al.*, 2015). Las belugas viven en grupos estructurados por edad y sexo; los machos adultos suelen ser móviles y se asocian a grupos entre ellos, mientras que las hembras viven en grupo con sus crías y juveniles. Su población se ha dividido en subpoblaciones con base en sus rutas migratorias y áreas de agregación durante el verano. La estructura poblacional del mtADN encontrada en este monodontoideo indica una fuerte filopatría materna (Brown Gladden *et al.*, 1997). La relación prolongada madre-cría puede contribuir a la transmisión cultural de destinos migratorios y a la formación de poblaciones matrilineales (Colbeck *et al.*, 2015; O'Corry-Crowe *et al.*, 1997).

Hay poca información respecto a los modos de vida de las marsopas, pero se sabe que algunas poblaciones tienen hábitos migratorios (DuVall, 1999; Masi, 2000). Las trayectorias sugieren que estos pequeños mamíferos tienen una estructura poblacional similar a la de la beluga, por lo que es lógico suponer que los grupos en los que viven estos cetáceos (comúnmente entre 5 y 10 individuos) tienen algún tipo de estructura y/o filopatría materna.

El cachalote es un caso especial. Las trayectorias del cachalote son las más largas. Esto podría ser indicador de que la evolución del mtADN en el cachalote está fuertemente asociada a poblaciones con estructuras matrilineales y a una vida en grupo altamente social. Los cachalotes se caracterizan por vivir en matriarcados, grupos de hembras con sus crías

y juveniles llamados unidades, en los que hay una estructura genética y social definida. Las unidades son el elemento principal de la sociedad de estos animales. Las hembras son altamente gregarias y altruistas, y se quedan de por vida junto a sus madres como miembros socialmente activos de su grupo natal (Gero *et al.*, 2015). Los machos por el contrario, al pasar la juventud se dispersan gradualmente a latitudes mayores, hasta que pasan a una vida solitaria. Los machos grandes y fuertes son lo que se reproducen. La poca dispersión de las hembras resulta en fragmentación geográfica a nivel de mtADN con poblaciones independientes y poca variación, sin embargo, la dispersión del macho mantiene el flujo génico eliminando la subdivisión a nivel de ncADN, ya que éste se mueve grandes distancias entre unidades en busca de pareja (Gero *et al.*, 2015; Karl *et al.*, 1992). Las poblaciones de cachalotes están estructuradas en culturas verticales que se piensa han favorecido el aprendizaje social, el desarrollo de habilidades cognitivas avanzadas y conductas altamente complejas (Roper, 1986 en Rendell & Whitehead, 2001; Whitehead, 2003).

La trayectoria matrilineal del cachalote sugiere que la aparición de la estructura materna evolucionó posteriormente a la poliginia registrada en los fisetéridos. Se sabe bien que las condiciones ambientales y las presiones que ejercen las distintas fuerzas evolutivas no son constantes en el tiempo. En algún momento de la evolución de los cachalotes como especie se vieron favorecidas la vida en grupo y las relaciones sociales a largo plazo. Se ha sugerido que los motivos principales que promueven y establecen los patrones de agrupamiento son el cuidado de las crías contra depredadores y el forrajeo cooperativo (Whitehead *et al.*, 1991; Whitehead, 2003). El cachalote es aparentemente un ejemplo de expansión global, seguido de estructuración poblacional por la organización social en hembras. Asimismo, la estructura matrilineal (impuesta por el modo de vida) favorece la poliginia.

1.3.4. Fragmentación poblacional: Las trayectorias con tendencia que sugiere una subdivisión poblacional podrían interpretarse como fragmentación poblacional del marcador biparental y por lo tanto asociada a ambos sexos. Dentro de las especies con este tipo de trayectorias se encuentran las ballenas de Minke, común, tropical, azul, austral y

franca, las kogias, la orca y el delfín del Pacífico de lados blancos. Aunque muchas especies tengan trayectorias similares, el motivo puede ser distinto en cada caso o grupo (misticetos, kogias y delfines). Dentro de estas especies hay trayectorias que tienden hacia arriba y otras hacia abajo, dependiendo qué marcador tenga más peso, si al materno o el paterno. Pero considerando principalmente la tendencia a la subdivisión poblacional, se pueden inferir algunas cosas sobre la estructura poblacional de estos cetáceos.

Las trayectorias de los misticetos tienen cambios de dirección entre la subdivisión poblacional y la panmixia/dispersión. Esto parece indicar que estos animales han presentado varias veces en su historia evolutiva cambios en su estructura poblacional ocasionando poblaciones fragmentadas, posiblemente por cambios y presiones ambientales. Ahora bien, las trayectorias terminales de casi todos los misticetos tienen hacia la subdivisión poblacional. Esto puede sugerir que recientemente estos animales han sufrido cambios a nivel poblacional de fragmentación o subdivisión relacionados a su abundancia y N_e .

La industria ballenera de final del siglo XIX y del XX representa una de las explotaciones más grandes de vida silvestre. Diversos misticetos fueron cazados y varias de sus poblaciones en los distintos mares del planeta sufrieron reducciones hasta casi la extinción o la extirpación total (Clapham *et al.*, 2008). El cetáceo más explotado fue el rorcual común con 874,068 capturas durante 1900 (Rocha *et al.*, 2014). Una suma total de 2,894,094 de cetáceos fueron cazados que incluyen al cachalote, al rorcual común, a la ballena azul, la ballena jorobada, al rorcual tropical, a la ballena de Minke, ballenas francas (en general), a la ballena gris y al rorcual norteño (éstos dos últimos no incluido en este trabajo) (Rocha *et al.*, 2014). Aunque la caza se prohibió hace varios años, los misticetos son animales con ciclos de vida lentos, por lo que pocas poblaciones se están recuperando. La caza desmedida ha ocasionado, entre otras cosas, el abandono de territorios y muy posiblemente la marcada fragmentación poblacional indicada en las trayectorias.

Con respecto a las kogias, hay datos insuficientes y existe poca información sobre su ecología y conducta. Se desconocen las tendencias poblacionales. Se han visto en pequeños

grupos de 5 individuos. Según los resultados de este trabajo, las kogias pueden presentar algún tipo de estructura materna, ya sea en una vida en grupo matrilineal o que presenten los individuos filopatría materna a zonas de alimentación, junto con subdivisión poblacional. Las kogias tienen las trayectorias más largas que cualquier otro cetáceo. Las secuencias del ActInt1 de los fisetéridos se distinguen del resto de los cetáceos por la presencia de un inserto.

La orca, como el cachalote, parece ser un caso de especial interés. Su trayectoria, junto con la del delfín del Pacífico de lados blancos, sobresale de las del resto de los delfines en longitud y tendencia, sugiriendo que estos mamíferos marinos tienen tanto estructura poblacional asociada a hembras como fragmentación poblacional asociada a ambos sexos. La orca, al igual que el cachalote, vive en grupos matrilineales estables en donde hay una matriarca e individuos de hasta tres o cuatro generaciones posteriores, pero a diferencia de las unidades de los cachalotes, las manadas de las orcas están formadas por individuos de diversas edades y de ambos sexos, es decir, tanto machos como hembras presentan filopatría natal y se quedan de por vida junto a su madre (Bigg *et al.*, 1990). Por lo tanto, la cultura y la transmisión de información en esta especie incluye a los dos sexos y tiene la capacidad de influir no sólo a las tasas evolutivas del mtADN sino también en las del ncADN (Whitehead, 1998).

Las orcas son animales cuya estructura social de agrupamiento es compleja. Las manadas están formadas por diversas matrilineas emparentadas. La estructura social más grande son un grupo de manadas que comparten un territorio y se le llama comunidad o subpoblación (Bigg, 1982). Cada manada se caracteriza por tener un tipo de llamado específico denominado dialecto, y manadas con dialectos similares forman un clan acústico (Ford, 1991). Las orcas son altamente sociales, cuyas manadas se asocian frecuentemente entre ellas y con otros clanes acústicos, sin embargo, no se relacionan con manadas de otra subpoblación (Bigg *et al.*, 1990). Además de estas divisiones, existen dos comunidades simpátricas de orcas (residentes y transitorias) que difieren su ecología, dieta, conducta y organización social en las que no hay flujo génico (Barrett-Lennard, 2000; Bigg *et al.*, 1990;

Ford, 1991). Estos patrones de agrupamiento estructuran a las poblaciones en subgrupos tanto a nivel cultural como genético. Es posible que las trayectorias estén reflejando este sistema social tan particular.

Las trayectorias del delfín del Pacífico de lados blancos podrían sugerir una estructura poblacional similar a la orca. Aunque existe poca información sobre este delfín, se sabe que es gregario y vive en grupos de cientos de individuos. Estos grupos, a su vez, se dividen en subgrupos de pocos individuos. Su estructura social parece ser similar a la de los delfininos que viven en sociedades tipo fisión-fusión. Tienen asociaciones a largo plazo con miembros de su subgrupo y relaciones a corto plazo con los miembros de otros subgrupos (Gowans *et al.*, 2007). Se han caracterizado también grupos acústicos en lo que podrían ser poblaciones simpátricas o especies crípticas (Henderson & Hildebrand, 2011). El delfín del Pacífico de costados blancos se distribuye en el Pacífico norte con una abundancia total estimada de casi un millón de individuos. Se han identificado en el Pacífico noroeste cuatro poblaciones y en el Pacífico noreste dos poblaciones con limitado flujo génico y dispersión (Hayano *et al.*, 2004). Esta división poblacional podría ser la causa de trayectorias similares a la orca.

Pero es difícil saber las razones precisas de las tendencias de las trayectorias con tan poca información disponible sobre la estructura poblacional y conducta para algunas especies. Como previamente mencionado, las trayectorias pueden parecerse pero por motivos distintos. La fragmentación poblacional parece ser motivo de su dispersión y de ciertos aspectos ecológicos. Por ejemplo, Iwasaki y Kasuya (1997) encontraron que las poblaciones costeras tienden a ser más pequeñas que las poblaciones oceánicas (algo que sucede con muchas especies de cetáceos como *Stenella attenuata*), y parece haber poco flujo génico entre ellas.

1.3.5. Delfininos y globicefalinos: Tanto los delfininos como los globicefalinos mostraron trayectorias promedio, en el sentido de que no tienen una orientación tan marcada hacia arriba, abajo, izquierda o derecha como sucede con los demás cetáceos. Estas trayectorias,

a su vez, son pequeñas, debido a que las ramas de los árboles filogenéticos tienen poco cambio acumulado (son especies muy recientes).

Los delfininos se consideran animales sumamente sociales con poblaciones estructuradas tipo fusión-fisión, y en algunos casos presencia de cultura mediante el uso de herramientas que se asocia exclusivamente a líneas maternas como sucede en algunas poblaciones de toninas (Kopps *et al.*, 2014). El delfín común oceánico, el delfín lisado y el delfín del Indo-Pacífico tienen trayectorias con tendencias hacia la subdivisión poblacional, especialmente el lisado y el Indo-Pacífico. Por el contrario la tonina es el único delfinino con tendencia hacia la panmixia/dispersión, así como el delfín girador de hocico largo es el único con trayectoria hacia la subdivisión materna. Estas especies son abundantes en toda su distribución oceánica y presentan diferenciación en la estructura genética de sus poblaciones locales costeras y pelágicas de todo el mundo debido al poco intercambio genético que hay entre ellas (Natoli *et al.*, 2004). Asimismo, estas especies tienen un sistema de apareamiento, aunque poligínico, muy promiscuo lo cual puede ocasionar que el N_e de sus poblaciones sea más alto comparado con especies de cetáceos muy poligínicas. La interacción de estos y otros factores puede ser el motivo por el cual las trayectorias entre los delfininos se comporten diferente, y dentro de dicha interacción habrá factores que importen más que otros y por lo tanto podrían influenciar la tendencia de las trayectorias de un modo o de otro.

La trayectoria de los delfininos desde su origen (Cetacea-Delphinidae-Delphininae) hace una curva que representa el cambio de las proporciones de los marcadores en el tiempo (Figura 27) y posiblemente esté asociada la evolución a la sociabilidad en los delfines. El primer paso Odontoceti-Delphinidae es hacia la panmixia/dispersión y hacia la subdivisión materna (número 1 en la Figura 27), y el segundo paso Delphinidae-Delphininae es hacia la subdivisión poblacional e igualmente hacia la subdivisión materna (número 2 en la Figura 27). Este cambio de dirección puede estar asociado a las tasas altas de especiación (y por lo tanto fragmentación poblacional) que presentaron los delfines entre hace 13 y 4 millones de años aproximadamente. Las radiaciones de los delfines se asocian a los eventos

vicariantes que ocurrieron con los cambios climáticos y oceánicos del Mioceno medio y tardío impulsados por el movimiento tectónico de placas y a la adaptación de la disponibilidad y concentración geográfica de recursos (McGowen, 2011; Steenman *et al.*, 2009). Más aún, estas radiaciones pudieron estar acompañadas de fluctuaciones del tamaño poblacional (N) ocasionando N_e bajos.

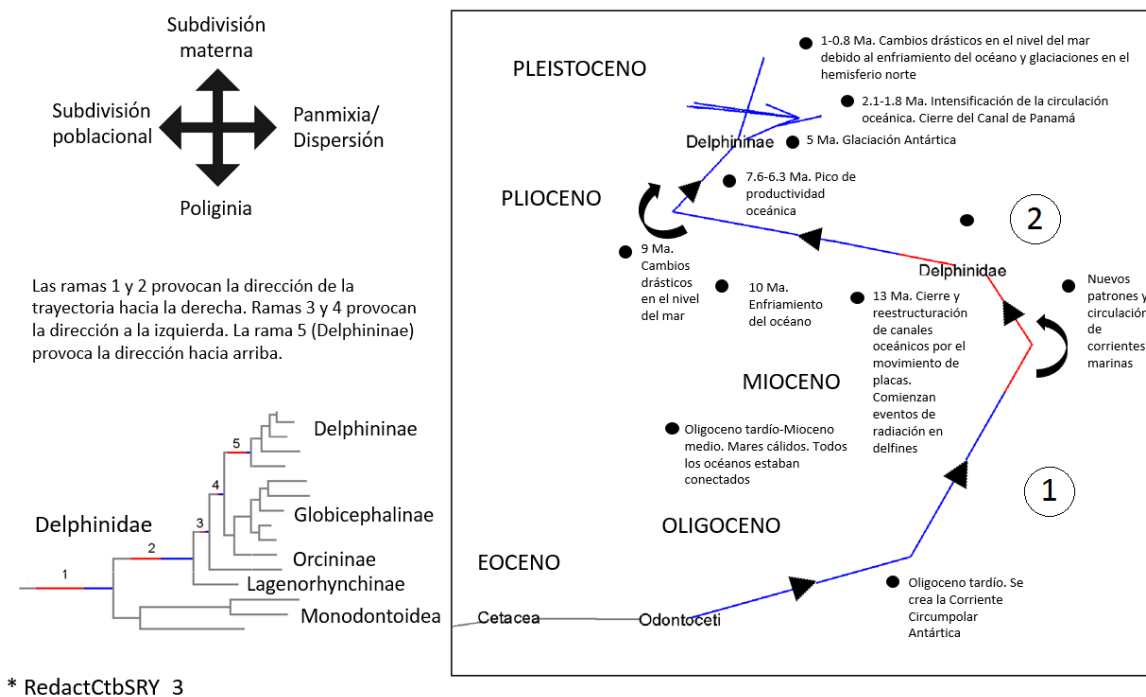


Fig. 27. Trayectorias de Delphininae: Las flechas negras indican la tendencia de las trayectorias. Los puntos negros indican eventos oceánicos importantes y evolutivos de los delfines. La trayectoria está marcada con rojo en el cambio de orientación. Este cambio parece indicar subdivisión poblacional ocasionada por procesos de diversificación de especies durante la reestructuración oceánica y continental. La fragmentación oceánica en distintos mares posiblemente ocasionó poco flujo génico entre las poblaciones diferenciándolas en especies con el tiempo. La filogenia de los delfines muestra con color las ramas involucradas en la curva de la trayectoria. (Fordyce & Barnes, 1994; McGowen 2011; McGowen *et al.*, 2009; Steenman *et al.*, 2009).

A los globicefalinos también se les atribuye la trayectoria en curva, seguida por una estructura materna. En general tienen trayectorias que se proyectan hacia la subdivisión materna (excepto el calderón gris) siendo la más evidente la de la orca falsa. La orca falsa, junto con las ballenas piloto (*Globicephala* spp.), parecen tener una estructura social similar a la orca en la que tanto machos como hembras tienen filopatría natal y viven en manadas

(Amos *et al.*, 1993; Connor *et al.*, 1998). La ballena piloto, la orca falsa, el delfín cabeza de melón y la orca pigmea tienen historia de vida similar y las trayectorias de estos odontocetos pueden interpretarse como que su estructura poblacional social y genética es también muy parecida. Asimismo, parecen indicar las trayectorias que estos animales viven en grupos matrilineales.

La trayectoria del calderón gris es distinta a la de los globicefalinos, esto es a la panmixia/dispersión y hacia la poliginia. De primer momento se puede inferir que este animal tiene un sistema de apareamiento poligínico más marcado que el de los demás globicefalinos. La tendencia a la derecha es sin duda interesante. Estos calderones viven en grupos con relaciones sociales estables (Hans, 2011), Sin embargo, Hartman *et al.* (2007) proponen un modelo organización social diferente a los de las sociedades tipo fusión-fisión y matrilineales. Estos autores encontraron que los individuos forman relaciones estables a largo plazo en parejas o grupos y su estructura social está estratificada en clases de edad y sexo. Se forman grupos o parejas de machos adultos y grupos o parejas de hembras adultas. Las asociaciones de hembras, aunque estables, pueden variar dependiendo si tienen cría, a diferencia de las asociaciones entre machos que son más duraderas. Las asociaciones entre adultos son más estables que entre juveniles. Esto ocurre de manera similar a las estrategias sociales que se han visto en algunas poblaciones de toninas, aunque éstas se han estudiado desde el punto de vista de sociedades tipo fusión-fisión.

La trayectoria de la tonina también se proyecta a la panmixia/dispersión, pero es más corta. Es posible que esta tendencia esté asociada a este particular modo de vida en ambas especies. La tendencia a la derecha de la trayectoria sugiere poblaciones grandes y aquí surge un punto importante en donde se diferencian estas dos especies. Se sabe que el tamaño poblacional mundial de la tonina es grande, sin embargo, su trayectoria parece estar asociada no tanto a la abundancia en sí, sino a su sistema de apareamiento promiscuo que ocasiona un N_e mayor en genes nucleares.

Para el calderón gris no existe un estimado de la población mundial, pero se cree que algunas poblaciones oceánicas locales deben de ser extensas ya que se han registrado

grupos de hasta 4,000 calderones (Jefferson *et al.*, 1994). El calderón gris tiene trayectorias orientadas hacia abajo indicando poliginia. Este sistema de apareamiento ocasionaría un N_e bajo, por lo tanto, la orientación de la trayectoria parece no estar asociada a su sistema de apareamiento como en el caso de la tonina, sino a la abundancia. Por último, la trayectoria del calderón es más larga, sin embargo esto no quiere decir que sus poblaciones sean más abundantes. Esto simplemente tiene que ver con la proporción que tiene la actina en la rama.

2. Trayectorias con tiempo calibrado

Las trayectorias realizadas a partir de los datos de BEAST son consistentes con las trayectorias de MrBayes que no tiene reloj molecular. En la gráfica envolvente de la Figura 28 se puede apreciar como las áreas de distribución y la tendencia de las trayectorias de los distintos grupos siguen el mismo patrón que tienen las gráficas sin reloj molecular. De estos mapas se pueden destacar las trayectorias de Mnov, Pmac, Ksim, Kbre, Ppho, Npho y Dleu, asociándolas a estructuras maternas y tasas mitocondriales elevadas. Se puede apreciar que la separación Odontoceti-Mysticeti es en sentidos casi opuestos, siendo los odontocetos en sus orígenes más poligínicos. En las trayectorias se puede observar el periodo evolutivo del ActInt1Int1 (eje X). Los cetáceos presentan tasas inversas más lentas que sus parientes los artiodáctilos. Estas tasas oscilan en un rango de 509.88 (Mnov) a 742.52 (Eaus) millones de años con un promedio de 499.06 millones de años. De todos los cetáceos la ballena franca austral es quien tiene la secuencia del ActInt1Int1 más conservada; este misticeto tardaría 742.52 millones de años en cambiar todos sus nucleótidos. El odontoceto con la secuencia más conservada sería el cachalote con un tiempo de 693.66 millones de años.

Las trayectorias muestran en general una tendencia a la derecha. Esto sugiere que a través del tiempo las secuencias del ActInt1Int1 permiten menos y menos cambio (son más conservadas). Son pocas las especies cuya trayectoria tiende hacia a la izquierda (Mnov, Bphy y Kbre). Esto, a diferencia de lo dicho anteriormente, sugiere que en estas especies las tasas de cambio del marcador biparental se han acelerado o son menos conservadas.

El reloj molecular no es universal, y las tasas evolutivas son diferentes para cada linaje y cada gen. Existen diferentes fuentes de variación en el reloj molecular debido a las diferencias inherentes entre las secuencias con respecto a sus tasas de mutación y la intensidad que la selección ejerce en las funciones génicas (Bromham *et al.*, 1997). Los cetáceos tienen tasas evolutivas lentas comparadas con las de otros mamíferos, particularmente los misticetos (Jackson *et al.*, 2009; Martin & Palumbi, 1993; Nabholz *et al.*, 2008). En este estudio los cetáceos mostraron tener gran variación en el periodo evolutivo del ActInt1, en especial los misticetos: hay especies con periodo evolutivo lento (ballena franca austral) y especies con periodo evolutivo rápido (ballena jorobada) (gráficas de Figura 25). Dentro de los odontocetos la orca y el cachalote pigmeo tuvieron las tasas del ActInt1 más rápidas y el cachalote y la beluga tuvieron las tasas más lentas.

La diferencia observada en los relojes de los linajes muestreados puede ser resultado de la interacción de todos los parámetros socio ecológicos y de historia de vida analizados en este trabajo (N , N_e , sistemas de apareamiento, estructura poblacional, estructura social) junto con el efecto de las distintas fuerzas evolutivas que actúan sobre los genes y las especies. Estas trayectorias reflejan el cambio que permite cada linaje en la secuencia.

Estructura
materna
↑
↔ Período
evolutivo
↓
Poliginia

Trayectorias de BEAST

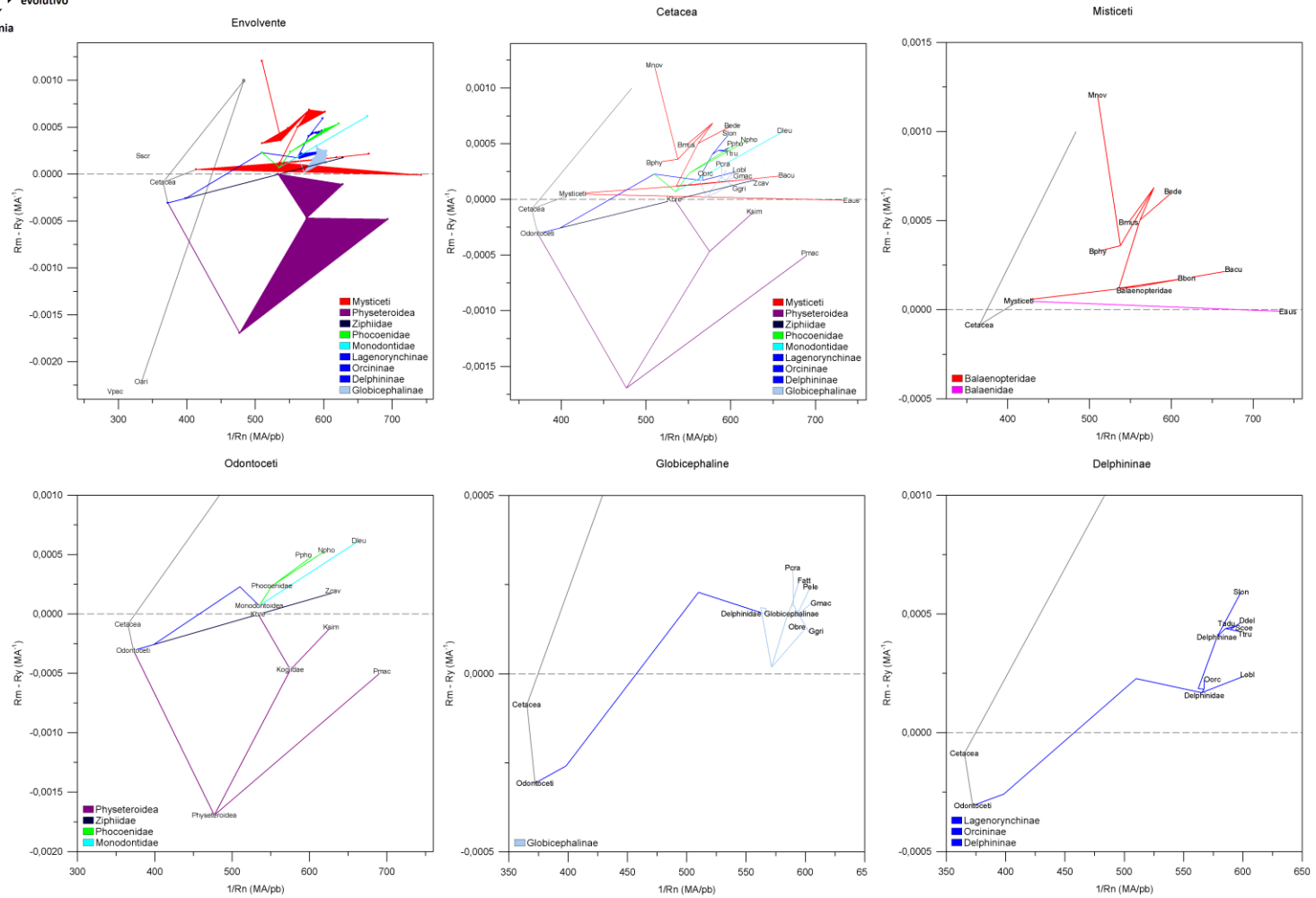


Fig. 28. Gráficas de las trayectorias del reloj molecular implementado con BEAST. Orden de las gráficas de izquierda a derecha y de arriba abajo: Envoyente (muestra las áreas de distribución de las trayectorias de los diferentes grupos por colores), Cetacea (acercamiento de las trayectorias de todas las especies), Mysticeti (trayectorias de los mysticetos), Odontoceti (trayectorias de los fisetéridos, el zifio, los focénidos y el monodontido), Globicephaline (trayectorias de los globicéfalinos), y Delphininae (trayectorias del lagenorinquinio, la orca y los delfininos).

Parte 3

1. Resultados y discusión del análisis ecológico evolutivo

El análisis ecológico evolutivo general está compuesto por tres partes, como fue indicado en el Método: Índice ecológico, mapeo de caracteres y análisis ecológico evolutivo. Sin embargo, aquí se exponen los resultados y la discusión de dichas partes de manera conjunta.

El índice SpeR es un valor similar a una tasa implementado con el motivo de poderlo asociar a las tasas de cambio evolutivo molecular. La Tabla 19 muestra los valores SpeR obtenidos de las especies y se encuentran ordenados de menor a mayor. Los valores más chicos corresponderían a las tasas ecológicas más lentas, y por ende, los valores más grandes corresponderían a las tasas ecológicas más rápidas.

Tabla 19. Valores del SpeR. Los colores que identifican a las especies son los mismos que se mantienen en todo el trabajo.

Especie	SpeR	Especie	SpeR
Bmus	2.44	Tadu	1761
Bphy	3.91	Lobl	1929
Pmac	6.77	Ddel	2272
Eaus	8.37	Pele	2538
Mnov	15.73	Scoe	2613
Bede	17.82	Kbre	2789
Oorc	36.54	Ksim	6328
Bacu	46.77	Fatt	7182
Bbon	48.4	Slon	7466
Gmac	213.1	Obre	8165
Pcra	234.5	Oari	11250
Zcav	241.1	Ppho	13018
Dleu	368.7	Npho	20455
Ttru	1125	Sscr	26567
Ggri	1446	Vpac	37598

Los valores más pequeños de la tasa (índice) SpeR los tienen los los mysticetos (rojo), el cachalote (morado) y la orca (azul). Las tasas de estos animales oscilan entre los valores

2.44 y 48.4. El siguiente grupo de cetáceos con tasas similares son el calderón de aletas cortas, la orca falsa, el zifio de Cuvier y la beluga, cuyas tasas oscilan entre los valores 213.1 y 368.7. El siguiente grupo lo conforman las especies el delfín de Risso, el delfín del Indo Pacífico, el delfín de costados blancos del Pacífico, el delfín común de rostro largo, el delfín cabeza de melón, el delfín listado, los cahcalotes pigmeo y enano, la orca pigmea, el delfín girador de rostro largo y el delfín del río Irawadi. En este grupo los valores SpeR oscilan entre 1125 y 8165. Por último las tasas SpeR más rápidas las tienen los artiodáctilos junto con los focénidos (11250-37598).

El mapeo de caracteres resultó en un análisis sencillo con el fin de reconocer algún patrón en torno al tipo de cambio que han tenido los cetáceos respecto a los caracteres empleados. La Figura 29 muestra el árbol filogenético obtenido con BEAST, en el cual están marcadas las posiciones donde ocurren los cambios. MacClade 4.0 mapeó 21 cambios en total a lo largo del árbol. Nueve cambios fueron del carácter TC (tamaño corporal), seis del EMSF (edad de madurez sexual femenina), dos del AH (abundancia histórica), dos del SpeR (índice ecológico) y dos del SistAp (sistema de apareamiento).

Los resultados indican que la mayoría de los cambios mapeados ocurren en las ramas terminales y por lo tanto son recientes. Asimismo la mayoría de estos cambios son de un estado de carácter menor a uno mayor.

Las gráficas realizadas para este análisis ecológico evolutivo se encuentran en la Figura 30. En estas gráficas se puede visualizar la relación entre las tasas de cambio molecular representadas por SpL con respecto a los parámetros ecológicos de las especies (TC y SpeR).

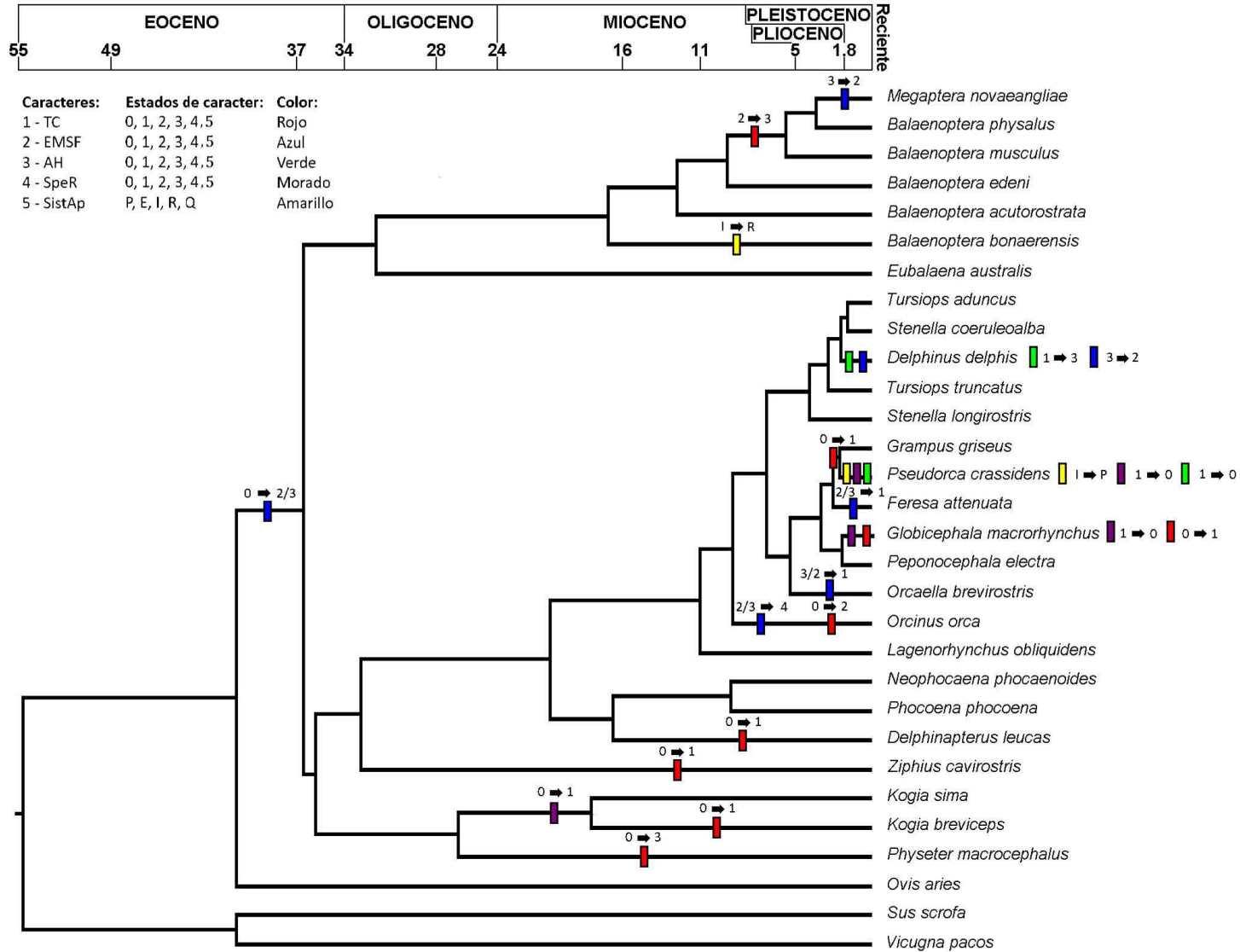


Fig. 29. Mapeo de caracteres con MacClade 4.0. Las figuras de color en las ramas muestran los cambios que han ocurrido en los cetáceos.

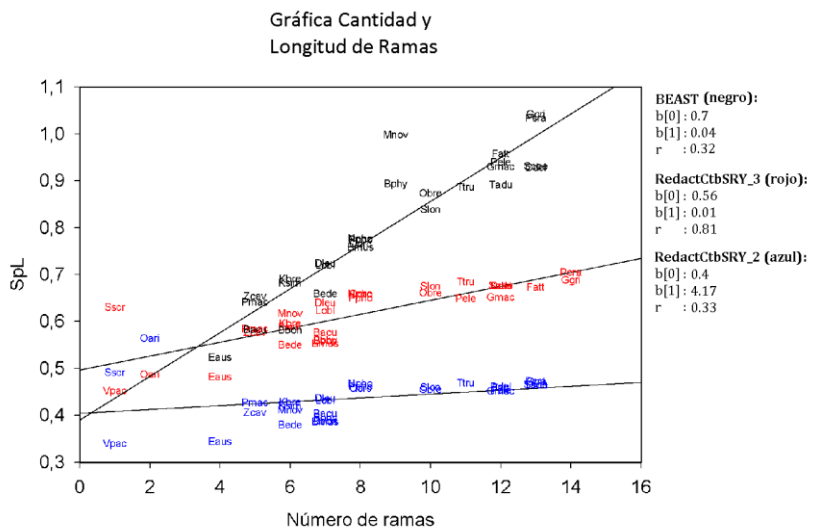
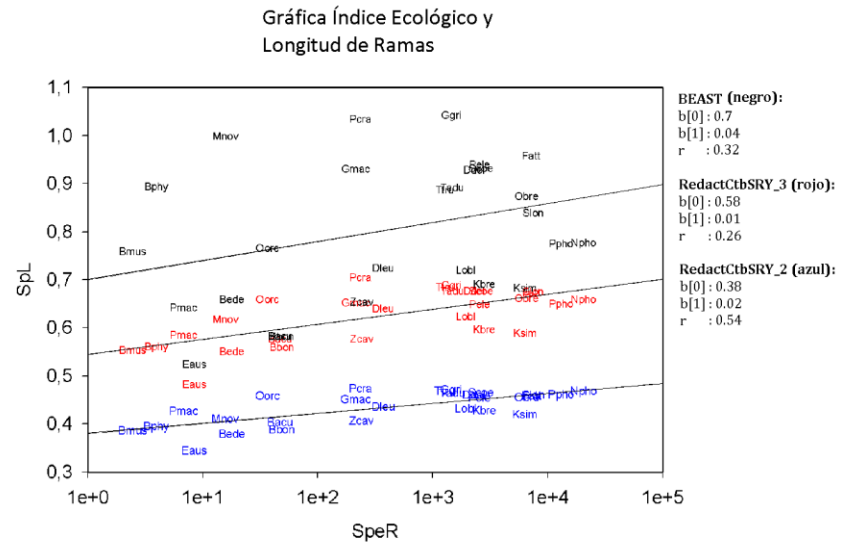
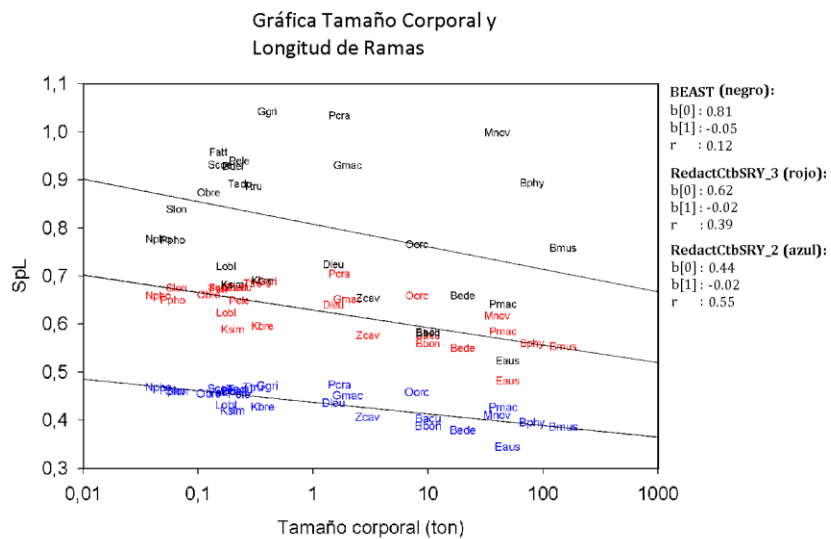


Fig. 30. Gráficas del análisis ecológico evolutivo: Gráfica Tamaño Corporal y Longitud de ramas (TC vs SPL); Gráfica Índice Ecológico y Longitud de Ramas (SpeR vs SPL); Gráfica Cantidad y Longitud de Ramas (Número de ramas vs SPL). Código de color: Azul: RedactCtbSRY_2; Rojo: RedactCtbSRY_3; Negro: BEAST.

***Al conjunto de datos de BEAST se les remvió los datos de los artiodáctilos. Estos datos al ser muy distintos a los datos de los cetáceos hacían ruido.**

Estos resultados sugieren que existe variación entre las tasas de los linajes, así como también una correlación entre las tasas de cambio evolutivo molecular y la historia y modo de vida de los organismos, algo ya demostrado en diversos estudios (Bininda-Emonds, 2007; Jackson *et al.*, 2009; Martin & Palumbi, 1993; Nabholz *et al.*, 2008).

La evolución de los cetáceos se ha dirigido, entre otras cosas, a un tamaño corporal grande. Éste les permite almacenar grandes cantidades de oxígeno en los músculos y en la sangre que les sirve para el buceo, así como también tener grandes almacenes de grasa que les sirve como aislante térmico (Berta *et al.*, 2015). En la gráfica Tamaño Corporal y Longitud de Ramas se puede ver que la relación entre el peso y las tasas es inversa: a mayor peso menor es la tasa de cambio. De la misma manera como ocurre con las tasas de cambio evolutivo molecular, el SpeR es más lento para los cetáceos que para los artiodáctilos, siendo los misticetos el grupo de cetáceos con las tasas ecológicas más lentas. Los misticetos son animales grandes, con ciclos de vida y tasas metabólicas lentas, al igual que el cachalote y la orca. Esto tiene que ver con la tasa de división celular, el tiempo generacional y la tasa metabólica con relación al tamaño corporal.

Los organismos longevos y de tiempos generacionales largos acumulan menos mutaciones por año que organismos con tiempos generacionales cortos, y por lo tanto sus tasas de cambio molecular son menores. Por otro lado la tasa metabólica menor en animales grandes causa menor daño oxidativo y consecuentemente menos cambios en el DNA (Bromham, 2009; Cordero & Janzen, 2013; Martin & Palumbi, 1993).

El primer cambio mapeado corresponde a un incremento en la edad reproductiva a principios de la historia evolutiva de los cetáceos (rama *Cetacea*), es decir, éste es un carácter ancestral y que muchos de los cetáceos actuales presentan. Esto parece indicar que la selección ha favorecido la reproducción retardada y el éxito reproductivo de las hembras es mayor cuando son más grandes. Esto se debe a que la reproducción comienza cuando las hembras alcanzan un 85-90% de su tamaño promedio adulto y no tienen las demandas energéticas que tendría una madre aún en crecimiento (Mann *et al.*, 2000). Sin embargo, es posible que esto esté también asociado a otros factores para algunas especies. Las orcas,

por ejemplo, alcanzan la edad reproductiva entre los seis y diez años de edad pero no se reproducen sino hasta los 14 o 15 años de edad. El cachalote es otro animal con edad reproductiva grande. En estos animales el incremento en la edad reproductiva podría deberse a que son organismos que necesitan madurez social, es decir, las hembras podrían adquirir habilidades y conocimientos a través del aprendizaje social, de modo que la selección podría actuar de forma que incremente la adecuación de hembras con más experiencia. Si esto es cierto, la reproducción ocurre cuando las hembras están tanto física como socialmente listas.

La gráfica Cantidad y Longitud de Ramas (Figura 30) muestra cómo el tamaño de muestra de ramas y los procesos de radiación evolutiva afectan las longitudes de las ramas y se puede interpretar como un error de muestra. La gráfica muestra que el número de ramas que tiene cada especie afecta su longitud total (SpL): especies con un número de ramas chico tienen una longitud menor (indicado por la regresión lineal), y no significa que estas especies tengan tasas de sustitución lentas (por ejemplo, los artiodáctilos), o especies con muchas ramas tengan tasas de sustitución rápidas (por ejemplo, algunos mysticetos). La pendiente de la regresión lineal indica la sensibilidad que tiene cada método al error de muestra. En este caso la construcción filogenética de BEAST es la más sensible, y RedactCtbSRY_2 es la menos sensible. Los procesos de radiación que tienen los delfininos y globicefalinos los hacen tener muchas ramas y muy cortas. Su longitud acumulada, por lo tanto es grande, pero no necesariamente implica que tengan tasas de sustitución tan rápidas, como las tienen los artiodáctilos y focénidos. Este error podría corregirse con un número de muestra mayor, es decir, con más especies.

1.1. Consideraciones

El planteamiento teórico de este trabajo está basado en las diferentes tasas de cambio que tienen los marcadores en cada una de las especies. Realizar inferencias sobre cambios en la ecología poblacional y sistema de apareamiento con sólo una secuencia por marcador por especie no es trivial y las interpretaciones podrían parecer falsas.

Pero dado que las ramas profundas del árbol son básicamente las mismas aunque el muestreo de secuencias por especie sea mayor, este muestreo daría al árbol principalmente una mayor resolución en las ramas de la base sin necesariamente afectar las proporciones de los marcadores.

Independientemente si representan o no representa cambios en la ecología poblacional, se puede ver que las proporciones de los marcadores entre rama y rama en el tiempo sí cambian; no se mantienen constantes. Esto, aunado al hecho de que 1) la mayoría de los cambios en el mapeo de caracteres han sido recientes y 2) que existe entre los cetáceos variación en sus modos de vida, anatomía y tasas moleculares y ecológicas, es indicativo de que estos animales responden a las presiones ambientales del momento.

La vida en grupo, las relaciones sociales fuertes y la cognición pueden ser resultado de las presiones ambientales y la interacción de diversas fuerzas evolutivas. Los cetáceos han evolucionado a aspectos fisiológicos, físicos y conductuales muy específicos y adecuados para el éxito de la vida en el mar. La variación que existe entre los cetáceos puede ser resultado, entre otras cosas, de las mismas fluctuaciones ambientales que han tenido los océanos a lo largo del tiempo.

El método propuesto se puede usar en otros organismos, en particular en animales con determinación sexual cromosómica, como mamíferos y, aunque su sistema es diferente, en aves. En plantas se tendría que modificar, ya que aunque tienen 3 genomas, el cloroplasto y la mitocondria casi siempre se heredan por vía materna, y casi todas son hermafroditas. Sin embargo, se podría usar de forma similar en coníferas, donde el cloroplasto se hereda por vía paterna, con el polen, pero la mitocondria lo hace con las semillas, por vía materna.

CONCLUSIÓN

1. Conclusiones generales

Este trabajo:

1) Representa el primer intento en realizar aproximaciones filogenéticas para inferir cambios en la ecología poblacional y sistema de apareamiento a partir de un análisis de longitud de ramas.

2) Demuestra la complejidad del análisis que se pudo realizar a partir de árboles filogenéticos. Asimismo este trabajo es prueba de la cantidad de información que hay detrás de los árboles filogenéticos que no poseen únicamente información sobre relaciones evolutivas y edades de divergencia, sino que son un registro histórico de la evolución de los modos de vida.

Se logró ampliar y analizar la base de datos existente en el Laboratorio de Mastozoología Marina de la Facultad de Ciencias de la UNAM con secuencias nucleotídicas del intrón 1 de la Actina β , el Citocromo *b*, y el gen *SRY* de cetáceos así como contrastar las filogenias de las secuencias neutrales de ADN de herencia uni y biparental y examinar su cambio evolutivo en las diferentes especies de cetáceos.

A pesar de que las tres topologías de los árboles filogenéticos de los métodos empleados resultaron diferentes entre sí, los análisis bayesianos de MrBayes y BEAST resultaron congruentes mediante árboles robustos. A su vez, esto permitió que el análisis de trayectorias fuera efectivo pues se logró plasmar en los MEEPs las filogenias y se pudo ver que las proporciones de los marcadores que constituyen a cada especie son diferentes. Las trayectorias permitieron inferir cambios en la ecología poblacional y sistema de apareamiento de los cetáceos. En algunas especies estos cambios fueron más evidentes que en otros como en el cachalote, la ballena jorobada, la beluga y la orca.

2. Conclusiones particulares

1. Las filogenias de genes con herencia materna, paterna y biparental en los cetáceos, convergen a árboles filogenéticos topológicamente similares, pero con distintas longitudes de ramas, que dan información sobre sus tasas de substitución diferencial, y consideramos se deben a cambios en la ecología poblacional a través de su evolución.

2. El mapeo de diferentes filogenias de los cetáceos en espacios que contrastan las tasas de evolución de genes con diferentes tipos de herencia (materna, paterna y biparental) se interpretan en esta tesis como una herramienta para caracterizar el flujo génico y la subdivisión poblacional por un lado, la poliginia y la subdivisión poblacional materna por el otro. Estos mapeos muestran que en su origen, los cetáceos evolucionaron en un sistema poligínico con amplio flujo génico entre sus poblaciones. La poliginia se acentuó particularmente en la evolución temprana de los cachalotes (Physeteroidea).

3. A partir del mapeo de las tasa de evolución, se infiere que la ocurrencia de flujo génico en el origen de los cetáceos parece asociarse al origen de la vida marina que favoreció la dispersión de estos organismos y la poliginia podría asociarse, como en otros casos, a la formación de pequeños grupos altamente cohesionados viviendo en un medio altamente demandante para la sobrevivencia.

4. El análisis filogenético muestra que en todas las líneas de los cetáceos actuales, evolucionó una subdivisión poblacional materna relacionada con diferentes modos de sociabilidad matrilineal la cual es particularmente evidente entre los cachalotes, algunos delfines y las ballenas jorobadas.

5. En algunos casos, el análisis filogenético muestra la evolución de una subdivisión poblacional general que puede estar asociada a la filopatría y/o al surgimiento de estructuras sociales de ambos sexos como en la orca.

6. La formación de grupos cohesionados en los cetáceos, tanto en su evolución inicial como en la etapa de formación generalizada de estructuras matrilineales y en los casos donde

hubo subdivisión poblacional por ambos sexos, es posiblemente la base ecológica sobre la que se han desarrollado las altas capacidades cognitivas y culturales de los cetáceos.

3. Perspectivas

El análisis filogenético con modelación de los procesos evolutivos, bayesiano en este caso, permitió hacer una inferencia de la evolución de la ecología poblacional de los cetáceos. Un mejor entendimiento de este tema aguarda un mayor muestreo de genes de herencia materna, paterna y biparental en más especies, tanto de los cetáceos mismos como de los artiodáctilos más cercanos, p.ej. los hipopótamos, y otros que son interesantes por contraste, p. ej. los cérvidos poligínicos.

Hace falta aplicar esta aproximación analítica para estudiar la evolución de la ecología poblacional de otros mamíferos con amplias capacidades cognitivas y culturales como los primates, especialmente los homínidos, paeungulados y carnívoros. En los últimos dos casos, habría especialmente que contrastar a los grupos marinos de estos conjuntos, sirenios y pinnípedos respectivamente.

ANEXO

Anexo 1

Tabla 1. Glosario de palabras clave de este capítulo (Tomado y editado de Whitehead & Van Parijs, 2010).

Palabra	Definición
Agregación	Grupo espacio-temporal de individuos como resultado de un factor ambiental o externo.
Asociación	Dos animales se asocian bajo circunstancias donde las interacciones ocurren normalmente.
Cultura	Información o comportamiento que comparten los miembros de una población que se adquiere de conspecíficos a través del aprendizaje.
Dominancia	Interacciones repetidas y agonísticas entre dos individuos caracterizadas por un resultado a favor de uno de los miembros.
Fisión-fusión	Grupo casual de tamaño y composición diversa que se forma y separa frecuentemente.
Grupo	Conjunto de individuos que mantienen proximidad espacio-temporal y donde ocurren la mayoría de las interacciones.
Interacción	Acción de un animal dirigida a otro en la que afecta su conducta.
Relación	Contenido, calidad y patrón de interacciones entre dos individuos.

La Tabla 2 muestra las secuencias disponibles del LMM-FC después de la búsqueda en GenBank de los marcadores de *ActInt1*, *Cyt b* y *SRY*. En total se lograron capturar secuencias de 82 especies de cetáceos y 6 artiodáctilos. Únicamente de 27 especies de cetáceos se lograron capturar las secuencias de los tres marcadores.

Tabla 2. Secuencias de DNA de la base de datos del LMM-FC para los marcadores *ActInt1*, *Cyt b* y *SRY* (Diciembre, 2014). 82 especies de cetáceos en total.*

Familia	Nombre científico	<i>ActInt1</i>	<i>Cyt b</i>	<i>SRY</i>	Total
Balaenidae	<i>Balaena mysticetus</i>	1	1		
	<i>Eubalaena australis</i>	1	1	1	1
	<i>Eubalaena glacialis</i>		1		
	<i>Eubalaena japónica</i>			1	
Neobalaenidae	<i>Caparea marginata</i>	1	1		
Eschrichtiidae	<i>Eschrichtius robustus</i>	1	1		
Balaenopteridae	<i>Megaptera novaeangliae</i>	1	1	1	1
	<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	1	1	1	1
	<i>Balaenoptera bonaerensis</i>	1	1	1	1
	<i>Balaenoptera borealis</i>		1	1	
	<i>Balaenoptera brydei</i>		1	1	
	<i>Balaenoptera edeni</i>	1	1	1	1

	<i>Balaenoptera musculus</i>	1	1	1	1
	<i>Balaenoptera physalus</i>	1	1	1	1
Physeteridae	<i>Physeter macrocephalus</i>	1	1	1	1
Kogiidae	<i>Kogia breviceps</i>	1	1	1	1
	<i>Kogia sima</i>	1	1	1	1
Ziphiidae	<i>Ziphius cavirostris</i>	1	1	1	1
	<i>Berardius arnuxii</i>	1			
	<i>Berardius bairdii</i>	1	1		
	<i>Tasmacetus shepherdi</i>	1	1		
	<i>Indopacetus pacificus</i>	1			
	<i>Hyperoodon planifrons</i>	1			
	<i>Hyperoodon ampullatus</i>	1	1		
	<i>Mesoplodon hectori</i>	1			
	<i>Mesoplodon mirus</i>	1			
	<i>Mesoplodon bidens</i>	1	1		
	<i>Mesoplodon europeus</i>	1	1		
	<i>Mesoplodon grayi</i>	1			
	<i>Mesoplodon peruvianus</i>	1	1		
	<i>Mesoplodon densirostris</i>	1	1		
	<i>Mesoplodon ginkgodens</i>	1			
	<i>Mesoplodon carlhubbsi</i>	1			
	<i>Mesoplodon layardii</i>	1			
	<i>Mesoplodon stejnegeri</i>	1		1	
Platanistidae	<i>Platanista gangetica</i>		1		
Iniidae	<i>Inia geoffrensis</i>	1	1		
Lipotidae	<i>Lipotes vexillifer</i>		1		
Pontoporiidae	<i>Pontoporia blainvillei</i>		1		
Monodontidae	<i>Dlephinapterus leucas</i>	1	1	1	1
	<i>Monodon monoceros</i>		1		
Delphinidae	<i>Cephalorhynchus commersonii</i>	1	1		
	<i>Cephalorhynchus eutropia</i>	1	1		
	<i>Cephalorhynchus heavisidii</i>	1	1		
	<i>Cephalorhynchus hectori</i>	1	1		
	<i>Steno bredanensis</i>	1	1		
	<i>Sousa chinensis</i>	1	1		
	<i>Sotalia fluviatilis</i>	1	1		
	<i>Sotalia guianensis</i>	1	1		
	<i>Tursiops truncatus</i>	1	1	1	1
	<i>Tursiops aduncus</i>	1	1	1	1
	<i>Stenella attenuata</i>	1	1		
	<i>Stenella frontalis</i>	1	1		
	<i>Stenella clymene</i>		1		
	<i>Stenella coeruleoalba</i>	1	1	1	1

	<i>Stenella longirostris</i>	1	1	1	1
	<i>Delphinus delphis</i>	1	1	1	1
	<i>Delphinus capensis</i>	1	1		
	<i>Delphinus tropicalis</i>		1		
	<i>Lagenodelphis hosei</i>	1	1		
	<i>Lagenorhynchus albirostris</i>	1	1		
	<i>Lagenorhynchus acutus</i>	1	1		
	<i>Lagenorhynchus obliquoidens</i>	1	1	1	1
	<i>Lagenorhynchus australis</i>	1			
	<i>Lagenorhynchus cruciger</i>	1	1		
	<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	1	1		
	<i>Lissodelphis borealis</i>	1	1		
	<i>Grampus griseus</i>	1	1	1	1
	<i>Peponocephala electra</i>	1	1	1	1
	<i>Feresa attenuata</i>	1	1	1	1
	<i>Pseudorca crassidens</i>	1	1	1	1
	<i>Orcinus orca</i>	1	1	1	1
	<i>Globicephala melas</i>	1	1		
	<i>Globicephala macrorhynchus</i>	1	1	1	1
	<i>Orcaella brevirostris</i>	1	1	1	1
Phocoenidae	<i>Neophocaena phocaenoides</i>	1	1	1	1
	<i>Phocoena phocoena</i>	1	1	1	1
	<i>Phocoena sinus</i>		1		
	<i>Phocoena spinipinnis</i>	1			
	<i>Phocoena dioptrica</i>	1			
	<i>Phocoenoides dalli</i>	1			
Bovidae	<i>Ovis aries</i>	1	1	1	1
	<i>Capra hircus</i>		1	1	
	<i>Bos taurus</i>		1	1	
Camelidae	<i>Vicugna pacos</i>	1	1	1	1
Suidae	<i>Sus scrofa</i>	1	1	1	1
Cervidae	<i>Cervus elaphus</i>		1	1	
Total secuencias/especie		74	72	37	30

*La columna *Total* indica con un número 1 la presencia de las secuencias de los tres marcadores.

Tabla 3. Análisis estadístico de la construcción filogenética de RedactCtbSRY_2.*

Parámetro	Media	Varianza	Bajo	Alto	Mediana	minESS	avgESS	PSRF
TL{ActInt1}	2.33	7.73	0.62	7.16	1.38	393.06	405.55	1.00031
TL{Cyt b}	6.03	15.68	2.59	13.50	4.72	468.22	472.71	1.00003
TL{SRY}	1.54	4.35	0.33	4.94	0.85	505.83	556.98	1.00051
r(A->C){ActInt1}	0.09	0.00	0.06	0.11	0.09	12739.55	13326.86	0.99999
r(A->G){ActInt1}	0.33	0.00	0.28	0.38	0.33	8565.81	8678.77	1.00007

r(A<->T){ActInt1}	0.04	0.00	0.03	0.06	0.04	15389.10	16368.58	1.00004
r(C<->G){ActInt1}	0.10	0.00	0.06	0.13	0.10	10756.25	10873.84	0.99998
r(C<->T){ActInt1}	0.33	0.00	0.28	0.38	0.33	9046.35	9185.64	1.00003
r(G<->T){ActInt1}	0.11	0.00	0.09	0.14	0.11	12946.09	13051.67	0.99998
r(A<->C){Cyt b}	0.03	0.00	0.02	0.04	0.03	198.95	604.57	1.00250
r(A<->G){Cyt b}	0.36	0.00	0.30	0.42	0.36	1456.98	2121.46	1.00090
r(A<->T){Cyt b}	0.03	0.00	0.02	0.04	0.03	8333.62	8476.24	1.00054
r(C<->G){Cyt b}	0.02	0.00	0.01	0.02	0.02	9098.47	9471.65	0.99998
r(C<->T){Cyt b}	0.52	0.00	0.46	0.59	0.52	1992.68	2518.24	1.00050
r(G<->T){Cyt b}	0.04	0.00	0.02	0.06	0.04	6734.29	7184.84	1.00014
r(A<->C){SRY}	0.08	0.00	0.05	0.11	0.08	6570.21	9178.87	0.99998
r(A<->G){SRY}	0.25	0.00	0.19	0.30	0.24	7418.15	8459.94	0.99999
r(A<->T){SRY}	0.05	0.00	0.02	0.08	0.05	13095.88	13754.70	1.00001
r(C<->G){SRY}	0.11	0.00	0.07	0.15	0.11	13856.06	13906.98	1.00006
r(C<->T){SRY}	0.40	0.00	0.32	0.48	0.40	5261.21	5904.30	1.00000
r(G<->T){SRY}	0.12	0.00	0.07	0.17	0.12	11924.59	12168.83	1.00002
pi(A){ActInt1}	0.33	0.00	0.30	0.36	0.33	13981.24	14492.48	0.99998
pi(C){ActInt1}	0.18	0.00	0.16	0.20	0.18	14118.80	14146.10	0.99999
pi(G){ActInt1}	0.20	0.00	0.17	0.22	0.20	12563.87	13119.74	1.00000
pi(T){ActInt1}	0.29	0.00	0.27	0.32	0.29	14970.08	15153.09	0.99998
pi(A){Cyt b}	0.33	0.00	0.30	0.35	0.33	3193.72	5649.31	1.00051
pi(C){Cyt b}	0.37	0.00	0.35	0.39	0.37	6708.22	6917.79	1.00025
pi(G){Cyt b}	0.10	0.00	0.08	0.11	0.10	490.13	883.20	1.00200
pi(T){Cyt b}	0.20	0.00	0.19	0.22	0.20	2612.07	4780.22	1.00013
pi(A){SRY}	0.30	0.00	0.27	0.34	0.30	14787.66	15120.07	1.00001
pi(C){SRY}	0.25	0.00	0.22	0.28	0.25	13030.01	14383.50	0.99998
pi(G){SRY}	0.26	0.00	0.23	0.30	0.26	16082.81	16369.15	0.99998
pi(T){SRY}	0.18	0.00	0.15	0.21	0.18	7774.27	8280.19	1.00000
alpha{ActInt1}	1.37	0.11	0.84	2.01	1.32	475.01	565.64	1.00153
alpha{Cyt b}	0.23	0.00	0.20	0.26	0.23	12143.03	13238.86	1.00027
alpha{3}	2.04	0.85	0.66	3.88	1.84	1236.12	1560.68	1.00002
m{ActInt1}	0.56	0.08	0.09	1.00	0.56	241.62	324.26	1.00009
m{Cyt b}	0.65	0.06	0.21	1.00	0.66	440.65	514.29	1.00038
m{SRY}	0.56	0.09	0.08	1.00	0.56	385.67	395.00	1.00088

*Abreviaturas: Los parámetros evaluados en la tabla para cada partición son (primera columna): TL: longitud total; r(A<->C), r(A<->G), r(A<->T) etc.: las seis tasas del modelo reversible GTR; pi(A), pi(C), pi(G), etc.: las cuatro frecuencias estacionarias de estado; alpha: la forma de la distribución de las tasas de variación entre sitios; m: la proporción de sitios invariables. Para cada uno de los valores muestreados de dichos parámetros se enlista: promedio, varianza, límite bajo y límite alto del intervalo de confianza del 95%, mediana; *minESS* (*minimum Effective Sample Size*): tamaño mínimo de muestreo efectivo; *avgESS* (*average Effective Sample Size*): promedio de muestreo efectivo; PSRF (*Potential Scale Reduction Factor*): diagnóstico de convergencia.

Tabla 4. Análisis estadístico de la construcción filogenética de RedactCtbSRY_3.*

Parámetro	Media	Varianza	Bajo	Alto	Mediana	minESS	avgESS	PSRF
TL{ActInt1}	1.97	4.45	0.62	5.44	1.28	189.40	203.78	0.99998
TL{Cyt b1,2}	2.36	5.26	0.75	6.55	1.57	385.17	423.27	1.00096
TL{Cyt b3}	19.85	42.28	12.02	32.50	18.06	358.65	529.03	1.00078
TL{SRY}	1.52	4.29	0.32	4.76	0.86	134.63	311.11	1.00171
r(A<->C){ActInt1}	0.09	0.00	0.06	0.11	0.09	7893.34	8275.28	1.00026
r(A<->G){ActInt1}	0.33	0.00	0.28	0.38	0.33	4853.80	5097.50	1.00008
r(A<->T){ActInt1}	0.04	0.00	0.03	0.06	0.04	10348.74	10610.51	1.00085
r(C<->G){ActInt1}	0.10	0.00	0.06	0.13	0.10	6655.05	6856.93	1.00052
r(C<->T){ActInt1}	0.33	0.00	0.28	0.38	0.33	4808.99	5184.74	0.99998
r(G<->T){ActInt1}	0.11	0.00	0.09	0.14	0.11	8065.71	8154.34	1.00026
r(A<->C){Cytb1-Cytb2}	0.05	0.00	0.03	0.07	0.05	7052.25	7442.35	1.00049
r(A<->G){Cytb1-Cytb2}	0.45	0.00	0.37	0.52	0.45	3220.36	3339.88	1.00012
r(A<->T){Cytb1-Cytb2}	0.04	0.00	0.03	0.06	0.04	6619.53	7041.62	0.99999
r(C<->G){Cytb1-Cytb2}	0.04	0.00	0.02	0.06	0.04	8087.23	8274.33	1.00142
r(C<->T){Cytb1-Cytb2}	0.38	0.00	0.32	0.45	0.38	3195.21	3234.76	1.00126
r(G<->T){Cytb1-Cytb2}	0.03	0.00	0.01	0.05	0.03	7717.48	8084.25	1.00012
r(A<->C){Cytb3}	0.01	0.00	0.01	0.01	0.01	526.07	1026.36	1.00896
r(A<->G){Cytb3}	0.51	0.00	0.43	0.59	0.51	978.61	1107.65	1.00019
r(A<->T){Cytb3}	0.01	0.00	0.00	0.02	0.01	3599.41	3607.94	1.00130
r(C<->G){Cytb3}	0.01	0.00	0.00	0.03	0.01	2626.97	2738.48	0.99998
r(C<->T){Cytb3}	0.39	0.00	0.31	0.47	0.39	1148.13	1166.75	1.00095
r(G<->T){Cytb3}	0.07	0.00	0.03	0.12	0.07	1803.65	1833.76	1.00059
r(A<->C){SRY}	0.08	0.00	0.05	0.11	0.08	8540.30	9121.39	1.00241
r(A<->G){SRY}	0.25	0.00	0.19	0.30	0.24	5659.66	5697.98	1.00076
r(A<->T){SRY}	0.05	0.00	0.02	0.08	0.05	8903.55	9591.28	1.00005
r(C<->G){SRY}	0.11	0.00	0.07	0.15	0.11	8475.76	8494.29	1.00006
r(C<->T){SRY}	0.40	0.00	0.32	0.48	0.40	2890.03	3987.12	1.00059
r(G<->T){SRY}	0.12	0.00	0.07	0.17	0.12	7494.09	7524.94	1.00018
pi(A){ActInt1}	0.33	0.00	0.30	0.36	0.33	9450.08	9513.08	1.00006
pi(C){ActInt1}	0.18	0.00	0.16	0.20	0.18	9142.59	9331.39	1.00020
pi(G){ActInt1}	0.20	0.00	0.17	0.22	0.20	8558.47	8852.77	1.00001
pi(T){ActInt1}	0.29	0.00	0.27	0.32	0.29	9408.89	9540.06	1.00027
pi(A){Cytb1-Cytb2}	0.26	0.00	0.23	0.29	0.26	8836.58	8882.67	1.00000
pi(C){Cytb1-Cytb2}	0.27	0.00	0.24	0.30	0.27	9355.84	9678.75	1.00241
pi(G){Cytb1-Cytb2}	0.17	0.00	0.14	0.19	0.17	7061.28	7341.01	0.99999
pi(T){Cytb1-Cytb2}	0.30	0.00	0.27	0.33	0.30	4796.46	5523.10	1.00198
pi(A){Cytb3}	0.40	0.00	0.37	0.44	0.40	2889.80	3007.17	1.00021
pi(C){Cytb3}	0.40	0.00	0.37	0.43	0.40	2828.79	3025.86	1.00000
pi(G){Cytb3}	0.04	0.00	0.03	0.04	0.04	2392.30	2448.59	1.00054

$\pi(T)\{Cytb3\}$	0.16	0.00	0.15	0.18	0.16	2688.63	3050.78	1.00301
$\pi(A)\{SRY\}$	0.30	0.00	0.27	0.34	0.30	10796.63	10934.04	0.99998
$\pi(C)\{SRY\}$	0.25	0.00	0.22	0.28	0.25	10996.43	11343.64	1.00015
$\pi(G)\{SRY\}$	0.26	0.00	0.23	0.30	0.26	10759.42	11176.28	0.99999
$\pi(T)\{SRY\}$	0.18	0.00	0.15	0.21	0.18	6562.42	8395.42	1.00029
$\alpha\{ActInt1\}$	1.36	0.10	0.85	2.00	1.31	315.74	509.22	1.01220
$\alpha\{Cytb1-Cytb2\}$	0.16	0.00	0.13	0.19	0.16	18325.16	19437.79	1.00019
$\alpha\{Cytb3\}$	3.06	0.40	1.95	4.33	2.98	817.81	2340.40	1.00626
$\alpha\{SRY\}$	2.11	0.89	0.68	3.98	1.91	579.16	997.25	0.99998
$m\{ActInt1\}$	0.59	0.07	0.12	1.00	0.60	118.26	186.25	1.00093
$m\{Cyt\ b1,2\}$	0.61	0.08	0.12	1.00	0.62	299.41	349.27	1.00034
$m\{Cyt\ b3\}$	0.80	0.03	0.41	1.02	0.83	635.98	659.12	1.00029
$m\{SRY\}$	0.56	0.09	0.08	1.00	0.56	162.15	306.05	0.99999

*Abreviaturas: Los parámetros evaluados en la tabla para cada partición son: TL: longitud total; $r(A \leftrightarrow C)$, $r(A \leftrightarrow G)$, $r(A \leftrightarrow T)$, etc.: las seis tasas del modelo reversible GTR; $\pi(A)$, $\pi(C)$, $\pi(G)$, etc.: las cuatro frecuencias estacionarias de estado; α : la forma de la distribución de las tasas de variación entre sitios; m : la proporción de sitios invariables. Para cada uno de los valores muestreados de dichos parámetros se enlista: promedio, varianza, límite bajo y límite alto del intervalo de confianza del 95%, mediana; *minESS* (*minimum Effective Sample Size*): tamaño mínimo de muestreo efectivo; *avgESS* (*average Effective Sample Size*): promedio de muestreo efectivo; *PSRF* (*Potential Scale Reduction Factor*): diagnóstico de convergencia.

Anexo 2

Ficha biológica de las especies del análisis final. Todas las figuras se tomaron de Jefferson *et al* (1994).

Megaptera novaeangliae



Fig. 1 *Megaptera novaeangliae*

Clasificación:

Orden: Cetacea

Suborden: Mysticeti

Familia: Balaenopteridae

Género: *Megaptera*

Especie: *M. novaeangliae*

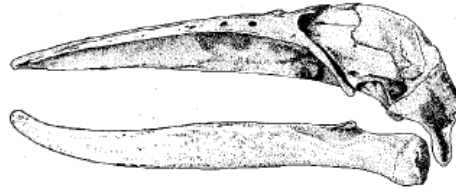


Fig. 2 Cráneo vista lateral

Nombre común: Ballena jorobada, yubarta, rorcual jorobado.

Descripción y generalidades: La ballena jorobada es de los rorcuales más estudiados. Se distingue fácilmente de los demás rorcuales ya que tiene un cuerpo más robusto y sus aletas pectorales son considerablemente grandes midiendo aproximadamente un tercio de la longitud del cuerpo, permitiéndole a la ballena amplia maniobrabilidad. Su cuerpo es negro/gris oscuro dorsalmente. Ventralmente tiene diversos patrones de pigmentación (de color negro y blanco) que parecen variar entre poblaciones. Es una especie con hábitos migratorios. Al igual que muchos mysticetos, la ballena jorobada tiene patrones distintivos de distribución temporal que se refleja en ciclos anuales muy marcados que le permite explotar la productividad en altas latitudes en verano y reproducirse y cuidar a sus crías en mares tropicales y subtropicales en invierno. Las hembras son típicamente de 1 a 1.5 m más grandes que los machos. La demanda bioenergética de la reproducción puede favorecer tamaños más grandes y almacenes de grasa más abundantes en hembras. Aunque se han documentado grandes agregaciones de jorobadas, generalmente se les encuentra solas o en grupos pequeños inestables de 2 o 3 individuos.

- **Peso:** 40 t.
- **Tamaño:** Los adultos varían entre los 11 y los 16 m de longitud.

Distribución: Su distribución es cosmopolita y tiene preferencia por zonas costeras. Habita aguas polares y tropicales principalmente de todos los océanos del mundo. Migran de los trópicos, donde se aparean, dan a luz y crían a sus recién nacidos, a regiones polares y subpolares en ambos hemisferios donde se alimentan.

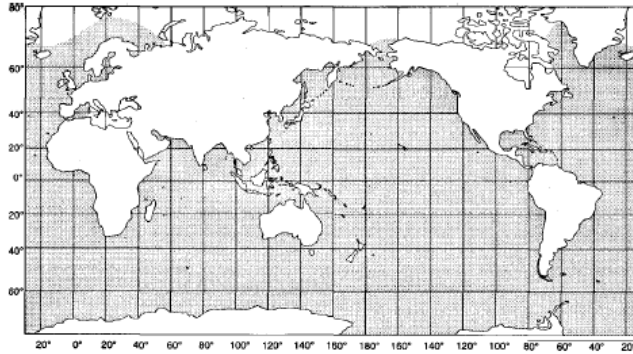


Fig. 3 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: La ballena jorobada alcanza la madurez sexual a los seis años de edad y da a luz a una cría aproximadamente cada dos años que tarda en gestar de 11 a 12 meses. Con respecto al comportamiento sexual los machos presentan tres conductas principales en las zonas de reproducción: el canto, la competencia directa y la escolta. Los machos ejecutan canciones elaboradas que pueden llegar a durar 20 minutos repitiéndose una y otra vez por varias horas. Los machos cantan principalmente en zonas de reproducción, aunque se les ha escuchado en zonas de alimentación. Conductas de competencia física son también comunes en estos rorcuales. Las peleas tienden a aumentar su frecuencia cuando hay mayor densidad de ballenas en las zonas de reproducción. Se ha observado que durante la época de apareamiento a las hembras (con o sin cría) las acompaña frecuentemente un macho al que se la ha denominado 'escolta' que posiblemente busca oportunidades de apareamiento o bien protege a la hembra después de haber copulado con ella.

Generalmente se acepta que el rorcual jorobado tiene un sistema de apareamiento poligínico. Dada la dispersión de las hembras en las zonas de alimentación y reproducción, los machos son incapaces de defender territorios con abundantes recursos y grupos de hembras. Por lo tanto, los machos defienden y compiten por una sola hembra en vez de un grupo varias hembras. Aunque no se sabe si las hembras se aparean con más de una pareja en una temporada reproductiva, análisis moleculares demuestran que éstas se aparean con distintos machos cada temporada, lo que sugiere que el sistema de apareamiento en esta especie es también algo promiscuo. Sin embargo, como no ha sido registrado el encuentro copulatorio de esta especie y es complicado medir el éxito reproductivo del macho se han propuesto otros modelos.

Balaenoptera physalus



Fig. 4 *Balaenoptera physalus*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Mysticeti
Familia: Balaenopteridae
Género: *Balaenoptera*
Especie: *B. physalus*



Fig. 5 Cráneo vista lateral

Nombre común: Rorcual común, ballena de aleta.

Descripción y generalidades: Después de la ballena azul es el animal más grande del planeta. Su coloración dorsal y a los lados es negra/gris oscuro, ventralmente es color blanco, y en la cabeza tiene un patrón de coloración asimétrico muy distintivo. Entre los rorcuales es de los más sociales juntándose en grupos de 2 a 7 o más individuos. No presentan dimorfismo sexual. La subespecie del hemisferio norte es de menor tamaño que la subespecie del hemisferio sur.

- **Peso:** 80 t.
- **Tamaño:** El tamaño oscila entre los 20 y 25 m, con un máximo de 27. m

Distribución: Es una especie cosmopolita cuya distribución es similar a la de la ballena jorobada. Tiene hábitos de aguas costeras profundas. Se alimenta en aguas frías y aparea en aguas tropicales y subtropicales.

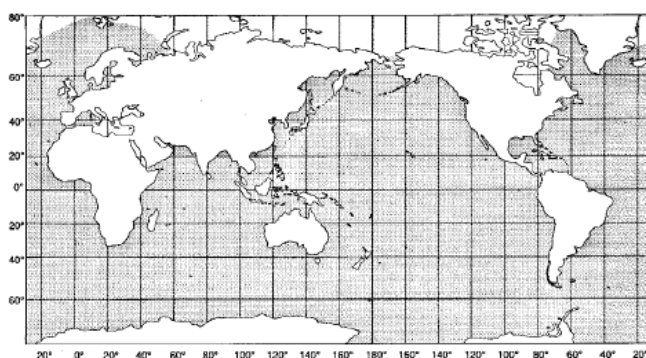


Fig. 6 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: El rorcual común se aparea en aguas templadas en los meses de invierno. Se les ha visto en pareja durante la temporada de apareamiento por lo que se cree que el sistema de apareamiento es monógamo. Los machos realizan una serie de vocalizaciones de baja frecuencia, similares a las canciones de la ballena jorobada. Las hembras a los 11 años de edad dan a luz a una cría que gesta durante 11 y 12 meses.

Balaenoptera musculus



Fig. 7 *Balaenoptera musculus*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Mysticeti
Familia: Balaenopteridae
Género: *Balaenoptera*
Especie: *B. musculus*



Fig. 8 Cráneo vista lateral

Nombre común: Ballena azul, rorcual azul.

Descripción y generalidades: La ballena azul es el animal más grande que se ha evolucionado en el planeta. Tiene un cuerpo largo. Es de un color azul grisáceo en la parte dorsal y es clara la parte ventral. Las hembras suelen ser de mayor tamaño que los machos. Es una especie solitaria aunque se le ha llegado a ver en pareja, y en grupos de hasta 50 ballenas en zonas de alta productividad. La mayoría de las ballenas son migratorias y viajan a aguas templadas en los inviernos. Hay registro de poblaciones que permanecen los inviernos en aguas frías como residentes. Se han descrito tres subespecies de acuerdo a su distribución.

- **Peso:** 80-150 t.
- **Tamaño:** Alrededor de 28 m de longitud.

Distribución: Se distribuyen en todos los océanos del mundo de donde se distinguen tres poblaciones (Pacífico Norte, Atlántico Norte y la población Hemisferio Sur). Es de hábitos pelágicos.

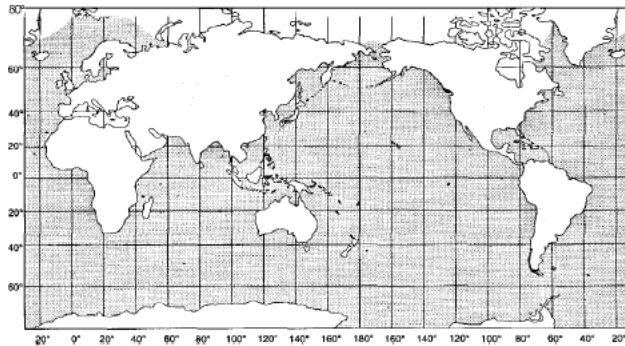


Fig. 9 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Se sabe poco de la biología de la reproducción de esta especie, de sus conductas sexuales y de su sistema de apareamiento. El rorcual azul alcanza la madurez sexual entre los 5 y los 15 años de edad (cuando miden entre 21 y 24 m aproximadamente). El apareamiento comienza en otoño y permanece durante el invierno. Las hembras dan a luz a crías cada 2 ó 3 años, que al nacer miden 6, 7 m y pesan de 2 a 3 t.

Balaenoptera acutorostrata

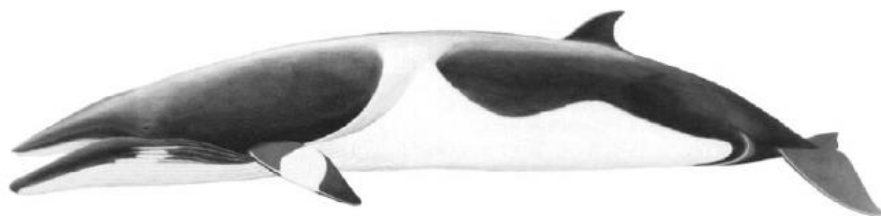


Fig. 10 *Balaenoptera acutorostrata*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Mysticeti
Familia: Balaenopteridae
Género: *Balaenoptera*
Especie: *B. acutorostrata*



Fig. 11 Cráneo vista lateral

Nombre común: Rorcual enano, ballena de Minke.

Descripción y generalidades: El rorcual enano es de fácil distinguir de los demás rorcuales. Tiene una cabeza puntiaguda y prominente. La aleta dorsal es alta y ubicada a un tercio posterior del dorso. Su color es oscuro en el dorso, blanca en la región ventral y gris a los lados. Tiene una distintiva mancha blanca en cada una de las aletas pectorales. Suelen estar solas o en grupos de 2 ó 3, aunque se han visto agregaciones grandes en zonas de alimentación.

- **Peso:** 10 y 14 t.
- **Tamaño:** Los machos adultos alcanzan los 9 m de longitud.

Distribución: Se distribuyen desde los trópicos hasta los casquetes polares en ambos hemisferios. Su abundancia es baja en algunas zonas pelágicas del Pacífico tropical del este. Generalmente son de hábitos costeros.

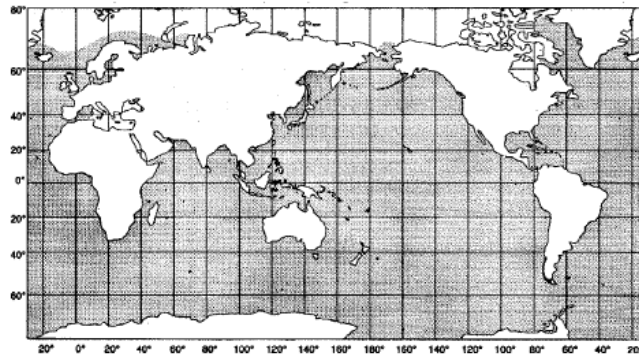


Fig. 12 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Se sabe poco de su reproducción. Alcanzan la madurez sexual a los 6 años de edad y dan a luz a una cría cada 2 años aproximadamente.

Balaenoptera bonaerensis

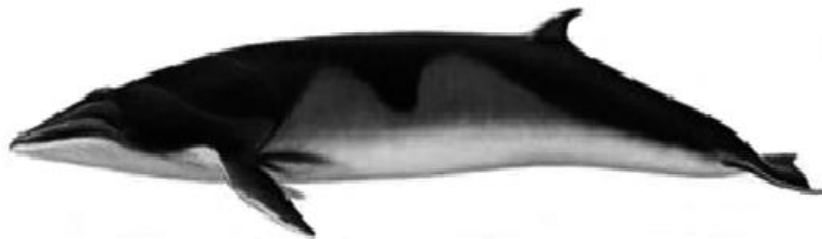


Fig. 13 *Balaenoptera bonaerensis*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Mysticeti
Familia: Balaenopteridae
Género: *Balaenoptera*
Especie: *B. bonaerensis*



Fig. 14 Cráneo vista lateral

Nombre común: Rorcual austral, Minke antártico.

Descripción y generalidades: Este rorcual es de los rorcuales de menor tamaño. Es muy similar al rorcual enano; la coloración es parecida a excepción de las manchas blancas en las aletas pectorales. Aunque es una especie migratoria hay ballenas que se quedan en invierno cerca de los casquetes de hielo del polo sur.

- **Peso:** 7 a 10 t.
- **Tamaño:** 8 m aproximadamente.

Distribución: El rorcual austral habita en todos los océanos del hemisferio sur. Durante el verano se encuentra cerca de la Antártica pero se mueve más hacia el norte en invierno.

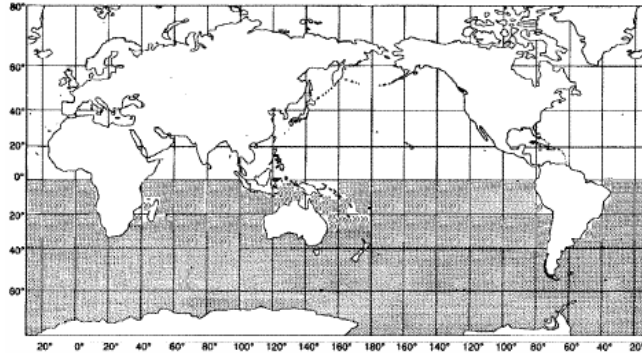


Fig. 15 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Las poblaciones en reproducción parecen estar dispersas y no asociadas a las costas. Se ha sugerido que son ballenas poligámicas dadas las agrupaciones en las zonas de reproducción. El tiempo generacional es de 22 años. Alcanzan la madurez sexual a los 7 años de edad.

Balaenoptera edeni



Fig. 16 *Balaenoptera edeni*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Mysticeti
Familia: Balaenopteridae
Género: *Balaenoptera*
Especie: *B. edeni*



Fig. 17 Cráneo vista lateral

Nombre común: Rorcual tropical, rorcual de Edén.

Descripción y generalidades: El rorcual tropical es una ballena pequeña de color gris oscuro con vientre blanco-amarillento. Sus aletas dorsales y pectorales son pequeñas. Esta especie no tiene migraciones largas como los demás rorcuales, sin embargo hay registros de migraciones cortas. Las poblaciones residentes son comunes.

- **Peso:** 20 t.
- **Tamaño:** Los adultos pueden superar los 15 m de longitud. Generalmente están en un rango de 12 a 14 m.

Distribución: Su distribución se restringe a zonas tropicales y subtropicales sin superar los 40° de latitud en ambos hemisferios. Se han visto cerca y lejos de la costa.

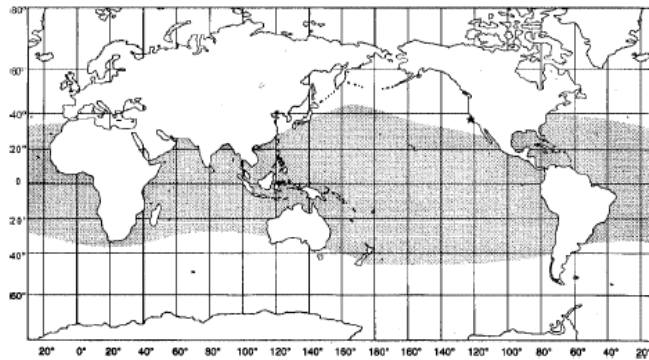


Fig. 18 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Se sabe poco de su conducta reproductiva. La madurez sexual se alcanza a los 10-13 años de edad. Las hembras tienen una cría por temporada reproductiva a la que cuidan durante 6 meses aproximadamente.

Eubalaena australis

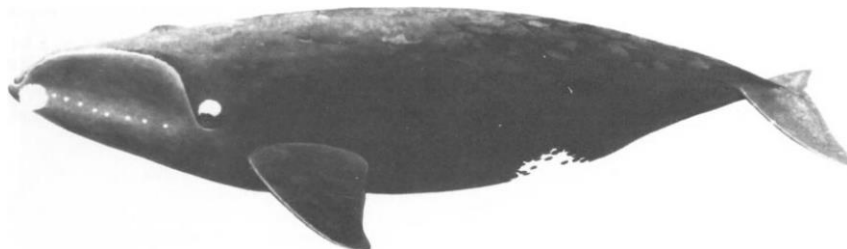


Fig. 19 *Eubalaena australis*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Mysticeti
Familia: Balaenopteridae
Género: *Eubalaena*
Especie: *E. australis*



Fig. 20 Cráneo vista lateral

Nombre común: Ballena franca austral.

Descripción y generalidades: La ballena franca se caracteriza, como el resto de los balaenoptéridos, por tener la cabeza extremadamente grande. La abertura de la boca está curvada. Tiene callosidades en distintas partes de la cabeza que sirven para identificar individuos. Es de color oscuro. Algunos individuos

presentan manchas blancas de diversas formas y tamaños en la parte ventral y a veces en la dorsal. Es de apariencia robusta y su espiráculo está en forme de 'V'. No tiene aleta dorsal.

- **Peso:** 49 t aproximadamente.
- **Tamaño:** Mide entre 16 y 18 m.

Distribución: Se encuentra en aguas frías del hemisferio sur con una distribución circumpolar entre los 30° y 50° sur. La distribución se concentra cerca a las costas en temporadas de invierno y verano.

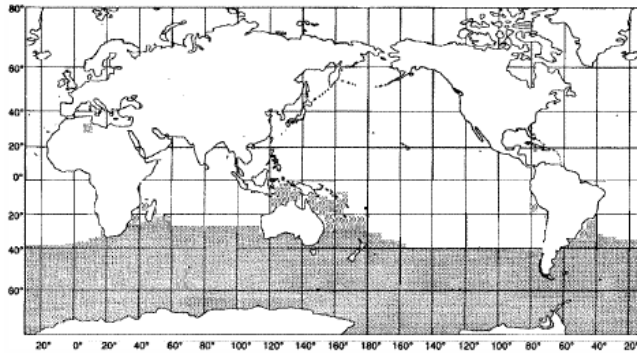


Fig. 21 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Se ha observado que la ballena franca austral se aparea casi a lo largo de todo el año. Alcanzan la madurez sexual a los 10 años. Los machos tienen testículos que pesan media tonelada y penes largos, característico de especies con competencia espermática. Es una especie con promiscuidad, en la que hasta 7 machos se aparean con una hembra.

Tursiops truncatus



Fig. 22 *Tursiops truncatus*

Clasificación:

Orden: Cetacea

Suborden: Odontoceti

Familia: Delphinidae

Género: *Tursiops*

Especie: *T. truncatus*

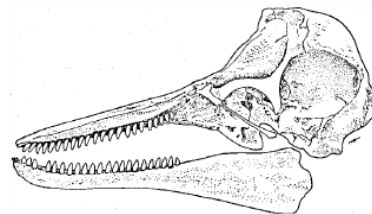


Fig. 23 Cráneo vista lateral

Nombre común: Tonina, delfín mular.

Descripción y generalidades: La tonina es el cetáceo más estudiado de todos. Este delfín muestra gran variación geográfica en su morfología. Entre los delfines tiene un tamaño medio de apariencia robusta

con un color gris oscuro en su parte dorsal y claro en la ventral. Su tamaño corporal varía inversamente con la temperatura del agua en muchas partes del mundo. Su aleta dorsal es alta y curva. Las toninas que hasta ahora han sido estudiadas se encuentran en comunidades de aproximadamente 100 individuos y viven en grupos pequeños activos socialmente. Estos grupos están organizados con base en su edad, sexo, parentesco y condición reproductiva.

- **Peso:** Peso promedio de 300 kg.
- **Tamaño:** Los adultos miden entre 2 y 3.8 m aproximadamente.

Distribución: La tonina tiene una distribución cosmopolita. Habita todos los mares templados y tropicales, excepto los polares. Tiene hábitos tanto costeros como pelágicos.

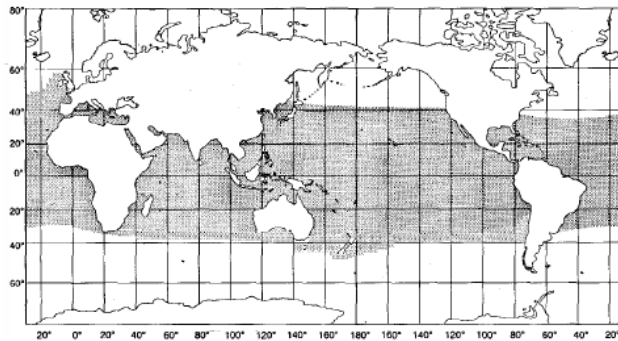


Fig. 24 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Las hembras comienzan a reproducirse a los cinco o trece años de edad, y los machos alcanzan la madurez sexual de los ocho a los trece años. Estos delfines tienen marcado dimorfismo sexual; las hembras dejan de crecer a los 10 años o cuando alcanzan los 2.5 m aproximadamente, mientras que los machos siguen creciendo durante algunos años más, hasta que están un 33-39% más grandes que las hembras. Después de doce meses de gestación, las hembras dan a luz a una sola cría que cuida y amamanta por varios años. Las toninas son polígamas y promiscuas. En algunas comunidades hay conductas sexuales cooperativas entre machos.

Tursiops aduncus



Fig. 25 *Tursiops aduncus*

Clasificación:

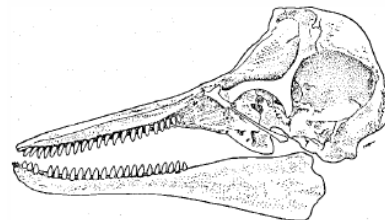
Orden: Cetacea

Suborden: Odontoceti

Familia: Delphinidae

Género: *Tursiops*

Especie: *T. aduncus*



Nombre común: Delfín del Indo-Pacífico.

Descripción y generalidades: El delfín del Indo-Pacífico es muy parecido en forma a la tonina; cuerpo fusiforme, de apariencia robusta con un color azul, gris oscuro en la parte dorsal y gris clara la verte ventral. Su cuerpo y cabeza son ligeramente más pequeños y las aletas pectorales son ligeramente más largas. El tamaño y patrón moteado de su vientre varían geográficamente. Este patrón moteado aumenta con la edad y, junto con un rostro más largo y definido es lo que distingue a este delfín de las toninas.

- **Peso:** Peso promedio de 230 kg.
- **Tamaño:** Rango corporal de 1.75-4 m.

Distribución: La distribución del delfín del Indo-Pacífico se restringe a las costas de Océano Índico y del Océano Pacífico occidental.

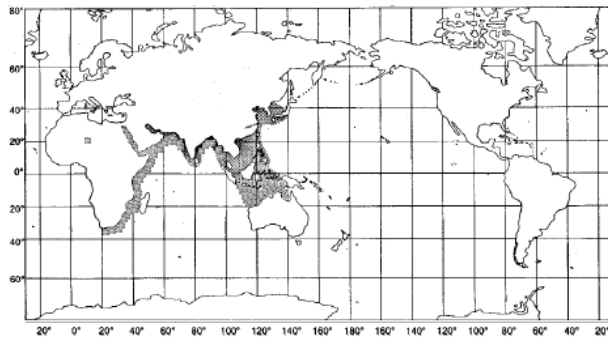


Fig. 27 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Su reproducción y sistema de apareamiento son muy similares a los de la tonina. Estos delfines son poligámicos y promiscuos. En algunas comunidades los machos forman alianzas y tienen conductas sexuales cooperativas para aparearse con grupos de hembras en celo.

Stenella longirostris

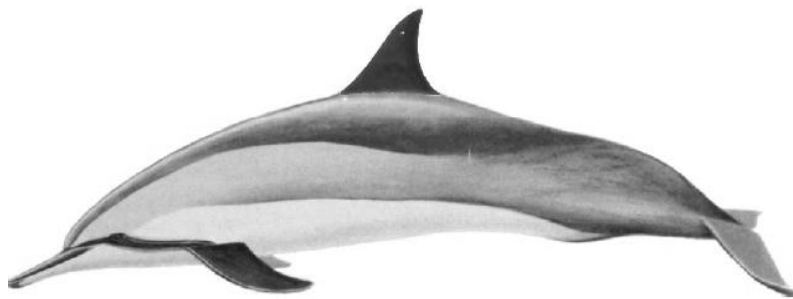
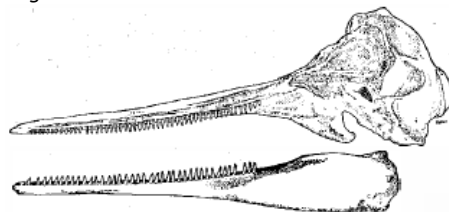


Fig. 28 *Stenella longirostris*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Delphinidae
Género: *Stenella*



Especie: *S. longirostris*

Fig. 29 Cráneo vista lateral

Nombre común: Delfín girador de hocico largo, delfín acróbata de hocico largo.

Descripción y generalidades: El delfín girador de hocico largo es un delfín delgado de rostro y hocico largo. No tiene un melón pronunciado. Su aleta dorsal es triangular y oscura. Tienen generalmente unas tiras de color oscuro que van de los ojos a las aletas pectorales. La mayoría de los individuos de todas sus poblaciones tienen un patrón de coloración que se divide en tres partes de forma longitudinal: una capa de gris oscuro en la parte dorsal, una capa gris claro en los lados y una capa blanca en el vientre. Hay muy poco dimorfismo sexual.

- **Peso:** Entre 55 y 75 kg.
- **Tamaño:** 2 m las hembras y 2.4 m los machos.

Distribución: Habita mares tropicales y subtropicales de todo el mundo.

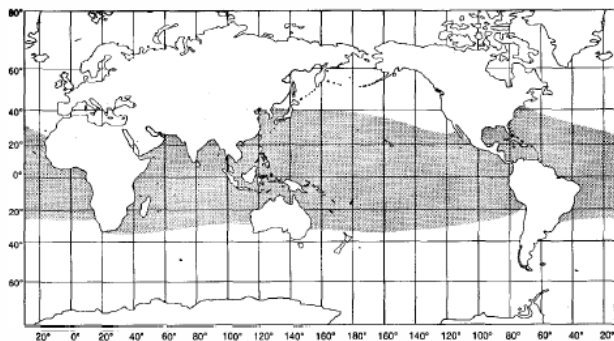


Fig. 30 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Las hembras alcanzan la madurez sexual entre los 5.5 y los 10 años de edad. Dan a luz a una sola cría que gesta 10.6 meses, de la que cuidan y amamantan por varios años. Los machos comienzan a aparearse a los 10 o 12 años de edad. El apareamiento es estacional y promiscuo. Los individuos cambian de pareja de momento a otro o semanalmente.

Stenella coeruleoalba

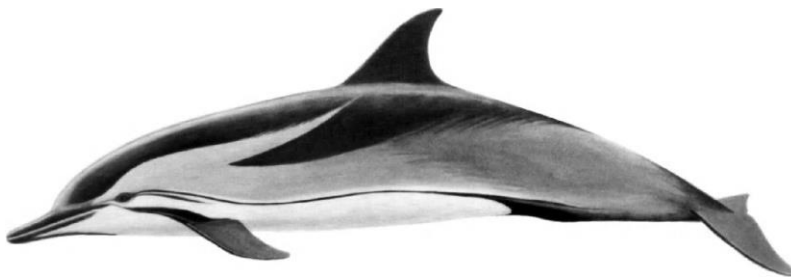


Fig. 31 *Stenella coeruleoalba*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Delphinidae
Género: *Stenella*
Especie: *S. coeruleoalba*

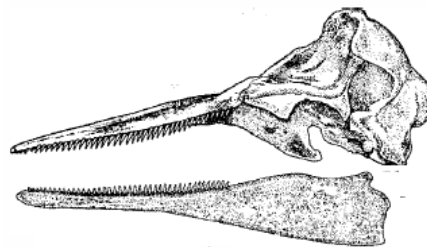


Fig. 32 Cráneo vista lateral

Nombre común: Estenela lisada, delfín listado.

Descripción y generalidades: Tiene un cuerpo similar al del delfín girador, aunque más robusto. Tiene un patrón de coloración muy distintivo. Su vientre es blanco o ligeramente rosado. Una tira oscura que va del rostro a la cola separa la capa ventral blanca de una capa gris lateral. Hay una tira oscura que va del ojo a la aleta pectoral. Ésta última sobresale del vientre blanco pues tiene un color negro/gris oscuro. La parte dorsal es oscura.

- **Peso:** Peso máximo de 156 Kg.
- **Tamaño:** 2.6 m.

Distribución: Tiene una distribución amplia. Aunque es principalmente una especie de aguas cálidas, se distribuye hacia latitudes mayores que sus parientes cercanos abarcando mares y océanos templados de todo el mundo. Está restringido a zonas oceánicas y se acerca a la costa mientras haya aguas profundas. Es abundante en los océanos Atlántico, Índico y Pacífico.

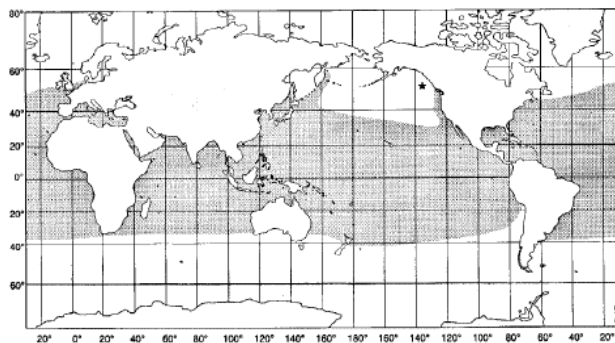


Fig. 33 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Varía mucho entre sexos la edad de la madurez sexual; las hembras se vuelven sexualmente maduras entre los 5 y 13 años de edad, mientras que los machos entre los 7 y 15. Su periodo de apareamiento es en invierno y a principios de verano para algunas poblaciones. El periodo de gestación es de 12 a 13 meses y las hembras tienen un intervalo entre crías de 4 años. Parecen tener un sistema de apareamiento promiscuo. Tanto machos y hembras suelen formar grandes grupos de reproducción.

Delphinus delphis



Fig. 34 *Delphinus delphis*

Clasificación:

Orden: Cetacea

Suborden: Odontoceti

Familia: Delphinidae

Género: *Delphinus*

Especie: *D. delphis*

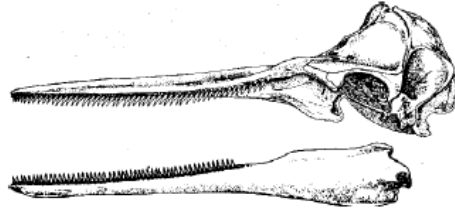


Fig. 35 Cráneo vista lateral

Nombre común: Delfín común oceánico, delfín panza blanca.

Descripción y generalidades: El delfín común es de los delfines más pequeños y es un animal moderadamente delgado. Tiene un rostro medianamente largo y una gran aleta dorsal. Son dorsalmente oscuros y ventralmente claros. Su característica más distintiva son parches laterales claros color crema. Las hembras suelen ser más pequeñas que los machos.

- **Peso:** Hasta 200 kg.
- **Tamaño:** 2.3 m las hembras y 2.6 m los machos.

Distribución: Se distribuye en mares tropicales y subtropicales, así como en mares cálido-templados de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico. Es de hábitos costeros, aunque también se ha visto en zonas pelágicas.

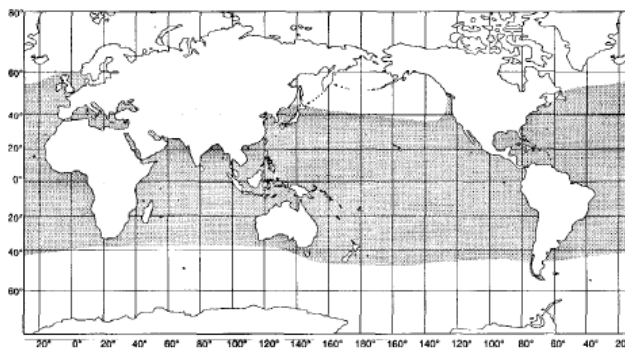


Fig. 36 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Estos delfines alcanzan la madurez sexual después de los 12 años de edad. Dan a luz a una sola cría cada año, sin embargo se han observado gemelos y trillizos. Parecen ser delfines promiscuos.

Lagenorhynchus obliquidens



Fig. 37 *Lagenorhynchus obliquidens*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Delphinidae
Género: *Lagenorhynchus*
Especie: *L. obliquidens*

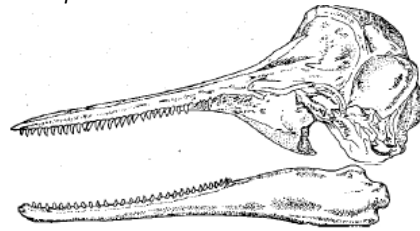


Fig. 38 Cráneo vista lateral

Nombre común: Delfín de costados blancos del Pacífico.

Descripción y generalidades: El delfín de costados blancos es fornido y de hocico grueso y poco definido. No tiene melón diferenciado. Tiene aletas pectorales grandes y ligeramente redondeadas. Tiene una aleta dorsal prominente, curvada y bicolor. Tiene dorsalmente un color negro, lateralmente tiene parches y tiras blancas y negras. Ventralmente es de color claro.

- **Peso:** Peso máximo de 180 kg.
- **Tamaño:** 2.5 m.

Distribución: Tiene una distribución templada del Pacífico Norte; permanece al norte del trópico y al sur de las aguas árticas. Son generalmente de aguas profundas.

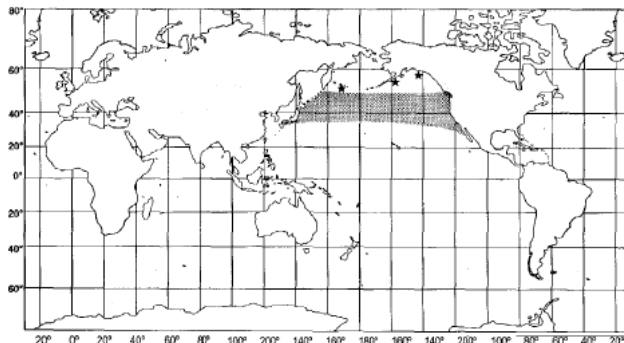


Fig. 39 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: La hembra da a luz a una sola cría cada 2 ó 3 años. Es una especie con poliginia en la que un macho dominante se aparea con varias hembras reproductivas.

Grampus griseus



Fig. 40 *Grampus griseus*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Delphinidae
Género: *Grampus*
Especie: *G. griseus*

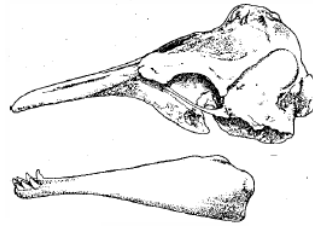


Fig. 41 Cráneo vista lateral

Nombre común: Delfín de Risso, calderón gris, delfín gris.

Descripción y generalidades: El delfín de Risso es robusto y cabezón. Tiene aletas caudales largas y puntiagudas. La aleta dorsal es alta. La línea de la boca se inclinan hacia arriba. El caracter que lo distingue es su color gris con marcas alargadas blancas que parecen cicatrices. A menudo, especialmente en los animales adultos, la coloración de la región cefálica es más clara que la del resto del cuerpo. No hay un dimorfismo sexual marcado.

- **Peso:** 400 kg.
- **Tamaño:** 3.8 m.

Distribución: Es una especie con una amplia distribución. Habita aguas oceánicas profundas de los trópicos a los mares templados y subpolares de ambos hemisferios.

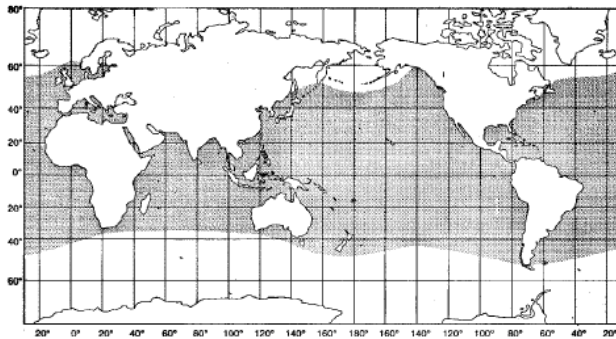


Fig. 42 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Poco se sabe de la biología de la reproducción de este cetáceo. La mayoría de las hembras están sexualmente maduras entre los 8 y 10 años de edad. La gestación dura de 13 a 14 meses. El apareamiento y la crianza ocurren a lo largo del año. No se sabe su sistema de apareamiento.

Peponocephala electra

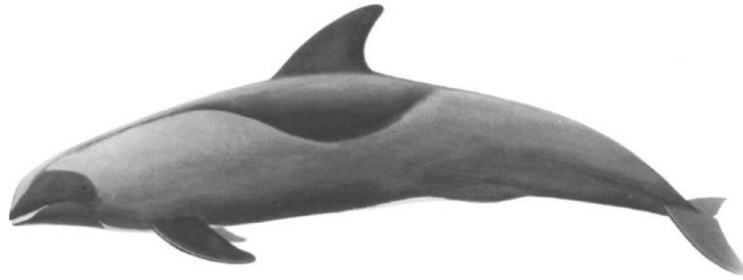


Fig. 43 *Peponocephala electra*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Delphinidae
Género: *Peponocephala*
Especie: *p. electra*

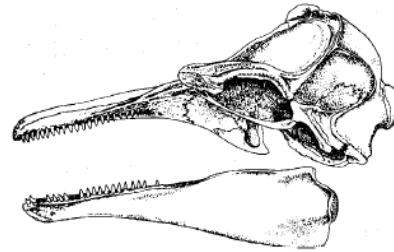


Fig. 44 Cráneo vista lateral

Nombre común: Calderón pequeño, delfín de cabeza de melón.

Descripción y generalidades: El cuerpo del calderón pequeño tiene forma de torpedo. Es de color gris con partes negras. Tiene un parche urogenital y labios blancos. Tiene una cabeza pequeña de la que sobresale una 'máscara' triangular negra. Una línea clara va del espiráculo hacia la boca. Sus aletas pectorales son puntiagudas.

- **Peso:** Peso máximo de 275 kg.
- **Tamaño:** Tamaño máximo de 2.75 m.

Distribución: Se distribuye en mares tropicales y subtropicales habitando aguas profundas y cálidas.

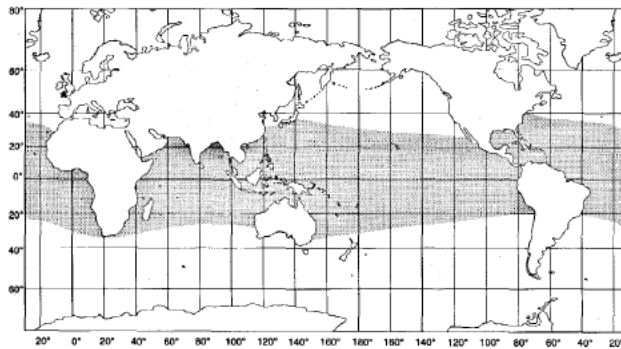


Fig. 45 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Poco se sabe de la biología de la reproducción de este cetáceo. La mayoría de los datos son inconclusos y sólo hay estimaciones sobre sus hábitos y conductas reproductivas. No se conoce su sistema de apareamiento.

Feresa attenuata



Fig. 46 *Feresa attenuata*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Delphinidae
Género: *Feresa*
Especie: *F. attenuata*



Fig. 47 Cráneo vista lateral

Nombre común: Orca pigmea.

Descripción y generalidades: La orca pigmea tiene un cuerpo delgado cuyos colores van de gris a negro dorsalmente. Su parte ventral es clara. Tiene unas aletas pectorales con terminación puntiaguda. Su cabeza es redonda y tiene los bordes de la boca blancos. No tiene rostro. Los machos son un poco más grandes que las hembras.

- **Peso:** 150 kg, peso máximo de 225 kg.
- **Tamaño:** Los adultos llegan a medir 2.6 m.

Distribución: Se distribuye en los océanos tropicales y subtropicales de todo el mundo. Se observan frecuentemente en aguas profundas y cálidas.

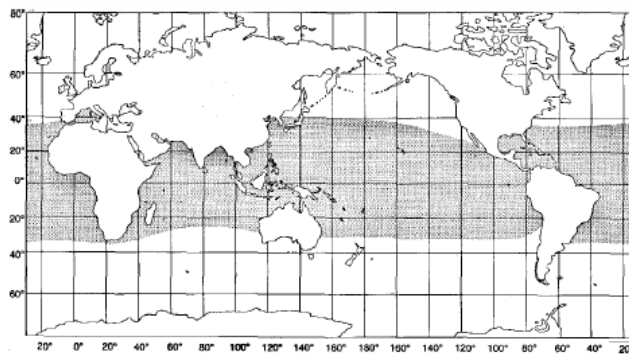


Fig. 48 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Conductas de apareamiento no se han reportado de esta especie. Se piensa que la orca pigmea es sexualmente madura al alcanzar los 2.16 m o 4 años de edad aproximadamente para el caso de las hembras y 2.21 m para el caso de los machos. Dan a luz a una cría.

Pseudorca crassidens

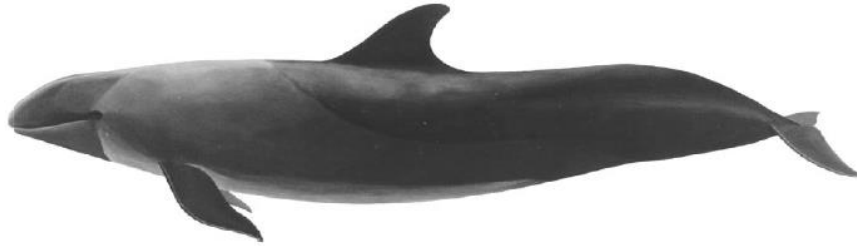


Fig. 49 *Pseudorca crassidens*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Delphinidae
Género: *Pseudorca*
Especie: *P. crassidens*

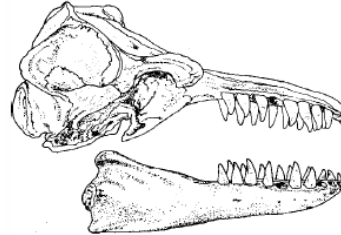


Fig. 50 Cráneo vista lateral

Nombre común: Orca falsa.

Descripción y generalidades: La orca falsa es de cuerpo largo y delgado, con cabeza redonda y sin pico. Tiene una aleta dorsal con punta ligeramente redonda. Su rasgo distintivo es una curvatura a altura media a lo largo de cada aleta pectoral que simula un codo. Es un delfín negro con un parche claro en el vientre.

- **Peso:** Los machos alcanzan a pesar 2 t.
- **Tamaño:** Los machos miden 6 m y las hembras 5 m.

Distribución: La orca falsa se encuentra de zonas cálidas tropicales y subtropicales a aguas templadas de todo el mundo. Se encuentran habitualmente en mar abierto.

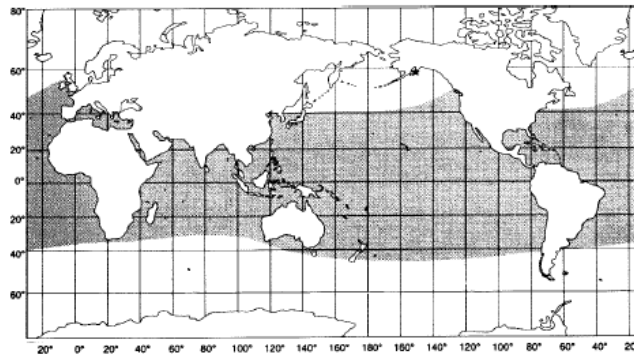


Fig. 51 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: La orca falsa se aparea y reproduce todo el año, con picos en invierno. La madurez sexual se alcanza entre los 8 y 12 años en hembras y entre 8 y 10 años los machos. Dan a luz a una sola cría. Algunos estudios sugieren que son promiscuos.

Orcinus orca



Fig. 52 *Orcinus orca*

Clasificación:

Orden: Cetacea

Suborden: Odontoceti

Familia: Delphinidae

Género: *Orcinus*

Especie: *O. orca*

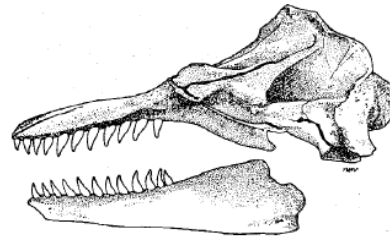


Fig. 53 Cráneo vista lateral

Nombre común: Orca.

Descripción y generalidades: La orca es de los cetáceos más distinguibles y por lo tanto más fáciles de identificar. Su aleta dorsal es grande y recta que puede llegar a medir 0.9 m en hembras y 2.8 m en machos. Tienen rostros no puntiagudos. Sus aletas pectorales son grandes y ovaladas que pueden medir hasta 2 m. Tienen un patrón de coloración blanco y negro. La mandíbula, los costados, el vientre y la zona urogenital son blancos, el resto del cuerpo es negro a excepción por un parche blanco a un costado del ojo. Tienen un marcado dimorfismo sexual. Hay diferenciación morfológica entre poblaciones.

- **Peso:** Las hembras alcanzan a pesar 7.5 t y los machos 10 t.
- **Tamaño:** Las hembras miden 8.5 m y los machos 9.8 m.

Distribución: La orca es posiblemente el cetáceo más cosmopolita. Se distribuye en todos los mares del mundo y en todas las regiones; desde los mares cálidos del Ecuador hasta los mares fríos del Ártico y la Antártica. Sin embargo, son más frecuentes en aguas costeras frío-templadas y subpolares. A las orcas se les ha visto incluso meterse a ríos.

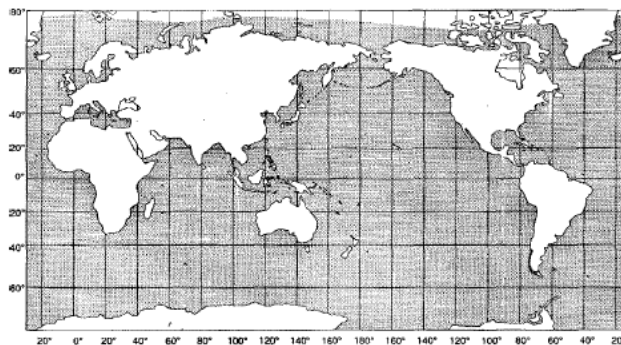


Fig. 54 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Las orcas no migran a zonas de reproducción o de crianza específicas como lo hacen muchas especies de cetáceos. Es una especie donde la hembra entra en celo varias veces al año. Las hembras alcanzan la madurez sexual entre los 6 y 10 años de edad, mientras que los machos entre los 10 y 13 años. Sin embargo, las hembras comienzan a reproducirse a los 14, 15 años de edad, y tiene una cría cada 6 a 10 años. Los machos comienzan a reproducirse a los 20 años de edad. El periodo de gestación de 14 meses aproximadamente. Las crías tienen una alta tasa de mortalidad antes de cumplir el año. El destete ocurre al año y medio, 2 años de edad. Durante este tiempo la madre enseña a la cría a cazar y a desarrollar sus habilidades sociales para que se vaya incorporando a la red social de su manada.

La orca es una especie con un sistema de apareamiento poligínico promiscuo. En el caso de las orcas residentes en donde ambos sexos presentan filopatría materna, los machos se aparean con hembras de otros grupos sociales (clanes vocales) en momentos en los que se juntan varios grupos (estrategia que evita/disminuye la endogamia), por lo que el padre no invierte en el cuidado de la cría después del apareamiento. Éste regresa a su grupo matrilineal. Estudios han demostrado que la orca es de los pocos mamíferos que pasan por la menopausia.

Globicephala macrorhynchus

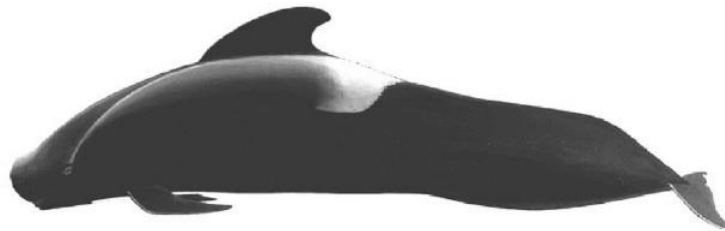


Fig. 55 *Globicephala macrorhynchus*

Clasificación:

Orden: Cetacea

Suborden: Odontoceti

Familia: Delphinidae

Género: *Globicephala*

Especie: *G. macrorhynchus*

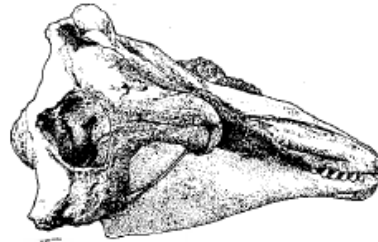


Fig. 56 Cráneo viste lateral

Nombre común: Calderón de aletas cortas, calderón tropical.

Descripción y generalidades: El calderón de aletas cortas es grande, de cabeza bulbosa y sin pico. Sus aletas pectorales son pequeñas con codo y terminación picuda. La forma de la cabeza varía con edad y sexo, siendo más voluminosa en machos adultos. La aleta dorsal está situada a un tercio del cuerpo (de adelante hacia atrás). Ésta está inclinada, tiene la punta redonda y su base es ancha. Su cuerpo es negro completamente a excepción de un parche blanco en el pecho y una 'montura' gris clara en el dorso detrás de la aleta. El macho adulto es significativamente más grande que la hembra.

- **Peso:** Los machos alcanzan las 3.6 t.
- **Tamaño:** Las hembras miden 5.5 m y los machos pasan los 6 m de longitud.

Distribución: El calderón de aletas cortas es nativo de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico. Se distribuye en aguas tropicales, subtropicales y templadas de todo el mundo. Hay poblaciones documentadas en Japón, España, África, California, India y Hawái. Habita aguas abiertas profundas cerca de las plataformas continentales.

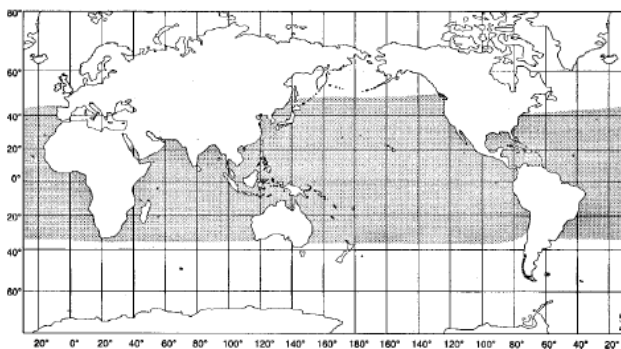


Fig. 57 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: El calderón de aletas cortas se reproduce a lo largo del año, principalmente en Julio y Agosto. Esta especie tiene hábitos y conductas sexuales similares a la orca. Tienen un sistema de apareamiento promiscuo. Algunas poblaciones ambos sexos tienen filopatría natal y los machos se reproducen con hembras de otros grupos.

Orcaella brevirostris

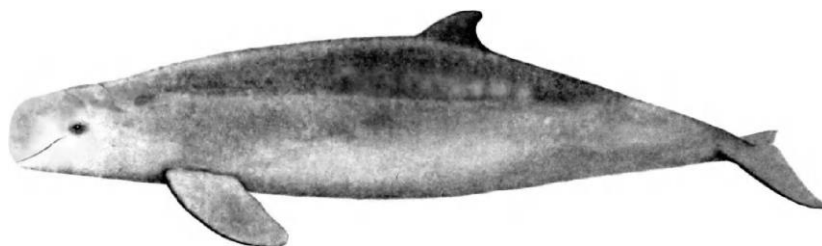


Fig. 58 *Orcaella brevirostris*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Delphinidae
Género: *Orcaella*
Especie: *O. brevirostris*

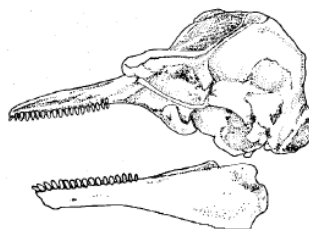


Fig. 59 Cráneo vista lateral

Nombre común: Delfín de Irrawadi, delfín del Río Irrawadi.

Descripción y generalidades: El delfín de Irrawadi tiene una cabeza abultada y a diferencia de las demás especies de delfín de río su rostro es chato. Tiene una aleta dorsal pequeña y grandes aletas pectorales con puntas redondas. El dorso y los costados son azul grisáceo. El vientre es claro.

- **Peso:** 114-143 kg.
- **Tamaño:** 2-2.75 m.

Distribución: Se distribuye en mares tropicales y subtropicales del Indo-Pacífico. Aunque es llamado delfín del río de Irrawadi, no es en realidad un delfín de agua dulce, sino un delfín oceánico que habita cerca de la costa, frecuentando ríos y estuarios, incluyendo el Ganges y el Mekong así como el Río Irrawadi.

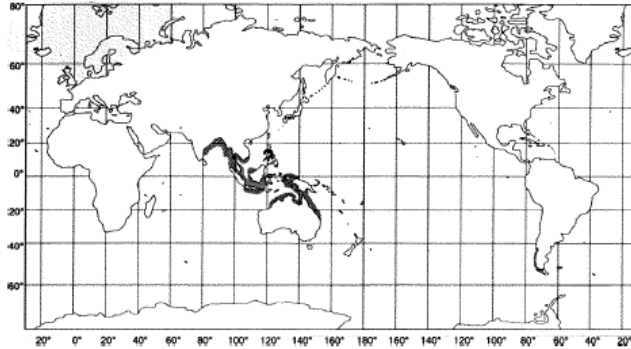


Fig. 60 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Poco se sabe de la reproducción y el sistema de apareamiento del delfín de Irrawadi. Viven en pequeños grupos de alrededor de 5 individuos por lo que se asume que los machos se aparean con distintas hembras de distintos grupos.

Delphinapterus leucas



Fig. 61 *Delphinapterus leucas*

Clasificación:

Orden: Cetacea

Suborden: Odontoceti

Familia: Monodontidae

Género: *Delphinapterus*

Especie: *D. leucas*

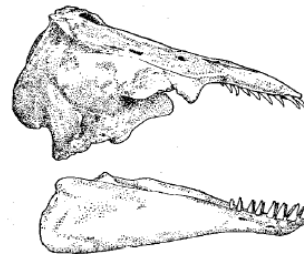


Fig. 62 Cráneo vista lateral

Nombre común: Beluga.

Descripción y generalidades: La beluga es un animal robusto. Tiene una pequeña cabeza abultada, carece de aleta dorsal y sus aletas pectorales son pequeñas y redondas. Presenta pliegues a lo largo del dorso. Es indistinguible por su color blanco. Las crías nacen grises y gradualmente se desvanecen. El tono blanco de la piel es una condición adaptativa a la vida en el Ártico y le permite camuflarse en las capas de hielo polares, sirviéndole de protección ante sus principales depredadores (el oso polar y la orca). A diferencia de los otros cetáceos, la piel de la beluga tiene un patrón de muda estacional. Durante el invierno se produce un engrosamiento de la epidermis y su piel se torna amarillenta, principalmente en la espalda y aletas. Durante el verano, se frota con la grava del fondo de los estuarios para deshacerse de la piel muerta y toman nuevamente el color blanco. Viven en grupos grandes de más de 100 individuos.

- **Peso:** Alrededor de 1.5 t.
- **Tamaño:** Hembras miden 4.1 m y machos 5.5 m.

Distribución: Las belugas se encuentran en altas latitudes del hemisferio norte. Se distribuyen ampliamente en los mares polares y subpolares del Ártico. Habitan aguas costeras poco profundas, aunque a veces suelen moverse a aguas abiertas y profundas. Se ha visto que entran a estuarios y ríos.

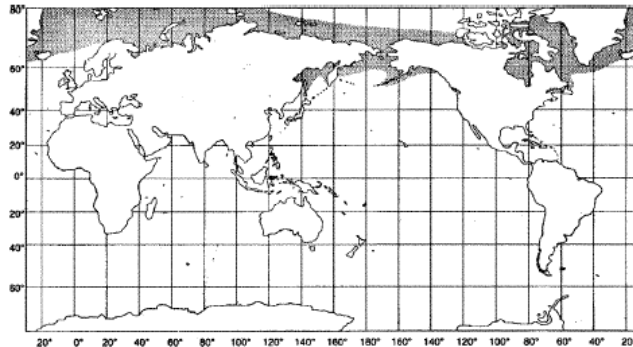


Fig. 63 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Se estima que los machos alcanzan la madurez sexual entre los 7 y 9 años de edad, y las hembras entre los 4 y 7 años. La edad promedio del primer parto de las hembras es a los 8.5 años. La gestación dura alrededor de 14 meses. Tienen una cría cada dos o tres años. Nacen generalmente en bahías y estuarios donde el agua no es muy fría. Parecen tener un sistema de apareamiento polígínico en donde un macho dominante se aparea con varias hembras.

Neophocaena phocaenoides

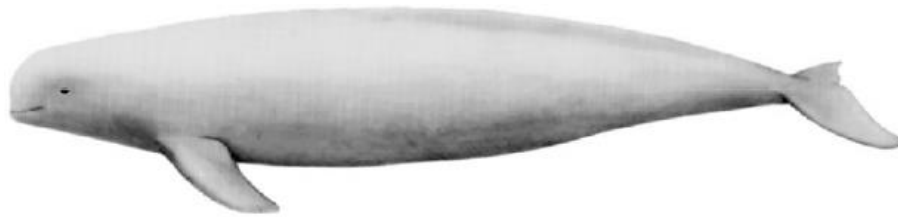


Fig. 64 *Neophocaena phocaenoides*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Phocoenidae
Género: *Neophocaena*
Especie: *N. phocaenoides*

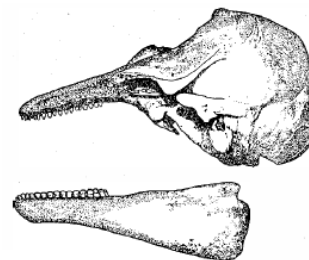


Fig. 65 Cráneo vista lateral

Nombre común: Marsopa lisa, marsopa sin aleta.

Descripción y generalidades: Como el nombre lo implica, la marsopa carece de aleta dorsal. Su cabeza es redonda y sin pico. Su cuerpo es delgado comparado con otras marsopas. Los adultos son color gris claro casi uniforme, mientras que las crías son negras hasta los 4 o 6 meses de edad.

- **Peso:** El peso de la marsopa lisa se encuentra entre los 30 y 45 kg.
- **Tamaño:** Adultos miden 1.9 m.

Distribución: Se distribuye desde los mares costeros de Asia hasta las aguas cálidas de la región del Indo-Pacífico. Se encuentra en abundancia alrededor de Japón, Corea, China, Indonesia, India y Bangladés. Habita aguas poco profundas.

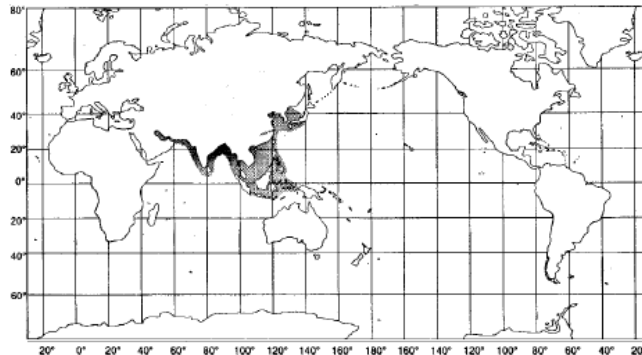


Fig. 66 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: La marsopa lisa alcanza la madurez sexual después de los cuatro años de edad. Los ciclos reproductivos difieren entre poblaciones geográficas. A gestación dura 10-11 meses y tienen a una cría cada uno o dos años. No hay registros de su sistema de apareamiento.

Phocoena phocoena

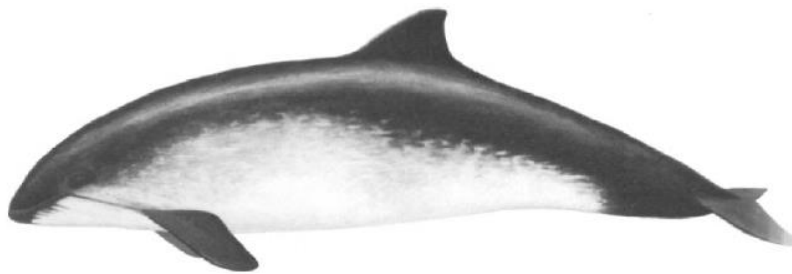


Fig. 67 *Phocoena phocoena*

Clasificación:

Orden: Cetacea

Suborden: Odontoceti

Familia: Phocoenidae

Género: *Phocoena*

Especie: *P. phocoena*

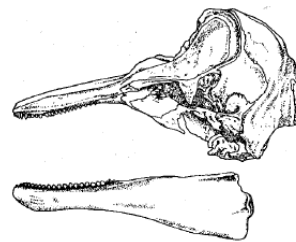


Fig. 68 Cráneo vista lateral

Nombre común: Marsopa común.

Descripción y generalidades: La marsopa común es un cetáceo pequeño y fornido. Tiene una cabeza fina y ligeramente picuda. Con respecto a sus aletas la dorsal es pequeña y triangular, y las pectorales son chicas y algo redondeadas. Tiene un color oscuro dorsalmente y claro a los lados y ventralmente. Sus aletas pectorales son oscuras. La hembra suele ser un poco más grande que el macho.

- **Peso:** El peso varía entre los 45 y 70 kg.
- **Tamaño:** El tamaño máximo es de 2 m. Generalmente están debajo de los 2.8 m.

Distribución: La marsopa común se encuentra en aguas frío-templadas y subpolares del hemisferio norte en los océanos Atlántico Norte, Pacífico Norte y Ártico. Habitan aguas costeras poco profundas.

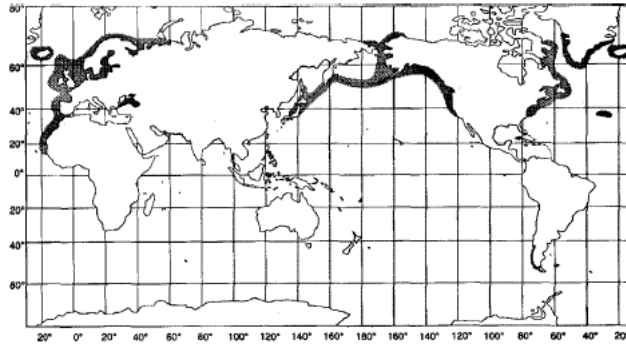


Fig. 69 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: La marsopa común se aparea promiscuamente. Las hembras alcanzan la madurez sexual a su tercer o cuarto año de edad. Pueden dar a luz cada año a una cría que gesta típicamente entre 10 y 11 meses.

Ziphius cavirostris



Fig. 70 *Ziphius cavirostris*

Clasificación:

Orden: Cetacea

Suborden: Odontoceti

Familia: Ziphiidae

Género: *Ziphius*

Especie: *Z. cavirostris*

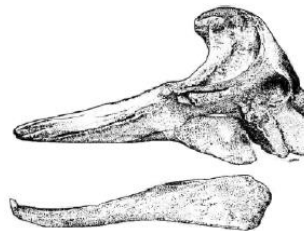


Fig. 71 Cráneo vista lateral

Nombre común: Zifio de Cuvier.

Descripción y generalidades: El zifio de Cuvier es relativamente robusto, con un rostro chico y pico poco definido. Tiene una pequeña concavidad en la cabeza que se agranda con la edad. Es de color gris oscuro con áreas claras en la cabeza y vientre. La cabeza de los machos adultos puede ser completamente blanca. Los adultos generalmente están llenos de marcas y puntos claros. Tiene un par de dientes cónicos en la punta de la mandíbula que suelen exponerse fuera de la boca en machos adultos.

- **Peso:** Peso máximo de 3 t.
- **Tamaño:** Miden 7 m las hembras y 7.5 m los machos.

Distribución: El zifio de Cuvier se distribuye ampliamente en aguas abiertas de todos los océanos, desde los trópicos hasta las regiones polares.

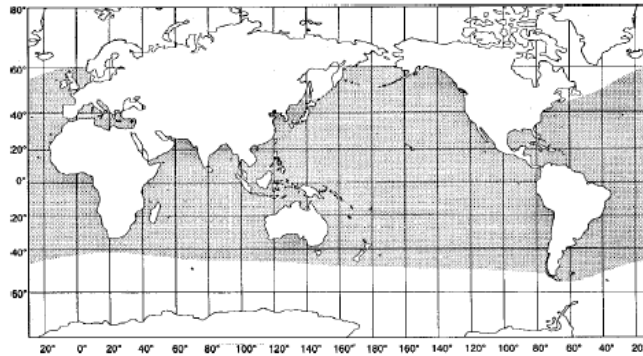


Fig. 72 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Ambos sexos maduran sexualmente a los 5 m de longitud aproximadamente (alrededor de los 5 años de edad). Parece no haber una temporada reproductiva específica, se reproducen a lo largo del año. No se sabe de su sistema de apareamiento.

Kogia sima

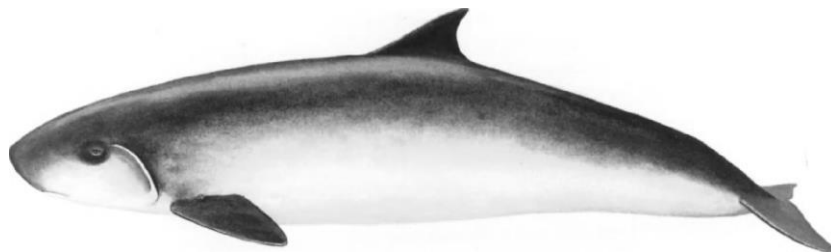


Fig. 73 *Kogia sima*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Kogiidae
Género: *Kogia*
Especie: *K. sima*



Fig. 74 Cráneo vista lateral

Nombre común: Cachalote enano.

Descripción y generalidades: El cachalote enano tiene un aspecto parecido al de un tiburón. Tiene un cuerpo compacto que se estrecha gradualmente hacia la cola y es de cabeza cuadrada. El tono de su cuerpo va de gris azulado a negro con un vientre claro. Las aletas pectorales son de tamaño medio y redondeadas. La morfología de la aleta dorsal varía mucho. Tienen una marca distinguible en su cabeza similar a una branquia. Este cetáceo se conoce principalmente por varamientos. Se sabe poco de esta especie.

- **Peso:** Peso máximo de 210 kg.
- **Tamaño:** Los adultos alcanzan los 2.7 m.

Distribución: El cachalote enano parece habitar mares tropicales y templados. Habita aguas profundas le la plataforma continental.

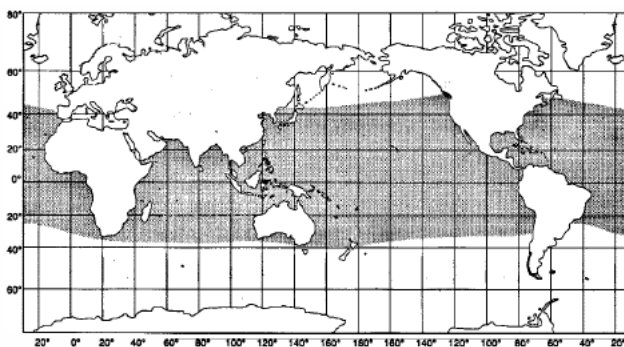


Fig. 75 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Poco se sabe de la reproducción y el sistema de apareamiento del cachalote enano. Tienen una cría al año que nace generalmente en verano. Las hembras alcanzan la madurez sexual a los 4 años de edad.

Kogia breviceps

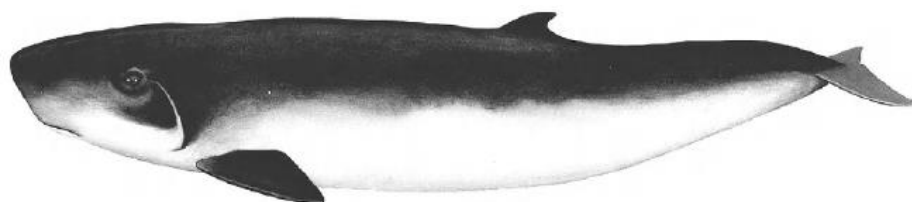


Fig. 76. *Kogia breviceps*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Kogiidae
Género: *Kogia*
Especie: *K. breviceps*

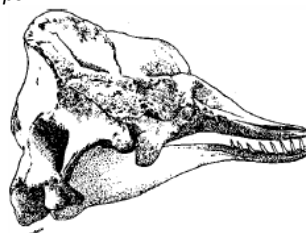


Fig. 77. Cráneo vista lateral

Nombre común: Cachalote pigmeo.

Descripción y generalidades: El cachalote pigmeo, al igual que el cachalote enano, tiene un aspecto parecido al de un tiburón. Su cabeza es cuadrada similar a la de los tiburones. Sus aletas dorsales están redondeadas y son oscuras como la parte dorsal del cuerpo. La aleta dorsal es pequeña y está inclinada. Ventralmente es color claro.

- **Peso:** Los adultos pesan máximo 400 kg.
- **Tamaño:** Miden de 2.7 a 3.4 m.

Distribución: La distribución del cachalote pigmeo es muy similar a la del cachalote enano. Habita aguas profundas de la plataforma continental en mares tropicales y templados.

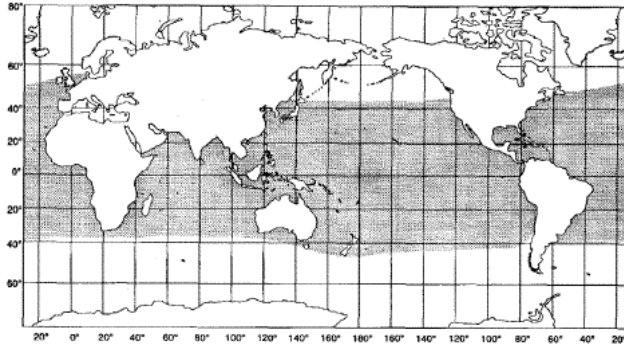


Fig. 78 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: Poco se sabe de la reproducción y el sistema de apareamiento del cachalote enano. El apareamiento generalmente ocurre en verano. La gestación dura aproximadamente 9 meses y la cría nace en primavera. Las hembras alcanzan la madurez sexual a los 5 años de edad.

Physeter macrocephalus



Fig. 79 *Physeter macrocephalus*

Clasificación:
Orden: Cetacea
Suborden: Odontoceti
Familia: Physeteridae
Género: *Physeter*
Especie: *P. macrocephalus*

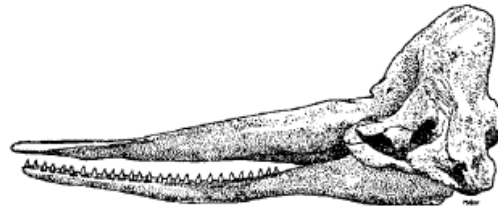


Fig. 80 Cráneo vista lateral

Nombre común: Cachalote.

Descripción y generalidades: Es el cetáceo dentado más grande y es prácticamente inconfundible. Su cuerpo parece estar comprimido lateralmente y posee una cabeza enorme que representa un tercio del cuerpo. Tienen 18-28 dientes funcionales únicamente en la mandíbula inferior. En términos de masa tiene el cerebro más grande de todos los mamíferos. En vez de aleta dorsal tiene una joroba redonda seguida por jorobas más pequeñas. El dimorfismo sexual es evidente siendo los machos mucho más grandes que las hembras. Es de color oscuro, generalmente negro. Son grandes depredadores del océano mesopelágico y una especie exitosa ecológicamente que sabe aprovechar los recursos de su hábitat. Su sistema social se ha estudiado bien en los últimos años. Es un cetáceo altamente social. Las hembras viven en grupo con sus crías y los jóvenes lo que les permite cuidarlas bien y defenderse de los depredadores.

- **Peso:** Pesan 45 t. Hay registros de individuos de 57 t.
- **Tamaño:** Los machos miden 18 m, las hembras alcanzan los 12 m.

Distribución: Se encuentra en todos los océanos de ambos hemisferios. Por sus buceos profundos y prolongados son de hábitos pelágicos. Se distribuyen desde los mares ecuatoriales hasta los polos de ambos hemisferios.

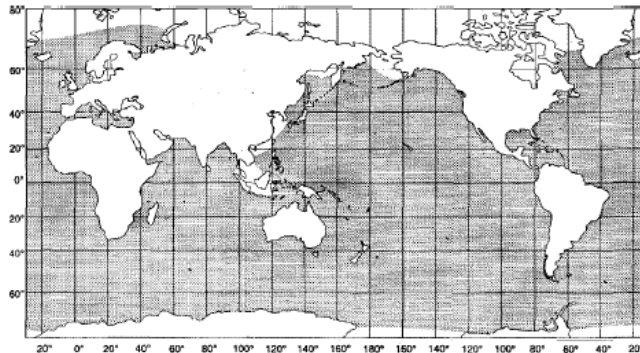


Fig. 81 Distribución geográfica

Reproducción y sistema de apareamiento: El cachalote es una especie poligínica. El macho tiene una estrategia reproductiva en la que, en zonas de reproducción, busca y se asocia a grupos de hembras con las que permanece periodos cortos de tiempo (algunas horas). Copula con las hembras reproductivas y se va en busca de otros grupos. Existe una fuerte competencia entre machos por las hembras del grupo reproductivo. Los machos al alcanzar la madurez sexual (a los 10 años de edad) dejan a su grupo natal y forman pequeños grupos con machos de su edad y tamaño aproximado, pero no se reproducen hasta varios años después (pasados los 25 años, cuando tienen un cuerpo grande que les permita competir con otros machos). Cuando crecen pasan a una vida solitaria y gradualmente se mueven a latitudes mayores. El *Ne* del macho es bajo; del 10 al 25% de los machos adultos de la población se reproducen. Las hembras dan a luz a crías principalmente en verano y otoño tras una gestación que dura alrededor de 15 meses. La cría hembra crece y se desarrolla en su grupo natal. Comienza a reproducirse a los 9 años de edad aproximadamente. El parto y es un evento raro; cada hembra sexualmente madura da luz a una cría cada de 4 a 20 años.

Ovis aries

Clasificación:

Orden: Artiodactyla

Suborden: Ruminantia

Familia: Bovidae

Género: *Ovis*

Especie: *O. aries*

Nombre común: Oveja doméstica, borrego.

Descripción y generalidades: La oveja es un mamífero cuadrúpedo ungulado rumiante que se utiliza para el ganado. Entre criaderos varía el fenotipo de los borregos. De manera general las ovejas son animales ungulados (con extremidades acaban en pezuñas) y dotados de un número par de dedos. Rumian la comida, carecen de incisivos superiores y tienen un estómago formado por cuatro cámaras. Tienen cuernos no ramificados permanentes; los del macho suelen ser robustos, curvados y en espiral, mientras que los de la hembra son cortos y menos curvados. La hembra es más pequeña que el macho. La coloración de la lana va de blanco a café y negro. Viven entre 8 y 10 años y se caracterizan por ser animales tranquilos y una vida en grupo. Existen más de 200 razas en el mundo.

- **Peso:** Pesa 200 kg.
- **Tamaño:** Miden entre 1.2 y 1.8 m.

Distribución: La oveja se distribuye en todo el mundo y por su domesticación se encuentra en asociación con los humanos. Los primeros borregos domésticos se distribuían en el Medio Oriente y Asia central.

Reproducción y sistema de apareamiento: La reproducción del borrego doméstico es estacional. Las hembras son fértiles de otoño a mediados de invierno. En los criaderos se utiliza un macho por cada 10-35 hembras. El periodo de gestación es de 148 días. Los partos pueden ser de una a dos crías (corderos). Tanto machos como hembras alcanzan la madurez sexual al año de edad.

Vicugna pacos

Clasificación:

Orden: Artiodactyla

Suborden: Ruminantia

Familia: Camelidae

Género: *Vicugna*

Especie: *V. pacos*

Nombre común: Alpaca.

Descripción y generalidades: La alpaca es una especie doméstica de mamífero artiodáctilo. Genéticamente deriva de la vicuña salvaje y de la llama (*Lama glama*). Su domesticación se viene realizando desde hace miles de años. Es la especie de camélidos domesticados más pequeña. Parecida a la llama y al guanaco tiene orejas grandes y puntiagudas. El cuerpo es delgado y sobresale un largo cuello angosto. La lana puede crecer hasta 50 cm y posee variedad de coloraciones blancas, marrones y negras. Sus dientes caninos están posicionados en ambos maxilares y miden unos 3 cm de longitud. La hembra no tiene los caninos tan desarrollados como el macho, pero con excepción de esta característica, ambos sexos son parecidos físicamente.

- **Peso:** Pesan entre 60 y 70 kg.
- **Tamaño:** El tamaño se encuentre entre el 1.2 y los 2.2 m.

Distribución: La alpaca se distribuye en las regiones andinas de América del Sur, desde Perú, Bolivia, Ecuador, Chile y Argentina a una altura de hasta 5000 msnm. Habita las montañas, sabanas y pastizales del Altiplano andino, cerca de las zonas húmedas y con temperaturas por debajo de los 0 grados centígrados durante las noches.

Reproducción y sistema de apareamiento: La alpaca puede reproducirse todo el año mediante la inducción. Una señal química en el semen del macho emite una respuesta hormonal en la hembra y ésta comienza a ovular 24 horas después de la cópula. La gestación dura entre 242 y 345 días y dan a luz a una sola cría generalmente. Las alpacas tienen un sistema de apareamiento poligínico.

Sus scrofa

Clasificación:

Orden: Artiodactyla

Suborden: Odontoceti

Familia: Suidae

Género: *Sus*

Especie: *S. scrofa*

Nombre común: Jabalí, cerdo.

Descripción y generalidades: El cerdo doméstico adulto tiene un cuerpo pesado y redondeado; hocico comparativamente largo y flexible; patas cortas con pezuñas (cuatro dedos) y una cola corta. La piel, gruesa pero sensible, está cubierta en parte de ásperas cerdas y exhibe una amplia variedad de colores y patrones. El jabalí doméstico es un animal bien adaptado para la producción de carne, dado que crecen y maduran rápido. Vive en grupos de 6 a 20 hembras emparentadas. Las hembras se quedan en el grupo natal de por vida y los machos lo dejan al año o dos de edad.

- **Peso:** Los machos pesan entre 70 y 90 kg y las hembras entre 40 y 65 kg (pero pueden llegar a alcanzar los 170 kg).
- **Tamaño:** 1.5-2.4 m.

Distribución: El jabalí es una especie cosmopolita. Se originaron en Europa y Asia pero están bien introducidos en Norte América y se consideran una especie invasiva en el sur de los Estados Unidos. Se distribuye en todos los continentes del mundo menos la Antártica. Se adapta a cualquier hábitat donde sea criado.

Reproducción y sistema de apareamiento: El jabalí puede reproducirse todo el año. Las hembras alcanzan la madurez sexual a los 10 meses de edad y los machos entre los 5 y 7 meses. El jabalí tiene un período de gestación corto, de unos 114 días, y tiene camadas muy numerosas. Tiene un sistema de apareamiento poligínico en el cual los machos solitarios se unen a grupos de hembras y compiten intensamente por ellas.

Anexo 3

En este anexo se encuentran los resultados completos (Tablas 4, 5 y 6) del análisis de partición de datos realizado con PartitionFinder 1.1.1. (Lanfear, *et al.*, 2013).

Tabla 4. Resultados de PartitionFinder del análisis del Cyt b. Los valores no están ordenados. Con formato negrita se indica la mejor partición de datos.*

Esquema de partición por posición de codón	InL	BIC	Modelo por partición
(Cytb1, Cytb2, Cytb3)	-9638.03327	19733.5875	TIM+I+G
(Cytb1, Cytb2)(Cytb3)	-9000.49411	18894.9137	HKY+I+G, TrN+I+G
(Cytb1, Cytb3)(Cytb2)	-9318.10501	19523.0967	TrN+I+G, HKY+I+G
(Cytb1)(Cytb2, Cytb3)	-9526.53786	19947.0012	HKY+I+G, K81uf+I+G
(Cytb1)(Cytb2)(Cytb3)	-8917.79491	19165.9199	HKY+I+G, HKY+I, TrN+I+G

Abreviaturas: BIC: criterio de información bayesiano; InL: logaritmo de verosimilitud.

Tabla 5. Resultados de PartitionFinder del análisis del SRY. Los valores no están ordenados. Con formato negrita se indica la mejor partición de datos.*

Esquema de partición por posición de codón	InL	BIC	Modelo por partición
(SRY1, SRY2, SRY3)	-2192.36549	4784.25968	HKY
(SRY1, SRY2)(SRY3)	-2180.41735	5127.14384	K80+G, K80
(SRY1,SRY3)(SRY2)	-2178.04577	5122.40068	K80, K80+G
(SRY1)(SRY2,SRY3)	-2182.16378	5130.6367	K80+G, K80
(SRY1)(SRY2)(SRY3)	-2157.88454	5468.50761	K80+G, K80+G, K80

Abreviaturas: BIC: criterio de información bayesiano; InL: logaritmo de verosimilitud.

Tabla 6. Resultados de PartitionFinder del análisis del alineamiento RedactCtbSRY. Los valores no están ordenados. Con formato negrita se indica la mejor partición de datos.*

Esquema de partición por posición de codón	InL	BIC	Modelo por partición
(ActInt1, Cytb1, Cytb2, Cytb3, SRY1, SRY2, SRY3)	-17105.2158	34723.9007	TIM+I+G
(ActInt1)(Cytb1, Cytb2, Cytb3)(SRY1, SRY2, SRY3)	-16252.0655	34028.7392	TVM+G, TIM+I+G, TrN+G
(ActInt1)(Cytb1, Cytb2)(Cytb3)(SRY1, SRY2)(SRY3)	-15607.2988	33655.5507	TVM+G, HKY+I+G, TrN+I+G, K80+G, K80
(ActInt1)(Cytb1)(Cytb2)(Cytb3)(SRY1)(SRY2)(SRY3)	-15508.0302	34420.7555	TVM+G, HKY+G, TrN+I+G, TrN+I+G, K80+G, K80+G, K80
(ActInt1)(Cytb1, Cytb2, SRY1, SRY2)(Cytb3, SRY3)	-16229.2449	33959.3994	TVM+G, TrNef+I+G, TrN+I+G
(ActInt1)(Cytb1, Cytb2)(Cytb3)(SRY1, SRY2, SRY3)	-15610.6625	33235.7038	TVM+G, HKY+I+G, TrN+I+G, TrN+G
(ActInt1)(Cytb1, Cytb2, Cytb3)(SRY1, SRY2)(SRY3)	-16248.7018	34448.5862	TVM+G, TIM+I+G, K80+G, K80

Abreviaturas: BIC: criterio de información bayesiano; InL: logaritmo de verosimilitud.

Anexo 4

En este anexo se explica el cálculo y el método de la construcción de los árboles Gran Consenso de las construcciones filogenéticas con MrBayes. El método está explicado en imágenes mediante diagramas de flujo con RedactCtbSRY_2 como ejemplo.

Descripción de cada rama

	A	B	C	D	E	F
1	Rama	Número de rama	Longitud ActInt1 (Ln)	Longitud Cyt b (Lm)	Longitud SRY (Ly)	Longitud Total (LT)
2	Sscr	1	0.27274428	0.34188430	0.18816880	0.79470850
3	Vpac	2	0.22587640	0.51997730	0.05463085	0.79444375
4	Cetacea, Oari	3	0.04279660	0.09395204	0.01689994	0.15564858
5	Oari	4	0.25699310	0.41997430	0.17767170	0.85463910
6	Cetacea	5	0.04279660	0.34845130	0.07304744	0.46429534
7	Mysticeti	6	0.00581687	0.07557746	0.01385773	0.09495206
8	Balaenopteridae	7	0.01619101	0.06413937	0.00979867	0.09012905
9	Mnov, Bphy, Bmus	8	0.00289443	0.01704146	0.00658106	0.02391695
10	Mnov	9	0.02596236	0.15811340	0.00908199	0.18655775
11	Bphy, Bmus	10	0.00140131	0.07814518	0.00529097	0.0783746
12	Bphy	11	0.02476466	0.00384836	0.00529097	0.02890399
13	Bmus	12	0.02575419	0.00385233	0.01137225	0.03797877
14	Bacu, Bbon, Bede	13	0.01176982	0.01233260	0.00196706	0.02606948
15	Bacu, Bbon	14	0.00141814	0.06376925	0.00456611	0.06575350
16	Bacu	15	0.02680598	0.04843946	0.00197942	0.07152486
17	Bbon	16	0.00744655	0.03223655	0.00196123	0.04084433
18	Bede	17	0.01144598	0.07267521	0.00195772	0.08447891
19	Eaus	18	0.01785708	0.06568883	0.01243669	0.09588180
20	Odontoceti	19	0.00141620	0.02277874	0.00197322	0.03056816
21	Delphinoidea, Zcav	20	0.00590168	0.04924315	0.00447820	0.06372303
22	Delphinoidea	21	0.01372025	0.13436720	0.01542561	0.16351306
23	Delphinidae	22	0.01488714	0.08868423	0.01105179	0.11357316
24		23	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
25		24	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
26		25	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
27		26	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
28		27	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
29		28	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
30		29	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
31		30	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
32		31	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
33		32	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
34		33	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
35		34	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
36		35	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
37		36	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
38		37	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
39		38	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
40		39	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
41		40	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
42		41	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
43		42	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
44		43	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
45		44	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
46		45	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
47		46	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
48		47	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
49		48	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
50		49	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
51		50	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
52		51	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
53		52	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
54		53	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
55		54	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
56		55	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
57		56	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
58		57	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
59		58	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
60		59	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
61		60	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
62		61	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
63		62	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
64		63	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
65		64	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
66		65	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
67		66	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
68		67	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
69		68	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
70		69	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
71		70	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
72		71	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
73		72	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
74		73	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
75		74	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
76		75	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
77		76	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
78		77	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
79		78	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
80		79	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
81		80	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
82		81	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
83		82	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
84		83	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
85		84	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
86		85	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
87		86	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
88		87	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
89		88	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
90		89	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
91		90	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
92		91	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
93		92	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
94		93	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
95		94	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
96		95	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
97		96	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
98		97	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
99		98	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
100		99	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
101		100	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
102		101	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
103		102	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
104		103	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
105		104	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
106		105	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
107		106	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
108		107	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
109		108	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
110		109	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
111		110	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
112		111	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
113		112	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
114		113	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
115		114	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
116		115	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
117		116	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
118		117	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
119		118	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
120		119	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
121		120	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
122		121	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
123		122	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
124		123	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
125		124	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
126		125	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
127		126	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
128		127	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
129		128	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
130		129	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
131		130	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
132		131	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
133		132	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
134		133	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
135		134	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
136		135	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
137		136	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
138		137	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
139		138	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
140		139	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
141		140	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
142		141	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
143		142	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
144		143	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
145		144	0.00000000</			

Fig. 82. En esta imagen se presenta la base de datos de RedactCtbSRY_2 como ejemplo. Esta base de datos cuenta con las longitudes de las ramas de cada partición (columnas C, D y E). 1: se calculó la longitud total de cada árbol consenso (ActInt1, Cyt b y SRY); 2: Se calculó la longitud total de cada rama. (Continuación en Figura 83).

	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
1	Número de rama	Longitud ActInt1 (Ln)	Longitud Cyt b (Lm)	Longitud SRY (Ly)	Longitud Total (LT)		rLn	rLm	rLy	rLT
2	1	0.27274420	0.341	0.00055100	0.61429520		0.1979	0.0721	0.2206	0.4906
3	2	0.22387640	0.513	0.00055100	0.73192740		0.1639	0.1085	0.0669	0.3392
4	3	0.04279660	0.095	0.00055100	0.13889760		0.0310	0.0203	0.0207	0.0720
5	4	0.25499310	0.419	0.00055100	0.67449510		0.1864	0.0886	0.2176	0.4926
6	5	0.04279660	0.348	0.00055100	0.39639810		0.0310	0.0735	0.0894	0.1940
7	6	0.00331687	0.076	0.00055100	0.07616887		0.0039	0.0162	0.0160	0.0360
8	7	0.01619101	0.064	0.00055100	0.08074701		0.0117	0.0135	0.0120	0.0373
9	8	0.00249443	0.015	0.00055100	0.02351586		0.0018	0.0032	0.0078	0.0128
10	9	0.02336236	0.155	0.00055100	0.18655775		0.0184	0.0327	0.0374	0.0586
11	10	0.00240131	0.073	0.00055100	0.07783746		0.0010	0.0154	0.0040	0.0205
12	11	0.07354666	0.000	0.00055100	0.07409716		0.0180	0.0002	0.0040	0.0222
13	12	0.02354419	0.000	0.00055100	0.02409568		0.0187	0.0002	0.0139	0.0328
14	13	0.01233260	0.012	0.00055100	0.02606948		0.0085	0.0026	0.0024	0.0136
15	14	0.06376925	0.063	0.00055100	0.06975350		0.0010	0.0135	0.0056	0.0201
16	15	0.02610598	0.043	0.00055100	0.07152486		0.0189	0.0092	0.0024	0.0305
17	16	0.00764655	0.031	0.00055100	0.04084433		0.0055	0.0066	0.0024	0.0145
18	17	0.01144598	0.072	0.00055100	0.08547891		0.0083	0.0152	0.0024	0.0259
19	18	0.01775708	0.065	0.00055100	0.09588180		0.0129	0.0139	0.0152	0.0420
20	19	0.00181620	0.022	0.00055100	0.03056816		0.0013	0.0048	0.0073	0.0134
21	20	0.00500168	0.049	0.00055100	0.06372303		0.0036	0.0104	0.0116	0.0256
22	21	0.01372025	0.134	0.00055100	0.16151306		0.0100	0.0284	0.0164	0.0548
23	22	0.01483714	0.083	0.00055100	0.11357316		0.0108	0.0177	0.0184	0.0469

Se calculó la longitud relativa de cada rama de cada partición

rLT es la sumatoria horizontal de las ramas relativas

3

Longitud total ActInt1: 1.38

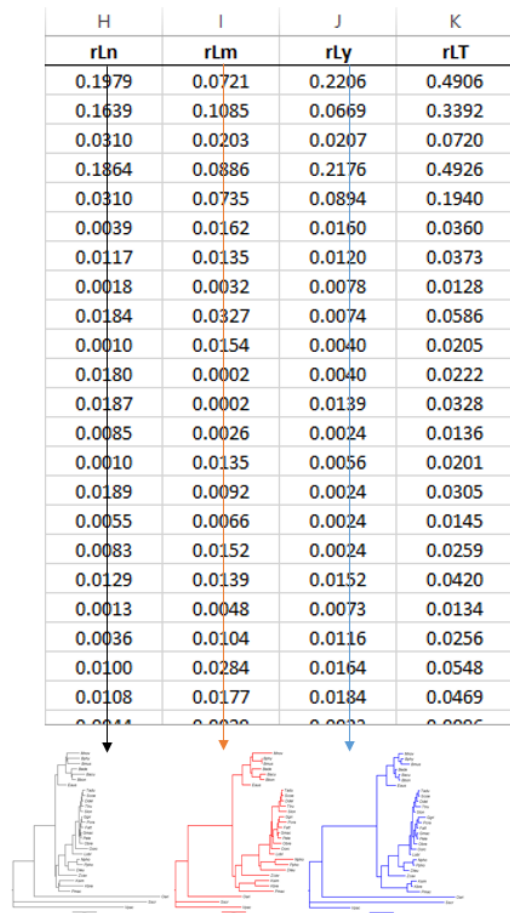
$$\frac{Ln1}{Longitud\ total\ ActInt1} = rLn1$$

$$\frac{0.27274420}{1.38} = 0.1979$$

1.0000	1.0000	1.0000	3.0000
--------	--------	--------	--------

Por lo tanto, la sumatoria de todas las ramas relativas de cada árbol es igual a 1, y la sumatoria total es igual a 3

Fig. 83. 3: se calculó la longitud relativa de cada rama de cada partición (se normalizó al 100%): 57 ramas de ActInt1, 57 ramas de Cyt b y 57 ramas de SRY (171 ramas en total). La longitud relativa se calculó para cada rama como indican las fórmulas (ejemplo con la longitud total relativa de la rama 1 del ActInt1 en la columna H, renglón 2). Una vez calculados los valores de las columnas H, I y J se calculó la longitud total relativa (rLT) (columna K). La rLT es una sumatoria horizontal de ramas como indican las flechas naranjas. La longitud de cada árbol tiene valor de 1 (flechas verticales negras) y la longitud total tiene un valor de 3. (Continuación en Figura 84).

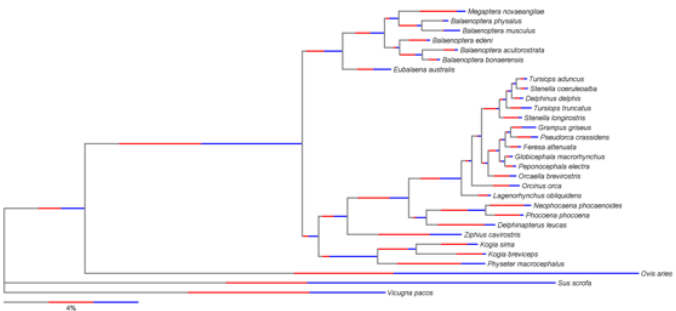


Con los valores relativos de cada rama se construyó un nuevo árbol relativo para cada partición (*ActInt1*, *Cyt b* y *SRY*). Los nuevos valores relativos suplieron a los valores originales. Esto se realizó en un archivo de texto. Posteriormente los árboles se editaron con FigTree 1.4.2.

4

5

La construcción del GranConsenso se realizó a mano, recortando y pegando rama por rama mediante un programa editor de fotografía e imagen



GranConsenso

Fig. 84. 4: Las longitudes originales de los árboles *ActInt1*, *Cyt b* y *SRY* se sustituyeron por los nuevos valores relativos. Esto se realizó en un archivo de texto a mano y posteriormente los árboles se editaron con FigTree 1.4.2; 5: Se construyeron tres árboles filogenéticos relativos. Posteriormente se construyó el Gran Consenso a partir de los árboles relativos de cada partición representados con color gris (*ActInt1*), rojo (*Cyt b*) y azul (*SRY*). El GranConsenso_2 es un árbol total relativo con una longitud de 3. La construcción se realizó con programa de edición fotográfica de Windows Paint.

La construcción del GranConsenso_3 sigue el mismo procedimiento. Sin embargo, ya que esta construcción está formada por 4 particiones se realizaron 4 árboles filogenéticos relativos con los cuales, mediante los programas de edición fotográfica, se obtuvo el Gran Consenso.

Anexo 5

En este anexo se explica mediante un diagrama de flujo el método y análisis para la obtención de las trayectorias con RedactCtbSRY_2 como ejemplo.

	I	J	K	L	M	N	O
1	Descripción de rama	Número de rama	rLn	rLm	rLy	rLT	r rLT
2	Sscr	1	0.1979	0.0721	0.2206	0.4906	0.1635
3	Vpac	2	0.1639	0.1085	0.0669	0.3392	0.1131
4	Cetacea, Oari	3	0.0310	0.0203	0.0207	0.0720	0.0240
5	Oari	4	0.1864	0.0886	0.2176	0.4926	0.1642
6	Cetacea	5	0.0310	0.0735	0.0894	0.1940	0.0647
7	Mysticeti	6	0.0039	0.0162	0.0160	0.0360	0.0120
8	Balaenopteridae	7	0.0117	0.0135	0.0120	0.0373	0.0124
9	Mnov, Bphy, Bmus	8	0.0018	0.0032	0.0078	0.0128	0.0043
10	Mnov	9	0.0184	0.0327	0.0074	0.0586	0.0195
11	Bphy, Bmus	10	0.0010	0.0154	0.0040	0.0205	0.0068
12	Bphy	11	0.0180	0.0002	0.0040	0.0222	0.0074
13	Bmus	12	0.0187	0.0002	0.0139	0.0328	0.0109
14	Bacu, Bbon, Bede	13	0.0085	0.0026	0.0024	0.0136	0.0045
15	Bacu, Bbon	14	0.0010	0.0135	0.0056	0.0201	0.0067
16	Bacu	15	0.0189	0.0092	0.0024	0.0305	0.0102
17	Bbon	16	0.0055	0.0066	0.0024	0.0145	0.0048
18	Bede	17	0.0083	0.0152	0.0024	0.0259	0.0086
19	Eaus	18	0.0129	0.0139	0.0152	0.0420	0.0140
20	Odontoceti	19	0.0013	0.0048	0.0073	0.0134	0.0045
21	Delphinoidea, Zcav	20	0.0036	0.0104	0.0116	0.0256	0.0085
22	Delphinoidea	21	0.0100	0.0284	0.0164	0.0548	0.0183
23	Delphinidae	22	0.0108	0.0177	0.0184	0.0469	0.0156

2

Se calculó la Longitud Total relativa-relativa (r rLT) (Columna O).

Como indica la ecuación de la base de datos (flecha verde) y la ecuación de abajo, consiste en dividir cada rama rLT entre 3 (número de particiones).

$$r \text{ rLT} = rLT / 3$$

1

En este análisis se examinaron las ramas relativas. Cada rama tiene cuatro valores (uno de cada partición y el valor total (rLT)).

Fig. 85. En esta imagen se presenta el método para la obtención de las trayectorias de RedactCtbSRY_2. 1: se utilizó la base de datos de las longitudes de las ramas de cada partición. En este análisis se examinaron y se trabajó con las ramas relativas (como indican las columnas K, L, M y N), esto debido a que las ramas relativas indican proporciones. 2: se calculó la Longitud Total relativa-relativa (r rLT) (columna O), que como indica el diagrama consiste en dividir la rLT (columna N) entre el número de particiones, o sea, 3. (Continuación en Figura 86).

3

Se realizaron las trayectorias por especie:
En la base de datos se hicieron bloques que agrupan a los datos que corresponden a todas aquellas ramas que conforman la historia evolutiva de cada especie.

	P	Q	R	S	T	U	V
	Trayectorias	Ramas	rLn	rLm	rLy	rLT	r rLT
Sscr	Sscr	1	0.1979	0.0721	0.2206	0.4906	0.1635
Vpac	Vpac	2	0.1639	0.1085	0.0669	0.3392	0.1131
Oari	Cetacea, Oari	3	0.0310	0.0203	0.0207	0.0720	0.0240
	Oari	4	0.1864	0.0886	0.2176	0.4926	0.1642
Mnov	Cetacea, Oari	3	0.0310	0.0203	0.0207	0.0720	0.0240
	Cetacea	5	0.0310	0.0735	0.0894	0.1940	0.0647
	Mysticeti	6	0.0039	0.0162	0.0160	0.0360	0.0120
	Balaenopteridae	7	0.0117	0.0135	0.0120	0.0373	0.0124
	Mnov, Bphy, Bmus	8	0.0018	0.0032	0.0078	0.0128	0.0043
	Mnov	9	0.0184	0.0327	0.0074	0.0586	0.0195
Bphy	Cetacea, Oari	3	0.0310	0.0203	0.0207	0.0720	0.0240
	Cetacea	5	0.0310	0.0735	0.0894	0.1940	0.0647
	Mysticeti	6	0.0039	0.0162	0.0160	0.0360	0.0120
	Balaenopteridae	7	0.0117	0.0135	0.0120	0.0373	0.0124
	Mnov, Bphy, Bmus	8	0.0018	0.0032	0.0078	0.0128	0.0043
	Bphy, Bmus	10	0.0010	0.0154	0.0040	0.0205	0.0068
	Bphy	11	0.0180	0.0002	0.0040	0.0222	0.0074

Ejemplo Mnov: como lo indican los datos de la base y las ramas marcadas con rojo del árbol filogenético de abajo, Mnov está compuesta por las ramas 3, 5, 6, 7, 8 y 9.

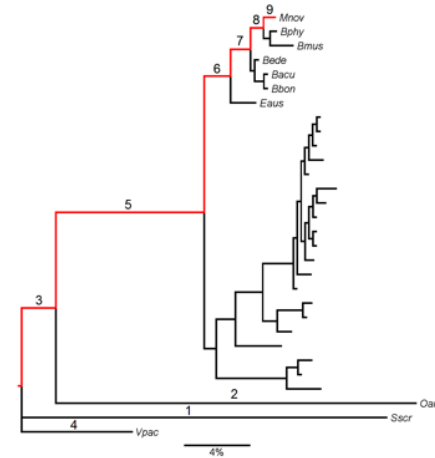


Fig. 86. Se realizaron bloques de datos en los que se agrupan todas aquellas ramas que conforman la historia evolutiva de cada especie. (Continuación en Figura 87).

4

Se sacaron los valores acumulados de las trayectorias: Para cada especie se calculó el valor acumulado de las ramas que la conforman.

En las columnas Y, Z, AA, AB y AC están los valores acumulados para cada especie.
Abreviaciones:
"ac": acumulados; "r": relativa.

W	X	Y	Z	AA	AB	AC
Trayectorias	Ramas	ac rLn	ac rLm	ac rLy	ac rLT	ac rLT
Sscr	1	0.1979	0.0721	0.2206	0.4906	0.1635
Vpac	2	0.1639	0.1085	0.0669	0.3392	0.1131
Cetacea, Oari	3	0.0310	0.0203	0.0207	0.0720	0.0240
Oari	3+4	0.2175	0.1089	0.2382	0.5646	0.1882
Cetacea, Oari	3	0.0310	0.0203	0.0207	0.0720	0.0240
Cetacea	3+5	0.0621	0.0938	0.1101	0.2660	0.0887
Mysticeti	3+5+6	0.0660	0.1100	0.1261	0.3020	0.1007
Balaenopteridae	3+5+6+7	0.0777	0.1235	0.1381	0.3393	0.1131
Mnov, Bphy, Bmus	3+5+6+7+8	0.0795	0.1267	0.1459	0.3521	0.1174
Mnov	3+5+6+7+8+9	0.0979	0.1594	0.1534	0.4107	0.1369
Cetacea, Oari	3	0.0310	0.0203	0.0207	0.0720	0.0240
Cetacea	3+5	0.0621	0.0938	0.1101	0.2660	0.0887
Mysticeti	3+5+6	0.0660	0.1100	0.1261	0.3020	0.1007
Balaenopteridae	3+5+6+7	0.0777	0.1235	0.1381	0.3393	0.1131
Mnov, Bphy, Bmus	3+5+6+7+8	0.0795	0.1267	0.1459	0.3521	0.1174
Bphy, Bmus	3+5+6+7+8+10	0.0805	0.1421	0.1500	0.3726	0.1242
Bphy	3+5+6+7+8+10+11	0.0985	0.1423	0.1540	0.3948	0.1316

Cada rama terminal (cada especie) está conformada por la suma de todas las ramas anteriores.

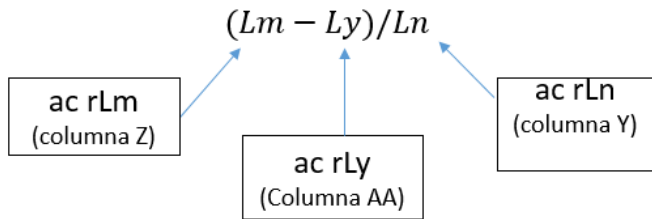
Fig. 87. Se calcularon las longitudes acumuladas para cada especie. La tabla muestra las ramas que conforman a las especies Sscr, Vpac, Mnov y Bphy como ejemplo (columna X). El número de ramas para cada una de estas especies son 1, 1, 2, 6 y 7 respectivamente. Mnov, por lo tanto, tiene 6 valores acumulados y Bphy tiene 7. (Continuación en Figura 88).

5

Se calcularon las dos cantidades que constituyen los ejes X y Y del espacio de proporciones de las trayectorias (columnas AE y AF). Estas cantidades son:



$$\log(rLT/Ln)$$



$$(Lm - Ly)/Ln$$

Los valores de los ejes X y Y son los puntos en los mapas de las trayectorias.

Ejemplo:
para calcular estos valores (Sscr) sería:
 $\log(0.1635/0.1979)$
y
 $(0.0721-0.2206)/0.1979$

W	X	Y	Z	AA	AB	AC	AD	Eje X	Eje Y
Trayectorias	Ramas	ac rLn	ac rLm	ac rLy	ac rLT	ac r rLT		$\log(rLT/Ln)$	$(Lm-Ly)/Ln$
Sscr	1	0.1979	0.0721	0.2206	0.4906	0.1635		-0.0828	-0.7502
Vpac	2	0.1639	0.1085	0.0669	0.3392	0.1131		-0.1611	0.2538
Cetacea, Oari	3	0.0310	0.0203	0.0207	0.0720	0.0240		-0.1119	-0.0142
Oari	3+4	0.2175	0.1089	0.2382	0.5646	0.1882		-0.0628	-0.5947
Cetacea, Oari	3	0.0310	0.0203	0.0207	0.0720	0.0240		-0.1119	-0.0142
Cetacea	3+5	0.0621	0.0938	0.1101	0.2660	0.0887		0.1547	-0.2631
Mysticeti	3+5+6	0.0660	0.1100	0.1261	0.3020	0.1007		0.1837	-0.2451
Balaenopteridae	3+5+6+7	0.0777	0.1235	0.1381	0.3393	0.1131		0.1631	-0.1882
Mnov, Bphy, Bmus	3+5+6+7+8	0.0795	0.1267	0.1459	0.3521	0.1174		0.1691	-0.2423
Mnov	3+5+6+7+8+9	0.0979	0.1594	0.1534	0.4107	0.1369		0.1456	0.0616

Fig. 88. Se calcularon las cantidades que constituyen los ejes X y Y del espacio de proporciones de las trayectorias (columnas AE y AF). Las fórmulas del cálculo están en cursiva. Estas cantidades están constituidas por los valores acumulados que se calcularon en el paso anterior (columnas Y, Z, AA, AB y AC). Está indicado en los cuadros negros que señalan a las fórmulas los valores que se utilizaron para calcular los ejes. (Continuación en Figura 89).

6

Los valores de las trayectorias se pasaron al programa de análisis de datos SigmaPlot 10.0.

Trayectorias	$\log (rLT/Ln)$	$(Lm-Ly)/Ln$
Sscr	-0.0828	-0.7502
Vpac	-0.1611	0.2538
Cetacea, Oari	-0.1119	-0.0142
Oari	-0.0628	-0.5947
Cetacea, Oari	-0.1119	-0.0142
Cetacea	0.1547	-0.2631
Mysticeti	0.1837	-0.2451
Balaenopteridae	0.1631	-0.1882
Mnov, Bphy, Bmus	0.1691	-0.2423
Mnov	0.1456	0.0616
Cetacea, Oari	-0.1119	-0.0142
Cetacea	0.1547	-0.2631
Mysticeti	0.1837	-0.2451
Balaenopteridae	0.1631	-0.1882
Mnov, Bphy, Bmus	0.1691	-0.2423
Bphy, Bmus	0.1882	-0.0975
Bphy	0.1258	-0.1188

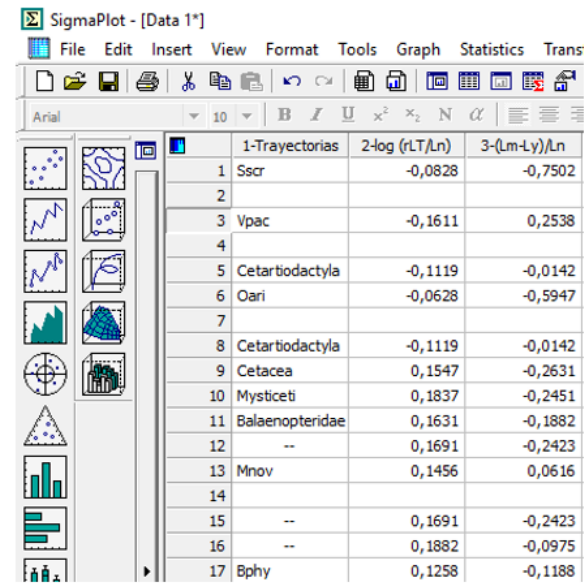
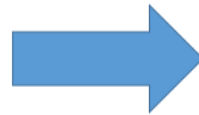
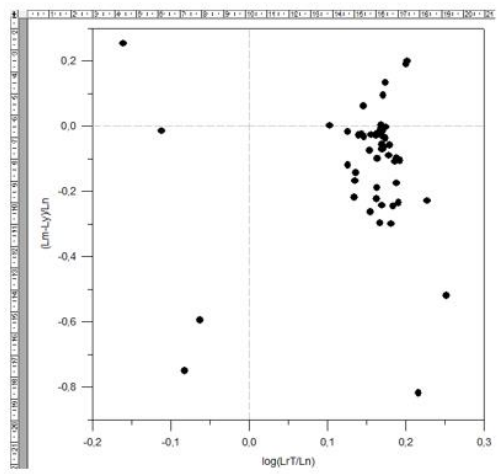
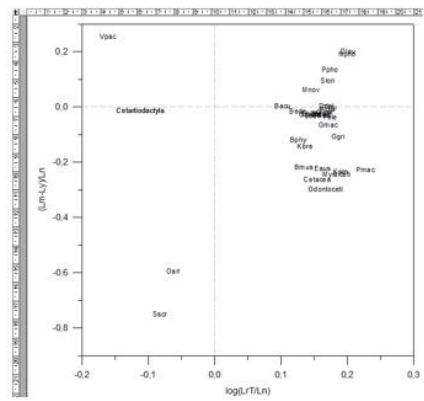


Fig. 89. Los valores obtenidos de las trayectorias se copiaron en el programa SigmaPlot 10.0 para la construcción de las gráficas. (Continuación en Figura 90).

7 Se realizaron gráficas de puntos con los valores de las cantidades $\log(rLT/Ln)$ y $(Lm-Ly)/Ln$.

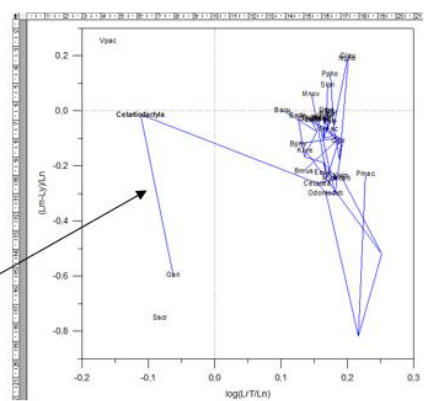


Trayectoria



8

Los puntos de las gráficas se cambiaron por los nombres de las ramas principales. Por ejemplo, los nombres de las ramas terminales (especies) o las ramas de las familias.



9

Los puntos, ahora nombres, se unieron mediante líneas. A estas posiciones acumuladas de cada rama de todo el árbol filogenético unidas por líneas se les llamó *trayectoria*.

Fig.90. 7: los valores se graficaron como puntos en una gráfica de dos ejes ($\log(rLT/Ln)$ en el eje X y $(Lm-Ly)/Ln$ en el eje Y). Estos puntos representan la bifurcación de las ramas del árbol filogenético. 8: posteriormente los puntos se suplieron por los nombres de las principales ramas del árbol y éstos se unieron mediante líneas (paso 9 de la imagen). A las posiciones acumuladas de cada rama a lo largo del árbol filogenético se le llamó *trayectoria*. El árbol filogenético está por lo tanto representado en el mapa en forma de trayectorias. Las trayectorias tienden a diferentes direcciones dependiendo de sus valores.

Este es el ejemplo de RedactCtbSRY_2 sobre cómo se construyeron las trayectorias. Las trayectorias de BEAST sin reloj se construyeron de la misma manera debido a que el número de particiones empleadas es el mismo (tres). Sin embargo, RedactCtbSRY_3 cambia en un paso al tener cuatro particiones. En las Figuras 92 y 93 se explica el cambio.

En la construcción filogenética RedactCtbSRY_3 el Cyt b está dividido en dos particiones: posición de codón 1, 2 y posición de codón 3

1

	B	C	D	E	F	G
1	Número de rama	Longitud ActInt1 (Ln)	Longitud Cyt b 1,2 (Lm 1,2)	Longitud Cyt b 3 (Lm 3)	Longitud SRY (Ly)	Longitud Total (LT)
2	1	0.25456430	0.06986888	2.08423800	0.18228730	2.59095848 ▶
3	2	0.20997370	0.09200137	2.27654900	0.05383203	2.63235610 ▶
4	3	0.03455930	0.01983383	0.35804330	0.01703426	0.42897069 ▶
5	4	0.02372038	0.05688539	2.21586500	0.17391180	2.47038257 ▶
6	5	0.04025448	0.08780882	1.59171700	0.07363532	1.79341562 ▶
7	6	0.00500370	0.02754026	0.39857380	0.01318860	0.44440636 ▶
8	7	0.01440259	0.02501646	0.28950930	0.01026937	0.33919772 ▶
9	8	0.00310707	0.01428128	0.05057927	0.00527989	0.07334751 ▶
10	9	0.02228402	0.10376560	0.31706830	0.00602053	0.44913845 ▶
11	10	0.00128762	0.02359828	0.21456480	0.00198058	0.24153128 ▶
12	11	0.02201670	0.00177841	0.00288651	0.00314349	0.02932511 ▶
13	12	0.02323808	0.00178956	0.00285912	0.01052442	0.03791118 ▶
14	13	0.01112785	0.00329004	0.06113819	0.00195959	0.07751567 ▶
15	14	0.00137843	0.02500064	0.22182470	0.00455948	0.25276325 ▶
16	15	0.02128425	0.01999738	0.09845939	0.00199146	0.14173248 ▶
17	16	0.00799409	0.01202097	0.09980799	0.00199776	0.12132081 ▶
18	17	0.01154475	0.04380593	0.14273760	0.00192214	0.19961042 ▶
19	18	0.01642923	0.02473145	0.19856940	0.01250033	0.25223041 ▶
20	19	0.00157811	0.00667996	0.12554190	0.00588205	0.13968202 ▶
21	20	0.00456537	0.02006444	0.25401760	0.00942110	0.28806851 ▶
22	21	0.01268883	0.03951091	0.59188420	0.01315380	0.65723774 ▶
23	22	0.01380486	0.02181460	0.45294980	0.01510458	0.50367384 ▶
24	23	0.00554100	0.00554100	0.00554100	0.00554100	0.06111100 ▶

Se calculó la LT por cada rama haciendo una sumatoria horizontal (flechas naranjas)

$$LT = Ln + Lm 1,2 + Lm 3 + Ly$$

Sumatoria vertical de todas las ramas de cada árbol (flechas negras)

1.05 1.55 17.93 0.8 21.34

Fig. 91. En esta imagen se presenta el método para obtener las trayectorias de RedactCtbSY_3. Al igual que con RedactCtbSRY_2 primero se calculó la longitud total (LT, columna G) de cada rama. (Continuación en Figura 92).

	J	K	L	M	N	O	P
1	Número de rama	rLn	rLm 1,2	rLm 3	rLm	rLy	rLT
2	1	0.24162081	0.04498420	0.11621727	0.08060074	0.22765184	0.54987339
3	2	0.19929745	0.05923393	0.12694054	0.09308724	0.06722882	0.35961351
4	3	0.03280211	0.01244784	0.01996452	0.01620618	0.02127345	0.07028175
5	4	0.02251430	0.03662495	0.12355680	0.08009087	0.21719199	0.31979716
6	5	0.03820771	0.05653461	0.08875426	0.07264443	0.09196042	0.20281256
7	6	0.00474928	0.01773145	0.02223008	0.01998077	0.01647075	0.04120080
8	7	0.01367028	0.01610653	0.01614306	0.01612480	0.01282503	0.04262011
9	8	0.00294909	0.00919482	0.00282588	0.00601035	0.00659386	0.01555330
10	9	0.02115097	0.06680818	0.01767975	0.04224397	0.00751882	0.07091376
11	10	0.00122215	0.01519346	0.01196973	0.01358159	0.00247347	0.01727721
12	11	0.02089725	0.00114501	0.00013307	0.00063904	0.00392579	0.02546207
13	12	0.02205652	0.00115219	0.00013154	0.00064187	0.01314356	0.03584195
14	13	0.01056205	0.00211825	0.00340907	0.00276366	0.00244726	0.01577297
15	14	0.00130834	0.01609635	0.01236896	0.01423266	0.00569417	0.02123516
16	15	0.02020204	0.01287506	0.00549010	0.00918258	0.00248706	0.03187168
17	16	0.00758763	0.00773955	0.00556530	0.00665243	0.00249493	0.01673498
18	17	0.01105267	0.02788198	0.00795906	0.01792052	0.00240049	0.03137367
19	18	0.01559388	0.01592303	0.01107224	0.01349764	0.01561120	0.04470271
20	19	0.00149787	0.00430081	0.00700023	0.00565052	0.00734587	0.01449426
21	20	0.00433324	0.01291824	0.01416404	0.01354114	0.01176566	0.02964004
22	21	0.01204366	0.02543860	0.03300351	0.02922106	0.01642729	0.05769201
23	22	0.01310294	0.01404506	0.02525652	0.01965079	0.01886355	0.05161728

2

Se calcularon las longitudes relativas de cada rama (Columnas K, L, M y O)

3

Se calculó rLm (columna N) a partir de un promedio de los valores relativos rLm 1,2 y rLm 3, como indica la ecuación

$$rLm = \frac{rLm1,2}{rLm3}$$

4

Se calculó rLT (columna P) sumando las longitudes rLn, rLm y rLy.

Fig. 92. 2: como indica el diagrama de flujo se calcularon las longitudes relativas de cada partición (columnas K, L, M y O). 3: para obtener la longitud relativa mitocondrial (Lm, columna N) se realizó un promedio entre las longitudes relativas de las particiones mitocondriales como indica la fórmula en cursiva. 4: por último se calculó la rLT sumando las longitudes rLn, rLm y rLy (columnas K, N y O). A partir de aquí el método para obtener las trayectorias fue el mismo.

Anexo 6

En este anexo se encuentra el diagrama de flujo donde se explica cómo se obtuvieron las trayectorias de BEAST de los datos con reloj molecular.

	L	M	N	O	P	Q
1	Descripción de rama	Número de rama	rLn	rLm	rLy	rLT
2	Sscr	1	0.1363	0.0818	0.0936	0.1039
3	Vpac	2	0.1641	0.0598	0.2090	0.1443
4	Vpac, Sscr	3	0.0648	0.0467	0.0246	0.0454
5	Cetacea, Oari	4	0.0457	0.0322	0.0144	0.0307
6	Oari	5	0.1570	0.0645	0.2037	0.1417
7	Cetacea	6	0.0280	0.0872	0.1071	0.0741
8	Mysticeti	7	0.0039	0.0195	0.0163	0.0132
9	Balaenopteridae	8	0.0098	0.0167	0.0129	0.0131
10	Mnov, Bphy, Bmus, Bede, Bbon	9	0.0128	0.0013	0.0012	0.0051
11	Mnov, Bphy, Bmus, Bede	10	0.0018	0.0230	0.0050	0.0099
12	Mnov, Bphy, Bmus	11	0.0042	0.0221	0.0114	0.0126
13	Mnov, Bphy	12	0.0122	0.0004	0.0160	0.0095
14	Mnov	13	0.0142	0.0514	0.0041	0.0232
15	Bphy	14	0.0142	0.0004	0.0010	0.0052
16	Bmus	15	0.0172	0.0005	0.0078	0.0085
17	Bede	16	0.0102	0.0140	0.0011	0.0084
18	Bbon	17	0.0090	0.0059	0.0015	0.0055
19	Bacu	18	0.0141	0.0083	0.0016	0.0080
20	Eaus	19	0.0134	0.0115	0.0134	0.0128
21	Odontoceti	20	0.0008	0.0021	0.0071	0.0033
22	Delphinoidea, Zcav	21	0.0033	0.0119	0.0115	0.0089
23	Delphinoidea	22	0.0097	0.0288	0.0141	0.0175
24	Delphinidae	23	0.0103	0.0164	0.0171	0.0146
25	Ttru-Ddel, Ggri-Oorc	24	0.0039	0.0019	0.0009	0.0022
26	Ttru-Ddel, Ggri-Pcra, Gmac, Obre	25	0.0052	0.0014	0.0009	0.0025
27	Delphininae	26	0.0024	0.0125	0.0009	0.0052
28	Ttru, Tdel, Ggri, Ddel	27	0.0040	0.0024	0.0009	0.0040
	Longitud total:	1	1	1	1	

1

A partir de las longitudes de las ramas (Ln, Lm y Ly) se calcularon las ramas relativas de cada partición (rLn, rLm y rLy)

2

Se calculó la Longitud Total relativa de cada rama (rLT, columna Q) definida como:

$$rLT = (rLn + rLm + rLy)/3$$

Fig. 95: en la misma base de datos que se realizó con los resultados de BEAST (Figura 6.1 y 6.2 de Anexo VI) se calcularon las longitudes relativas de las tres particiones (columnas N, O y P). 2: posteriormente se calculó la Longitud Total relativa (rLT, columna Q) mediante la fórmula en cursiva que se encuentra en la imagen. (Continuación en Figura 96).

3

Se realizaron las trayectorias por especie:
En la base de datos se hicieron bloques que agrupan a los datos que corresponden a todas aquellas ramas que conforman la historia evolutiva de cada especie

	S	T	U	V	W	X	Y	Z	AA	AB	AC	
	1	Trayectorias	Número de rama	Edad de rama (MA)	Ln	Lm	Ly	LT	rLn	rLm	rLy	rLT
Sscr	2	Vpac, Sscr	3	24.7630	0.0525	0.2567	0.0123	0.3216	0.0649	0.0468	0.0247	0.0455
	3	Sscr	1	30.0426	0.1105	0.4496	0.0468	0.6069	0.1364	0.0820	0.0937	0.1040
	4											
Vpac	5	Vpac, Sscr	3	24.7630	0.0525	0.2567	0.0123	0.3216	0.0649	0.0468	0.0247	0.0455
	6	Vpac	2	30.0426	0.1331	0.3284	0.1045	0.5660	0.1643	0.0599	0.2092	0.1445
	7											
Oari	8	Cetacea, Oari	4	17.9115	0.0371	0.1767	0.0072	0.2210	0.0458	0.0322	0.0144	0.0308
	9	Oari	5	36.8941	0.1272	0.3542	0.1019	0.5834	0.1571	0.0646	0.2039	0.1419
	10											
	11	Cetacea, Oari	4	17.9115	0.0371	0.1767	0.0072	0.2210	0.0458	0.0322	0.0144	0.0308
	12	Cetacea	6	3.9301	0.0227	0.4792	0.0536	0.5555	0.0281	0.0874	0.1072	0.0742
	13	Mysticeti	7	4.1993	0.0032	0.1070	0.0082	0.1183	0.0039	0.0195	0.0163	0.0133
	14	Balaenopteridae	8	13.5191	0.0079	0.0917	0.0065	0.1060	0.0098	0.0167	0.0129	0.0131
Mnov	15	Mnov, Bphy, Bmus, Bede, Bbon	9	4.0076	0.0104	0.0072	0.0006	0.0182	0.0129	0.0013	0.0012	0.0051
	16	Mnov, Bphy, Bmus, Bede	10	2.9208	0.0015	0.1266	0.0025	0.1306	0.0018	0.0231	0.0050	0.0100
	17	Mnov, Bphy, Bmus	11	3.3681	0.0034	0.1216	0.0057	0.1307	0.0042	0.0222	0.0114	0.0126
	18	Mnov, Bphy	12	1.7535	0.0099	0.0020	0.0080	0.0198	0.0122	0.0004	0.0160	0.0095
	19	Mnov	13	3.1955	0.0115	0.2824	0.0020	0.2960	0.0142	0.0515	0.0041	0.0233
	20											

Fig. 96. Las trayectorias se realizaron por especie. Se realizaron bloques de datos en los que se agrupan todas aquellas ramas que conforman la historia evolutiva de cada especie. (Continuación en Figura 97).

4

Se sacaron los valores acumulados de las trayectorias:
Para cada especie se calculó el valor acumulado de las ramas que la conforman para las edades de las ramas (columna AG), longitudes (columnas AH, AI, AJ y AK) y longitudes relativas (columnas AL, AM, AN y AO)

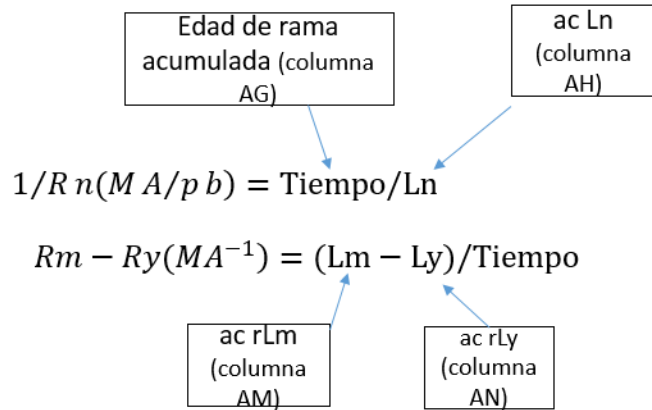
AE	AF	AG	AH	AI	AJ	AK	AL	AM	AN	AO	
1	Trayectorias	Número de rama	ac Edad de rama (MA)	ac Ln	ac Lm	ac Ly	ac LT	ac rLn	ac rLm	ac rLy	ac rLT
2	Vpac, Sscr	3	24.7630	0.0525	0.2567	0.0123	0.3216	0.0649	0.0468	0.0247	0.0455
3	Sscr	3+1	54.8056	0.1630	0.7064	0.0591	0.9285	0.2012	0.1289	0.1184	0.1495
4											
5	Vpac, Sscr	3	24.7630	0.0525	0.2567	0.0123	0.3216	0.0649	0.0468	0.0247	0.0455
6	Vpac	3+1	54.8056	0.1856	0.5852	0.1168	0.8876	0.2291	0.1068	0.2338	0.1899
7											
8	Cetacea, Oari	4	17.9115	0.0371	0.1767	0.0072	0.2210	0.0458	0.0322	0.0144	0.0308
9	Oari	4+5	54.8056	0.1643	0.5310	0.1091	0.8043	0.2029	0.0969	0.2182	0.1727
10											
11	Cetacea, Oari	4	17.9115	0.0371	0.1767	0.0072	0.2210	0.0458	0.0322	0.0144	0.0308
12	Cetacea	4+6	21.8417	0.0598	0.6559	0.0608	0.7764	0.0738	0.1197	0.1216	0.1050
13	Mysticeti	4+6+7	26.0410	0.0630	0.7629	0.0689	0.8948	0.0777	0.1392	0.1379	0.1183
14	Balaenopteridae	4+6+7+8	39.5601	0.0709	0.8545	0.0754	1.0008	0.0875	0.1559	0.1508	0.1314
15	Mnov, Bphy, Bmus, Bede, Ebon	4+6+7+8+9	43.5676	0.0813	0.8617	0.0759	1.0189	0.1004	0.1572	0.1520	0.1365
16	Mnov, Bphy, Bmus, Bede	4+6+7+8+9+10	46.4885	0.0828	0.9883	0.0784	1.1495	0.1022	0.1803	0.1570	0.1465
17	Mnov, Bphy, Bmus	4+6+7+8+9+10+11	49.8566	0.0861	1.1099	0.0841	1.2802	0.1063	0.2025	0.1684	0.1591
18	Mnov, Bphy	4+6+7+8+9+10+11+12	51.6101	0.0960	1.1120	0.0921	1.3000	0.1185	0.2029	0.1843	0.1686
19	Mnov	4+6+7+8+9+10+11+12+13	54.8056	0.1075	1.3944	0.0942	1.5960	0.1327	0.2544	0.1884	0.1919
20											

Nótese que la edad de rama acumulada de cada especie es la edad total del árbol filogenético (54.8056 MA)

Fig. 97. Se calcularon las longitudes acumuladas para cada especie. La tabla muestra las ramas que conforman a las especies Sscr, Vpac, Oari y Mnov como ejemplo. El número de ramas para cada una de estas especies son 2, 2, 2 y 9 respectivamente. Mnov, por lo tanto, tiene 9 valores acumulados. (Continuación en Figura 98).

5

Se calcularon las dos cantidades que constituyen los ejes X y Y del espacio de proporciones de las trayectorias (columnas AQ y AR). Estas cantidades se definen como:



Ejemplo:
para calcular estos valores
(Vpac, Sscr) sería:

24.7630/0.0525
y
(0.0468-0.0247)/24.7630

Los valores de los ejes X y Y son los puntos en los mapas de las trayectorias

	AG	AH	AI	AJ	AK	AL	AM	AN	AO	AP	AQ	AR
1	ac Edad de rama (MA)	ac Ln	ac Lm	ac Ly	ac LT	ac rLn	ac rLm	ac rLy	ac rLT	Trayectorias	1/Rn(MA/pb)	Rm-Ry(MA ⁻¹)
2	24.7630	0.0525	0.2567	0.0123	0.3216	0.0649	0.0468	0.0247	0.0455	Vpac, Sscr	471.4646	0.000896057
3	54.8056	0.1630	0.7064	0.0591	0.9285	0.2012	0.1289	0.1184	0.1495	Sscr	336.2547	0.000192389
4												
5	24.7630	0.0525	0.2567	0.0123	0.3216	0.0649	0.0468	0.0247	0.0455	Vpac, Sscr	471.4646	0.000896051
6	54.8056	0.1856	0.5852	0.1168	0.8876	0.2291	0.1068	0.2338	0.1899	Vpac	295.3171	-0.00231846
7												
8	17.9115	0.0371	0.1767	0.0072	0.2210	0.0458	0.0322	0.0144	0.0308	Cetacea, Oari	483.2856	0.00099852
9	54.8056	0.1643	0.5310	0.1091	0.8043	0.2029	0.0969	0.2182	0.1727	Oari	333.5559	-0.002214284
10												
11	17.9115	0.0371	0.1767	0.0072	0.2210	0.0458	0.0322	0.0144	0.0308	Cetacea, Oari	483.2856	0.00099852
12	21.8417	0.0598	0.6559	0.0608	0.7764	0.0738	0.1197	0.1216	0.1050	Cetacea	365.2682	-8.65657E-05
13	26.0410	0.0630	0.7629	0.0689	0.8948	0.0777	0.1392	0.1379	0.1183	Mysticeti	413.5454	5.0167E-05
14	39.5601	0.0709	0.8545	0.0754	1.0008	0.0875	0.1559	0.1508	0.1314	Balaenopteridae	558.1130	0.00012947
15	43.5676	0.0813	0.8617	0.0759	1.0189	0.1004	0.1572	0.1520	0.1365	Mnov, Bphy, Bmus, Bede, Ebon	535.9347	0.000121111
16	46.4885	0.0828	0.9883	0.0784	1.1495	0.1022	0.1803	0.1570	0.1465	Mnov, Bphy, Bmus, Bede	561.7497	0.000502717
17	49.8566	0.0861	1.1099	0.0841	1.2802	0.1063	0.2025	0.1684	0.1591	Mnov, Bphy, Bmus	578.8767	0.000685349
18	51.6101	0.0960	1.1120	0.0921	1.3000	0.1185	0.2029	0.1843	0.1686	Mnov, Bphy	537.7084	0.000359843
19	54.8056	0.1075	1.3944	0.0942	1.5960	0.1327	0.2544	0.1884	0.1919	Mnov	509.8789	0.001204555
20												

Fig. 98. Se calcularon las cantidades que constituyen los ejes X y Y del espacio de proporciones de las trayectorias (columnas AQ y AR). Las fórmulas del cálculo están en cursiva. Estas cantidades están constituidas por los valores acumulados que se calcularon en el paso anterior (columnas AH, AI, AJ, AK, AL, AM, AN y AO). Está indicado en los cuadros negros que señalan a las fórmulas los valores que se utilizaron para calcular los ejes. (Continuación en Figura 99).

6

Los valores de las trayectorias se pasaron al programa de análisis de datos SigmaPlot 10.0.

Trayectorias	1/Rn(MA/pb)	Rm-Ry(MA ⁻¹)
Vpac, Sscr	471.46	0.000896
Sscr	336.25	0.000192
Vpac, Sscr	471.46	0.000896
Vpac	295.32	-0.002318
Cetacea, Oari	483.29	0.000999
Oari	333.56	-0.002214
Cetacea, Oari	483.29	0.000999
Cetacea	365.27	-0.000087
Mysticeti	413.55	0.000050
Balaenopteridae	558.11	0.000129
Mnov, Bphy, Bmus, Bede, Bbon	535.93	0.000121
Mnov, Bphy, Bmus, Bede	561.75	0.000503
Mnov, Bphy, Bmus	578.88	0.000685
Mnov, Bphy	537.71	0.000360
Mnov	509.88	0.001205

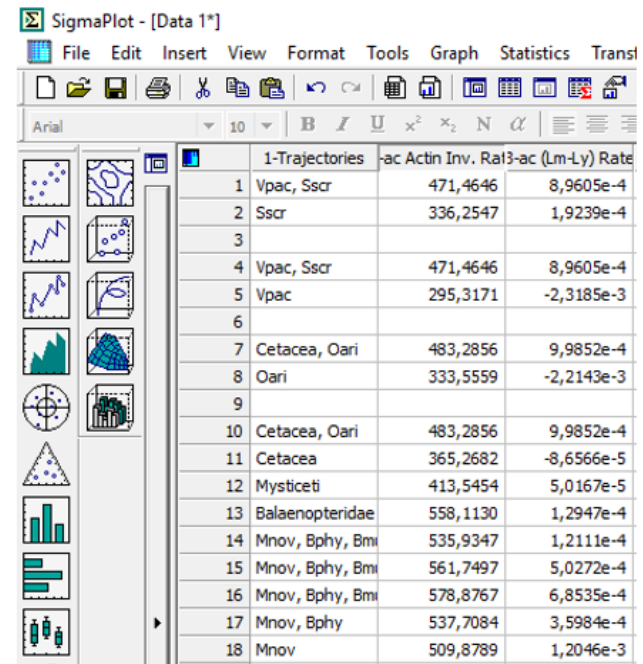


Fig. 99. Los valores obtenidos de las trayectorias se copiaron en el programa SigmaPlot 10.0 para la construcción de las gráficas. (Continuación en Figura 100).

Anexo 7

Método mapeo de caracteres:

Los datos del TC (tamaño corporal), EMSF (edad de madurez sexual femenina), AH (abundancia histórica) y SpeR (índice ecológico) se ajustaron a seis estados de carácter. Estos estados de carácter son valores entre 0 y 5. Para ello se realizó una base de datos en Excel y se realizaron los cálculos y ajustes necesarios.

TC:

	A	B	C	D	E
1	Especie	TC (ton)	logTC (kg)	1 cifra	(-2)
2	Mnov	40.000	4.6021	5	3
3	Bphy	80.000	4.9031	5	3
4	Bmus	150.000	5.1761	5	3
5	Bacu	10.000	4.0000	4	2
6	Bbon	10.000	4.0000	4	2
7	Bede	20.000	4.3010	4	2
8	Eaus	49.000	4.6902	5	3
9	Ttru	0.300	2.4771	2	0
10	Tadu	0.230	2.3617	2	0
11	Slon	0.065	1.8129	2	0
12	Scoe	0.155	2.1903	2	0
13	Ddel	0.200	2.3010	2	0
14	Lobl	0.175	2.2430	2	0
15	Ggri	0.400	2.6021	3	1
16	Pele	0.228	2.3579	2	0

1

Al TC en toneladas (columna B) se le sacó logaritmo natural y convirtió a Kg.

2

Los valores con logaritmo se pasaron a una cifra.

3

Los valores con logaritmo se pasaron a una cifra (columna D).

4

Se le restó dos unidades a cada valor. La columna E muestra los estados de carácter del TC. Estos van de 0-5.

EMSF:

	G	H	I	J	K
	Especie	EMSF	(EMSF-μ)/σ	1 cifra	-2
	Mnov	6	3.58	4	2
	Bphy	11	5.04	5	3
	Bmus	10	4.75	5	3
	Bacu	8	4.16	4	2
	Bbon	7.5	4.01	4	2
	Bede	11	5.04	5	3
	Eaus	10	4.75	5	3
	Ttru	10	4.75	5	3
	Tadu	10	4.75	5	3
	Slon	6.5	3.72	4	2
	Scoe	10	4.75	5	3
	Ddel	6.5	3.72	4	2
	Lobl	10	4.75	5	3
	Ggri	7	3.87	4	2
	Pele	7	3.87	4	2

1

A la EMSF, como muestra la columna I, se le restó la EMSF promedio (μ) y dividió entre la desviación estándar (σ).

2

Estos valores se pasaron a una cifra (columna J)

3

Se le restó dos unidades a cada valor. La columna K muestra los estados de carácter de la EMSF. Estos van de 0-5.

Fig. 101. Muestra el método para sacar los estados de carácter para los caracteres tamaño corporal (TC) y t edad de madurez sexual femenina (EMSF).

AH:

M	N	O	P	Q
Especie	AH	logAH	1 cifra	-4
Mnov	231700	5.3649	5	1
Bphy	762400	5.8822	6	2
Bmus	340280	5.5318	6	2
Bacu	258000	5.4116	5	1
Bbon	379000	5.5786	6	2
Bede	146300	5.1652	5	1
Eaus	86100	4.9350	5	1
Ttru	208000	6.0000	6	2
Tadu	-	5.0000	5	1
Slon	2630000	6.4200	6	2
Scoe	-	5.0000	5	1
Ddel	7200000	6.8573	7	3
Lobl	1000000	6.0000	6	2
Ggri	-	5.0000	5	1
Pele	-	5.0000	5	1

1

A la AH, como muestra la columna O, se le sacó logaritmo natural.

2

Estos valores se pasaron a una cifra (columna P)

3

Se le restó cuatro unidades a cada valor. La columna Q muestra los estados de carácter de a AH. Estos van de 0-5.

SpeR:

S	T	U	V	W
Especie	SpeR	(SpeR- μ)/ σ	1 cifra	+1
Mnov	15.73	-0.59	-1	0
Bphy	3.91	-0.59	-1	0
Bmus	2.44	-0.59	-1	0
Bacu	46.77	-0.58	-1	0
Bbon	48.40	-0.58	-1	0
Bede	17.82	-0.58	-1	0
Eaus	8.37	-0.59	-1	0
Ttru	1125.00	-0.46	0	1
Tadu	1760.87	-0.39	0	1
Slon	7465.63	0.26	0	1
Scoe	2612.90	-0.29	0	1
Ddel	2271.57	-0.33	0	1
Lobl	1928.57	-0.37	0	1
Ggri	1446.43	-0.42	0	1
Pele	2537.59	-0.30	0	1

1

Al SpeR, como muestra la columna U, se le restó el SpeR promedio (μ) y dividió entre la desviación estándar (σ).

2

Estos valores se pasaron a una cifra (columna V).

3

Se le sumó una unidad a cada valor. La columna W muestra los estados de carácter del SpeR. Estos van de 0-5.

Fig. 102. Muestra el método para sacar los estados de carácter para los caracteres tamaño corporal (TC) y t edad de madurez sexual femenina (EMSF).

Método gráficas del análisis ecológico evolutivo:

Gráfica 1: Gráfica Tamaño Corporal y Longitud de Ramas (TC vs Spl)

1

Para calcular el Spl se realizó una base de datos con los valores de las longitudes de las ramas de cada método:

- RedactCtbSRY_2
- RedactCtbSRY_3
- BEAST sin reloj
- BEAST con reloj

Rama	Descripción de rama	Ln	Lm	Ly
1	Sscr	0.27274420	0.34180430	0.18016000
2	Vpac	0.22587640	0.51393730	0.05463005
3	Cetacea + Oari	0.04279660	0.09595204	0.01689994
4	Oari	0.25699310	0.41997430	0.17767170
5	Cetacea	0.04279660	0.34845130	0.07304744
6	Mysticeti	0.00531687	0.07657746	0.01305773
7	Balaenopteridae	0.01619101	0.06413937	0.00979867
8	Mnov, Bphy, Bmus	0.00249443	0.01504146	0.00638106
9	Mnov	0.02536236	0.15511340	0.00608199

Longitudes

Rama	Descripción de rama	rLn	rLm	rLy
1	Sscr	0.19787747	0.07214477	0.22060059
2	Vpac	0.16387462	0.10847696	0.06689288
3	Cetacea + Oari	0.03104918	0.02025264	0.02069348
4	Oari	0.18644996	0.08864415	0.21755374
5	Cetacea	0.03104918	0.07354776	0.08944443
6	Mysticeti	0.00385742	0.01616324	0.01598880
7	Balaenopteridae	0.01174667	0.01353792	0.01199818
8	Mnov, Bphy, Bmus	0.00180972	0.00317481	0.00781342
9	Mnov	0.01840054	0.03273985	0.00744722

Longitudes relativas

Especie	Ramas acumuladas por especie	Número de ramas	SpLn	SpLm	SpLy	SpL T
Sscr	b1	1	0.19787747	0.07214477	0.22060059	0.49062284
Vpac	b2	1	0.16387462	0.10847696	0.06689288	0.33924445
Oari	b3+b4	2	0.21749914	0.10889678	0.23824721	0.56464314
Mnov	b3+b5+b6+b7+b8+b9	6	0.09791271	0.15941621	0.15338553	0.41071444
Bphy	b3+b5+b6+b7+b8+b10+b11	7	0.09849573	0.14229421	0.15399770	0.39478764
Bmus	b3+b5+b6+b7+b8+b10+b12	7	0.08906790	0.14471819	0.15237661	0.38616270
Bacu	b3+b5+b6+b7+b13+b14+b15	7	0.10621042	0.14873319	0.14854830	0.40349192
Bbon	b3+b5+b6+b7+b13+b14+b16	7	0.09281800	0.14615751	0.14852603	0.38750155
Bede	b3+b5+b6+b7+b13+b17	6	0.09454564	0.14131755	0.14293067	0.37879385
Eaus	b3+b5+b6+b18	4	0.07883864	0.12382843	0.14135507	0.34402214

Ejemplo
RedactCtbSRY_2:
57 ramas en total

1. A partir de las longitudes de las ramas se calcularon las longitudes relativas

2. A partir de las longitudes relativas se calculó la longitud relativa acumulada (SpL) de cada especie

3. Se calculó la longitud relativa acumulada total (SpL T) de cada especie. Se define como:

$$SpL T = SpLn + SpLm + SpLy$$

Longitud relativa acumulada total

Fig. 103. En la primera gráfica se graficó el TC de cada especie con respecto al Spl. Para obtener el Spl se realizó una base de datos con la longitud de las ramas de cada partición. La imagen muestra el ejemplo de las longitudes de las ramas de RedactCtbSRY_2. A partir de las longitudes se calculó la longitud relativa de cada rama. Posteriormente a partir de las longitudes relativas se calculó la longitud relativa acumulada (SpL) de cada especie de cada marcador (SpLn, SpLm y SpLy). Por último se calculó la longitud relativa acumulada total (SpL T), que como indica la fórmula en cursiva, se refiere a la suma total de los tres marcadores. (Continuación en Figura 102).

Gráfica 1: Gráfica Tamaño Corporal y Longitud de Ramas (TC vs SpL)

Ejemplo
RedactCtbSRY_3:
56 ramas en total

1. A partir de las longitudes de las ramas se calcularon las longitudes relativas

2. A partir de las longitudes relativas se calculó la longitud relativa acumulada (SpL) de cada especie

3. Se calculó la longitud relativa acumulada total (SpL T) de cada especie. Se define como:

$$SpL T = SpLn + SpLm1,2 + SpLm3 + SpLy$$

Rama	Descripción de rama	Ln	Lm 1,2	Lm 3	Ly
1	Sscr	0.25456430	0.06986888	2.08423800	0.18228730
2	Vpac	0.20997370	0.09200137	2.27654900	0.05383203
3	Cetacea + Oari	0.03455930	0.01933383	0.35804330	0.01703426
4	Oari	0.02372038	0.05688539	2.21586500	0.17391180
5	Cetacea	0.04025448	0.08780882	1.59171700	0.07363532
6	Misticeti	0.00500370	0.02754026	0.39867380	0.01318860
7	Balaenopteridae	0.01440259	0.02501646	0.28950930	0.01026937
8	Mnov, Bphy, Bmus	0.00310707	0.01428128	0.05067927	0.00527989
9	Mnov	0.02228402	0.10376560	0.31706830	0.00602053

Rama	Descripción de rama	rLn	rLm 1,2	rLm 3	rLy
1	Sscr	0.24162081	0.04498420	0.11621727	0.22765184
2	Vpac	0.19929745	0.05923393	0.12694054	0.06722882
3	Cetacea + Oari	0.03280211	0.01244784	0.01996452	0.02127345
4	Oari	0.02251430	0.03662495	0.12355680	0.21719199
5	Cetacea	0.03820771	0.05653461	0.08875426	0.09196042
6	Misticeti	0.00474928	0.01773145	0.02223008	0.01647075
7	Balaenopteridae	0.01367028	0.01610653	0.01614306	0.01282503
8	Mnov, Bphy, Bmus	0.00294909	0.00919482	0.00282588	0.00659386
9	Mnov	0.02115097	0.06680818	0.01767975	0.00751882

Especie	Ramas acumuladas por especie	Número de ramas	SpLn	SpLm 1,2	SpLm 3	SpLy	SpL T
Sscr	b1	1	0.24162081	0.04498420	0.11621727	0.22765184	0.63047412
Vpac	b2	1	0.19929745	0.05923393	0.12694054	0.06722882	0.45270075
Oari	b3+b4	2	0.05631641	0.04907279	0.14352132	0.23846544	0.48637596
Mnov	b3+b5+b6+b7+b8+b9	6	0.11352945	0.17882344	0.16759756	0.15664233	0.61659278
Bphy	b3+b5+b6+b7+b8+b10+b11	7	0.11449787	0.12835372	0.16202060	0.15552278	0.56039498
Bmus	b3+b5+b6+b7+b8+b10+b12	7	0.10416267	0.12932697	0.16529660	0.15404425	0.55283049
Bacu	b3+b5+b6+b7+b13+b14+b15	7	0.12150182	0.13391010	0.16836006	0.15315814	0.57693012
Bbon	b3+b5+b6+b7+b13+b14+b16	7	0.10888740	0.12877459	0.16843526	0.15316601	0.55926326
Bede	b3+b5+b6+b7+b13+b17	6	0.11104410	0.13282067	0.15846005	0.14737741	0.54970223
Eaus	b3+b5+b6+b18	4	0.09135298	0.10263694	0.14202111	0.14531582	0.48132685

Fig. 104. Esta imagen muestra la base de datos de RedactCtbSRY_3 de las longitudes de las ramas para calcular el SpL T de cada especie. (Continuación en Figura 103).

Gráfica 1: Gráfica Tamaño Corporal y Longitud de Ramas (TC vs SpL)

Ejemplo BEAST:
58 ramas en total

Rama	Descripción de rama	Edad de rama	Rn	Rm	Ry
1	Sscr	30.04257657	0.00367694	0.01496646	0.00155836
2	Vpac	30.04257657	0.00442900	0.01093223	0.00347930
3	Vpac, Sscr	24.76301211	0.00212105	0.01036732	0.00049757
4	Cetacea, Oari	17.91151514	0.00206917	0.00986692	0.00040074
5	Oari	36.89407355	0.00344893	0.00960140	0.00276132
6	Cetacea	3.93013715	0.00578459	0.12192130	0.01363138
7	Mysticeti	4.19932105	0.00075580	0.02547696	0.00194261
8	Balaenopteridae	13.51909705	0.00058523	0.00677967	0.00047716
9	Mnov, Bphy, Bmus, Bede, Bbon	4.00756622	0.00259783	0.00178877	0.00014382
10	Mnov, Bphy, Bmus, Bede	2.92084887	0.00050115	0.04334360	0.00085671
11	Mnov, Bphy, Bmus	3.36807125	0.00100051	0.03611537	0.00169100
12	Mnov, Bphy	1.75353423	0.00562018	0.00114451	0.00454905
13	Mnov	3.19549773	0.00360066	0.08838280	0.00063989

1. A partir de las longitudes de las ramas se calcularon las longitudes relativas

2. A partir de las longitudes relativas se calculó la longitud relativa acumulada (SpL) de cada especie

3. Se calculó la longitud relativa acumulada total (SpL T) de cada especie. Se define como:

$$SpL RT = SpLRn + SpLRm + SpLRy$$

Rama	Descripción de rama	rRn	rRm	rRy
1	Sscr	0.04365211	0.01643342	0.02322605
2	Vpac	0.05258045	0.01200377	0.05185605
3	Vpac, Sscr	0.02518080	0.01138349	0.00741586
4	Cetacea, Oari	0.02456489	0.01083404	0.00597269
5	Oari	0.04094520	0.01054250	0.04115516
6	Cetacea	0.06867383	0.13387163	0.20316430
7	Mysticeti	0.00897275	0.02797413	0.02895298
8	Balaenopteridae	0.00694777	0.00744419	0.00711167
9	Mnov, Bphy, Bmus, Bede, Bbon	0.03084107	0.00196410	0.00214352
10	Mnov, Bphy, Bmus, Bede	0.00594958	0.04759200	0.01276855
11	Mnov, Bphy, Bmus	0.01187791	0.03965528	0.02520294
12	Mnov, Bphy	0.06672197	0.00125669	0.06779978
13	Mnov	0.04274652	0.09704579	0.00953702

Especie	Ramas acumuladas por especie	Número de ramas	SpL Rn	SpL Rm	SpL Ry	SpL RT
Sscr	b3+b1	2	0.06883291	0.02781692	0.03064191	0.12729174
Vpac	b3+b2	2	0.07776126	0.02338726	0.05927192	0.16042044
Oari	b4+b5	2	0.06551009	0.02137654	0.04712786	0.13401449
Mnov	b4+b6+b7+b8+b9+b10+b11+b12+b13	9	0.26729629	0.36763786	0.36265345	0.99758760
Bphy	b4+b6+b7+b8+b9+b10+b11+b12+b14	9	0.26721888	0.27132158	0.35537515	0.89391561
Bmus	b4+b6+b7+b8+b9+b10+b11+b15	8	0.19120682	0.26990077	0.29702863	0.75813622
Bacu	b4+b6+b7+b8+b18	5	0.14888104	0.18535353	0.24810706	0.58234163
Bbon	b4+b6+b7+b8+b9+b17	6	0.14769065	0.18525694	0.24832406	0.58127165
Bede	b4+b6+b7+b8+b9+b10+16	7	0.15775941	0.23985446	0.26108247	0.65869634
Eaus	b4+b6+b7+b19	4	0.10668561	0.17509802	0.24157278	0.52335641

Fig. 105. Esta imagen muestra la base de datos de BEAST de las tasas de las ramas para calcular el SpL T de cada especie. La fórmula en cursiva color negro define el cálculo para obtener el SpL T a partir de las tasas acumuladas. (Continuación en Figura 104).

Gráfica 1: Gráfica Tamaño Corporal y Longitud de Ramas (TC vs Spl)

2

Los Spl calculados para cada método se graficaron en SigmaPlot 10.0 (Systat Software, Inc, 2006) con respecto al tamaño corporal. A cada método se le sacó una regresión lineal simple.

Especie	Tamaño corporal (ton)	Spl RedactCtbSRY_2	Spl RedactCtbSRY_3	Spl BEAST
Sscr	0.2	0.490622837	0.630474121	0.12729174
Vpac	0.065	0.339244455	0.452700746	0.16042044
Oari	0.17	0.564643138	0.486375965	0.13401449
Mnov	40	0.410714442	0.616592782	0.99758760
Bphy	80	0.394787638	0.560394977	0.89391561
Bmus	150	0.386162702	0.552830491	0.75813622
Bacu	10	0.403491916	0.576930118	0.58234163
Bbon	10	0.387501547	0.55926326	0.58127165
Bede	20	0.378793853	0.549702229	0.65869634
Eaus	49	0.344022136	0.481326849	0.52335641
Ttru	0.3	0.468388395	0.684374164	0.88669390
Tadu	0.23	0.464205921	0.676522237	0.89108235
Slon	0.065	0.459846361	0.675295999	0.83895825
Scoe	0.155	0.464707508	0.675514844	0.93082404
Ddel	0.2	0.460509449	0.675778414	0.92825420
Lobl	0.175	0.431943937	0.623642351	0.71990176

Cada método está representado con diferentes colores:

- RedactCtbSRY_2: azul
- RedactCtbSRY_3: rojo
- BEAST con reloj: negro

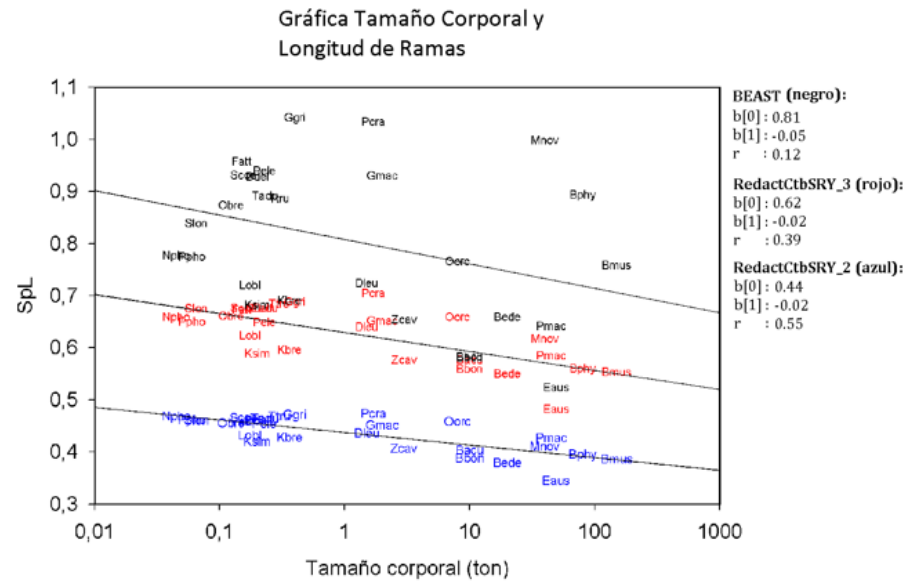


Fig. 106. Los Spl totales de cada método se graficaron con respecto al TC de las 30 especies de este trabajo. La gráfica se realizó y editó con SigmaPlot 10.0 (Systat Software, Inc, 2006).

Gráfica 2: Gráfica Índice Ecológico y Longitud de Ramas (SpeR vs SpL)

1

Los SpL calculados para cada método se graficaron en SigmaPlot 10.0 (Systat Software, Inc, 2006) con respecto al SpeR. A cada método se le sacó regresión lineal simple.

Especie	Tamaño corporal (ton)	SpL RedactCtbsRY_2	SpL RedactCtbsRY_3	SpL BEAST
Sscr	0.2	0.490622837	0.630474121	0.12729174
Vpac	0.065	0.339244455	0.452700746	0.16042044
Oari	0.17	0.564643138	0.486375965	0.13401449
Mnov	40	0.410714442	0.616592782	0.99758760
Bphy	80	0.394787638	0.560394977	0.89391561
Bmus	150	0.386162702	0.552830491	0.75813622
Bacu	10	0.403491916	0.576930118	0.58234163
Bbon	10	0.387501547	0.55926326	0.58127165
Bede	20	0.378793853	0.549702229	0.65869634
Eaus	49	0.344022136	0.481326849	0.52335641
Ttru	0.3	0.468388395	0.684374164	0.88669390
Tadu	0.23	0.464205921	0.676522237	0.89108235
Slon	0.065	0.459846361	0.675295999	0.83895825
Scoe	0.155	0.464707508	0.675514844	0.93082404
Ddel	0.2	0.460509449	0.675778414	0.92825420
Lobl	0.175	0.431943937	0.623642351	0.71990176

Cada método está representado con diferentes colores:

- RedactCtbsRY_2: azul
- RedactCtbsRY_3: rojo
- BEAST con reloj: negro

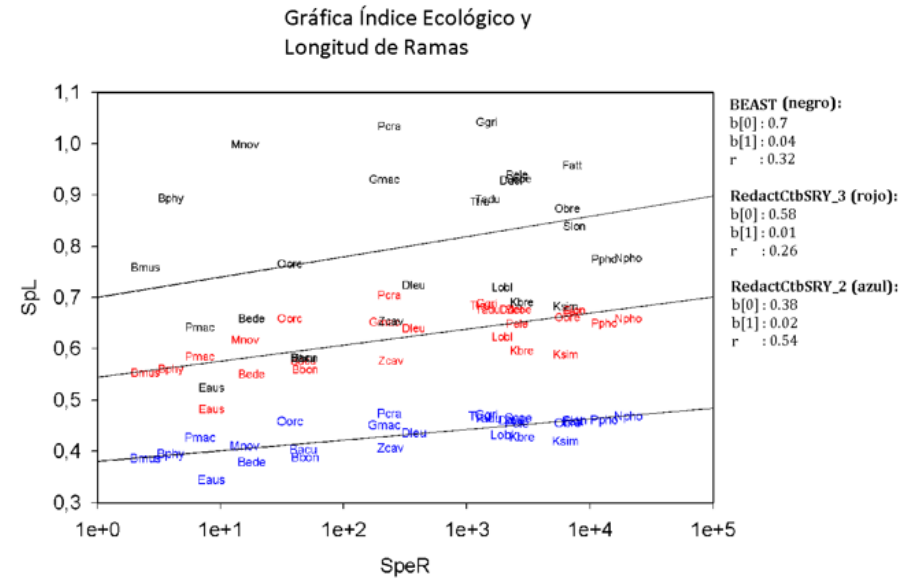


Fig. 107. Los SpL totales de cada método se graficaron con respecto al SpeR de las 30 especies de este trabajo. La gráfica se realizó y editó con SigmaPlot 10.0 (Systat Software, Inc, 2006).

Gráfica 3: Gráfica Cantidad y Longitud de Ramas (Número de ramas vs Spl)

2

Los Spl calculados para cada método se graficaron en SigmaPlot 10.0 (Systat Software, Inc, 2006) con respecto al número de ramas. A cada método se le sacó regresión lineal simple.

Cada método está representado con diferentes colores:

- RedactCtbSRY_2: azul
- RedactCtbSRY_3: rojo
- BEAST con reloj: negro

Especie	Spl RedactCtbSRY_2	Spl RedactCtbSRY_3	Spl BEAST con reloj
Sscr	0.490622837	0.630474121	0.12729174
Vpac	0.339244455	0.452700746	0.16042044
Oari	0.564643138	0.486375965	0.13401449
Mnov	0.410714442	0.616592782	0.99758760
Bphy	0.394787638	0.560394977	0.89391561
Bmus	0.386162702	0.552830491	0.75813622
Bacu	0.403491916	0.576930118	0.58234163
Bbon	0.387501547	0.55926326	0.58127165
Bede	0.378793853	0.549702229	0.65869634
Eaus	0.344022136	0.481326849	0.52335641
Ttru	0.468388395	0.684374164	0.88669390
Tadu	0.464205921	0.676522237	0.89108235
Slon	0.459846361	0.675295999	0.83895825
Scoe	0.464707508	0.675514844	0.93082404
Ddel	0.460509449	0.675778414	0.92825420
Lobl	0.431943937	0.623642351	0.71990176

Número de ramas RedactCtbSRY_2	Número de ramas RedactCtbSRY_3	Número de ramas BEAST (con reloj)
1	1	2
1	1	2
2	2	2
6	6	9
7	7	9
7	7	8
7	7	5
7	7	6
6	6	7
4	4	4
11	11	11
13	12	12
1	1	1
13	12	13
12	12	13
7	7	7

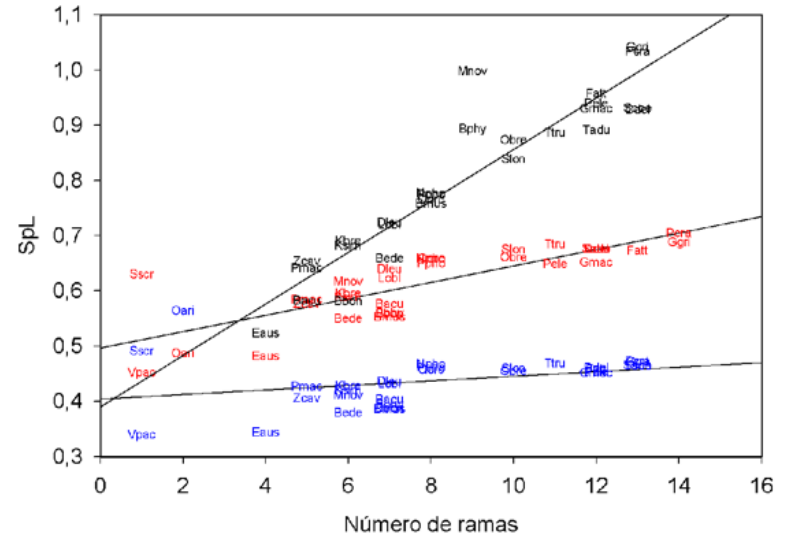


Fig. 108. Los Spl totales de cada método se graficaron con al número de ramas de las 30 especies de este trabajo. La gráfica se realizó y editó con SigmaPlot 10.0 (Systat Software, Inc, 2006).

REFERENCIAS

1. Referencias de texto

Acevedo, J.A., Aguayo-Lobo, A. & Pastene, L.A. (2006). Filopatría de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae* Borowski, 1781), al área de alimentación del estrecho de Magallanes. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 41(1): 11-19.

Alter, S.E., Rynes, E., Palumbi, S.R. (2007). DNA evidence for historic population size and past ecosystem impacts of gray whales. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences USA*. 104:15162-15167.

Alter, S.E., Rynes, E., Palumbi, S.R. (2007). DNA evidence for historic population size and past ecosystem impacts of gray whales. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences USA*. 104:15162-15167.

Amaral, A.R., Jackson, J.A., Möler, L.M., Beheregarya, L.B. & Coelho, M.M. (2012). Species tree of a recent radiation: The subfamily Delphininae (Cetacea, Mammalia). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64: 243-253.

Amos, B., Schlotterer, C. & Tautz, D. (1993). Social structure of pilot whales revealed by analytical DNA profiling. *Science* 260 (5108): 670-672.

Archer, F.I., Morin, P.A., Hancock-Hanser, B.L., Robertson, K.M., Leslie, M.S., Bérubé, M., Panigada, S. & Taylor, B.L. (2013). Mitogenomic Phylogenetics of Fin Whales (*Balaenoptera physalus* spp.): Genetic Evidence for Revision of Subspecies. *Plos One* 8(5): e63396.

Árnason, U. (1974). Comparative chromosome studies in Cetacea. *Hereditas* 77: 1-36.

Árnason, U. & Best, P.B. (1994). Phylogenetic relationships within the Mysticeti (whalebone whales) based upon studies of highly repetitive DNA in all extant species. *Hereditas* 114: 263-269.

Árnason, U. & Gullberg, A. (1994). Relationship of baleen whales established by cytochrome b gene sequence comparison. *Nature* 367: 726 -728.

Árnason, U. & Gullberg, A. (1996). Cytochrome b Nucleotide Sequences and the Identification of Five Primary Lineages of Exant Cetaceans. *Molecular Biology and Evolution* 13(2): 407-417.

Árnason, U., Gullberg, A. & Janke, A. (2004). Mitogenomic Analysis Provide New Insights into Cetacean Origin and Evolution. *Gene* 333: 27-34.

Árnason, U., Grétarsdóttir, S. & Widegren, B. (1992). Mysticete (Baleen Whales) Relationships Based upon the Sequence of the Common Cetacean DNA Satellite. *Molecular Biology and Evolution* 9(6):1018-10.

Bain, D. & Balcomb, K.C. (1999). Population trends of southern resident killer whales (*Orcinus orca*) from 1960-1999. Reporte a SRG Meeting, Maui, Hawaii.

- Baird, R.W. (1994). Foraging behavior and ecology of transient killer whales (*Orcinus orca*). PhD Thesis. Simon Fraser University, Columbia Britanica.
- Baird, R.W. (2000). The killer whale. pp. 127-153. En: Mann, J., Connor, R.C., Tyack, P.L. & Whitehead, H. (Eds.), *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Baird, R.W. & Whitehead, H. (2000). Social organization of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns. *Canadian Journal of Zoology* 78(12): 2096-2105.
- Baker, C.S., Palumbi, S.R., Lambertsen, R.H., Weinrich, M.T., Calambokidis, J. & O'Brien, S.J. (1990). Influence of seasonal migration on geographic distribution of mitochondrial DNA haplotypes in humpback whales. *Nature* 344: 238-240.
- Baker, C.S., Perry, A., Bannister, J.L., Weinrich, M.T., Abernethy, R.B., Calambokidis, J., Lein, J., Lambertsen, R.H., Urbán Ramírez, J., Vasquez, O., Clapham, P.J., Alling, A., O'Brien, S.J. & Palumbi, S.R. (1993). Abundant mitochondrial DNA variation and world-wide population structure in humpback whales. *Proceedings of the Natural Academy of Science USA* 90: 8239-8243.
- Ballenger, L. (2003). "*Physeter catodon*" (En línea). Animal Diversity Web. Accesado el 7 de Junio, 2016 en: http://animaldiversity.org/accounts/Physeter_catodon/
- Barker, P.F. & Thomas, E. (2004). Origin, signature and paleoclimatic influence of the Antarctic Circumpolar Current. *Earth-Science Reviews* 66: 143-162.
- Barnes, L.G. (2002). Cetacea, Overview. pp. 204-208. En: Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. (Eds.) *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, United States of America.
- Barnes, L.G., Domning, D.P. & Ray, C.E. (1985). Status of studies on fossil marine mammals. *Marine Mammal Science* 1: 15-53.
- Barrett-Lennard, L.G. (2000). Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis. PhD Thesis. The University of British Columbia, Columbia Britanica.
- Barrett-Lennard, L. & Heise, K.A. (2006). The Natural History and Ecology of Killer Whales. pp. 161-171. En: Estes, J.A., Demaster, D.P., Doak, D.F., Williams, T.M. & Brownell, R.L., Jr. (Eds.), *Whales, Whaling, and Ocean Ecosystems*. University of California Press.
- Beck, S., Kuningas, S., Esteban, R. & Foote, A.D. (2011). The influence of ecology on sociality in the killer whale (*Orcinus orca*). *Behavioral Ecology* 23:246-253.
- Bejder, L. & Hall, B.K. (2002). Limbs in whales and limblessness in other vertebrates: mechanisms of evolutionary and developmental transformation and loss. *Evolution & Development* 4(6): 445-458.
- Benson, D.A., Karsch-Mizrachi I., Lipman, D.J., Ostell, J. & Wheeler, D.L. (2008). GenBank. *Nucleic Acids Res.* 36 (data-base issue): D25-D30.

- Berger, W.H. (2007). Cenozoic cooling, Antarctic nutrient pump, and the evolution of whales. *Deep-Sea Research II* 54: 2399-2421.
- Berta, A., Sumich, J.L. & Kovacs, K.M. (2015). *Marine Mammals Evolutionary Biology*. Academic Press, London.
- Bérubé, M. & Aguilar, A. (1998). A new hybrid between a blue whale, *Balaenoptera musculus*, and a Fin whale, *B. physalus*: frequency and implications of hybridization. *Marine Mammal Science* 14: 82-98.
- Bigg, M.A. (1982). An assessment of killer whale (*Orcinus orca*) stocks off Vancouver Island, British Columbia. *Report of the International Whaling Commission* 32: 625-666.
- Bigg, M.A., Ellis, G.M., Ford, J.K.B. & Balcomb III, J.K.B. (1987). Killer whales: a study of their identification, genealogy and natural history in British Columbia and Washington State. Phantom Press, Nanaimo.
- Bigg, M.A., P.F. Olesiuk, G.M. Ellis, J.K.B. Ford, and K.C. Balcomb III. (1990). Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Report of the International Whaling Commission (Special Issue)* 12: 383-405.
- Bininda-Emonds, O.R.P. (2007). Fast Genes and Slow Clades: Comparative Rates of Molecular Evolution in Mammals. *Evolutionary Bioinformatics* 3: 59-85.
- Brandt, L.J.N., Franks, D.W., Foster, E.A., Balcomb, K.C., Cant, M.A. & Croft, D.P. (2015). Ecological Knowledge, Leadership, and the Evolution of Menopause in Killer Whales. *Current Biology* 25: 746-750.
- Britten, R.J. (1986). Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups. *Science* 231:4744: 1393-1398.
- Bromhan, L. (2009). Why do species vary in their rate of molecular evolution?. *Biology Letters* 5(3): 401-404.
- Bromham, L. & Leys, R. (2005). Sociality and the Rate of Molecular Evolution. *Molecular Biology and Evolution* 22(6):1393-1402.
- Bromham, L., Rambaut, A. & Harvey, P.H. (1996). Determinants of rate variation in mammalian DNA sequence evolution. *Journal of Molecular Evolution* 43(6):610-621.
- Brown Gladden, J.G., Ferguson, M.M., Friesen, M.K. & Clayton, J.W. (1997). Population structure of North American beluga whales (*Dlephinapterus leucas*) based on nuclear DNA microsatellite variation and constricted with population structure revealed by mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* 8: 347-363.
- Cerchio, S. (2003). Paternity, polygyny and alternative mating tactics in humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). PhD Thesis. The University of Michigan, Michigan.

- Cerchio, S., Jacobsen, J.K. & Norris, T.F. (2001). Temporal and geographical variation in songs of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*: synchronous change in Hawaiian and Mexican breeding assemblages. *Animal Behaviour* 62(2): 313-329.
- Charlesworth, B. (2009). Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nature Review, Genetics* 10: 195-205.
- Claidère, N. & Sperber, D. (2010). Imitation explains the propagation, not the stability of animal culture. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 651-659.
- Clapham, P.J. (2000). The humpback whale. pp. 173-196. En: Mann, J., Connor, R.C., Tyack, P.L. & Whitehead, H. (Eds.), *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Clapham, P.J., Aguilar, A. & Hatch, L. (2008). Determining spatial and temporal scales for management: lessons from whaling. *Marine Mammal Science* 24(1): 183-201.
- Clapham, P.J. & Pasboll, P.J. (1997). Molecular analysis of paternity shows promiscuous mating in female humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Proceedings of the Royal Society B* 264: 95-98.
- Clutton-Brock TH. (1988). *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press, Chicago.
- Colbeck, G.J., Duchesne, P., Postma, L.D., Lesage, V., Hammill, M.O. & Turgeon, J. (2015). Groups of related belugas (*Delphinapterus leucas*) travel together during their seasonal migrations in and around Hudson Bay. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20122552.
- Connor, R.C. (2001). Individual foraging specializations in marine mammals: Culture and ecology. *Behavioral and Brain Sciences* 24(02):329-330.
- Connor, R.C. Mann, J., Tyack, P. & Whitehead, H. (1998). Social evolution on toothed whales. *Trends in Ecology and Evolution* 13(6): 228-232.
- Connor, R.C. Wells, R.S., Mann, J. & Read, A.J. (2000). The bottlenose dolphin. pp. 91-126. En: Mann, J., Connor, R.C., Tyack, P.L. & Whitehead, H. (Eds.), *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cordero, G. A. & Janzen, F. (2013). Does life history affect molecular evolutionary rates? *Nature Education Knowledge* 4(4):1.
- Coscarella, M.A., Gowans, S., Pedraza, S.N. & Crespo, E.A. (2011). Influence of body size and ranging patterns on delphinid sociality: associations among Commerson's dolphins. *Journal of Mammalogy* 1(6):1313-132.
- Deecke, V.B., Ford, J.K.B., & Spong, P. (2000). Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. *Animal Behavior* 60: 629-638.

Dornburg, A., Brandley, M.C., McGowen, M.R. & Near, T.J. (2011). Relaxed Clocks and Inferences of Heterogeneous Patterns of Nucleotide Substitution and Divergence Time Estimates across Whales and Dolphins (Mammalia: Cetacea). *Molecular Biology and Evolution* 29(2):721-736.

DuVall, L. (1999). "*Neophocaena phocaenoides*" (En línea). Animal Diversity Web. Accesado el 8 de Junio, 2016 en: http://animaldiversity.org/accounts/Neophocaena_phocaenoides/

Esposti, M.D., Vries, S., Crimi, M., Ghelli, A., Patarnello, T. & Meyer, A. (1993). Mitochondrial cytochrome b: evolution and structure of the protein. *Biochimica et Biophysica Acta* 1143: 243-271.

Fabian, D. & Flatt, T. (2012) Life History Evolution. *Nature Education Knowledge* 3(10):24.

Farias, I.P., Ortí, G., Sampaio, I. Schneider, H. & Meyer, A. (2001). The Cytochrome b Gene as a Phylogenetic Marker: The Limits of Resolution for Analysing Relationships Among Cichlid Fisher. *Journal of Molecular Evolution* 53: 89-103.

Feldman, M.W. & Laland, K.N. (1996). Gene-culture coevolutionary theory. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 453-457.

Felsenstein, J. (2004). *Inferring Phylogenies*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.

Fertl, D., Acevedo-Gutierrez, A. & Darby, F.L. (1996). A report on killer whales (*Orcinus orca*) feeding on a carcharhinid shark in Costa Rica. *Marine Mammal Science* 12: 606-611.

Ficetola, G.F., Padoa-Schioppa, E., Wang, J. & Garner, T.W.J. (2009). Polygyny, census and effective population size in the threatened frog, *Rana latastei*. *Animal Conservation* 13(1): 82-89.

Fish, F.E. (1993). Influence of Hydrodynamic Design and Propulsive Mode on Mammalian Swimming Energetics. *Australian Journal of Zoology* 42: 79-101.

Ford, J.K.B. (1991). Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 69: 1454-1483.

Ford, J.K.B., Ellis, G.M. & Balcomb, K.C. (2000). *Killer whales*. 2nd Edition. University of British Columbia Press, Vancouver. En: Barrett-Lennard, L.G. (2000). Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis. PhD Thesis. The University of British Columbia, Columbia Británica.

Ford, J.K.B., Ellis, G.M., Barrett-Lennard, L.G., Morton, A.B. & Balcomb III, K.C. (1998). Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1456-1471.

Ford, M.J., Hanson, M.B. Hempelmann, J.A., Ayres, K.L., Emmons, C.K., Schorr, G.S., Baird, R.W., Balcomb, K.C., Wasser, S.K., Parsons, K.M. & Balcomb-Bartok, K. (2011). Inferred Paternity and Male Reproductive Success in a Killer Whale (*Orcinus orca*) Population. *Journal of Heredity* 102(5): 537-553.

Fordyce, R. E. & Barnes, L. G. (1994). The Evolutionary History of Whales and Dolphins. *Annual Review of Earth And Planetary Sciences* 22: 419-455.

Fordyce, R.E. (1977). The development of the circum-antarctic current and the evolution of the mysticeti (Mammalia: Cetacea). *Paleoecology, Paleogeography and Paleoclimatology* 21: 265-271.

Fordyce, R.E. (1980). Whale evolution and Oligocene southern ocean environments. *Paleoecology, Paleogeography and Paleoclimatology* 31: 319-336.

Fordyce, R.E. (1989). Origins and Evolution of Antarctic Marine Mammals. Special Publication of The Geological Society London 47: 269-281.

Fordyce, R.E. (1994). *Waipatia maerewhenua*, new genus and new species (Waipatiidae, new family), an archaic Late Oligocene dolphin (Cetacea: Odontoceti: Platanistoidea) from New Zealand. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 29: 147-176.

Fordyce, R.E. (2002). Cetacean evolution. pp. 214-220. En: Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, San Diego.

Foster, J.W., Brennan, F.E., Hampikian, G.K., Goodfellow, P.N., Sinclair, A.H., Lovell-Badge, R., Selwood, L., Renfree, M.B., Cooper, D.W. & Marshall Graves, J.A. (1992). Evolution of sex determination and the Y chromosome: SRY-related sequences in marsupials. *Nature* 359: 531-533.

Frederickson, M.R., Micheau, M.R., Iwamoto, A. & Miyamoto, N.G. (1989). 5' flanking and frust intron sequences of the human fl-actin gene required for efficient promoter activity. *Nucleic Acid Research* 17(1): 253-270.

Garland, E.C., Gedamke, J., Rekdahl, M.L., Noad, M.J., Garrigue, C. & Gales, N. (2013). Humpback Whale Song on the Southern Ocean Feeding Grounds: Implications for Cultural Transmission. *Plos One* 8(11): e79422.

Gatesy, J. (1997). More DNA Support for a Cetacea/Hippopotamidae Clade: The Blood-Clotting Protein Gene γ -Fibrinogen. *Molecular Biology and Evolution* 14(5): 537-543.

Gatesy, J., Geisler, J.H., Chang, J., Buell, C., Berta, A., Meredith, R.W., Springer, M.S. & McGowen, M.R. (2013). A phylogenetic blueprint for a modern whale. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 479-506.

Gatesy, J., Hayashi, C., Cronin, A. & Arctander, P. (1996). Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls. *Molecular Biology and Evolution* 13: 954-963.

Gatesy, J., Milinkovitch, M.C., Wadell, V. & Stanhope, M. (1999). Stability of Cladistic Relationships between Cetacea and Higher-Level Artiodactyl Taxa. *Systematics Biology* 48(1): 6-20.

Gero, S., Bejder, L., Whitehead, H., Mann, J. & Connor, R.C. (2005). Behaviourally specific preferred associations in bottlenose dolphins, *Tursiops* spp. *Journal of Zoology* 83: 1566-1573.

Gero, S., Gordon, J. & Whitehead, H. (2015). Individualized social preferences and long-term social fidelity between social units of sperm whales. *Animal Behaviour* 102: 15-23.

Gillespie, J. H. (1991). *The Causes of Molecular Evolution*. Oxford University Press, New York. En: Ho, S. & Duchene, S. (2014). Molecular-clock methods for estimating evolutionary rates and timescales. *Molecular Ecology* 24: 5947-5965.

Gillespie, J.H. (1998). *Population Genetics*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Gingerich, P.D., Smith, B.H. & Simons, E.L. (1990). Hind Limbs of Eocene *Basilosaurus*: Evidence of Feet in Whales. *Science* 249(4965):154-7.

Gingerich, P.D., Wells, N.A., Russell, D.E. & Ibrahim Shan, S.M. (1983). Origin of Whales in Epicontinental Remnant Seas: New Evidence from the Early Eocene of Pakistan. *Science* 220(4595): 403-406.

Glober, A.K., Kanda, N., Haug, T., Pastene, L.A., Øien, N., Seliussen, B.B., Sørvik, A.G.E. & Skaug, H.J. (2013). Hybrids between common and Antarctic Minke whales are fertile and can back-cross. *MBC Genetics* 14:25.

Gowans, S., Würsig, B. & Karczmarski, L. (2007). The Social Structure and Strategies of Delphinids: Predictions Based on an Ecological Framework. *Advances in Marine Biology* 53: 195-294.

Greenwood, P.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28(4): 1140-1162.

Guinet, C. (1991). Intentional stranding apprenticeship and social play in killer whales (*Orcinus orca*). *Canadian Journal of Zoology* 69: 2712-2716.

Hamilton, H., Caballero, S., Collins, A.G. & Brownell, R.L. (2001). Evolution of river dolphins. *Proceedings of the National Academy of London B* 268: 549-558.

Hammond, P.S., Mizroch, S.A. & Donovan, G.P. (Eds.). (1990). Individual Recognition of Cetaceans: Use of Photo-Identification and Other Techniques to Estimate Population Parameters. Report to the International Whaling Commission (Special Issue) 12.

Hans, K. (2011). "*Grampus griseus*" (En línea). Animal Diversity Web. Accesado el 13 de Junio, 2016 en: http://animaldiversity.org/accounts/Grampus_griseus/

Harrison, R.G. (1989). Animal mitochondrial DNA as a genetic marker in population and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 4(1): 6-11.

Hartman, K.L., Visser, F. & Hendriks, A.J.E. (2007). Social structure of Risso's dolphins (*Grampus griseus*) at the Azores: a stratified community based on highly associated social units. *Canadian Journal of Zoology* 86(4): 294-306.

Harvey, P.H. & Pagel, M.D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.

Hasegawa, M. & Adachi, J. (1996). Phylogenetic position of cetaceans relative to artiodactyls: reanalysis of mitochondrial and nuclear sequences. *Molecular Biology and Evolution* 13: 710-717.

Hatch, L.T., Dopman, E.B. & Harrison, R.G. (2006). Phylogenetic relationships among the baleen whales based on maternally and paternally inherited characters. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 12-27.

Hayano, A., Yoshioka, M., Tanaka, M. & Amano, M. (2004). Population Differentiation in the Pacific White-sided Dolphin *Lagenorhynchus obliquidens* Inferred from Mitochondrial DNA and Microsatellite Analyses. *Zoological Society of Japan* 21(9): 989-999.

Heide-Jørgensen, M. P. (2002). Narwhal. pp. 783-787. En: Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, San Diego.

Henderson, E.E. & Hildebrand, J.A. (2011). Classification of behavior using vocalizations of Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*). *Journal of the Acoustic Society of America* 130(1): 557–567.

Hennig, W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. Illinois Press, Urbana-Champaign, IL en: Amaral, A.R., Jackson, J.A., Möler, L.M., Beheregarya, L.B. & Coelho, M.M. (2012). Species tree of a recent radiation: The subfamily Delphininae (Cetacea, Mammalia). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64: 243-253.

Hinde, R.A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man* 11(1): 1–17.

Ho, S. & Duchene, S. (2014). Molecular-clock methods for estimating evolutionary rates and timescales. *Molecular Ecology* 24: 5947-5965.

Hoelzel, A.R. (Ed.) (2009). *Marine Mammal Biology: An Evolutionary Approach*. John Wiley & Sons, New York.

Hoelzel, A.R. & Dover, G.A. (1991). Genetic differentiation between sympatric killer whale population. *Heredity* 66: 191-195.

Hoelzel, A.R., Hancock, J.M., Dover, G.A. (1991). Evolution of the Cetacean Mitochondrial D-loop Region. *Molecular Biology and Evolution* 8:475-493.

Iwasaki, T. & Kasuya, T. (1997). Life history and catch bias of Pacific white-sided (*Lagenorhynchus obliquidens*) and northern right whale dolphins (*Lissodelphis borealis*) incidentally taken by the Japanese high seas squid driftnet fishery. *Report to the International Whaling Commission* 47: 683-692.

Jackson, J.A., Baker, C.S., Vant, M., Steel, D.J., Medrano-González, L. & Palumbi, S.R. (2009). Big and Slow: Phylogenetic Estimates of Molecular Evolution in Baleen Whales (Suborder Mysticeti). *Molecular Biology and Evolution* 26(11): 2427-2440.

Jacoby, D.M.P., Busawon, D.S. & Sims, D.W. (2010). Sex and social networking: the influence of male presence on social structure of female shark groups. *Behavioral Ecology* 21: 808-818.

- Jefferson, T.A., Leatherwood, S. & Webber, M.A. (1994). Marine Mammals of the World. FAO, Rome.
- Jefferson, T.A., Webber, M.A. & Pitman, R.L. (2008). Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to their Identification. Academic Press, San Diego.
- Kappeler, P.M., & van Schaik, C.P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology* 23(4): 707-740.
- Karl, S.A., Bowen, B.W., Avise, J.C. (1992). Global Population Genetic Structure and Male-Mediated Gene Flow in the Green Turtle (*Chelonia mydas*): RFLP Analyses of Anonymous Nuclear Loci. *Genetics* 131: 163-173.
- Kasuya, T. (1995). Overview of cetacean life histories: an essay in their evolution. *Developments in Marine Biology* 4: 481-497.
- Kasuya, T. & Marsh, H. (1984). Life History and Reproductive Biology of the Short-Finned Pilot Whale, *Globicephala macrorhynchus*, off the Coast of Japan. Report to the International Whaling Commission (Special Issue) 6.
- Kimura, M. & Ohta, T. (1974). On some principles governing molecular evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 71: 2848-2852. En: Ho, S. & Duchene, S. (2014). Molecular-clock methods for estimating evolutionary rates and timescales. *Molecular Ecology* 24: 5947-5965.
- Kopps, A.M., Ackermann, C.Y., Sherwin, W.B., Allen, S.J., Bejder, L. & Krützen, M. (2014). Cultural transmission of tool use combined with habitat specializations leads to fine-scale genetic structure in bottlenose dolphins. *Proceedings of the Royal Society B* 281(1782).
- Kriesell, H.J., Elwen, S.H., Nastasi, A. & Gridley, T. (2014). Identification and Characteristics of Signature Whistles in Wild Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) from Namibia. *Plos One* 9(9): e106317.
- Krützen, M., Kreicker, S., MacLeod, C.D., Learmonth, J., Kopps, A.M., Walsham, P. & Allen, S.J. (2014). Cultural transmission of tool use by Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) provides access to a novel foraging niche. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20140374.
- Krützen, M., Mann, J., Heithaus, M.R., Connor, R.C., Bejder, L. & Sherwin, W.B. (2005). Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(25): 8939-8943.
- Laland, K.N. (1992). A theoretical investigation of the role of social transmission in evolution. *Ethology and Sociobiology* 13(2): 87-113.
- Lasseau, D. (2007). Why Are Social Male Relationships Complex in the Doubtful Sound Bottlenose Dolphin Population? *Plos One* 4: e348.
- LeDuc, R.G., Perrin, W.F. & Dizon, A.E. (1999). Phylogenetic relationships among the delphinid cetaceans based on full cytochrome b sequences. *Marine Mammal Science* 15: 619-648.

- Lemey, P., Salemi, M. & Vandamme, A.M. (Eds.) (2009). *The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lipps, J.H. & Mitchell, E. (1976). Trophic Model for the Adaptive Radiations and Extinctions of Pelagic Marine Mammals. *Paleobiology* 2: 147-155.
- López, J.C. & López, D. (1985). Killer whales (*Orcinus orca*) of Patagonia and their behavior of intentional stranding while hunting near shore. *Journal of Mammalogy* 66: 181-183.
- Lundrigan, B.L., Jansa, S.A. & Tucker, P.K. (2002). Phylogenetic Relationships in the Genus *Mus*, Based on Paternally, Maternally and Biparentally Inherited Characters. *Systematics Biology* 51(3): 410-431.
- Lynch, M., Koskella, B. & Schaack, S. (2006). Mutation pressure and the evolution of organelle genomic architecture. *Science* 311: 1727-1730.
- Maddison, W.P. & Knowles, L.L. (2006). Inferring phylogeny despite incomplete lineage sorting. *Systematic Biology* 55: 21-30.
- Madsen, P., Wahlberg, M. & Møhl, B. (2002). Male sperm whale (*Physeter macrocephalus*) acoustics in high latitude habitat: Implications for echolocation and communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53: 31-41.
- Mahalingam, P. & Silberstein, M. (2010). "*Balaenoptera physalus*" (En línea). Animal Diversity Web. Accesado el 6 de Junio, 2016 en: http://animaldiversity.org/accounts/Balaenoptera_physalus/
- Mann, J., Connor, R.C., Tyack, P.L. & Whitehead, H. (Eds.) (2000). *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. University of Chicago Press, Chicago.
- Marsh, H. & Kasuya, T. (1986). Evidence for reproductive senescence in female cetaceans. *Report of the International Whaling Commission* 8: 57-74.
- Martin, A.P. & Palumbi, S.R. (1993). Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90: 4087-4091.
- Masi, A. (2000). "*Phocoena phocoena*" (En línea). Animal Diversity Web. Accesado el 8 de Junio, 2016 en: http://animaldiversity.org/accounts/Phocoena_phocoena/
- May-Collado, L. & Agnarsson, I. (2006). Cytochrome b and Bayesian inference of whale phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 344-354.
- McAuliffe, K. & Whitehead, H. (2005). Eusociality, menopause and information in matrilineal whales. *Trends in Ecology and Evolution* 20(12): 650.
- McGowen, M.R. (2011). Toward the resolution of an explosive radiation—A multilocus phylogeny of oceanic dolphins (Delphinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 60: 345-357.

- McGowen, M.R., Gatesy, J. & Wildman, D.E. (2014). Molecular evolution tracks macroevolutionary transitions in cetaceans. *Trends in Ecology and Evolution* 29(6): 336-346.
- McGowen, M.R., Spaulding, M. & Gatesy, J. (2009). Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 891-906.
- Medrano González, L. (2009). La evolución de los cetáceos. pp. 539-588. En: *Evolución biológica. Una visión actualizada desde la revista Ciencias*. Morrone, J.J. & Magaña, P. (Eds.), Facultad de Ciencias UNAM. México, DF.
- Medrano-González, L. & Baker, C.S. (2014). Filogenias moleculares y evolución de los cetáceos. XXXIV Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos. Querétaro, Qro.
- Medrano-González, L., M. Salinas, I. Salas, P. Ladronde Guevara, and A. Aguayo (1994). Sex Identification of Humpback Whales, *Megaptera novaeangliae*, on the Wintering Grounds of the Mexican Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology* 72: 1771-1774.
- Messenger, S.L. & McGuire, J.A. (1998). Morphology, molecules and de phylogenetics of cetaceans. *Systematics Biology* 47: 90-124.
- Milinkovitch, M. C. (1995). Molecular Phylogeny of Cetaceans Prompts Revision of Morphological Transformations. *Trends in Ecology and Evolution* 10(8): 328-334.
- Milinkovitch, M.C., Meyer, A. & Powell, J.R. (1994). Phylogeny of all Major Groups of Cetaceans Based on DNA Sequences from Three Mitochondrial Genes. *Molecular Biology and Evolution* 11: 939-948.
- Milinkovitch, M.C., Ortí, G. & Meyer, A. (1993). Revised Phylogeny of Whales Suggested by Mitochondrial Ribosomal DNA Sequences. *Nature* 361: 346-348.
- Miller, D.L. (Ed.) (2007). *Reproductive Biology and Phylogeny of Cetacea*. Volume 7. Science Publishers, India.
- Muse, S.V. & Gaut, B.S. (1997). Comparing patterns of nucleotide substitution rates among chloroplast loci using relative ratio test. *Genetics* 146: 393-399.
- Nabholz, B., Glémin, S. & Galtier, N. (2008). Strong Variations of Mitochondrial Mutation Rate across Mammals—the Longevity Hypothesis. *Molecular Biology and Evolution* 25(1):120-130.
- Natoli, A., Peddemors, V.M. & Hoelzel, A.R. (2004). Population structure and speciation in the genus *Tursiops* based on microsatellite and mitochondrial DNA analyses. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 363-375.
- Nei, M. & Kumar, S. (2000). *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press, New York.

Nikaido, M., Hamilton, H., Makino, H., Sasaki, T., Takahashi, K., Goto, M., Kanda, N., Pastene, L.A., Okada, N. (2006). Baleen whale phylogeny and a past extensive radiation event revealed by SINE insertion analysis. *Molecular Biology and Evolution* 23: 866-873.

Nikaido M., Matsuno, F., Hamilton, H., Brownell, R.L., Jr., Cao, Y., Ding, W., Zuoyan, Z., Shedlock A.M., Fordyce, R.E., Hasegawa, M. & Okada, N. (2001). Retroposon analysis of major cetacean lineages: the monophyly of toothed whales and the paraphyly of river dolphins. *Proceedings of the National Academy of Science* 98: 7384-7389.

Nikaido, M., Rooney, A.P. & Okada, N. (1999). Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: Hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proceedings of the National Academy of Science* 96: 10261-10266.

Nishiada, s., Goto, M., Pastene, L.A., Kanda, N. & Koike, H. (2007). Phylogenetic Relationships Among Cetaceans Revealed by Y-Chromosome Sequences. *Zoological Science* 24(7): 723-732.

Nishiada, S., Pastene, L.A., Goto, M. & Koike, H. (2003). SRY gene structure and phylogeny in cetacean species. *Mammal Study* 28: 57-66.

NOAA Fisheries, North West Fisheries Center. (2014). Special Report: Southern Resident Killer Whales (En línea). Accesado el 6 de Junio del 2015. Disponible en: http://www.nwfsc.noaa.gov/news/features/killer_whale_report/

Norris, S. (2002). Creatures of Culture? Making the Case for Cultural Systems in Whales and Dolphins. *BioScience* 52(1): 9-14.

Norris, K.S. & Dohl, T.P. (1980). The structure and function of cetacean schools. En: Herman, L.M. (Ed.). *Cetacean behavior: Mechanisms and Processes*. John Wiley & Sons, New York.

O'Corry-Crowe, G.M., Suydam, R.S., Rosenberg, A., Frost, K.J. & Dizon, A.E. (1997). Phylogeography, population structure and dispersal patterns of the beluga whale *Delphinapterus leucas* in the Western Nerarctic revealed by mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 6: 955-970.

O'Leary, M.A. & Gatesy, J. (2008). Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils. *Cladistics* 24: 397-442.

O'Leary, M.A. & Geisler, J.H. (1999) The position of Cetacea within Mammalia: phylogenetic analysis of morphological data from extinct and extant taxa. *Systematic. Biology* 48: 455-490.

Oelschläger, H.A. (1992). Development of the olfactory and terminalis systems in whales and dolphins. pp. 141-147. En: Dotym, R.L., Müller-Schwarze, D. (Eds.), *Chemical signals in Vertebrates VI*. Plenum Press, New York.

Palumbi, S.R. & Baker, C.S. (1984). Contrasting Population Structure from Nuclear Intron Sequences and mtDNA of Humpback Whales. *Molecular Biology and Evolution* 11(3): 426-435.

Parsons, E.C.M., Bauer, A., McCafferty, D., Simmonds, M.P. & Wright, A.J. (2013). *An Introduction to Marine Mammal Conservation Biology*. Jones & Bartlett Learning, United States of America.

- Patterson, E.M. & Mann, J. (2011). The Ecological Conditions That Favor Tool Use and Innovation in Wild Bottlenose Dolphins (*Tursiops* sp.). *Plos One* 6(7): e22243.
- Perrin, W.F. & Reeves, R.R. (Eds.) (2004). Report of the Working Group on Species-and-Subspecies Level Taxonomy. pp. 26-61. En: Reeves, R.R., Perrin, W.F., Taylor, B.L., Baker, C.S. & Mesnick, S.L. (Eds.), Report of the Workshop on Shortcomings of Cetacen Taxonomy in Relations to Needs of Conservation and Management. NOAA, La Jolla, California.
- Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. (Eds.) (2002). *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, United States of America.
- Ponte, P., Gunning, P., Blau, H. & Kedes, L. (1983). Human actin genes are single copy for α -skeletal and α -cardiac actin but multicopy for β and γ cytoskeletal genes: 3' untranslated regions are isotype specific but are conserved in evolution. *Molecular and Cellular Biology* 3(10): 1783-1791.
- Pyle, P., Schramm, M.J., Keiper, C. & Anderson, S.D. (1999). Predation on a white shark (*Carcharodon carcharias*) by a killer whale (*Orcinus orca*) and a possible case of competitive displacement. *Marine Mammal Science* 15: 563-568.
- Ralls, K. & Mesnick, S.L. (2002). Sexual dimorphism. pp. 1071-1078. En: Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, San Diego.
- Randic', S., Connor, R.C., Sherwin, W.B. & Krützen, M. (2012). A novel mammalian social structure in Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.): complex male alliances in an open social network. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 3083-3990.
- Rendell, L. & Whitehead, H. (2001). Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences* 24: 309-382.
- Riesch, R., Ford, J.K.B. & Thomsen, F. (2005). Stability and group specificity of stereotyped whistles in resident killer whales, *Orcinus orca*, off British Columbia. *Animal Behaviour* 71: 79-91.
- Rocha, R.C., Clapham, P.J. & Ivashchenko, Y.V. (2014). Emptying the oceans: a summary of industrial whaling catches in the 20th century. *Marine Fisheries Review* 76:37-48.
- Rogers, J. & Gibbs, R.A. (2014). Comparative primate genomics: emerging patterns of genome content and dynamics. *Nature Reviews Genetics* 15: 347-359.
- Roper, T.J. (1986). Cultural evolution of feeding behaviour in animals. *Science Progress* 70:571-83. En: Rendell, L. & Whitehead, H. (2001). Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences* 24: 309-382.
- Rosel, P.F., Haygood, M.G. & Perrin, W.F. (1995). Phylogenetic relationships among the true porpoises (Cetacea: Phocoenidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4: 463-474.
- Rychel, A.L., Reeder, T.W. & Berta, A. (2004). Phylogeny of mysticete whales based on mitochondrial and nuclear data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32(3):892-901.

- Sanders, A.E. & Barnes L.G. (2002). Paleontology of Late Oligocene Ashley and Chandler Bridge Formations of South Carolina, 3: Eomysticetidae, A New Family of Primitive Mysticetes (Mammalia: Cetacea). *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 93: 313–356.
- Sasaki, T., Nikaido, M., Hamilton, H., Goto, M., Kato, H., Kanda, N., Pastene, L.A., Cao, Y., Fordyce, R.E., Hasegawa, M. & Okada, N. (2005). Mitochondrial phylogenetics and the evolution of mysticete whales. *Systematic Biology* 54: 77-90.
- Sayihg, L.S., Esch, H.C., Wells, R.S. & Jankis, V.M. (2007). Facts about signature whistles of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Animal Behaviour* 74: 1631-1642.
- Schaeff, M.C. (2007). Courtship and Mating Behavior. pp. 349-370. En: Miller, D.L. (Ed.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Cetacea, Whales, Dolphins and Porpoises (Volume 7 of Series: Reproductive Biology and Phylogeny)*. Science Publishers, Enfield, NH, USA.
- Seehausen, O. (2004). Hybridization and adaptative radiation. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 198-207.
- Shedlock, A. M., Milinkovitch, M.C. & Okada, N. (2000). SINE evolution, missing data, and the origin of whales. *Systematic Biology* 49: 808-817.
- Similä, T. & Ugarte, F. (1993). Surface and underwater observations of cooperatively feeding killer whales in northern Norway. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1494-1499.
- Sinervo, B & Zamudio, K.R. (2001). The evolution of alternative reproductive strategies: fitness differential, heritability, and genetic correlation between sexes. *Journal of Heredity* 92:198–205.
- Slater, G.J., Price, S.A., Santini, F. & Alfaro, M.E. (2010). Diversity versus disparity and the radiation of modern cetaceans. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 3097-3104.
- Smith, N.G. & Eyre-Walkerm A. (2003). Partitioning the variation in mammalian substitution rates. *Molecular Biology and Evolution* 1: 10-17.
- Smith, S.A. & Donoghue, M.J. (2008). Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. *Science* 322(5898):86-89.
- Smolker, R., Richards, A., Conner, R., Mann, J. & Berggren, P. (1997). Sponge Carrying by Dolphins (Delphinidae, *Tursiops* sp.): A Foraging Specialization Involving Tool Use? *Ethology* 103: 454-465.
- Spilliaert, R., Vikingsson, G., Árnason, Ú., Palsdottir, A., Sigurjonsson, J., Árnason, A. (1991). Species hybridization between a female blue whale (*Balaenoptera musculus*) and a male fin whale (*B. physalus*): molecular and morphological documentation. *Journal of Heredity* 82: 269-274.
- Springer, M.S. DeBry, R.W., Douady, C., Amrine, H.M., Madsen, O., de Jong, W.W. & Stanhope, M.J. (2001). Mitochondrial Versus Nuclear Gene Sequences in Deep-Level Mammalian Phylogeny Reconstruction. *Molecular Biology and Evolution* 18(2):132-143.

Steenman, M.E., Hebsgaard, M.B., Fordyce, R.E., Ho, S.Y.W., Rabosky, D.L., Nielsen, R., Rahbek, C., Glenner, H., Sorensen, M.V. & Willerslev, E. (2009). Radiation of Extant Cetaceans Driven by Restructuring of the Oceans. *Systematics Biology* 58(6): 573-585.

SunYu, NG., Gunning, P., Eddy, R., Ponte, P., Leavitt, J., Shows, T. & Kedes, L. (1985). Evolution of the Functional Human 3-Actin Gene and Its Multi-Pseudogene Family: Conservation of Noncoding Regions and Chromosomal Dispersion of Pseudogenes. *Molecular and Cell Biology* 5(10): 2720-2732.

Thewissen, J.G.M. (1998). Cetacean Origins: evolutionary turmoil during the invasion of the oceans. pp. 451-463. En: Thewissen, J.G.M. (Ed.), *The Emergence of Whales: Evolutionary Patterns in the Origin of Cetacea*. Plenum Press, New York.

Thewissen, J.G.M. & Bajpai, S. (2001). Whale origins as a poster child for macroevolution. *BioScience* 51: 1037-1049.

Thewissen, J.G.M. & Hussain, S. T. (1998). Systematic review of the Pakicetidae, Early and middle Eocene Cetacea (Mammalia) from Pakistan and India. *Bulletin of the Carnegie Museum* 3: 220-38.

Thewissen, J.G.M. & Williams, E.M. (2002). The Early Radiations of Cetacea (Mammalia): Evolutionary Pattern and Developmental Correlations. *Ecology and Systematics* 33: 73-90.

Thewissen, J.G.M., Cooper, L.N., Clementz, M.T., Bajpai, S. & Tiwari, B.N. (2007). Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature* 450: 1190-1194.

Thewissen, J.G.M., Williams, E.M. & Hussain, S.T. (2001). Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 413: 277-281.

Tyack, P. (1986). Population biology, social behavior and communication in whales and dolphins. *Trends in Ecology & Evolution* 1 (6): 144-150.

Van Valen L. (1968). Monophyly or diphyly in the origin of whales. *Evolution* 22: 37-41.

Vandame, Anne-Mieke. (2009). Basic concepts of molecular evolution: Methods for inferring phylogenetic trees. pp. 23-28. En: Lemy, P., Salemi, M. & Vandame, Anne-Mieke. (Eds.), *The Phylogenetic Handbook*. Cambridge University Press, New York.

Vilstrup, J.T., Ho, S.Y.W., Foote, A.D. Morin, P.A., Krebs, D., Krützen, M., Parra, G.J., Robertson, K.M., Stephanis, R., Verborgh, P., Willerslev, E., Orlando, L. & Gilbert, M.T.P. Mitogenomic phylogenetic analyses of the Delphinidae with an emphasis on the Globicephalinae. *BMC Evolutionary Biology* 11:65.

Visser, I.N. (2000). Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with longline fisheries in New Zealand waters. *Aquatic Mammals* 26: 241-252.

Waddell, V.G., Milinkovitch, M.C., Bérubé, M. & Stanhope, M.J. (2000). Molecular phylogenetic examination of the Delphinoidea trichotomy: congruent evidence from three nuclear loci indicates that porpoises (Phocoenidae) share a more recent common ancestry with white whales

(Monodontidae) than they do with true dolphins (Delphinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15: 314-318.

Waddington, C.D. (1966). *Principles of Development and Differentiation*. Mcmillan Company, New York.

Waters, P.D., Wallis, M.C. & Graves, J.A.M. (2007). Mammalian sex – Origin and evolution of the Y chromosome and SRY. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 18: 389-400.

Watson, L. (1981). *Sea Guide to Whales of the World*. Elsevier-Dutton Publishing, New York.

Weilgart, L. & Whitehead, H. (1997). Group-specific dialects and geographical variation in coda repertoire in South Pacific Sperm Whales. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 277-285.

Weinrich, M.T., Rosenbaum, H., Baker, C.S., Blackmer, A.L. & Whitehead, H. (2006). The Influence of Maternal Lineages on Social Affiliations among Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) on Their Feeding Grounds in the Southern Gulf of Maine. *Journal of Heredity* 97(3):226-234.

Wells, R. S., D. J. Boness, and G. B. Rathbun (1999). Behavior. pp. 324-422. En: Reynolds III, J.E. & Rommes, S.A. (Eds.), *Biology of Marine Mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.

Whitehead, H. (1998). Cultural Selection and Genetic Diversity in Matrilineal Whales. *Science* 282: 1708-1711.

Whitehead, H. (1996). Babysitting, dive synchrony, and indications of alloparental care in sperm whales. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38(4): 237-244.

Whitehead, H. (1997). Analysing animal social structure. *Animal Behavior* 53: 1053-1067.

Whitehead, H. (1989). Formations of foraging sperm whales, *Physeter macrocephalus*, of the Galápagos Islands. *Canadian Journal of Zoology* 67:2131-2139.

Whitehead, H. (2003). *Sperm Whales: Social Evolution in the Ocean*. The University of Chicago Press, Chicago.

Whitehead, H. & Lusseau, D. (2011). Animal social networks as substrate for cultural behavioural diversity. *Journal of Theoretical Biology* 294: 19-28.

Whitehead, H. & Mann, J. (2000). Female reproductive strategies of cetaceans. pp. 219-246. En: Mann, J., Connor, R.C., Tyack, P.L. & Whitehead, H. (Eds.), *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. The University of Chicago Press, Chicago.

Whitehead, H. & Richerson, P.J. (2009). The evolution of conformist social learning can cause population collapse in realistically variable environments. *Evolution and Human Behavior* 30: 261-273.

Whitehead, H. & Van Parijs, S. (2010). Studying Marine Mammal Social Systems. pp. 263-282. En: Boyd, I.L., Bowen, W.D. & Iverson, S.J. (Eds.), *Marine Mammal Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press, USA.

Whitehead, H. & Weilgart, L. (1991). Patterns of visually observable behaviour and vocalizations in groups of female sperm whales. *Behaviour* 118(3/4): 275-296.

Whitehead, H. & Weilgart, L. (2000). The Sperm Whale. pp. 154-172. En: Mann, J., Connor, R.C., Tyack, P.L. & Whitehead, H. (Eds.), *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. The University of Chicago Press, Chicago.

Whitehead, H., Waters, S. & Lyrholm, T. (1991). Social organization of sperm whales and their offspring: constant companions and casual acquaintances. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29(5): 385-389.

Wilson A.C., Carlson S.S. y White T.J. 1977. Biochemical evolution. *Annual Review of Biochemistry* 46: 573-639.

Woolfit, M. (2009). Effective population size and the rate and pattern of nucleotide substitution. *Biology Letters* 5: 417-420.

Wright, S. (1931). *Evolution in Mendelian Populations* 16(2): 97-159.

Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. *Proceedings of the Sixth International Congress on Genetics*: 355-366.

Wu, C.I. & Li, W.H. (1985). Evidence of higher rates of nucleotide substitution in rodents than in man. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences USA* 82: 1741-1745.

Yan, J., Zhou, K. & Yang, G. (2005). Molecular phylogenetics of 'river dolphins' and the baiji mitochondrial genome. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 743-750.

Yang, X.G. (2009). Bayesian inference of cetacean phylogeny based on mitochondrial genomes. *Biologia* 64(4): 811-818.

Yurk, H., Barrett-Lennards, L., Ford, J.K.B. & Matkins, C.O. (2001). Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Animal Behaviour* 63: 1103-1119.

Zhou, X., Xu, S., Yang, Y., Zhou, K. & Yang, G. (2011). Phylogenomic analyses and improved resolution of Cetartiodactyla. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 255-264.

Zuckerkandl, E. & Pauling, L. (1962). Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity, pp. 189-225 En Kasha, M. & Pullman, B (Eds.), *Horizons in Biochemistry*. Academic Press, New York.

2. Referencias programas

Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D. & Rambaut, A. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.8.2 *Molecular Biology and Evolution* 29: 1969-1973.

Hall, T. (2013). BioEdit 7.2.5 Biological Sequence Alignment Editor.

Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y.W., Guindon, S. (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 29(6): 1695-1701.

Maddison, D.R. & Maddison, W.P. (2011). MacClade 4.0.

Rambaut, A., Suchard, M.A., Xie, W. & Drummond, A.J. (2013). MCMC Trace Analysis Tool.

Rambaut, A. & Drummond, A.J. (2015). TreeAnnotator.

Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P. & van der Mark, M. (2011). MrBayes 3.2 Bayesian Inference of Phylogeny.