



**UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS**



**“CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA Y MÉTRICA DEL HUESO
PERIÓTICO DEL SUBORDEN ODONTOCETI CON REGISTRO DENTRO DEL
TERRITORIO CHILENO”**

**Memoria para optar al Título Profesional de Médico Veterinario
Departamento de Ciencias Biológicas Animales**

KATHERINNE MARTINEZ SAGREDO

PROFESOR GUÍA:

DR. LUIS ADARO

Departamento de Ciencias Biológicas Animales

SANTIAGO - CHILE

2008

ÍNDICE	PÁGINA
RESUMEN	3
ABSTRACT	5
INTRODUCCIÓN	7
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	9
I. TAXONOMÍA	11
I.1. Lista de Cetáceos presentes en aguas Chilenas.	11
II. AUDICIÓN	14
II.1. Evolución de la audición en Cetáceos.	14
II.2. Complejo timpánico-periótico.	16
II.3. Oído medio.	20
II.4. Oído interno.	21
III. BIOACÚSTICA	23
III.1. Evolución de la audición en los Cetáceos.	24
III.2. Estados evolutivos del basicraneo.	27
III.3. Evolución locomotora.	31
III.4. Adaptación acuática.	32
III.5. Evolución de la audición direccional bajo el agua.	35
IV. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL HUESO PERIÓTICO DEL SUBORDEN ODONTOCETI CON REGISTRO DENTRO DE CHILE	36
V. OBJETIVO GENERAL	49
VI. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	49
VII. MATERIAL Y MÉTODOS	50
VIII. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	53
A) Análisis Morfológico.	53
B) Análisis morfométrico.	71
IX. CONCLUSIONES	84
X. BIBLIOGRAFÍA	86
ANEXOS	93

RESUMEN

Los estudios basados en la comparación de la morfología ósea para la determinación taxonómica han sido ampliamente utilizados, tanto para hacer distinciones a nivel de género como de especie (Becker y Cartajena, 2002), pero el uso del hueso periótico como carácter taxonómico de los Odontoceti, no está aún basado en una sistemática estándar, lo que en términos generales se traduce en un análisis taxonómico a veces subjetivo.

Debido a esta compleja forma de “escuchar” que adquieren los Cetáceos al ingresar a un nuevo ambiente marino, cambian además de su anatomía, la forma de captación aérea de sonidos, a una audición adaptada a la recepción y transmisión de sonidos bajo el agua. Los huesos timpánico-periótico, se encuentran casi completamente desconectados del cráneo, unidos sólo mediante ligamentos, es esta pérdida de unión lo que lleva a que estos huesos sean encontrados en su mayoría, aislados de su esqueleto original.

Este trabajo intentó por un lado, caracterizar morfológicamente al hueso periótico de especies de Odontoceti registradas en Chile y evaluar por otro, nuevas técnicas de identificación taxonómica basados en la descripción morfométrica del hueso periótico, para conseguir métodos más estandarizados de identificación taxonómica.

Este estudio se realizó con 9 restos óseos de perióticos no identificados, 7 de estos pertenecientes a la colección del Museo de Historia Natural (M.N.H.N.) de Santiago, (4 fósiles, 3 actuales), además de 2 huesos perióticos encontrados por particulares que correspondían al mismo animal (KEVa, KEVb). Se trabajó en asociación con el Departamento de Paleontología de mamíferos marinos del M.N.H.N.

Para esto se actualizó la lista de especies de Cetáceos registrados en Chile, considerando informes de avistamientos, varamientos, registros de restos óseos actuales y fósiles, mediante revisión bibliográfica. Posteriormente, se recopiló la información morfológica y métrica encontrada, de huesos perióticos por género y especie.

Basado en el método de comparación morfológica, se identificaron los 9 huesos perióticos en sus respectivos géneros. La identificación a nivel de especie no fue posible debido a la similitud morfológica que presenta el hueso periótico dentro de especies del mismo género.

La identificación morfométrica, se basó en el análisis de variables (medidas) aplicando el método de componentes principales (ACP).

Los resultados del análisis morfométrico muestran que las variables más determinantes en la distribución y agrupamiento de las muestras fueron:

A: Largo estándar del periótico, desde la punta del proceso anterior al posterior y del fin del proceso posterior, medido sobre la línea paralela del borde cerebral, B: Grosor del Proceso Superior, a nivel de la apertura timpánica superior, C: Ancho del periótico a través de la porción coclear y el proceso superior, a nivel de la apertura timpánica superior. Estas variables se utilizaron en un nuevo análisis ACP y con estos resultados se realizó un dendrograma. Mediante el método de remuestreo con reemplazo (Bootstrap), se determinó la significancia estadística.

De un total de 46 muestras, 16 muestras fueron asociadas correctamente (34.78%), dentro de las cuales sólo una de las muestras desconocidas fue correctamente agrupada con significancia estadística ($P < 0.05$).

Esto muestra una incongruencia en los resultados para la identificación de muestras mediante estos dos métodos, concluyendo, que la morfometría del hueso periótico no entrega datos fiables para una identificación taxonómica.

ABSTRACT

Studies based on comparisons of bone morphology to determine their taxonomic status, have been widely used both for genera and species identification of cetaceans (Becker and Cartajena, 2002), though in the case of the periotic bone of *Odontoceti* there isn't still a standardized systematics, producing overall taxonomic analysis sometimes subjective.

When Cetaceans adapted themselves to marine ecosystems, they developed a complex system of "listening" by changing their anatomy and air sound capture, in order to receive and transmit sounds under the water.

The timpano-periotic bones are nowadays almost all disconnected from the skull, except for some ligaments that still hold them together. This lack of union is the reason why this bone is usually found isolated from its original skeleton.

The aim of this study is to characterize morphologically the periotic bone of *Odontoceti* species recorded in Chile, and on the other hand, evaluate new taxonomic identification techniques, for periotic bones, based on the morphometric descriptions, looking forward to obtain standardized methods of taxonomic identification. This study was carried out with skeletal remainings of 9 unidentified periotic bones. Eight of these bones belong to the Santiago Natural History Museum (M.N.H.N) collection, (4 are fossils and 3 extant periotics) plus 2 other periotic bones found by a particular corresponding to the same animal (KEVa, KEVb). We worked in association with the Mammal Paleontology Section of the M.N.H.N.

Through a literature review, we updated the species list of *Odontoceti* recorded in Chile, considering sighting reports, strandings, and records of fossils and extant skeletal remainings. Subsequently, all the existing morphological and morphometrical periotic bone data was ordered by genus and species.

Based on a morphological method of comparison, it was possible to identify the 9 periotic bones in their respective genera without the use of taxonomic keys. It was not

possible the identification at species level due to the similarity between different species from the same genera.

The morphometrical identification was based on an analysis of variables (measurements) through the method of principal components (PCA).

The results of morphometrical analysis indicate the three most determinants variables in the samples distributions are: **A**: Standard length of periotic, from tip of anterior process to posterior end of posterior process, measured on a straight parallel line on the cerebral border, **B**: Thickness of superior process at the level of upper tympanic aperture, **C**: Width of periotic across cochlear portion and superior process, at the level of upper tympanic aperture. All these three variables were used as PCA in a new analysis. We then used these results to perform a cluster distribution and also tested by the method with re-sampling replacement (Bootstrap), to describe the resulting statistical significance.

Using a morphological comparison analysis, 16 out of 46 samples were correctly associated (34.78%), and only one of the unknown samples, was grouped correctly with statistical significance ($P < 0.05$).

These results show an inconsistency in the identification of the samples, through the two described methods (i.e. morphological and morphometric analysis), concluding that the morphometry of periotic bones does not produce feasible data to be used in taxonomic identifications.

INTRODUCCIÓN

El Orden Cetácea, corresponde en la actualidad, a uno de los Órdenes de mamíferos marinos más ampliamente distribuidos en el planeta. Existen en el mundo 83 especies¹ marinas de este Orden, a excepción de 4 especies exclusivamente rivereñas (*Platanista gangetica*, *Lipotes vexillifer*, *Inia geoffrensis*, *Pontoporia blainvilliei*). Su hábitat, varía temporalmente con relación a las zonas de distribución y disponibilidad de su alimento, además de condiciones ambientales como temperatura, salinidad del agua, corrientes marinas, entre otros.

En el país, actualmente existe una gran diversidad de especies de Cetáceos, 38 de las 76 reconocidas en todo el mundo (41 especies¹). Las especies del suborden Mysticeti suman 8 de las 12 reconocidas como ballenas y del suborden Odontoceti, 32 (33¹) de las 65 especies marinas (Aguayo-Lobo, 1999). Los Cetáceos varados en nuestras costas, son encontrados muertos en malas condiciones, debido al carroñeo de otros animales, abrasión por las rocas o al uso como carnada de pescadores, lo que dificulta la identificación morfológica externa de las especies. En casos como éstos, la identificación mediante características morfológicas óseas tiene gran relevancia.

Los huesos timpánico- periótico de los Odontoceti actuales, poseen una variedad de particularidades morfológicas características a cada especie. La variación individual, sexual, además de la asimetría bilateral, son consideradas muy pequeñas. El estudio de la variación morfológica de los huesos timpánico-periótico entre las especies de Odontoceti, ha sido reportado en especies fósiles y actuales. Esta caracterización morfológica, parece ser útil en la identificación taxonómica de los Odontoceti (Kasuya, 1973).

¹Actualizado 2008 (Rice, 1998; Sanino *et al.*, 2003; Sallaberry *et al.*, 2007).

Dentro de este estudio se realizó una actualización de las especies de Odontoceti (fósiles y actuales) que han tenido registro dentro de Chile, para posteriormente realizar una recopilación de características morfológicas y métricas del hueso periótico de los Odontoceti (revisión bibliográfica, colecciones de museos y particulares), de las especies en las que existe registro dentro de Chile, para así obtener un resumen de las características morfológicas por género y especie, del hueso periótico. Además de la caracterización e identificación morfológica, se caracterizaron de forma métrica los huesos perióticos para lograr identificar mediante esta técnica, las muestras en sus respectivas especies o géneros.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

El Orden Cetácea, comprende dos subórdenes actuales y un suborden extinto. Los subórdenes actuales son Mysticeti y Odontoceti, se piensa que ambos son descendientes del suborden Arqueoceti, extinto en la actualidad. Existen al menos 83 especies actuales de cetáceos, 46 géneros y 14 familias. De los 2 subórdenes actuales, Odontoceti es uno de los Subórdenes más grande y diverso, con aproximadamente 70 especies, 40 géneros y 10 familias (Gingerich *et al.*, 2001).

Durante la transición desde el ambiente terrestre al marino, experimentada por este Orden, se produjeron en ellos diversos cambios en su anatomía y biología. Los Cetácea modernos adquieren un cuerpo fusiforme mediante adición de vértebras y reducción del cuello, pérdida de extremidades posteriores, desarrollo de una cola horizontal, se observa una pelvis vestigial, presencia de hiperfalanges en las extremidades anteriores, no existiendo rotación de la articulación del codo, desarrollo de una gruesa capa grasa corporal que reduce la pérdida de calor, efecto telescópico sobre el cráneo, que incluye un desplazamiento dorso-caudal de la región nasal, extensión posterior de los huesos del *rostrum* elongado (maxila, premaxila, vómer y etmoides), durante esta transición modifican y aíslan su sistema auditivo adquiriendo nuevas habilidades, presentan ecolocación y logran capturar las ondas sonoras bajo el agua (Milinkovitch y Lambert, 2006b).

Odontoceti presenta como característica, la presencia de dientes en la mandíbula, aunque en algunas especies, estos pueden estar muy disminuidos o no emerger completamente, como en el caso de los Ziphiidae hembra.

A diferencia de Odontoceti, el suborden Mysticeti, presenta largas placas de queratina, conocidas como “barbas” (Evans, 1998).

Los actuales Odontoceti, se alimentan capturando presas individuales, peces, cefalópodos, pequeños crustáceos y también otros mamíferos marinos. Su capacidad de alimentación se facilita debido a su habilidad de ecolocación (Milinkovitch y Lambert, 2006a).

Los Cetáceos tienen un periodo de gestación aproximado, entre 10-12 meses (Odontoceti entre 9-17 meses), se piensa que dietas energéticamente bajas, inciden en periodos más largos de gestación y dietas de alto valor energético, en gestaciones más cortas. El período de lactancia en Odontoceti fluctúa entre 6 meses a 4 años (Evans, 1998).

Además los Cetáceos modernos, adquieren la habilidad de vivir sin agua dulce. Esta característica no es común, debido a que la mayoría de los grandes mamíferos requieren del agua dulce para su supervivencia. El sistema osmoregulatorio de los Cetáceos que viven en un ambiente marino, con altas concentraciones de sal, está adaptado a estos altos niveles de iones del agua marina, eliminando a través de sus riñones, una orina altamente concentrada (Thewissen y Bajpai, 2001).

I. TAXONOMÍA

Los cetáceos se dividen en 3 subordenes (anexo 1).

1. Suborden Archaeoceti. (Extinto)
2. Suborden Mysticeti. (Cetáceos con barbas)
3. Suborden Odontoceti. (Cetáceos con dientes)

I.1. LISTA DE CETÁCEOS PRESENTES EN AGUAS CHILENAS.

Según lo descrito por Aguayo- Lobo. 1999, sumado a los ejemplares encontrados por Rice, 1998, Sanino *et al.*, 2003, Sallaberry *et al.*, 2007.

Orden: **CETACEA**

1. Suborden: **Mysticeti**

Familia / Especie

Balaenidae (1) *Eubalaena australis* (Desmoulins, 1822).

Neobalaenidae (2) *Caperea marginata* (Gray, 1846).

- Balaenopteridae** (3) *Balaenoptera musculus intermedia* (Burmeister, 1871).
Balaenoptera musculus brevicauda (Zemsky & Boronin, 1964).
 (4) *Balaenoptera physalus quoyi* (Fisher, 1829).
 (5) *Balaenoptera borealis schlegelii* (Flower, 1865).
 (6) *Balaenoptera edeni* (Anderson, 1878).
 (7) *Balaenoptera bonaerensis* (Burmeister, 1867).
 (8) *Megaptera novaeangliae australis* (Lesson, 1828).

2. Suborden: **Odontoceti**

Familia / Especie

Physeteridae (9) *Physeter catodon* (Linnaeus, 1758).

Kogiidae (10) *Kogia simus* (Owen, 1866).
 (11) *Kogia breviceps* (de Blainville, 1838).

Ziphiidae (12) *Tasmacetus shepherdi* (Oliver, 1937).
 (13) *Berardius arnuxii* (Duvernoy, 1851).
 (14) *Hyperoodon planifrons* (Flower, 1882).
 (15) *Ziphius cavirostris* (Cuvier, 1823).
 (16) *Mesoplodon densirostris* (de Blainville, 1817).
 (17) *Mesoplodon layardii* (Gray, 1865).
 (18) *Mesoplodon grayi* (von Haast, 1876).
 (19) *Mesoplodon hectori* (Gray, 1871).

(20) *Mesoplodon bahamondi* (Reyes, Van Wearebeek, Cárdenas & Yáñez 1995).

(21) *Mesoplodon peruvianus* (Reyes *et al.*, 1991).

Delphinidae

(22) *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758).

(23) *Pseudorca crassidens* (Owen, 1846).

(24) *Feresa attenuata* (Gray, 1875).

(25) *Globicephala melas edwardii* (Smith, 1846).

(26) *Globicephala macrorhynchus* (Gray, 1846).

(27) *Grampus griseus* (Cuvier, 1812).

(28) *Lagenorhynchus cruciger* (Quoy y Gaimard, 1824).

(29) *Lagenorhynchus australis* (Peale, 1848).

(30) *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1828).

(31) *Cephalorhynchus eutropia* (Gray, 1846).

(32) *Cephalorhynchus commersonii* (Lacépede, 1804).

(33) *Delphinus delphis* (Linnaeus, 1758).

(34) *Lissodelphis peronii* (Lacépede, 1804).

(35) *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821).

(36) *Steno bredanensis* (Lesson, 1828).

(37) *Stenella coeruleoalba* (Meyen, 1833).

(38) *Delphinus capensis* (Descrito en Chile por Sanino *et al.*, 2003).

Phocoenidae

(39) *Phocoena spinipinnis* (Burmeister, 1865).

(40) *Australophocaena dioptrica* (Lahille, 1912).

Pontoporiidae (41) Sallaberry *et al.*, 2007, describe el registro fósil de pontoporiidae en la formación de Bahía Inglesa, Chile, sin especificar su especie.

II. AUDICIÓN

II.1. EVOLUCIÓN DE LA AUDICIÓN EN CETÁCEOS

El origen de los Cetáceos, desde sus ancestros ungulados y su progresiva adaptación a la vida en un ambiente acuático, trajo como consecuencia una serie de cambios fundamentales en la morfología del oído y en la audición. Su extensa distribución en la actualidad es atribuida en parte, a la marcada especialización de las estructuras auditivas. La inmersión en un ambiente acuático limita la visión y la olfacción, por esto, los Cetáceos dependen ahora, de la audición para la navegación, alimentación y comunicación.

Los dos actuales Subórdenes de Cetáceos (Odontoceti, Mysticeti), tienen diferentes adaptaciones auditivas para la vida acuática. El suborden Odontoceti presenta capacidad de ecolocación (sonar ultrasónico) usado en la percepción sensorial bajo el agua que involucra una generación de sonido de alta frecuencia, asociado al pasaje nasal (Luo y Gingerich, 1999), amplificando el sonido a través del melón en el cráneo (Cranford *et al.*, 1996). En contraste, las ballenas barbadas (Mysticeti), no tienen la habilidad de percibir sonidos de alta frecuencia ni ecolocación, pero pueden oír los sonidos de muy baja frecuencia (sonidos infrasónicos), que tienen alto poder de penetración, viajan largas distancias, lo que permite a los Mysticeti comunicarse en un amplio rango geográfico (Thewissen *et al.*, 2001). Los primeros registros fósiles de los antecesores de los Cetáceos, son los de Paquicétidos (Suborden Archaeoceti), que corresponden al Eoceno temprano (50 millones de años atrás), cuadrúpedos terrestres que poseían características auditivas similares a las que tienen los actuales mamíferos terrestres. Posteriormente, en el Eoceno medio (43-46 millones de años atrás), algunas especies evolucionaron y se introdujeron en

el ambiente marino, éstos fueron los Remingtonocetidos y Protocétidos, intermediarios entre ballenas dentadas modernas y Paquicétidos, en donde la calidad de ambas características auditivas era regular. En estos antiguos animales, la recepción del sonido se realizaba mediante ondas sonoras de baja frecuencia, aerotransportadas, captadas por el oído externo y la membrana timpánica, amplificadas por la cadena de huesecillos del oído medio, pasando por la cóclea, desde donde esta señal se envía finalmente al cerebro, mediante pares craneales asociados.

La desaparición total de la adaptación del oído con características terrestres, se produjo en el Eoceno tardío, hace 35-40 millones de años (Tabla 1), con los “Basilosaurios”, marinos obligatorios, desarrollando así el sistema de transmisión de sonidos bajo el agua, “Bone conduction” (conducción ósea), con una serie de cambios auditivos adaptados a la funcionalidad de la audición bajo el agua a grandes profundidades (Nummela *et al.*, 2004).

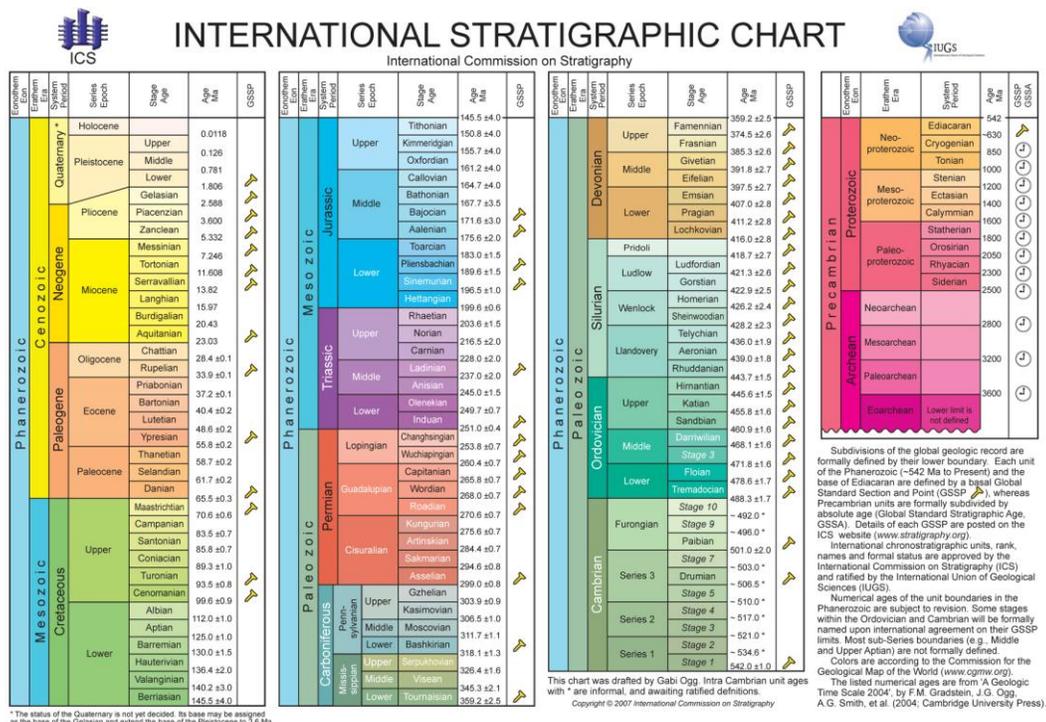


Tabla 1. Tabla Estratigráfica internacional.

En los Odontoceti, han ocurrido modificaciones adicionales en el oído y los tejidos de la mandíbula inferior; la que se ha tornado delgada y perforada, con depósito graso en el interior (Ketten y Wartzok, 1990). Estas modificaciones incluyen, la ausencia de pabellón auricular, reducción o ausencia de cartílagos auriculares externos y de musculatura asociada, parcial o completa oclusión del meato auditivo externo, membrana timpánica modificada, incremento en el diámetro y número de fibras del nervio auditivo (Aroyan, 2001).

La apertura está generalmente situada ventro-caudal al ojo, pero es pequeña y prácticamente cerrada, lo que hace muy difícil su reconocimiento. En el suborden Odontoceti y Mysticeti el canal auditivo es en extremo vestigial (Yamada, 1953).

Existe además, un incremento en el aislamiento del complejo timpánico-periótico, que contiene al oído medio e interno respectivamente, en una cavidad peribular extra craneal (Aroyan, 2001).

II.2. COMPLEJO TIMPÁNICO-PERIÓTICO

En mamíferos terrestres, las partes timpánica y petrosa del hueso temporal, corresponden al hueso timpánico y al hueso periótico en Cetáceos (figura 1), respectivamente (Kasuya, 1973).

Está formado por dos estructuras, la pared dorsal o hueso periótico, lugar en donde se aloja el oído interno, unido al cráneo (figura 2), mediante ligamentos y al cerebro a través del nervio vestíbulo-coclear (Figura 3). La segunda estructura es el hueso timpánico, que está cercano a los tejidos blandos (Nummela *et al.*, 1999).

En el suborden Odontoceti, este complejo se encuentra suspendido en una mucosa esponjosa, el plexo peribular, por cinco o más serie de ligamentos (Oelschläger, 1990).

En la región ótica del cráneo de los Cetáceos se observa una serie de características, fundamentalmente relacionadas a su morfología y asociación entre los huesos timpánico y

periótico. Esta región, tiende a ser más densa que cualquier otra región del cráneo de la mayoría de los mamíferos. El periótico y el timpánico en Cetáceos son extremadamente compactos, densos y con un altísimo contenido mineral (De Buffrénil *et al.*, 2004).

Los huesos timpánico-periótico de los Odontoceti modernos, poseen una gran variedad de peculiaridades morfológicas. Las variaciones individuales, sexuales y la variación en el grado de asimetría bilateral, son muy pequeñas, por lo que se puede identificar a la mayoría de las especies de Odontoceti (Kasuya, 1973).



Figura 1. Vista medial del complejo timpánico-periótico. Posición anatómica en que se ubica este complejo en el cráneo de los Cetáceos, el hueso periótico se encuentra ubicado dorsal al hueso timpánico (Ketten *et al.*, 2007).

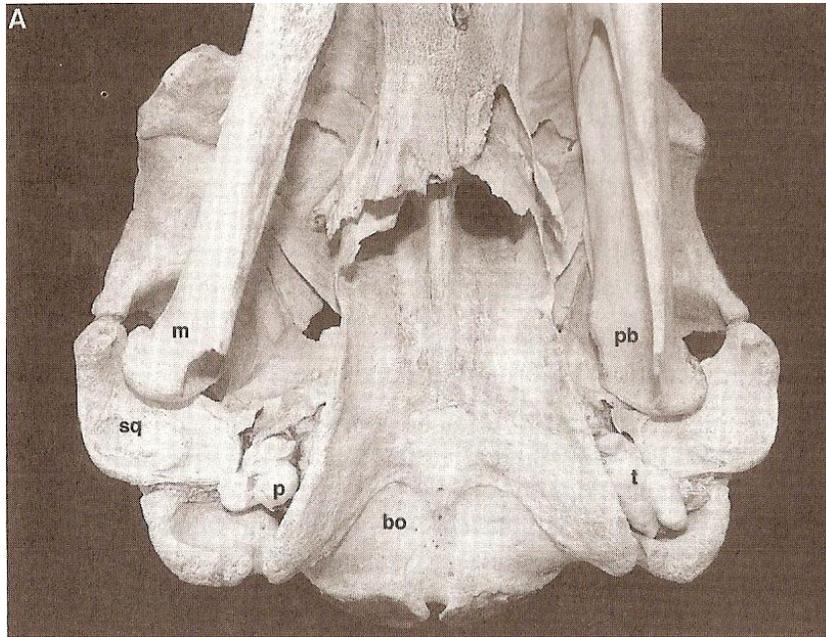


Figura 2. Anatomía del complejo timpánico-periótico: Vista ventral (A) de un macho adulto de un delfín nariz de botella. (*Tursiups truncatus*) El hueso timpánico derecho ha sido removido, para mostrar una aproximación de la posición in vivo del periótico en la cavidad peribular. Promontorio del periótico (p) contiene a la cóclea. (pb), Región de la mandíbula en donde se ubica el “pan bone” o panículo adiposo. (bo), Basoccipital; (eo), exoccipital; (m), mandíbula; (oc), cóndilo occipital; (sq), escamoso;(t), bulla timpánica (Ketten, 2000).

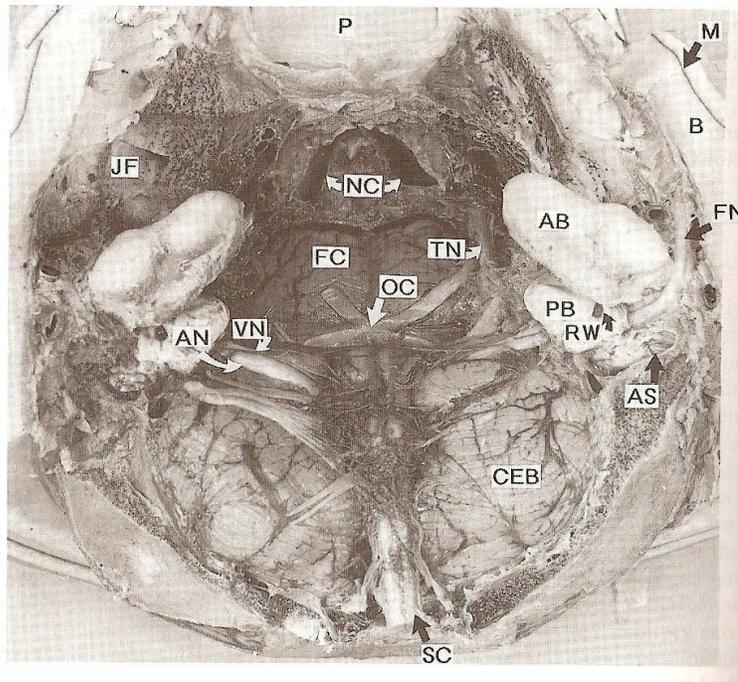


Figura 3. Vista posterior ventral oblicua de la base del cerebro y los oídos.

(*Delphinapterus leucas*, neonato 2 meses de edad) Músculos, mandíbula, lengua y otras estructuras ventrales de la cabeza fueron removidas.

(AB), Huesos de la bulla timpánica; (PB), hueso periótico, ubicado exactamente detrás de la mandíbula, removida durante la disección; (AN), nervio auditivo; (AS), senos llenos de aire detrás del periótico; (B), capa grasa de la hipodermis; (CEB), cerebelo; (FC), corteza frontal; (FN), nervio facial; (JF), grasa o lípidos mandibulares, en contacto con los huesos timpánico perióticos; (OC) quiasma óptico; (M), capa de melanina de la epidermis, (NC), cavidades nasales; (P), paladar; (RW), ventana redonda de la cóclea; (SC), columna vertebral seccionada a nivel del foramen magno; (TN), trigémino; (VN), nervio vestibular (Ridgway, 2000).

II.3. OÍDO MEDIO

La función del oído medio en animales terrestres es clara, sirve como receptor de impedancia entre la baja impedancia del aire sobre el oído externo y la alta impedancia de los fluidos de la cóclea en el oído interno.

El oído medio de los Cetáceos es complejo y sus funciones aún no se entienden por completo. Los animales acuáticos tienen diferentes problemas, las impedancias acústicas del medio externo (el agua) y el medio del oído interno (fluido coclear), son muy similares. El oído medio de los cetáceos posee sacos aéreos periféricos, está parcialmente lleno de aire. La estructura básica de los cetáceos, es similar a la cóclea tipo de los mamíferos, por esto se asume que la impedancia de ésta en los Odontoceti, es similar a la de los mamíferos terrestres (Ketten, 2000).

Estudios experimentales y anatómicos, indican la presencia de tejidos especializados en la región de la mandíbula (similar a los tejidos grasos que forma el melón), que son la ruta principal de transporte del sonido hasta el oído medio e interno, esta grasa mandibular es multilobada, sugiriendo así, que sea este el canal anterior especializado para ecolocación por ultrasonido. También se observa la presencia de canales laterales inferiores que reciben la comunicación mediante señales de baja frecuencia (Ketten, 2000). Este panículo adiposo es correspondiente al efecto del oído externo (Hemilä *et al.*, 2002). El sonido entonces, ingresa al interior de la cabeza, presumiblemente a través del hueso de la mandíbula, a través del panículo adiposo, lo que causa la vibración en una fina área del hueso timpánico llamado plato timpánico, presumible análogo de la membrana timpánica de los mamíferos terrestres (Nummela *et al.*, 1999).

II.4. OIDO INTERNO

Como se dijo, el oído interno está hospedado por el hueso periótico, fusionado en uno o más puntos al timpánico u oído medio. Este es el complejo timpánico-periótico, localizado fuera del cráneo (figura 4), no está unido al cráneo como en otros mamíferos (excepto en *Platanista sp.*), se suspende mediante ligamentos en una cavidad peribular con el gran eje del ángulo timpánico ventro-medial, esta desunión es la responsable de los hallazgos del complejo timpánico-periótico o de perióticos sin asociación a sus respectivos cráneos

El Periótico está orientado medial y dorsal al hueso timpánico (Figura 5). Es relativamente uniforme en grosor, compuesto por hueso compacto, alberga a la cóclea, el vestíbulo y los componentes residuales del aparato vestibular (Figura 6). El hueso temporal está adaptado para un aislamiento acústico y para enfrentar altas presiones en un ambiente acuático, en donde el oído interno esta claramente adaptado a las percepciones ultrasónicas. (Ketten y Wartzok, 1990).

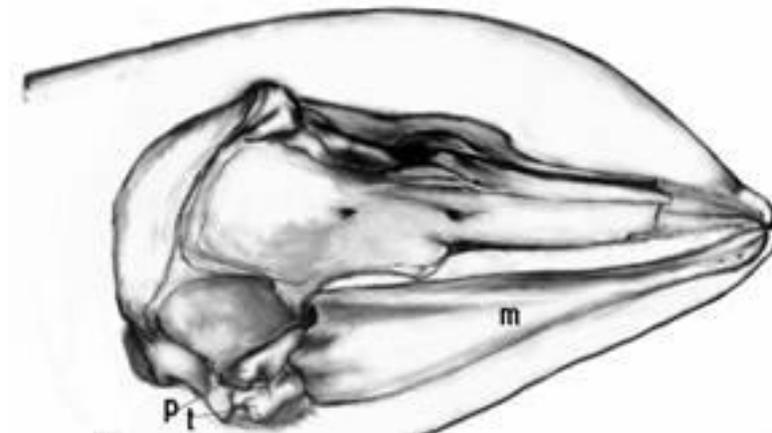


Figura 4. Vista medial del oído izquierdo de un delphinidae. (t) timpánico, (P) periótico, (m) mandíbula (Ketten *et al.*, 2007).



Figura 5. Complejo timpánico-periótico izquierdo de *Ziphius cavirostris*. Vista (a) lateral, (b) medial. La regla indica con números los centímetros (Ketten *et al.*, 2007).

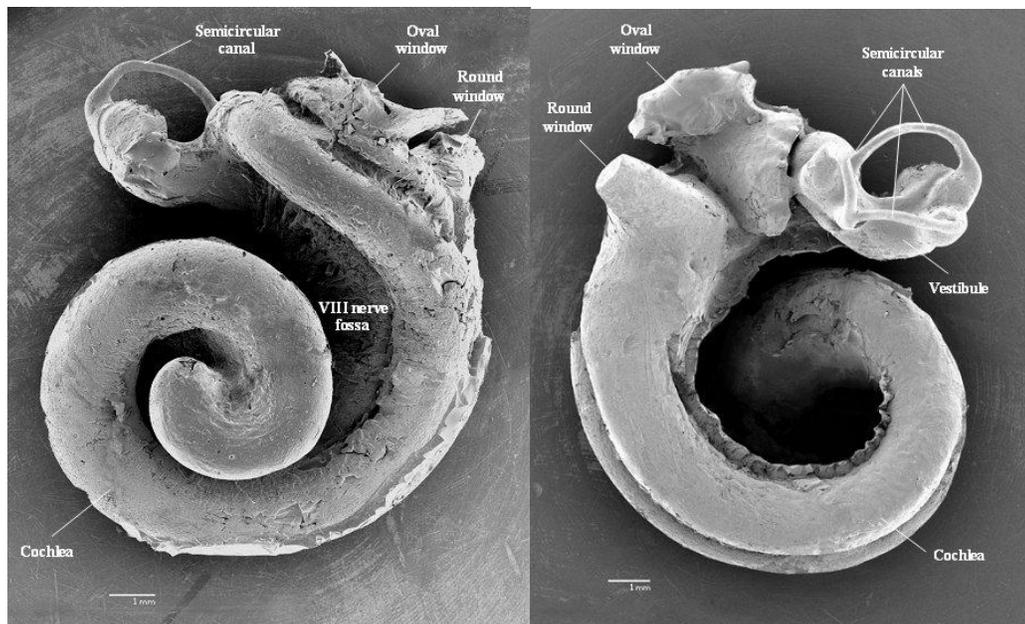


Figura 6. Imagen de microscopía electrónica. Estructuras del oído interno (www.dolphinhospital.com).

III. BIOACÚSTICA

Relativo a la audición en los cetáceos, se han ido produciendo diversos cambios en la anatomía del cráneo. Se observa una depresión frontal en el cráneo que aloja al Melón (órgano de Espermaceti en *Physeter*), que es básicamente una estructura de grasa que focaliza las señales de ecolocalización (Oelschläger, 1990).

Los sonidos son producidos en las vías aéreas superiores mediante un complejo sistema de sacos nasales y emitidos a través de la frente del animal mediante el Melón.

Los ecos, por su parte, son recibidos en la mandíbula inferior y de allí son directamente transmitidos al oído interno (Bastida y Rodríguez, 2003), (Figura 7). Existen además, sacos aéreos en la cavidad timpánica que realizan un aislamiento acústico que rodean la unión timpánico-periótico, permitiendo una audición bidireccional (Nummela *et al.*, 2004).

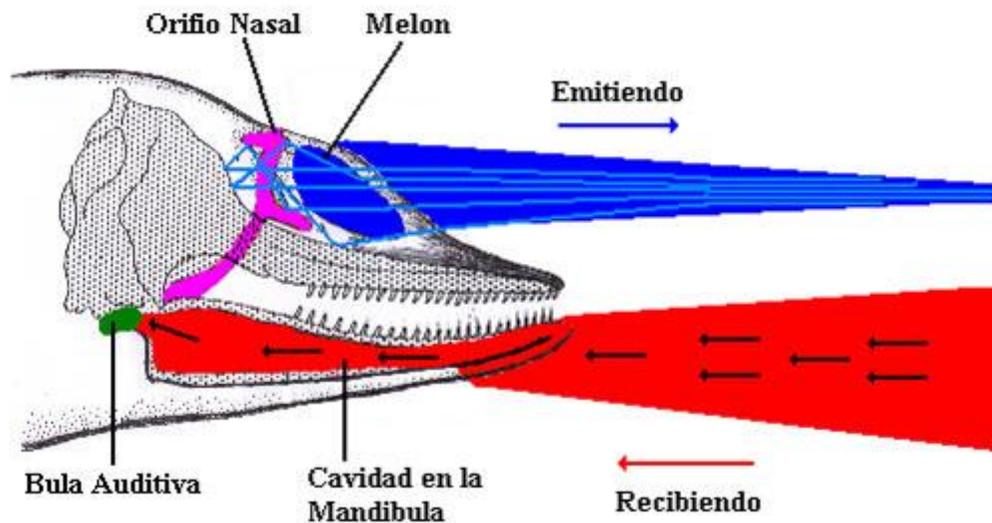


Figura 7. Ilustración que representa la ecolocalización en Odontoceti.

(www.juntadeandalucia.es)

III.1.EVOLUCIÓN DE LOS CETÁCEOS

En las últimas 2 décadas ha habido un explosivo crecimiento en el número de fósiles que documentan el origen de los Cetáceos.

La diversidad de los Cetáceos del Eoceno, puede ser resumida en 6 familias (Figura 8) que documentan la transición de la tierra al agua. (O'Leary y Uhen, 1999).

Los Paquicétidos forman la base del grupo e incluyen algunos, pero no todos los descendientes (pueden ser parafiléticos), seguidos por los Ambulocétidos y los Remingtonocétidos, posteriormente aparecen Protocétidos, continuando con los Basilosaurios y Durontes, para finalizar con los Cetáceos actuales.

Algunas características del cráneo de los Paquicétidos, sugieren una vida anfibia, los ojos están ubicados en el borde superior del cráneo. Los dientes sugieren que comían fuertemente como los carnívoros. Los Paquicétidos eran pequeños, similares al tamaño de un zorro o a un lobo, pero no hay esqueletos conocidos para ellos.

Los Ambulocétidos son ligeramente más jóvenes que los Paquicétidos, son mucho más grandes, de tamaño similar al de un león marino, poseían una gran cabeza, grandes músculos en el cuerpo y una gran cola, sus extremidades eran cortas, pero con grandes manos y pies, visualmente, sería similar a un cocodrilo, aunque con manos y pies mucho más grandes. Los Ambulocétidos habitaban las costas de bahías y estuarios de hace aproximadamente 49 millones de años, han sido encontrado sólo en India y Paquistán.

Los Remingtonocétidos sólo han sido encontrados en depósitos marinos del sur de Asia. Restos de esqueletos parciales, indican que tenían un gran hocico y pequeños ojos. Su oído medio era grande, sugiriendo que podrían haber utilizado la audición para detectar presas (parecido a la técnica actual de los Odontoceti modernos), tenían una gran y poderosa cola, extremidades cortas. Vivieron entre los 49 y 43 millones de años atrás.

Protocétidos habitaron la tierra hace aproximadamente 46-39 millones de años atrás, encontrados cercanos a depósitos marinos, tenían extremidades muy cortas, implicando una lenta y difícil locomoción, estos Cetáceos, probablemente vivían como los leones marinos, pasando la mayor parte del tiempo activo en el agua. Sus ojos estaban ubicados lateralmente, distinto a los Remingtonocétidos, pero similar a los Duróntidos y Basilosaurios.

Los Protocétidos eran relativamente grandes, similar en tamaños a un delfín moderno.

Esqueletos de Basilosaurios y Duróntidos (35 millones de años atrás) muy similares a los Cetáceos modernos, poseían cuellos cortos, extremidades anteriores como aletas y una gran reducción de las extremidades posteriores. Sus restos han sido encontrados en ambientes marinos (Thewissen y Bajpai, 2001).

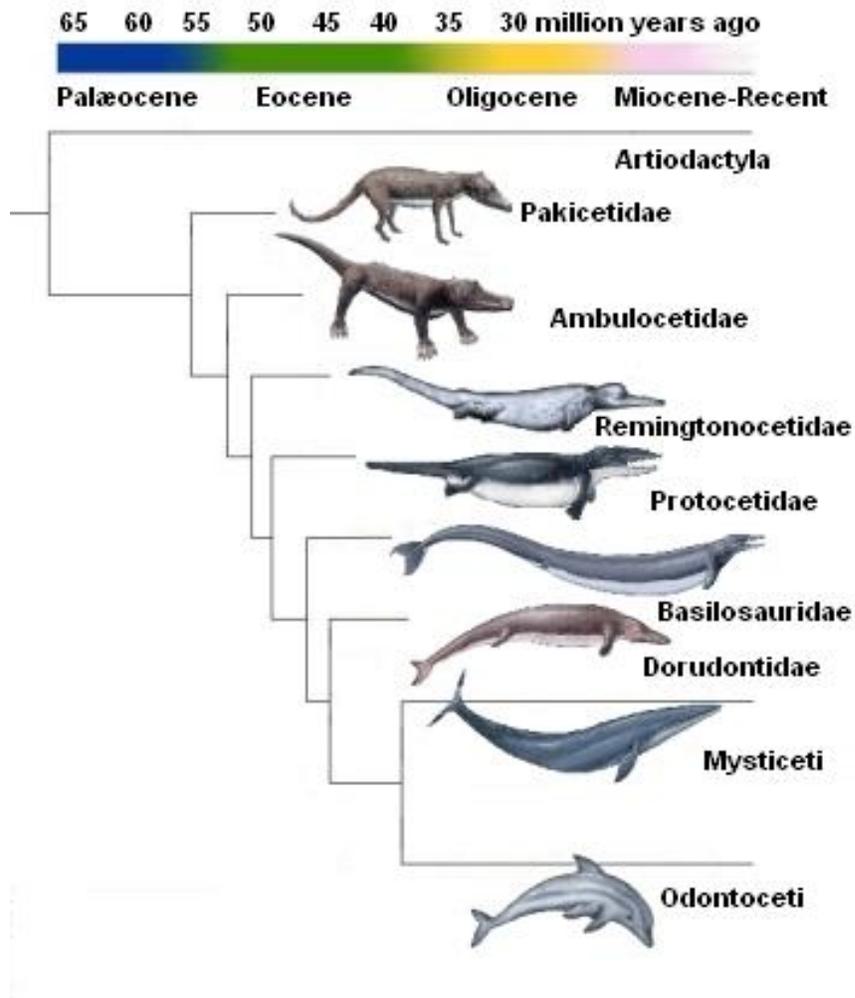


Figura 8. Relaciones entre cetáceos extintos (Arqueoceti) y cetáceos modernos, realizado por Felix G. Marx, Universidad de Bristol. Imágenes adaptadas de National Geographic's: The evolution of whales, Douglas H. Chadwick.

III.2. ESTADOS EVOLUTIVOS DEL BASICRANEO

Se reconocen 6 diferentes estados en la evolución morfológica de los componentes auditivos y de la audición en la transición de animal ungulado terrestre a la vida marina.

La condición inicial es conocida como estado 0, las siguientes hasta el estado 5. Estos estados son correspondientes en su mayoría a los estados reconocidos en el esqueleto postcranial, que incluyen un acortamiento del cuello y un alineamiento de la cabeza con el resto del cuerpo, simplificación de las extremidades superiores, reducción del sacro y de las extremidades inferiores, adaptaciones a la vida en un ambiente acuático.

Estado 0: Mesoniquidos del Paleoceno tardío al Eoceno medio. La bulla es ectotimpánica y está completamente articulada con el hueso escamoso y el basioccipital del basicraneo, teniendo un pequeño contacto con el exoccipital o el mastoideo o el proceso posterior del periótico. Esta condición es compartida por los Artiodáctilos.

Estado 1: Paquicétidos (Figura 9), del Eoceno temprano al Eoceno medio. Presencia de *involucrum* timpánico, esto representa el inicio de la paquiostosis y osteosclerosis de la bulla, haciendo más denso a este hueso que el resto de los huesos cercanos. La bulla mantiene contacto sólido con la mayoría de los huesos adyacentes del basicraneo (Gingerich *et al.* 1983) El meato auditivo externo mantiene el anillo timpánico para un completo funcionamiento de la membrana timpánica. Todas estas características indican que Paquicétidos tenían características propias de los animales terrestres que poseen audición aérea, lo que implica una recepción de sonidos de baja frecuencia.

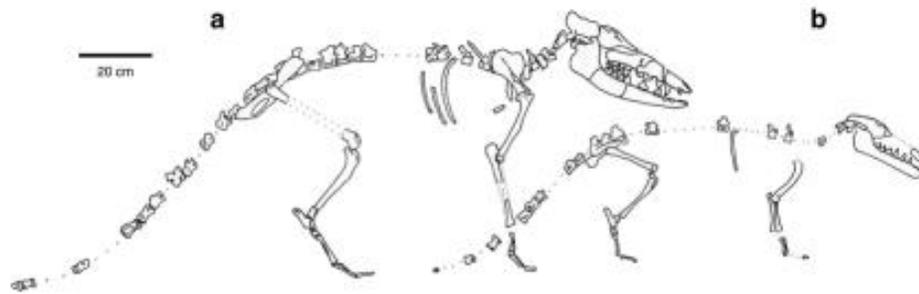


Figura 9. Reconstrucción esqueleto:

(a) *Pakicetus*; (b) *Ichthyolestes*. (Thewissen *et al.* 2001)

Los Ambulocetidae (Figura 10), existieron hace aproximadamente 47- 48 millones de años atrás, los Ambulocétidos son los Archaeoceti más antiguos de los que se tiene registro fósil del esqueleto completo. Análisis de isótopos estables, determinaron que los Ambulocétidos son parcialmente dependientes de una fuente de agua dulce, con esto, podemos inferir que vivían cercanos a ríos. (Thewissen *et al.*, 1996)

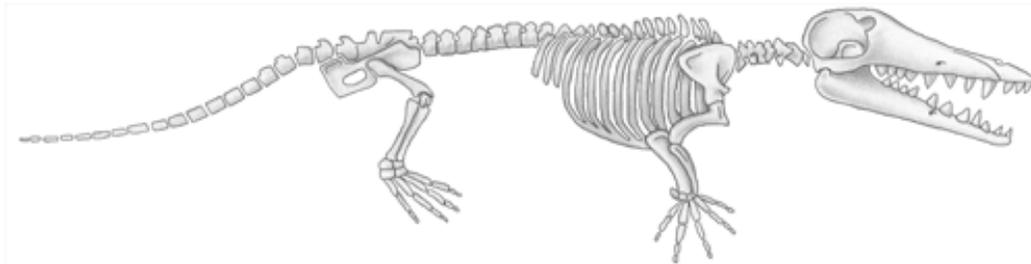


Figura 10. Esqueleto de *Ambulocetus natans* (Chadwick *et al.*, 2001).

Estado 2: Ballenas Protocetidae (Figura 11), del Eoceno medio. Presencia del proceso cónico o proceso medio, este proceso en cetáceos modernos está correlacionada con el desarrollo del ligamento timpánico, precursor embrionario de la membrana

timpánica, senos pterigoideos incipientes en la fisura basicapsular, éstos son mucho más pequeños que los senos de los Basilosaurios (Hulbert *et al.*, 1998).

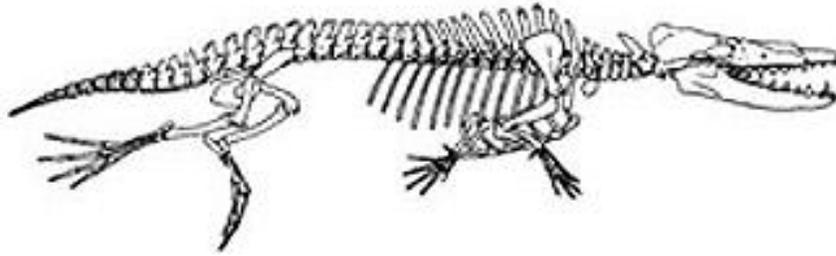


Figura 11. Esqueleto de *Rodhocetus balochistanensis*. *Protocetidae* (Gingerich *et al.*, 2001).

Estado 3: Basilosaurios (Figura 12), del Eoceno medio tardío al Eoceno tardío. Ellos presentan senos pterigoideos muy bien desarrollados que se extienden dentro de la región exoccipital y también en el interior de la bulla. Se pierde completamente la articulación de la bulla con el hueso basioccipital y exoccipital en adultos. El contacto de la bulla con el escamoso está parcialmente reemplazado por el contacto con el petroso. El petroso se vuelve “paquiostóico” (hipertrofiado) y “osteosclerótico” (denso), se mantiene firmemente anquilosado, en contacto con el escamoso y exoccipital. (Luo y Marsh, 1996)



Figura 12. Esqueleto de *Basilosaurus*. Pequeños miembros posteriores se muestran en aumento (Chadwick *et al.*, 2001).

Los Dorudontidos (Figura13), están cercanamente relacionados a basilosaurios y a las dos familias de cetáceos actuales, Mysticeti y Odontoceti. Pueden ser considerados pequeños basilosaurios y en lugar de tener sólo un gran cuerpo alargado, sus proporciones recuerdan a las de los cetáceos modernos. Similar a los basilosaurios, su pelvis no está unida a la columna, sus miembros posteriores son muy pequeños, probablemente tanto como para no poder soportar su peso en la tierra. Una distintiva forma de bola en la vértebra de su cola, indica que poseían una cola golpeante, obteniendo un modo de locomoción similar a los cetáceos actuales.

Sus restos fósiles han sido encontrados en depósitos marinos de 35- 38 millones de años atrás, todos encontrados en depósitos marinos alrededor de todo el mundo, indican una amplia distribución y una completa independencia de agua dulce (Gingerich y Uhen, 1996).



Figura 13. Esqueleto de *Dorudon atrox* (Gingerich y Uhen, 1996).

Estado 4: Mysticeti y Odontoceti modernos, ambos originados en el Oligoceno. El proceso sigmoideo de la bulla está desunido del escamoso. El petroso está parcialmente excluido del cráneo y aislado de la cavidad peribullar.

Estado 5: En Odontoceti, el complejo petrotimpánico (timpánico periótico) se encuentra completamente incluido dentro de una cavidad peribullar y aislado del resto del cráneo. El seno pterigoide se extiende hacia lateral del complejo petrotimpánico, formando

un seno medio bien desarrollado que separa el complejo petrotimpánico del escamoso en varios grados en los actuales Odontoceti.

III.3 EVOLUCIÓN LOCOMOTORA

La evolución del basicraneo en la transición de ungulados terrestres hacia animales acuáticos, tiene una correspondencia paralela en una serie de estados en la evolución del esqueleto post-craneal.

Estado 0: Mesoníquidos del Paleoceno-Eoceno, fueron encontrados todos en depósitos continentales, se sabe por esqueletos virtuales, que tenían pezuñas, adaptados a caminar como animales terrestres (O'Leary y Rose, 1995).

Estado 1: Inicios del Eoceno medio, Paquicétidos (Arqueoceti). Encontrados junto a animales terrestres en depósitos continentales. Restos post-craneales de Paquicétidos son en su mayoría desconocidos, pero el atlas sugiere que la cabeza era sostenida en ángulo con el cuello, posiblemente de una longitud moderada (Similares a los Mesoníquidos).

El astrágalo de Paquicétido (Thewissen *et al.*, 1998), las faunas asociadas y los sedimentos, sugieren que al menos un género de Paquicétidos, pudo haber sido capaz de realizar una locomoción terrestre (Luo y Gingerich, 1999).

Estado 2: Eoceno medio. Protocétidos (Arqueoceti). Encontrados en depósitos marinos. El atlas indica que la cabeza estuvo posicionada anterior al esqueleto, mientras que las vértebras son tan cortas como las de los Mesoníquidos. Protocétidos son conocidos desde los inicios hasta el fin del Eoceno medio, gran intervalo de 10-12

millones de años, algunos Protocétidos representan el cambio terrestre- acuático, durante el cual las vértebras de la columna perdieron la rigidez del sacro y el anclaje de la pelvis con los miembros posteriores que existe en mamíferos terrestres.

Estado 3: Mitad y final del Eoceno medio. Basilosaurios (Arqueoceti). El atlas muestra que el cráneo estaba posicionado anteriormente al esqueleto postcraneal y las vértebras cervicales son tan cortas como las de Protocétidos, indicando una gran capacidad hidrodinámica. Las extremidades inferiores eran muy pequeñas como para usadas en la locomoción, no existe posibilidad para que éstas soporten el peso en tierra. Los Basilosaurios son el primer grupo de Arqueoceti completamente acuáticos.

Estado 4: Cetáceos. (Odontoceti y Mysticeti) Tienen cráneos directamente en el frente del esqueleto postcraneal, cuello muy corto, vértebras cervicales fuertemente fusionadas entre ellas, aumentando su capacidad hidrodinámica.

Ballenas modernas no tienen músculos ni flexión o extensión de las articulaciones de las extremidades anteriores alrededor del codo, las manos son grandes y planas, que funcionan como hidroplaneadores. Se han encontrado Mysticeti y Odontoceti que aún presentan huesos pélvicos y algunos incluso el fémur, generalmente internos.

Estado 5: Finalmente, los Odontoceti son similares a los Mysticeti en cuanto a su forma corporal y a la estructura de sus extremidades anteriores. En Odontoceti generalmente se pierde el fémur, indicando una mayor reducción de extremidades sobre los Mysticeti (Luo y Gingerich, 1999).

III.4. ADAPTACIÓN ACUÁTICA.

Según lo expuesto por Luo y Gingerich (1999), existen manifestaciones paralelas en estas dos series de estados (evolución del basicraneo y evolución locomotora), que

muestran el incremento de la adaptación a la vida en un medio acuático, entre estos estados se distinguen:

Estado 0: En ambas series no existe adaptación acuática.

Estado 1: En la evolución del basicraneo, se observa el inicio de la paquiostosis y osteoesclerosis de la bulla, siendo más densa que los huesos adyacentes. La locomoción es poco conocida en este estado. Es posible que los Paquicétidos hayan sido completamente terrestres, pero la presencia de un largo, delgado y anguloso diente en algunos, presencia de premolares especializados como el de los antiguos Arqueoceti acuáticos y el descubrimiento de uno de ellos en depósitos marinos, son consistentes con la paquiostosis y osteoesclerosis de la bulla, sugiere algún grado de adaptación acuática.

Estado 2: Conversión de la membrana timpánica en un ligamento timpánico, lo que implica una pérdida de la capacidad para escuchar en el aire, desarrollo incipiente de senos pterigoideos.

Estado 3: Hipertrofia de la bulla timpánica, senos pterigoideos bien desarrollados parcialmente adyacentes al petroso y la reducción en el número y tamaño de uniones de la bulla con otros huesos. Esto y la correspondencia con el estado locomotor, dan cuenta que los Basilosaurios fueron completamente acuáticos. Los cambios en el oído medio son suficientes para permitir la audición bajo el agua.

Estado 4: Restricción de la articulación de la bulla en dos sitios sobre el petroso. El petroso es excluido del cráneo y aislado de la cavidad peribular.

Estado 5: Completa separación del complejo petro-timpánico en una cavidad peribular aislada del resto del cráneo. Esto sólo se encuentra en Odontoceti y no existen

otros representantes de esta alta especialización del sistema auditivo para escuchar sonidos de alta frecuencia, asociado al desarrollo de un sofisticado sonar presentes en este grupo.

En el desarrollo del esqueleto, la paquiostosis (macizo e hipertrofiado) y la osteosclerosis (denso y fuertemente mineralizado) son comunes de observar en animales marinos.

- La bulla ectotimpánica en Odontoceti y Mysticeti actuales, no es sólo paquiostótica, sino que también, osteosclerótica.
- La bulla timpánica de los Cetáceos está mejor mineralizada que los huesos largos del esqueleto de mamíferos.
- La densidad y rigidez de la estructura ósea de la bulla, es sólo superada por el esmalte dental, entre todos los tejidos de vertebrados.
- La microestructura de la bulla está más dispuesta al azar y es más “isotrópica” (propiedad de transmitir vibración sonora sin distorsión) que otros tipos de hueso.

La paquiosteosclerosis del complejo petrotimpánico en Cetáceos, incrementa la densidad diferencial entre los huesos del oído medio y los tejidos y senos vasculares circundantes. Este gran diferencial hace más efectiva la deflexión sonora entre el complejo petrotimpánico y la resonancia de los tejidos blandos.

El gran contraste de densidad entre el complejo petrotimpánico y la resonancia de tejidos blandos, permite una menor interfase acústica.

La paquiosteosclerosis de los huesos del oído, está correlacionada con el origen de la audición bajo el agua en diferentes grupos de vertebrados.

Probablemente la paquiosteosclerosis del petroso y del timpánico es un prerrequisito para todas las especializaciones de la audición bajo el agua para bajas y altas frecuencias.

Paquiosclerosis de los huesecillos del oído medio (martillo, yunque, estribo), puede ser interpretada como una adaptación para escuchar en forma aérea o acuática, las altas y bajas frecuencias, pero por si misma, la paquiosclerosis no es suficiente para inferir que los extintos animales marinos, escuchaban en alta frecuencia bajo el agua, para esto, es necesaria una corroboración con el oído interno.

Fueron tres los pasos que se observan en la evolución del complejo timpánico-periótico durante la transición ungulado- cetáceo:

- 1) Inicio de la paquiosclerosis (hipertrofia) del petroso.
- 2) Formación del *involucrum* ectotimpánico. La paquiosclerosis del *involucrum* se inicia en los Paquicétidos y se vuelve más masiva en los Protocétidos. Incipientes senos vasculares en la fisura basicapsular pueden servir como barrera para la interferencia acústica entre el oído izquierdo y el derecho, pero aún inefectiva.
- 3) Paquiosclerosis de la bulla y la rotación del promontorio. La *pars coclearis* es mucho más fuerte y densa en Basilosaurios que en cualquier otro Protocétido primitivo.

En cetáceos actuales, los senos pterigoides están llenos de plexos fibrovenosos entremezclados con sacos aéreos. Los espacios neumáticos aéreos asociados con el tejido esponjoso de los senos, son directamente responsables del aislamiento acústico del complejo petrotimpánico. Los senos vasculares son capaces de regular la presión dentro del basicráneo, durante el buceo.

III.5. EVOLUCIÓN DE LA AUDICIÓN DIRECCIONAL BAJO EL AGUA

La paquiosclerosis y los senos vasculares, son dos importantes características que presentan los cetáceos para facilitar la audición direccional bajo el agua.

La densidad del agua es mucho más alta que el aire y es mucho más cercana a la densidad de la mayoría de los tejidos de los mamíferos.

La transmisión de sonidos bajo el agua, causa una gran interferencia entre el oído izquierdo y el derecho de los mamíferos, por esto, el aislamiento entre los dos oídos es crucial para el mantenimiento de la audición bidireccional en animales acuáticos, independientemente de la especialización auditiva para altas o bajas frecuencias.

En cetáceos modernos, los senos vasculares que rodean al complejo petrotimpánico y al resto del cráneo, inciden de una mayor forma en el aislamiento acústico entre el oído izquierdo y el derecho que la paquiosteosclerosis de los huesos auditivos, pero ambos, sirven para la misma función, incrementar el contraste entre la densidad de los huesecillos del oído medio y la de los tejidos blandos circundantes. En la evolución filogenética de los Cetáceos, el desarrollo de la paquistosis y la paquiosteosclerosis, precede al desarrollo de los senos vasculares pneumatizados.

La gran diferencia entre la densidad entre los huesos del oído y la del resto del cráneo, produce un efectivo reflejo de la interferencia del sonido, a través de los tejidos adyacentes (Luo y Gingerich, 1999).

IV. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL HUESO PERIÓTICO DEL SUBORDEN ODONTOCETI CON REGISTRO DENTRO DE CHILE

1. Familia *Physeteridae*.

1.1 Género *Physeter*

Proceso sigmoídeo cuadrado o globoso y de gran tamaño.

Porción coclear inclinada anteriormente.

Superficie posterior del proceso posterior del periótico es rugoso (Esto implicaría la existencia de contacto con en hueso escamoso).

Proceso posterior del periótico de tamaño pequeño.

Proceso anterior del periótico delgado (Kasuya, 1973).

a) Especie *Physeter catodon*

El periótico de esta especie es uno de los más grandes de los physeteroidea.

El proceso superior del periótico es macizo y con una estructura continua, entre los procesos anterior y posterior.

El proceso anterior es curvo y delgado.

El proceso posterior es cilíndrico y cónico distalmente, que está conectado al proceso superior en un ángulo recto.

La superficie posterior del proceso posterior del periótico es rugosa a diferencia de la faceta de Ziphiidae y Kogiidae en donde esta es lisa.

Acueducto de *Falopii* (canal para el nervio facial), foramen circular y el ducto endolinfático, se abren en el fondo del meato auditivo interno (Kasuya, 1973).

2. Familia Ziphiidae

Proceso anterior en forma de pirámide triangular.

Proceso posterior corto y plano en su final distal.

La faceta para el proceso posterior de la bulla es suave.

Fondo para el meato auditivo interno es usualmente estrecho.

Existen dos formas de ubicación para el foramen singular, cuando se abre cercano al acueducto de *Falopii* en *Ziphius*, *Berardius*, *Hyperoodon* y cuando se abre cercano al tracto foraminoso espiral, en *Mesoplodon stejnegeri*.

El área dorsal superior entre el fondo del meato auditivo interno y la apertura del ducto endolinfático está altamente protruído (Kasuya, 1973).

2.1. Género *Ziphius*

a) Especie *Ziphius cavirostris*

El proceso anterior es corto, ligeramente plano y hemisférico, con una pequeña protuberancia en el extremo anterior.

El proceso posterior es tan delgado como el de *M. densirostris*, *M. carlhabbsi* y *M. Europeus*.

Existe un surco profundo en la superficie lateral del proceso superior, que conecta la apertura timpánica superior y la base de la porción coclear, esto también se observa en algunas especies de *Mesoplodon*.

No se observa protuberancia sobre el proceso superior.

El canal para la inserción del músculo del martillo, se observa en forma leve.

Tamaño aproximado del periótico, entre los 54-63mm (Kasuya, 1973).

2.2. Género *Berardius*

El hueso periótico es uno de los más grandes de esta familia.

Proceso anterior es largo y delgado.

Longitud del periótico entre los 66-76 mm.

Amplia apertura timpánica superior.

Proceso posterior grande y delgado (Kasuya, 1973).

2.3. Género *Hiperoodon*

Proceso anterior más corto que el de *Berardius*, pero menos redondo que el *Ziphius* o el de *Mesoplodon*.

La apertura del fondo del meato auditivo interno es redonda.

La apertura timpánica superior es amplia y poco profunda (Kasuya, 1973).

2.4. Género *Mesoplodon*

La superficie del periótico es suave y de contornos redondos en general.

Proceso anterior es hemisférico, presenta una gruesa protuberancia en el ápice anterior.

El proceso posterior es delgado, no tan extendido como sucede en *Ziphius*.

La apertura timpánica superior es pequeña, tanto como la de otras especies de *Ziphius*.

El tamaño del hueso, es pequeño.

Tamaño del periótico varía según especie, entre los 41-52 mm (Kasuya, 1973).

a) Especie *Mesoplodon densirostris*

Su tamaño es similar al de otras especies de *Mesoplodon*.

La superficie dorsal del periótico es suave.

El contorno lateral es arqueado.

No presenta surco en las bases del proceso anterior ni posterior, ni en la parte superior de la apertura timpánica superior.

El canal para la inserción del músculo del martillo, forma un surco creciente y profundo.

Proceso anterior con forma de pirámide trigonal, presenta una protuberancia pequeña y cónica en el extremo anterior.

La porción coclear es plana y pentagonal.

Largo del periótico fluctúa entre los 44 y 52 mm aprox. (Kasuya, 1973).

3. Familia Kogiidae

Proceso anterior del periótico es plano y rectangular, con márgenes cóncavos, lo que los diferencia de otras especies de Physiteroidea (Kasuya, 1973, incluye a la familia Kogiidae como parte de la familia Physeteridae, que antiguamente se pensaba eran una, en la actualidad se clasifican en forma separada).

El acueducto de *Falopii* y el ducto endolinfático, se abren fuera de la apertura para el fondo del meato auditivo interno, dentro del cual se abre el foramen singular.

Proceso posterior del periótico es liso, no presenta características de que mantenga contacto con el escamoso.

3.1. Género *Kogia*

a) Especie *Kogia breviceps*

El contorno dorsal de la apertura timpánica superior, forma un pequeño semicírculo.

Largo aproximado del periótico: 24-31 mm. (Kasuya, 1973).

b) Especie *Kogia simus*

Contorno dorsal de la apertura timpánica superior se observa en un ángulo casi recto.

Largo aproximado del periótico: 22-30 mm. (Kasuya, 1973).

4. Familia Pontoporiidae

4.1. Género *Pontoporia*

a) Especie *Pontoporia blanvillei*

El periótico de esta especie es el más pequeño dentro de los Odontoceti.

Las facetas articulares del proceso posterior son suaves.

Proceso anterior del periótico es muy corto y puntiagudo.

El proceso anterior y posterior se continúa con el proceso superior.

Las aperturas del acueducto coclear y del ducto endolinfático están ampliamente separadas de la apertura del fondo para el meato auditivo interno.

Faceta posterior del periótico lisa o ligeramente lisa.

Largo aproximado del periótico: 20 mm. (Kasuya, 1973).

5. Familia Delphinidae

Los miembros de esta familia presenta una amplia variación en la morfología del hueso periótico.

El tamaño (largo) del periótico fluctúa entre los 25.4 mm a los 37.8 mm.

Una de las características de esta familia, se encuentra en el proceso posterior de la bulla y del periótico. El proceso posterior se proyecta póstero-lateralmente y sus conexiones forman una sutura con el surco longitudinal y los bordes de las facetas. Estas características también se observan en Monodontidae.

Presencia del foramen elíptico, surco medial, espina anterior, altura de la quilla ventral, muestra amplia variación entre taxas.

Proceso anterior del periótico de forma cuadrada (Kasuya, 1973).

Proceso anterior del periótico es relativamente corto.

Proceso posterior del periótico es corto, presenta una faceta articular para el timpánico en el plano ventral del periótico, es de forma cuadrada y con una estriación posterior.

La *pars cochlearis* tiene forma circular, relativamente baja.

La cresta transversa es muy baja.

La apertura dorsal del acueducto coclear está orientada dorso-medio-posteriormente.

El proceso superior en su parte dorsal, está menos desarrollado.

En la vista medial del periótico, el margen dorsal del *involucrum* tiene forma sigmoidea (Bianucci, 1996).

5.1. Género *Tursiops*

a) Especie *Tursiops truncatus*

Los huesos auditivos de esta especie, son los más grandes de esta subfamilia.

Margen del proceso posterior, está suavemente desviado hacia lateral. En otras especies de esta subfamilia esta parte forma un claro ángulo.

El fondo del meato auditivo interno se abre al mismo nivel que el proceso superior, en donde un pequeño y aguzado proceso está presente en los individuos adultos.

El proceso superior, en el lado interno de la superficie dorsal, presenta rugosidades (quillas) longitudinales.

Gran apertura del fondo para el meato auditivo interno.

Tamaño (largo) aproximado del periótico: 31-38 mm. (Kasuya, 1973).

5.2. Género *Stenella*

Tuberosidad ántero medial en el proceso superior está generalmente presente (Bianucci, 1996).

a) Especie *Stenella caeruleoalba*

El periótico de esta especie es el más pequeño de esta subfamilia.

Proceso posterior, proceso anterior, proceso superior y la apertura del meato auditivo interno muestra una amplia variación individual, por esto, la identificación de especies en este género es difícil, pero la presencia de un ángulo en el borde, entre el margen dorsal y posterior del proceso posterior, sobre un área plana que también se observa en algunos Globicephalinae, puede ser usado como una de las características de *Stenella caeruleoalba* (Kasuya, 1973).

En la mayoría de las especies actuales de *Stenella*, la *pars coclearis* tiene forma circular y es relativamente baja.

La apertura dorsal del acueducto coclear está orientada dorso-medio-posteriormente.

Cresta trasversa muy baja, como generalmente se observa en *Delphinidae*.

Proceso anterior del periótico es relativamente corto (Bianucci, 1996).

5.3. Género *Delphinus*

Muy similar en su morfología al género *Stenella*, son casi indiferenciables entre ellos (Bianucci, 1996)

5.4. Género *Lagenorhynchus*

En su vista lateral, el contorno dorsal de los procesos anterior, superior y posterior, se observan redondos (Kasuya, 1973).

Proceso anterior del periótico delgado y elongado (Bianucci, 1996).

a) Especie *Lagenorhynchus obliquidens*

El tamaño del periótico está intermedio entre *Tursiups* y *Delphinus*.

El contorno dorsal del periótico es arqueado, característica común en todas las especies de *Lagenorhynchus* (Kasuya, 1973).

5.5. Género *Steno*

a) Especie *Steno bredanensis*

El tamaño del periótico es similar al de *Tursiups*.

La superficie dorsal y posterior del proceso posterior del periótico, cruza en ángulo recto.

En la porción coclear, el área posterior de la apertura del fondo del meato auditivo interno, es amplia y plana.

Largo aproximado del periótico: 33-36 mm (Kasuya, 1973).

5.6. Género *Grampus*

a) Especie *Grampus griseus*

El hueso periótico es macizo.

El proceso anterior del periótico es corto.

Una meseta conspicua, semicircular, se proyecta sobre la superficie dorsal del proceso superior (Kasuya, 1973).

Proceso anterior comprimido medio-lateralmente con un apex aguzado.

Gran superficie articular, para el proceso posterior del timpánico, notoriamente desviada hacia lateral.

Forma rectangular del contorno del periótico en su vista medial y lateral (Bianucci, 1996).

5.7. Género *Pseudorca*

a) Especie *Pseudorca crassidens*

Proceso anterior del periótico es recto y aguzado.

En la superficie dorsal del proceso superior, existe una larga quilla longitudinal. El área lateral de esta quilla forma un área amplia y plana.

Se observa una baja Cresta transversa.

Tamaño (largo) del periótico fluctúa entre los 42.8 mm y los 49 mm. (Kasuya, 1973).

5.8. Género *Cephalorhynchus*

Apertura del acueducto coclear se proyecta posteriormente.

El proceso superior sobre su superficie dorsal, presenta una quilla longitudinal.

Largo aproximado del periótico: 26 mm. (Kasuya, 1973).

5.9. Género *Orcinus*

a) Especie *Orcinus orca*

El hueso periótico de esta especie, es el más grande entre los Odontoceti actuales.

Proceso superior y proceso anterior son macizos.

En comparación con las otras partes del periótico, la porción coclear es pequeña su diámetro es sólo entre el 31.8% y el 38.6% del tamaño estándar del periótico.

Proceso superior sobresale sobre la apertura del fondo del meato auditivo interno, y sobre la superficie dorsal está presente un proceso corto y aguzado.

Proceso posterior se extiende lateral o póstero-lateralmente.

Tamaño (largo) aproximado del periótico: 73-88 mm. (Kasuya, 1973).

5.10. Género *Lissodelphis*

a) Especie *Lissodelphis peronii*

Proceso anterior ligeramente más elongado que el de *Stenella* y *Delphinus*.

Pars cochlearis es relativamente baja y en su vista dorsal, se observa una plana y amplia superficie posterior de la ventana auditiva externa.

Proceso superior plano y oval, delimitado por dos quillas longitudinales arqueadas (Bianucci, 1996).

5.11. Género *Globicephala*

El tamaño observado del periótico en esta subfamilia, fluctúa entre los 30.8 mm a 45.2 mm.

El ápice del proceso posterior es delgado (Kasuya, 1973).

El proceso superior presenta una tuberosidad firme, póstero-medial y una pequeña tuberosidad anterior. En los individuos actuales, la tuberosidad póstero-medial del proceso superior, está más anteriormente ubicada que en los perióticos de individuos fósiles y la tuberosidad anterior está casi ausente. Consecuentemente, en la vista lateral o medial del contorno del periótico fósil, muestra una marcada forma convexa en su parte posterior, en cambio, en los perióticos de especies actuales de *Globicephala*, se presenta en su parte media (Bianucci, 1996).

a) Especie *Gobicephala macrorhyncha*

El contorno dorsal de los procesos anterior, superior, posterior, visto desde su lado lateral, se observa redondo.

El proceso anterior es delgado.

Proceso superior no es amplio y en algunas ocasiones, es posible observar un proceso aguzado en la superficie dorsal del proceso superior (Kasuya, 1973).

6. Familia *Phocoenidae*

Faceta posterior del periótico lisa o ligeramente lisa (Kasuya, 1973).

6.1. Género *Phocoena*

El ápice del proceso posterior se observa poco definido.

No se observan rugosidades sobre la base del proceso posterior (Kasuya, 1973).

7. Familia Ziphiidae

7.1. Género *Hyperodon*

Proceso anterior forma una gran pirámide triangular con bordes definidos.

La longitud aproximada del periótico es de 61mm. (Kasuya, 1973).

Como se describió en los puntos anteriores, la clasificación taxonómica fósil y actual, se ha basado principalmente en la comparación de las características morfológicas especialmente el cráneo. Sin embargo, muchos son los casos de filogenias de Cetáceos que han sido intensamente debatidas como resultado de la utilización de datos independientes (morfológicos, ADN nuclear, ADN mitocondrial, etc.). Esto nos confirma la necesidad de proveer mejores herramientas para testear las hipótesis de filogenias morfológicas existentes de los Cetáceos (May-Collado y Agnarsson, 2006).

Podemos entonces, volver a remarcar que la descripción morfológica es a veces subjetiva, dependiendo del valor taxonómico de los caracteres que le otorga cada investigador.

Si sumamos a esto el conocimiento parcial y los pocos registros descriptivos de huesos perióticos que existen en nuestro país, debido fundamentalmente al desinterés que se observa en el rescate de animales varados muertos con fines investigativos, al carroñeo de otros animales y humanos que se produce sobre estos especímenes encontrados en

playas o como hallazgo fósil, no existen en la actualidad a excepción de unos pocos informes, muchos datos que permitan hacer una correcta identificación de huesos aislados de manera precisa. Es así, como existe la necesidad de compilar estas pocas descripciones existentes para ayudar en el reconocimiento de estos huesos que debido a desunión al cráneo, se encuentran como hallazgo, generalmente aislados del esqueleto original.

V. OBJETIVO GENERAL

Caracterizar morfológica y métricamente, el hueso periótico de las diferentes especies (género) de Odontoceti, que tienen registro fósil o actual dentro del territorio Chileno.

VI. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Describir las variables morfológicas descriptivas del hueso periótico, que puedan acercarnos a una identificación taxonómica de los Odontoceti.

2. Caracterizar morfológica y métricamente las muestras no identificadas de perióticos.

3. Identificar las variables morfométricas más representativas en la distribución de las muestras mediante PCA.

4. Agrupar en un dendrograma, todas las muestras basándose en la información obtenida en el PCA.

5. Evaluar concordancia taxonómica, que entrega la morfometría del hueso periótico, con la sistemática clásica (Morfológica).

VII. MATERIAL Y MÉTODO

Se trabajó con un total de 46 muestras de restos óseos fósiles y actuales de perióticos de Odontoceti, nueve de éstos no estaban identificados. Siete de estos perióticos no identificados, pertenecen a la sección de Paleontología de Mamíferos del Museo de Historia Natural (M.N.H.N.) de Santiago y dos corresponden a huesos perióticos de particulares.

Para la recopilación de información del hueso periótico de Odontoceti que habitan en las costas de Chile, se realizó una revisión bibliográfica, enfocada en la descripción de las características morfológicas y métricas de huesos ya identificados en sus respectivas especies, así como datos (morfológicos y métricos) que se realizaron a huesos perióticos pertenecientes a colecciones de museos y particulares en los que previamente se conoce las especies de Odontoceti a los que corresponden.

Se describieron morfológicamente los huesos perióticos, basado en una descripción visual de las características morfológicas, posteriormente se identificó la taxonomía a la que corresponden mediante un análisis comparativo de características morfológicas, recopiladas por género y especie.

Para el análisis morfométrico se utilizó un pie de metro, con estas medidas se creó una matriz en donde se incluyó, además de estos valores, las medidas encontradas en la bibliografía de perióticos ya identificados en sus respectivas especies.

A cada uno de éstos, se les realizaron 6 medidas (Kasuya 1973) (**A** =Largo estándar del periótico, desde la punta del proceso anterior al posterior, medido sobre la línea paralela al borde cerebral, **B** = Grosor del Proceso Superior, a nivel de la apertura timpánica superior, **C** = Ancho del periótico a través de la porción coclear y el proceso superior, a nivel de la apertura timpánica superior, **D** = Distancia mínima entre el margen del *fundus* del meato anterior interno y la apertura del ducto endolinfático (acueducto vestibular), **E** = Distancia mínima entre el margen del *fundus* del meato anterior interno y del acueducto Coclear, **F** = Diámetro antero-posterior de la porción coclear (anexo 2), estos fueron

agregados dentro de una matriz numérica (Tabla 2), que contenía las mismas 6 variables (medidas) realizadas a perióticos ya identificados en sus especies correspondientes, extraídas de la publicación de Kasuya (1973).

Sobre esta matriz se aplicó el análisis de componentes principales (ACP) mediante el programa estadístico CANOCO 4.5.

Se ingresaron todos los datos métricos de las 46 muestras, al programa estadístico CANOCO 4.5, determinado por los 6 índices (variables), para obtener mediante un análisis de componentes principales (ACP) los vectores (A, B, C), que corresponden a las tres principales variables que dan cuenta de la distribución de los taxa en el espacio multivariado, con estos resultados se realizó un nuevo ACP para obtener una distribución con la mínima variación intra grupos y la máxima variación entre grupos. Sobre estos resultados se aplicó el análisis de conglomerado (Cluster), para observar el agrupamiento resultante, usando para esta gráfica, el programa estadístico MVSP 3.1.

Para el análisis de componentes principales y el análisis en cluster (dendrograma), se utilizaron los programas CANOCO 4.5 y MVSP 3.1.

Finalmente, se utilizó el análisis de bootstrap (remuestreo con reemplazo) sobre la matriz de distribución de las variables determinantes en la distribución de muestras del PCA. Para este análisis se utilizó el programa Poptools de Excel y Sigmaplot, con el método de los percentiles (rangos de confianza superior e inferior) con un nivel de confianza de 95%. El resultado fue obtenido con matriz 1000 (mil veces mezclada al azar). Esto permite determinar dentro del dendrograma cuales biparticiones son las que están altamente justificadas por los datos y cuáles son las que resultan de una probable distribución al azar.

Basado en los resultados finales, se evaluó la utilidad que posee la morfometría del periótico en la identificación taxonómica.

Las muestras sin identificar corresponden a:

- SGO. PV-1117 (Departamento de Paleontología, M.N.H.N. Santiago. Chile)
- SGO. PV-1118 (Departamento de Paleontología, M.N.H.N. Santiago. Chile)
- SGO. PV-1121 (Departamento de Paleontología, M.N.H.N. Santiago. Chile)
- SGO. PV-1132A (Departamento de Paleontología, M.N.H.N. Santiago. Chile)
- SGO. PV-1489A (Departamento de Paleontología, M.N.H.N. Santiago. Chile)
- SGO. PV-1489B (Departamento de Paleontología, M.N.H.N. Santiago. Chile)
- JCR-304 (Departamento de Zoología, M.N.H.N. Santiago. Chile)

- KEV a (Muestra extraída de un individuo muerto. Chiloé. Chile)

- KEV b (Muestra extraída de un individuo muerto. Chiloé. Chile)

VIII. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se analizaron un total de 9 restos óseos de huesos perióticos de Odontoceti, mediante técnicas de identificación morfológica y métrica, basada en la descripción y comparación de las características visuales específicas de cada especie y género.

El análisis morfológico fue basado en la descripción morfológica e imágenes del hueso periótico de los 2 autores que son considerados más influyentes en cuanto a su descripción por especie, Kasuya (1973) y Biannucci (1996).

Para el análisis morfométrico se utilizaron los datos y adaptaciones de medidas (anexo 2), según lo publicado por Kasuya (1973).

A) ANÁLISIS MORFOLÓGICO

SGO. PV-1117



Figura 14. Muestra fósil. Localidad: Bahía inglesa.

Vista anterior:

Periótico con bordes rectos, forma de triángulo.

Pars coclearis, oval con ángulos rectos.

Apertura dorsal del acueducto vestibular orientado dorsalmente, muy cercano a la apertura dorsal del acueducto coclear y cercano al borde de la apertura para el meato auditivo interno.

Proceso anterior con dirección dorsal, bordeando en el mismo ángulo a la *pars coclearis*, casi en contacto con ella, terminando en una punta angulosa. Es más plano en su cara anterior, visto por su cara lateral anterior, asemeja un rectángulo.

Vista posterior:

Proceso posterior se encuentra fracturado, sólo se observa una pequeña área de la faceta articular completamente lisa.

Ventana oval, apertura ventral del acueducto de *Falopii*, fosa para la cabeza del martillo, se observan visiblemente, ubicados dentro de una amplia concavidad.

Ventana redonda ubicada sobre un ángulo de la *pars coclearis*.

La presencia de bordes rectos en el contorno del periótico, proceso posterior liso, la forma distintiva que en su contorno asemeja un triángulo, característico proceso anterior con dirección dorsal bordeando en el mismo ángulo a la *pars coclearis*, casi en contacto con ella, terminando en una punta angulosa. Características que concuerdan con las presentes en el género *Kogia*, de acuerdo a lo descrito por Kasuya 1973.

SGO. PV-1118



Figura 15. Muestra fósil. Localidad: Bahía inglesa.

Vista anterior:

El contorno dorsal del periótico es arqueado.

Pars coclearis central, alta, estrecha con bordes redondeados.

Pequeña apertura para el meato auditivo interno que se estrecha en dirección ventro-lateral.

Apertura dorsal del acueducto coclear, redonda, de similar tamaño a la apertura dorsal del acueducto vestibular.

Acueducto vestibular ovalado.

Proceso anterior del periótico delgado y elongado, con orientación dorsal.

Proceso posterior alargado, con dirección ventral.

Ángulo dorsal que forma la *pars coclearis* con el proceso posterior, es de una diagonal de 180°.

Vista posterior:

Faceta articular del proceso anterior, ligeramente lisa.

Faceta articular del proceso posterior, presenta un surco medio que lo recorre en dirección dorso ventral oblicua.

Presencia del proceso anterior del periótico delgado y elongado, contorno dorsal del periótico arqueado. Características que concuerdan con las presentes en el género *Cephalorhynchus*, de acuerdo a lo descrito por Kasuya (1973) y Bianucci (1996).

SGO. PV-1121



Figura 16. Muestra fósil. Localidad, Bahía inglesa.

Vista anterior:

Hueso periótico muy pequeño (22mm).

Proceso anterior delgado, terminando en punta.

Pars coclearis central, con bordes redondeados.

Apertura dorsal del acueducto coclear y apertura dorsal del acueducto vestibular muy separadas entre sí y muy separados de la apertura para el meato auditivo interno.

Apertura dorsal del acueducto vestibular de forma redondeada, con su borde posterior ventral alargado.

Apertura dorsal del acueducto coclear de forma redonda.

Vista posterior:

Apertura dorsal del acueducto de *Falopii*, redonda, amplia, con sus bordes definidos.

Ventana redonda desplazada lateralmente, muy cerca de la apertura dorsal del acueducto coclear.

Ventana oval perfectamente desarrollada, con bordes muy nítidos.

Proceso anterior delgado, elongado hacia dorsal. Faceta articular, presenta irregularidades débiles.

Proceso posterior fracturado en su borde posterior. Muy fino en su estructura. Faceta articular lisa.

Se observa el proceso anterior del periótico muy corto y puntiagudo, faceta articular del proceso posterior lisa, periótico muy pequeño (22mm), lo que concuerda con la descripción del género *Pontoporida*, como el más pequeño dentro de los *Odontoceti* (Kasuya, 1973).

SGO. PV-1132^a



Figura 17. Muestra fósil. Localidad: Bahía inglesa.

Vista anterior:

Proceso anterior del periótico corto.

Pars coclearis circular, amplia y central.

Apertura para el meato auditivo interno ovalada, se angosta en su borde anterior.

Apertura dorsal del acueducto de *Falopii* pequeño, en el borde externo anterior de la ventana auditiva interna.

Ventana auditiva interna ovalada, con su borde aguzado en dirección anterior ventral.

Apertura dorsal del acueducto coclear y apertura dorsal del acueducto vestibular muy separadas entre sí, ambas aperturas son similares en tamaño. Apertura dorsal del acueducto coclear, se encuentra ubicada sobre una pequeña protuberancia de la *pars coclearis*.

Proceso superior en su parte anterior es plano.

Vista posterior:

Proceso anterior del periótico proyectado dorsalmente, se observan surcos delgados en toda la faceta articular, uno de ellos más profundo, divide la faceta casi en dos en su parte media.

Se observa el proceso anterior del periótico corto (Bianucci, 1996). Para lograr una clasificación de este hueso, se necesitó de la comparación mediante fotografías (Kasuya, 1973) y dibujos (Bianucci, 1996) de diferentes géneros ya que no fue posible sólo mediante la comparación de características morfológicas. Los resultados concuerdan con las descripciones e imágenes del género *Stenella*.

JCR-304



Figura 18. Muestra actual.

Vista anterior:

Periótico de gran tamaño, superficie dorsal presenta contornos suaves.

Sobre el proceso anterior redondeado, se observa una gruesa protuberancia globosa.

Proceso anterior en su vista lateral, presenta una cara con surcos y pequeñas protuberancias, terminando en un ápice aguzado.

Proceso posterior pequeño, corto y delgado, existe una concavidad que abarca gran parte de su superficie ventral.

Pars coclearis con dirección anterior, de tamaño casi similar al proceso anterior.

Pequeña ventana auditiva interna, ovalada, casi circular.

Apertura dorsal del acueducto coclear es de mayor tamaño que la apertura dorsal del acueducto vestibular.

Ventana redonda muy desarrollada, redondeada, con el borde ventral más aguzado.

Vista posterior:

Sobre la faceta articular posterior se observan estriaciones.

Faceta articular anterior amplia, presenta pequeños surcos débiles, sobre su porción superior anterior atraviesa un surco de mayor profundidad. Presenta un ápice en punta, elongado anteriormente.

Proceso anterior levemente mayor en tamaño que el posterior, presenta una gruesa protuberancia en el ápice anterior, muy característicos de este género.

Proceso posterior es delgado, la superficie del periótico es suave y de contornos redondeados, la apertura timpánica superior es pequeña (Kasuya, 1973).

La descripción concuerda con las características descritas para el género *Mesoplodon*, sólo se difiere en la descripción morfológica que Kasuya le atribuye a este género, refiriéndose al “tamaño pequeño” de este hueso periótico, ya que la morfometría de este ejemplar (46.85mm), se acerca a la descrita por Kasuya (41-52 mm), para este género, tamaños que dentro de los Odontoceti, se encuentran sobre el promedio de este suborden.

SGO. PV-1489a

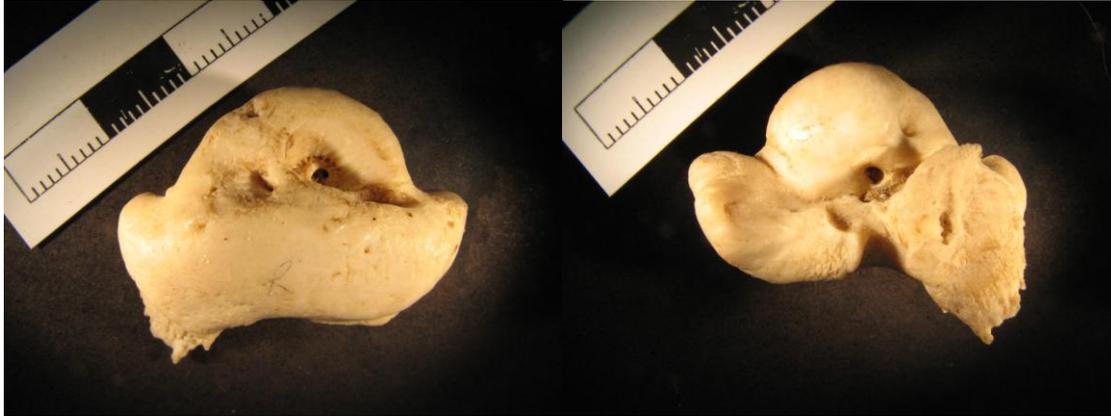


Figura 19. Muestra Actual

Vista anterior:

Pars coclearis baja y amplia hacia sus lados, ubicada en el eje central.

Apertura del meato auditivo interno muy ovalado, terminando en un ángulo muy agudo, en dirección al proceso anterior.

Apertura dorsal del acueducto vestibular de mayor tamaño que la apertura dorsal del acueducto coclear.

Proceso anterior y proceso posterior con dirección dorsal.

Proceso anterior terminado en punta.

Proceso posterior corto, terminado en un borde circular.

Proceso superior plano.

Vista posterior:

Gran apertura ventral del acueducto de *Falopii*.

Faceta articular del proceso anterior, presenta pequeñas irregularidades.

Sobre la faceta articular del proceso posterior, se observan rugosidades.

Se observa la *pars cochlearis* relativamente baja, proceso superior plano, proceso anterior elongado con dirección dorsal. La descripción concuerda con las características género *Lissodelphis* descritas por Bianucci. 1996.

SGO. PV-1489b

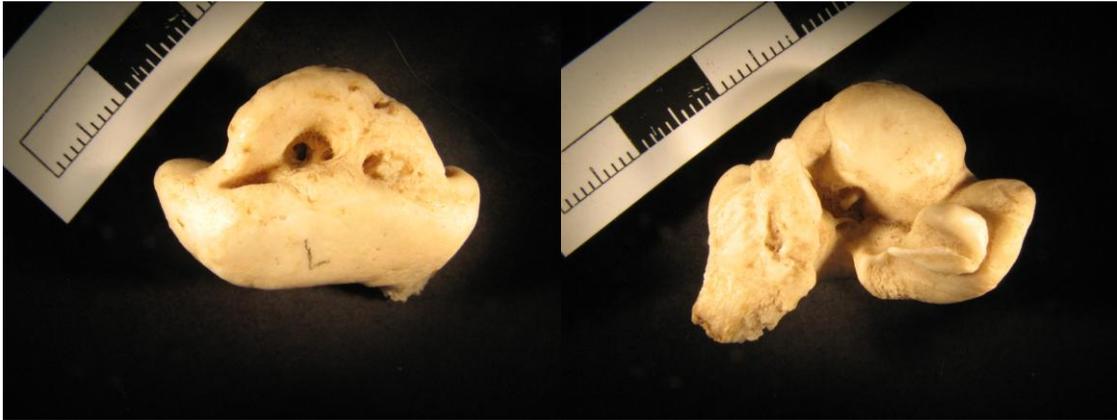


Figura 20. Muestra Actual

Vista anterior:

Pars coclearis baja y amplía hacia sus lados, ubicada en el eje central.

Apertura del meato auditivo interno muy ovalado, terminando en un ángulo muy agudo, en dirección al proceso anterior.

Apertura dorsal del acueducto vestibular de mayor tamaño que la apertura dorsal del acueducto coclear.

Proceso anterior y proceso posterior con dirección dorsal.

Proceso anterior terminado en punta.

Proceso posterior corto, terminado en un borde circular.

Proceso superior plano.

Vista posterior:

Gran apertura ventral del acueducto de *Faloppi*.

Faceta articular del proceso anterior, presenta pequeñas irregularidades.

Sobre la faceta articular del proceso posterior, se observan rugosidades.

Se observa la *pars cochlearis* relativamente baja, proceso superior plano, proceso anterior elongado con dirección dorsal. La descripción concuerda con las características género *Lissodelphis* descritas por Bianucci (1996).

KEV a

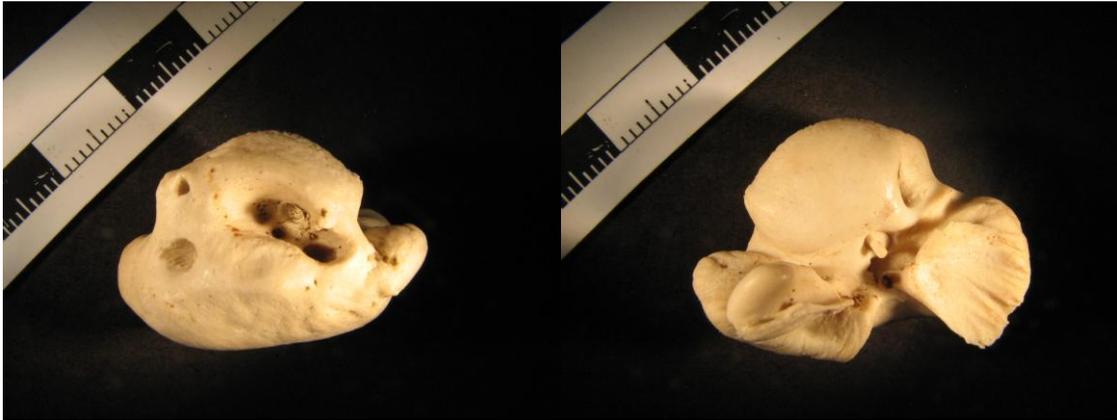


Figura 21. Muestra Actual. Localidad: Chiloé.

Vista anterior:

Apertura del meato auditivo interno muy ovalado, terminando en un ángulo muy agudo, en dirección al proceso anterior.

Pars coclearis baja y amplia hacia sus lados, ubicada en el eje central, presenta dos pequeñas protuberancias delgadas, sobre una de ellas, ubicada en el borde anterior de la *pars coclearis*, se ubica la apertura dorsal del acueducto coclear.

Apertura dorsal del acueducto coclear de menor tamaño que la apertura dorsal del acueducto vestibular.

Proceso anterior y proceso posterior con dirección dorsal.

Proceso anterior elongado, terminado en punta.

Proceso posterior corto, terminado en un borde circular.

Proceso superior plano.

Vista posterior:

Faceta articular del proceso anterior, presenta pequeñas irregularidades.

Sobre la faceta articular del proceso posterior, se observan rugosidades.

Pars cochlearis es relativamente baja, proceso superior plano, proceso anterior alongado hacia dorsal, terminado en punta. Concuerda en sus características e imagen con la descripción de Bianucci (1996), para el género *Lissodelphis*.

KEV b



Figura 22. Muestra Actual. Localidad: Chiloé.

Vista anterior:

Apertura del meato auditivo interno muy ovalado, terminando en un ángulo muy agudo, en dirección al proceso anterior.

Pars coclearis amplia y central, presenta dos pequeñas protuberancias delgadas, sobre una de ellas, ubicada en el borde anterior de la *pars coclearis*, se ubica la apertura dorsal del acueducto coclear.

Apertura dorsal del acueducto coclear de menor tamaño que la apertura dorsal del acueducto vestibular.

Proceso anterior y proceso posterior con dirección dorsal.

Proceso anterior terminado en punta.

Proceso posterior corto, terminado en un borde circular.

Proceso superior plano.

Vista posterior:

Faceta articular del proceso anterior, presenta pequeñas irregularidades.

Sobre la faceta articular del proceso posterior, se observan rugosidades.

Pars cochlearis es relativamente baja, proceso superior plano, proceso anterior alargado hacia dorsal, terminado en punta. Concuerda en sus características e imagen con la descripción de Bianucci (1996), para el género *Lissodelphis*.

Basándonos en la caracterización morfológica y mediante el análisis de imágenes, las muestras fueron incluidas en los siguientes géneros de Odontoceti:

- SGO.PV 1117 = Género *Kogia* (Figura 14).
- SGO.PV 1118 = Género *Cephalorhynchus* (Figura 15).
- SGO.PV 1121 = Género *Pontoporida* (Figura 16).
- SGO.PV 1132a = Género *Stenella* (Figura 17).
- JCR 304 = Género *Mesoplodon* (Figura 18).
- SGO.PV 1489a = Género *Lissodelphis* (Figura 19).
- SGO.PV 1489b = Género *Lissodelphis* (Figura 20).
- KEV a = Género *Lissodelphis* (Figura 21).
- KEV b = Género *Lissodelphis* (Figura 22).

B) ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Tabla 2. Mediciones de las muestras sin identificar y de los huesos perióicos con taxa conocida.

MUESTRA	A	B	C	D	E	F
1117	27.5	9	19	3.1	1.5	11
1118	27.5	10.2	17.5	2.7	2	12
1121	22	6.5	15	3	2.2	11.5
1132a	28	11.5	20.5	2	2.1	15.5
KEV a	29.06	10.96	18.97	3.93	3.42	17.2
KEV b	29.23	10.1	19.42	4.09	3.53	17
JCR 304	46.85	14.7	27.16	2.08	3.37	17.76
1489a	31.2	21.3	19.4	2.1	3	15.2
1489b	31.2	21.8	19.5	1.8	3	14.5
Lss.1134	27.5	18.6	17.4	4.1	2.1	12.8
Pontop	20	9.5	16.2	4	2.8	13.6
lage o1	29	10.9	18.6	1.3	2	13.3
lage 02	32.7	14	21.7	3.8	3.8	14.5
Stenell1	26.2	9.8	18	0.9	2.2	13
Stenell2	29.6	12.4	20	1.8	3.4	14
globic1	33.2	14.7	22.2	0.4	0.3	14.5
globic2	39.5	22.8	26.5	2.3	3.5	17.8
kogia b1	24	8.5	18	0.5	2.2	12.7
kogia b2	30.5	11.5	20.9	1	3.8	14.4
kogia s2	29.2	11.4	19.2	1	2.7	12.8
t.trunc1	31.7	12	20.5	0.4	1.2	14.9
t.trunc2	37.8	18	24.3	3.4	4.7	17.5
lss b1	30.2	10.4	19.3	1.4	2	13
lss b2	32.5	11.8	20.4	2.4	2.9	14.9
lage ac1	28.4	10.8	31.8	1.1	1.8	13.1
lage ac2	30	11.8	32.4	1.3	2.2	14
lage albi1	31.8	13.5	20.9	1.8	2.9	14.2
lage albi2	32.4	14.1	2.4	1.8	3.3	14.3
lage obs1	31.6	12.7	22	1.7	2.8	15
lage aust1	30.1	13.9	19.7	1.5	1.8	12.8
Lisso bor1	30.2	10.4	19.3	1.4	2	13

lisso bor2	32.5	11.8	20.4	2.4	2.9	14.9
stene caeru1	28	10.8	18.3	0.7	1.1	13.5
stene caeru2	31.9	14.1	20.6	2.1	4	14.3
stene styx1	28.8	11.5	19.1	1.3	1.7	13.2
stene graff1	25.9	8.3	16.6	0.6	2.1	13.4
stene graff2	27.2	9.6	18.4	1	2.7	13.6
stene plag1	28.9	10.4	18.9	1.3	2	12.8
stene plagio2	29.6	12.1	19.9	1.4	2.3	13.9
tursiups WP1	31.7	12	20.5	0.4	1.2	14.9
tursiups WP2	37.8	18	24.3	3.4	4.7	17.5
tursiups At1	31.9	11.7	21.1	0.5	3	15.8
tursiups At2	33.6	13.7	22.2	1.9	3.8	17
Cephalo spp1	25.7	10.1	16.6	2.6	3.6	12.1
globic melae1	36.8	16.7	23	1.2	0.2	16.5
globic melae2	43.4	23.9	25	3	1.5	17.6

• **Bi-plot Análisis Componentes Principales (CPA):**

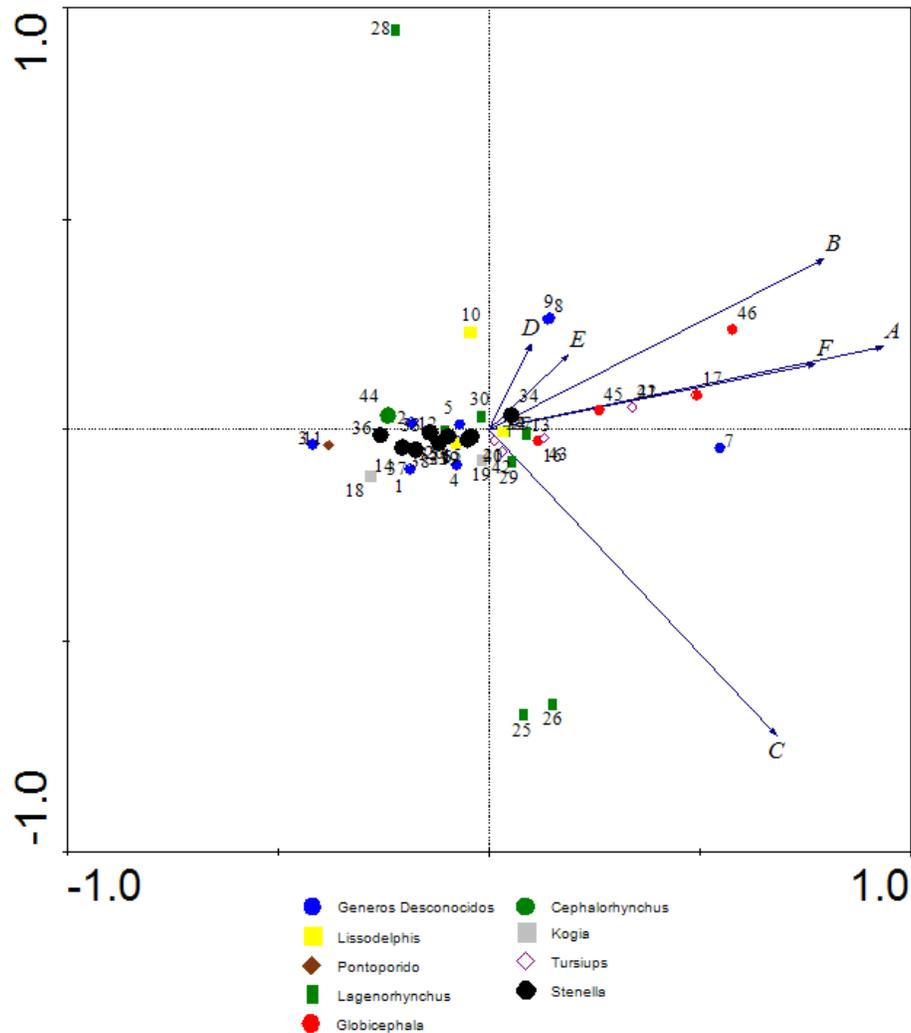


Figura 23. Distribución de las especies consideradas en función de las 6 variables morfológicas, del análisis de componentes principales. Los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2), representan el 86.5% de la varianza acumulada (tabla 3). Las principales variables morfológicas que dan cuenta la disposición de las especies en los dos primeros componentes principales serían A, B C y F (tabla 4), siendo esta última co-variante con la variable morfológica A.

En la figura 23, se muestra la distribución de las especies consideradas en función de las 6 variables morfológicas consideradas, en el análisis de componentes principales (ACP). Cada componente principal corresponde a una combinación lineal de las medidas morfológicas. Los dos primeros componentes principales corresponden al 86.5 % de la varianza total (Tabla 3). Los vectores corresponden a cada una de las variables morfométricas que se le realizaron a cada hueso periótico. De acuerdo a las tres principales variables morfológicas que dan cuenta la disposición de las especies en los dos primeros componentes principales serían A B C y F (Tabla 4), siendo esta última (F) covariante con la variable morfológica A (Figura 23).

De acuerdo a esta primera exploración se decidió realizar un nuevo análisis de componentes principales que considere las variables morfológicas más significativas, es decir, A, B y C.

La figura 24, muestra el nuevo análisis de componentes principales. Los dos primeros componentes (ejes) dan cuenta del 91 % de la varianza total (Tabla 5), vectores A y B se correlacionan significativamente con el eje 1 (CP1), en un 0.8646 y 0.6289, respectivamente, mientras que el vector C con el eje 2 (CP2), en un 0.5095 de la varianza total (Tabla 6).

Como se mencionó, no existen diferencias entre las figuras 23 y 24, dado que la distribución de las taxa radica principalmente en los valores de las variables morfológicas A, B y C. Para determinar, qué taxa fósiles y actuales se agrupan en forma significativa en función de sus características morfológicas y de allí evaluar su valor como caracteres taxonómicos, se tomaron los tres primeros ejes de los componentes principales de la figura 24 (100% de la varianza total) y se agruparon de acuerdo a la distancia euclídeana entre los taxa (Figura. 16).

Tabla 3. Valores propios y porcentaje acumulado de los dos primeros ejes o componentes principales (ACP), éstos representan el 86.5% de la varianza acumulada de los datos. La suma de los valores propios = 1.

Ejes (Componentes principales)	CP1	CP2	CP3	CP4
Valores propios (Eigenvalues)	0.647	0.218	0.084	0.029
Porcentaje acumulativo de la varianza de los datos	64.7	86.5	94.9	97.9

Tabla 4. Variables morfológicas (6) y su valor de importancia relativo a cada eje. En donde se observa que las principales variables morfológicas que dan cuenta la disposición de las especies en los dos primeros componentes principales serían A B C y F, siendo esta última co-variante con la variable morfológica A (Figura. 23).

VARIABLE (vector)	CP1	CP2
A	0.8736	0.0391
B	0.6317	0.1648
C	0.465	0.5253
D	0.0101	0.0418
E	0.0355	0.0318
F	0.5985	0.0244

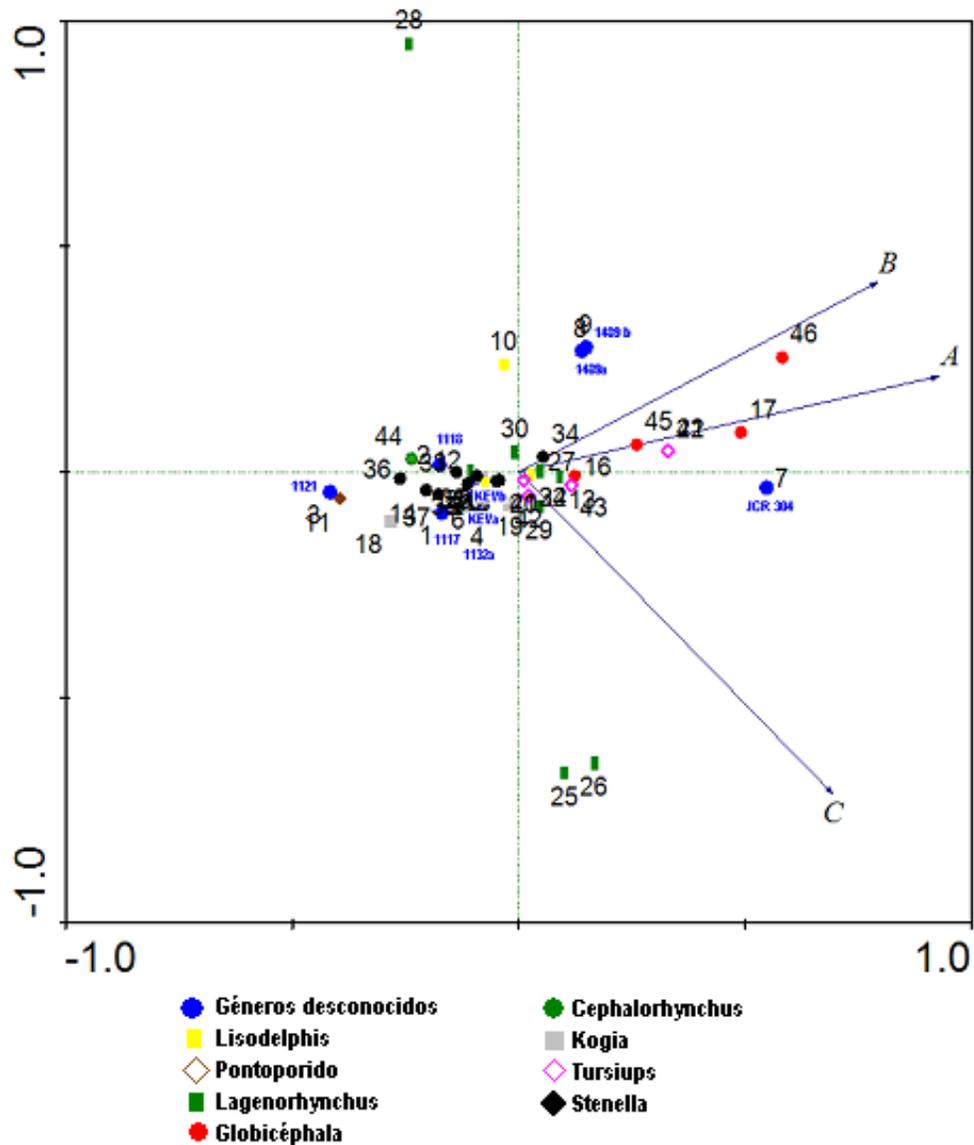


Figura 24. Gráfico que representa el análisis de ACP. Los dos primeros ejes o Componentes principales (X, Y), representan el 91% de la varianza acumulada de los datos (Tabla 5). Los Vectores A, B, C, corresponden a las 3 variables (vectores), que se correlacionan mayormente en la distribución de las muestras, los vectores A y B se correlacionan mayormente con el componente principal 1 (CP1) y el vector C, con el componente principal 2 (CP2), (tabla 6).

Tabla 5. Valores propios y porcentaje acumulado de los dos primeros ejes o componentes principales (CP), éstos representan el 91% de la varianza acumulada de los datos. Los tres primeros ejes de los componentes principales, representan el 100% de la varianza total. La suma de los valores propios = 1.

Ejes (componentes principales)	CP1	CP2	CP3
Valores propios (Eigenvalues)	0.675	0.235	0.090
Porcentaje acumulativo de la varianza de los datos	67.5	91.0	100.0

Tabla 6. Variables morfológicas (3) y su valor de importancia relativo a cada eje.

VARIABLE (vector)	CP1	CP2
A	0.8646	0.0451
B	0.6289	0.1768
C	0.4817	0.5095

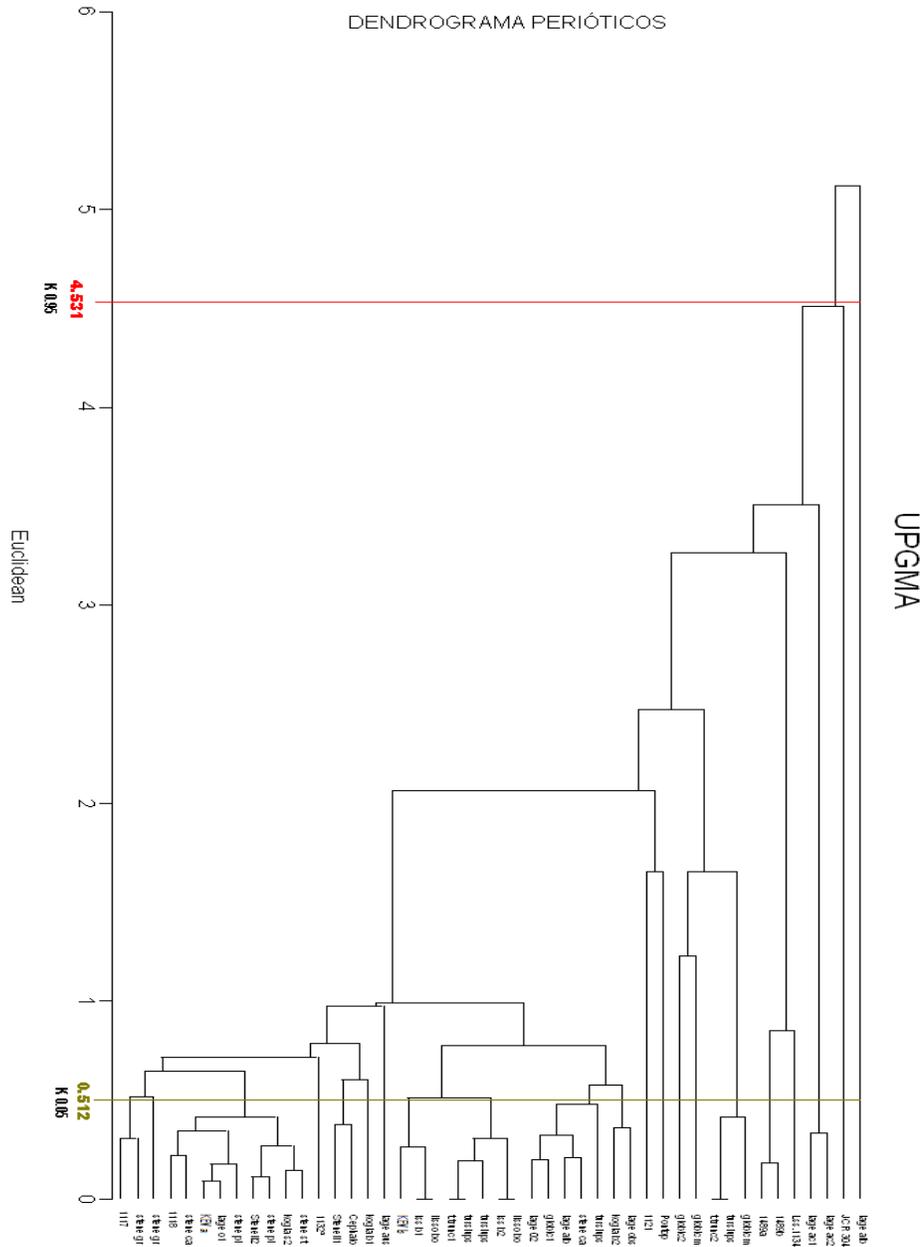


Figura 25. Dendrograma morfológico de distancias euclídeas, basado en los resultados arrojados en el análisis de ACP. El sector verde y rojo define los agrupamientos estadísticamente significativos ($P < 0.05$). Los límites (0.51; 4.53) fueron obtenidos mediante un análisis de re- muestreo con reemplazo (Bootstrap).

La figura 25 muestra el resultado del análisis de agrupamiento (anexo 4). Con líneas de color verde y rojo se muestran los límites de corte estadísticamente significativos ($k 0.05 = 0.51236062$ y $k 0.95 = 4.5312389$), obtenidos mediante un análisis de re- muestreo con reemplazo (Bootstrap). El área comprendida entre ambas líneas de corte (distancias euclidianas entre 0.512 y 4.531), corresponde a la zona en donde los clados pueden ser obtenidos a partir de azar, mientras que los clados que quedan fuera de ambas líneas serían significativos.

De los 46 taxa, tanto fósiles como actuales, agrupados por las características morfométricas del periótico, el análisis de la figura 25 evidencia asociaciones significativas para 36 de ellos. Sin embargo, las agrupaciones que se producen, en su mayoría no corresponden a la sistemática tradicional del grupo, combinando taxa de géneros distintos (p.e. *Kogia-Lagenorhynchus*) o bien muestras de un mismo género agrupando a más de un género diferente (p.e. *Lissodelphis-Tursiops*).

Del total de taxa considerados, 16 muestras se agruparon en concordancia a la identificación morfológica realizada anteriormente, de éstas, la única muestra que se asocia significativamente con el taxa identificado mediante la comparación de características morfológicas, fue la muestra “KEV b” agrupada junto al género *Lissodelphis*.

La técnica de determinación taxonómica mediante la caracterización morfológica de restos óseos, se realiza desde innumerables años. La identificación morfológica tiene grandes beneficios cuando los huesos poseen características conocidas que determinen su singularidad, logrando diferenciarse con respecto a otros, pero esta técnica requiere de un avanzado conocimiento anatómico-funcional de las especies, sumado a la subjetividad que esto conlleva (May-Collado y Agnarsson. 2006).

La caracterización morfológica de los huesos perióticos, y su posterior comparación con las expuestas por diversos autores (Kasuya, 1973; Bianucci, 1996) permitió determinar a nivel de género de 9 restos óseos de perióticos sin identificar.

La muestra JCR 304, evidenció una diferencia en la descripción con las descritas para el género *Mesoplodon*, según Kasuya (1973), ya que casi el total de la descripción morfológica coincidía con la descripción, a excepción del “pequeño tamaño” que este le atribuye al taxa. También se necesitó de un minucioso análisis fotográfico comparativo, para la muestra SGO.PV 1132a, ya que compartía características morfológicas con el género *Stenella*, pero no en su totalidad. Este taxa fue descrito por Bianucci (1996), como casi indiferenciable morfológicamente al género *Delphinus*.

Para la correcta identificación de las muestras de huesos perióticos, además se evaluó visualmente los huesos perióticos con fotografías (Kasuya, 1973) y dibujos descriptivos (Bianucci, 1996) por género y especie para reconocer la taxonomía a la que pertenecían los 9 huesos desconocidos.

Las diferencias en la clasificación taxonómica usando el hueso periótico de Odontoceti como método de identificación, pueden ser atribuidas a una serie de factores, entre los que se podrían encontrar:

1. El cambio del tipo de audición y función del oído aéreo a este complejo oído submarino el hueso timpánico-periótico, adaptado para una nueva forma de escuchar y no colapsar a grandes profundidades, les ha permitido poblar diferentes hábitat, ampliando sus posibilidades de alimentación y distribución en el mundo. Considerando lo dicho por Thewissen *et al.* (2001), su extensa distribución en el planeta, atribuida en parte, a la marcada especialización de las estructuras auditivas, hace pensar que las diferencias numéricas observadas en sus medidas, no permiten observar diferencias estadísticamente significativas entre sí, como para que éstas sean utilizadas como carácter taxonómico de diferenciación entre especies, incluso la diferenciación entre géneros y familias se ve alterada con los caracteres evaluados.

Si consideramos que en la medida que un linaje evoluciona se van adquiriendo, por parte

de los individuos, cambios morfológicos que conducen al reconocimiento de una secuencia de especies en el registro fósil, pero en donde, todas ellas pertenecen a la misma especie biológica original, estas especies dentro de la secuencia, se conocen con el nombre de cronoespecie (Pesenti, 2006), es el caso en que se encuentran los Odontoceti, existiendo así la posibilidad que dentro de esta evolución transitoria y a raíz de esta completa adaptación submarina del periótico, la morfometría de este, no sea capaz de actuar como método de diferenciación estadística para discriminar especies diferentes, a pesar de la diferenciación morfológica que se presenta entre especies.

2. El “concepto de especie”: En 1942 Ernst Mayr propuso el concepto de “especie” de acuerdo a un criterio biológico real, a la capacidad de los individuos de procrear entre sí estando éstos aislados reproductivamente de otros grupos similares (en los casos de heterosexualidad). También existe otro criterio, para diferenciar grupos de animales que son parte o no de una especie, este es el criterio morfológico, en donde las especies son consideradas unidades taxonómicas que se diferencian unas de otras por la presencia de caracteres morfológicos “esenciales”. Los individuos se asignan a una u otra especie según su apariencia, es decir formas subjetivas, construcciones de límites dependientes de la mente humana (Pesenti, 2006). Esto más que diferenciar especies, en algunos casos induce a error en cuanto a la determinación de una u otra especie diferenciada mediante rasgos fenotípicos aún cuando en la biología pura estas especies puedan estar relacionadas entre ellas en la mayoría de sus genes.

Basados en los principios de la cladística, formulados por el sistemático alemán W. Hennig (1966), el cladismo, basa su clasificación con preeminencia en la filogenia o historia evolutiva de los organismos. En las representaciones de los organismos, en los llamados cladogramas, cada grupo recibe el nombre de “clado”. El objetivo de dichos

cladogramas o árboles cladísticos es el establecimiento de taxones monofiléticos, es decir, que cada clado incluya la especie ancestral del grupo y a su vez todos sus miembros. Dichos taxones monofiléticos se oponen a los parafiléticos, que incluyen un ancestro común a todos los miembros del grupo, pero no comprenden otros descendientes. Éstos se oponen también a los polifiléticos, que son los que incluyen más de una línea ancestral. Para la determinación de tales clados, se procede a un análisis de caracteres que se distinguen en “primitivos” y “derivados”. Los primitivos son aquellos que el grupo en su totalidad exhibe en común con la especie ancestral. Los derivados son aquellos rasgos que se identifican dentro del mismo grupo (Pesenti, 2006).

Si continuamos en la disyuntiva que ha producido a lo largo de la historia el concepto de especie, llegamos a nuevos términos en donde individuos son incluidos dentro de grupos con un enfoque menos fisionómico, que incluye o excluye a los individuos, basado en sus características genéticas. Existen estudios que dan pie a renovar la antigua filogenia de los Cetáceos que actualmente es utilizada. Es el caso por ejemplo de dos especies distintas *Delphinus delphis* y *Delphinus capensis* que basados en estudios de genética molecular, sus resultados dejan de dar soporte a la hipótesis de que estas puedan ser especies distintas (Hildebrandt, 2002). Existen también otros casos, en donde los criterios morfológicos usados para describir los microorganismos fallaron en proveer la taxonomía natural, ordenada de acuerdo con las relaciones evolutivas. Los instrumentos moleculares y las perspectivas basadas en la secuenciación génica están aliviando estos impedimentos en alguna medida (Pérez *et al.*, 1998). En otro ejemplo, algunos estudios moleculares basados en el análisis de secuencias de ADNmt (Milinkovitch *et al.* 1994), sugieren que Physeteroidea está más cercanamente emparentado a los Mysticeti que con otros Odontoceti (Milinkovitch y Lambert, 2006a).

La clasificación de las especies entonces, depende del método de análisis empleado, lo que puede llevar a inconsistencias al momento de comparar métodos de identificación,

por ejemplo, la creación de árboles filogenéticos mediante comparación de características morfológicas versus árboles filogenéticos obtenidos mediante análisis moleculares.

3. En una discusión más tangible, podemos nombrar como significativo quizás, el error que se puede producir en las mediciones, que siendo realizadas sobre el hueso periótico, estructura en 3D, hace sumamente difícil visualizar límites exactos en la anatomía del hueso y si agregamos a esto las pequeñas diferencias métricas encontradas en casi todas las especies dentro de la literatura, pequeños errores harían colapsar esta metodología que no lograría discriminar diferencias métricas observadas en la mayoría de los casos.

XI. CONCLUSIONES:

1. La técnica de identificación taxonómica basada en la comparación de características morfológicas del hueso periótico, sólo logra la identificación a nivel de géneros, no de especies. Lo que concuerda con lo expuesto por Kasuya (1973), ya que las especies correspondientes a un mismo género poseen características muy similares entre ellas, en la mayoría de los géneros del suborden Odontoceti. En base a esto, se logró la identificación taxonómica de los 9 huesos perióticos no identificados en sus respectivos géneros.
2. El análisis de las características morfométricas, mediante el análisis de ACP, logró identificar un sólo hueso periótico en forma correcta, basado en la identificación clásica para este análisis (análisis comparativo de características morfológicas), ésta fue la muestra “KEV b” asociada al género *Lissodelphis*.
3. Las muestras 1489a y 1489b, correspondientes a un mismo animal (periótico derecho e izquierdo respectivamente) también fueron agrupadas correctamente, se encuentran dentro del sector que está agrupado estadísticamente significativo al análisis y no al azar, pero estas dos muestras no fueron asociadas a ningún otro género, por lo que no permitió ser identificadas, sólo agrupadas en conjunto.
4. El análisis de identificación taxonómica, mediante comparación de características morfológicas no logró mayores concordancias con la identificación morfométrica realizada mediante el análisis de componentes principales (ACP). La morfometría del hueso periótico, NO sería un buen predictor de la taxonomía, en los Odontoceti.

5. Métodos subjetivos de identificación como es el caso del análisis morfológico, debieran estar acompañados de nuevos métodos objetivos de identificación, para esto es indispensable la continuidad de estudios que ayuden en la búsqueda de alternativas en la identificación taxonómica de restos óseos.

6. Basándose en los resultados obtenidos en esta investigación, sumado a las incongruencias existentes dentro de árboles filogenéticos encontrados por otros autores (Hildebrandt, 2002; Milinkovitch y Lambert, 2006), nos induce a pensar, que existe en la actualidad, la necesidad de nuevos análisis sobre las sistemáticas anteriores realizadas sólo mediante la comparación de características morfológicas, debido a que éstas, actualmente se mantienen al margen de los nuevos avances científicos.

X. BIBLIOGRAFÍA:

- **AGUAYO-LOBO, A.** 1999. Los Cetáceos y sus perspectivas de conservación. *Estudios oceanológicos* 18: 35-43.
- **AROYAN, J.** 2001. Three-dimensional modeling of hearing in *Delphinus delphis*. *Acoustical society of América* 110: 3305-3318.
- **ARIZPE, J. L.; VÁZQUEZ, E.; CONDE, A.; CHACÓN, O. L.; BAROCIO, E.** 2007. Aplicación de análisis de componente principal en sistemas eléctricos de potencia. *Ingenierías* 10: 51-58.
- **BASTIDA, R.; RODRÍGUEZ, D.** 2003. **In:** Mamíferos Marinos Patagonia Antártida. Vázquez Mazzini editores. pp 27-28.
- **BIANUCCI, G.** 1996. The Odontoceti from Italian Pliocene. Systematics and phylogenesis of Delphinidae. *Palaeontographia italica* 83: 74.
- **BECKER, C.; CARTAJENA, M.I.** 2002. Los camélidos de la plaza Coquimbo vistos desde la zooarqueología. [en línea] Primer Taller de Zooarqueología en Chile. 18, 19 y 20 de Octubre, 2006. Facultad de Ciencias Sociales, Universidad de Chile. <<http://www.uchile.cl/download.jsp?document=33284&property=attachment&index=0&content=>> [consulta: 14-06-08]
- **CHADWICK, D. H.; ROBERT, C.; SHAWN, G.** 2001. Evolution of Whales. *National Geographic* 200: 64-77.
- **CORREA, J. C.** 2004. Método bayesiano bootstrap y una aplicación en la estimación del percentil 85 en ingeniería de tránsito. *Revista Colombiana de Estadística*. 27: 99-07.

- **CRANFORD, T. W.; AMUNDIN, M.; NORRIS, K. S.** 1996. Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implications for sound generation. *Journal of Morphology* 228: 223-285.

- **DALEBOUT, M. L.; MEAD, J. G.; BAKER, C. S.; BAKER, A. N.; VAN HELDEN, A. L.** 2002. A New Species of Beaked Whale, *Mesoplodon perrini* sp. (Cetacea: Ziphiidae), Discovered Through Phylogenetic Analysis of Mitochondrial DNA Sequences. *Marine Mammal Science* 18: 577-608.

- **DE BUFFRÉNIL, V.; DABIN, W.; ZYLBERBERG.** 2004. Histology and growth of the Cetacean petro-tympanic bone complex. *Journal of Zoology* 262: 371-381.

- **EVANS, P. G. H.** 1998. Biology of cetaceans of the north-east Atlantic (in relation to seismic energy). UK. [En línea] In: Tasker, M.; Weir, C. (Eds.) *Proceedings of the Seismic and Marine Mammal Workshop*. Chapter 5. London. England. 23-25 june 1998. <<http://www.seawatchfoundation.org.uk/docs/Evans2002BiologyOfCetaceansNEAtlanticSeismic.pdf>> [consulta: 27-08-2008]

- **GINGERICH, P. D.; WELLS, N. A.; RUSSELL, D. E.; SHAH, S. M.** 1983. Origin of whales in epicontinental remnant seas: New evidence from the early Eocene of Pakistan. *Science* 222: 403-406.

- **GINGERICH, P. D.; UHEN, M. D.** 1996. *Ancalocetus simonsi*, a new dorudontine archaeocete (Mammalia, Cetacea) from the early late Eocene of Wadi Hiton, Egypt. In: *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 29: 359-401.

- **GINGERICH, P.; UL HAQ, M.; ZALMOUT, I.; KHAN, I.; MALKANI, M.** 2001. Origin of whales from early artiodactyls: Hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science* 293: 2239-2242.

- **HEMILÄ, S; NUMMELA, S; REUTER, T.** 2002. Audiograms of Whales and Dolphins: Effects of Ear Size and Predictions Based on a Middle Ear Model. *Polarforschung* 72: 93–94.

- **HILDEBRANDT. S.** 2002. Estructura genética de las poblaciones de cetáceos del archipiélago canario: Secuenciación de la región control y los genes *coi* y *nadh5* del ADN mitocondrial. Canarias. España. Tesis Universidad de las Palmas de Gran Canaria. 221 pp. [en línea] <<http://bdigital.ulpgc.es/digital/visualizar/propiedad.php?accion=tesis&id=1502&vol>> [consulta: 03-03-08]

- **HULBERT, R. C; PETKEWICH, R. M; BISHOP G. A; BUKRY, D; ALESHIRE, D. P.** 1998. A new middle Eocene protocetid whale (Mammalia: Cetacea: Archaeoceti) and associated biota from Georgia. *Journal of Paleontology* 72: 907-927.

- **KASUYA, T.** 1973. Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone. *The Scientific Reports of the Whales Research Institute* 25: 1-103.

- **KETTEN, D.** 1994. Functional analyses of whale ears: Adaptations for underwater hearing. *Functional Analyses of Whale Ears: Adaptations for Underwater Hearing*, Institute of Electrical and Electronics Engineers Proceedings Underwater Acoustics 1: 264-270.

- **KETTEN, D.** 2000. Capítulo 2: Cetacean ears. **In:** Au, W.; Popper, A.; Fay, R. (Eds.). *Hearing by Whales and Dolphins*. Springer handbook of auditory research. Springer- Verlag. New York Inc. New York. USA. pp. 43-108.

- **KETTEN, D.; WARTZOK, D.** 1990. Three-dimensional reconstructions of the dolphin ear. **In:** *Sensory Abilities of Cetaceans*. J. Thomas y R. Kastelein, (Eds.). Plenum Press, New York. USA. pp. 81-105.

- **KETTEN, D; CRAMER, S; ARRUDA J.** 2007. A manual for the removal, fixation and preservation of cetacean ears. Biology Department Woods Hole Oceanographic Institution Woods Hole, Massachusetts Department of Otology and Laryngology Harvard Medical School. [en línea] <<http://www.who.edu/csi/images/CSI%20Marine%20Mammal%20Ear%20Removal%20Guide.pdf>> [consulta: 03-03-08]

- **LUO, Z; MARSH, K.** 1996. The petrosal and inner ear structure of a fossil kogiine whale (Odontoceti, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 328-348.

- **LUO, Z; GINGERICH, P.** 1999. Terrestrial Mesonychia to aquatic Cetacea: Transformation of the basicranium and evolution of hearing in whales. University of Michigan. *Papers on Paleontology* 31: 1-98.

- **MANLY, B.** 1986a. Chapter Five. Principal Component Analysis. **In:** *Multivariate Statistical methods: A primer.* Chapman and Hall. London and New York. pp. 59-71.

- **MANLY, B.** 1986b. Chapter Eight. Cluster Analysis. **In:** *Multivariate Statistical methods: A primer.* Chapman and Hall. London and New York. pp. 100-113.

- **MAY-COLLADO, L; AGNARSSON, I.** 2006. Cytochrome *b* and Bayesian inference of whale phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 344-354.

- **MILINKOVITCH, M; 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; LAMBERT, O.** 2006a. Odontoceti. Toothed whales. [en línea] <<http://tolweb.org/Odontoceti/16025/2006.08.07> in The Tree of Life Web Project> [consulta:12-08-2008]

- **MILINKOVITCH, M; LAMBERT, O.** 2006b. Cetacea. Whales, dolphins and porpoises. Version 07 August 2006. [en línea] <<http://tolweb.org/Cetacea/15977/2006.08.07> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>> [consulta:12-08-2008]

- **NUMMELA, S.; REUTER, T.; HEMILÄ, S.; HOLMBERG, P.; PAUKKU, P.** 1999. The anatomy of the killer whale middle ear (*Orcinus orca*). Hearing Research 133: 61-70.

- **NUMMELA, S.; THEWISSEN, J.; BAJPAI.; HUSSAI.; KUMAR.** 2004. Eocene evolution of whale hearing. Nature 430: 776-778.

- **O'LEARY, M. A.; ROSE, K. D.** 1995. Postcranial skeleton of the early Eocene mesonychid *Pachyaena* (Mammalia: Mesonychia). Journal of Vertebrate Paleontology 15: 401-430.

- **O'LEARY, M. A.; UHEN, M. D.** 1999. The most primitive whale, the time of origin of whales, and the role of behavior in the terrestrial-aquatic transition. Paleobiology 25: 534-556.

- **OELSCHLÄGER, H.** 1990. Evolutionary morphology and acoustics in the dolphin skull. **In:** Thomas, J; Kastelein, R. (Eds.). Sensory Abilities of Cetaceans. , Plenum Press, New York. USA. pp. 137-162.

- **PÉREZ, S.; SUÁREZ, M.; TORRALBA, A.; VARELA DE SEIJAS, V.** 1998. Aplicación de métodos moleculares en taxonomía y filogenia. Seminario Microbiología Ambiental, 23.04. Facultad Biología Oviedo. [en línea] <<http://scriptusnaturae.8m.com/Articulos/bac/index.htm>> [consulta: 14-06-2008]

- **PESENTI, L.** 2006. Los conceptos de especie: algunas consideraciones, desde la perspectiva de la práctica sistemática y su integración con el problema de la objetividad. [en línea] Versiones. pp. 77-85 <<http://revistaversiones.udea.edu.co/nota6.pdf>> [consulta: 15-03-2008]

- **RICE, D. W.** 1998. Marine mammals of the world. **In:** Wartzok, D. (Ed.). Systematics and distribution. Special publication. The Society for Marine Mammalogy. Allen press Inc. Lawrence, Kansas. USA. 4: 1-231.

- **RIDGWAY, S. H.** 2000. The auditory central nervous system of dolphins. **In:** Au, W.; Popper, A.; Fay, R. (Eds.). Hearing by Whales and Dolphins. Springer handbook of auditory research. Springer- Verlag New York Inc. New York. USA. Chapter 6. pp. 273-293.

- **SALLABERRY, M.; RUBILAR-ROGERS, D.; SUAREZ, M. E.; GUTSTEIN C.** 2007. El cráneo de un Petrel-paloma fósil (Aves: Procellariiformes) del Neógeno (Mioceno Tardío) del norte de Chile. Revista geológica. Chile 34:147-154.

- **SANINO, G. P.; VAN WAEREBEEK, K.; YAÑEZ, J.** 2003. Revisión de la distribución del género *Delphinus*, y registros documentados de *Delphinus capensis*, en Chile. Boletín Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile) 52: 97-102.

- **THEWISSEN, J. G. M; BAJPAI, S.** 2001. Whale origins as a poster child for macroevolution. Bioscience 51: 1037-1049.

- **THEWISSEN, J.; MADAR, S.; HUSSAIN, S.** 1996. *Ambulocetus natans*, an Eocene cetacean (Mammalia) from Pakistan. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 191: 1-86.

- **THEWISSEN, J. G. M.; MADAR, S. I.; HUSSAIN, S. T.** 1998. Whale ankles and evolutionary relationships. Nature, 395: 452.

- **THEWISSEN, J. G. M.; WILLIAMS, E. M.; ROE, L. J.; HUSSAIN, S. T.** 2001. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. Nature 413: 277-281.

- **YAMADA, M.** 1953. Contribution to the anatomy of the organ of hearing of whales. The Scientific Reports of the Whales Research Institute 8: 1-79.

ANEXO 1

Mamíferos Marinos del Mundo. Sistemática y distribución, Rice, D. (1998):

○ Suborden Mysticeti:

▪ Familia Balaenidae:

▪ Género *Balaena*

▪ *Balaena mysticetus*

▪ Género *Eubalaena*

▪ *Eubalaena glacialis*

▪ *Eubalaena japonica*

▪ *Eubalaena australis*

▪ Familia Balaenopteridae:

▪ Subfamilia Balaenopterinae

▪ Género *Balaenoptera*

▪ *Balaenoptera acutorostrata*

▪ *Balaenoptera bonaerensis*

▪ *Balaenoptera borealis*

▪ *Balaenoptera brydei*

▪ *Balaenoptera edeni*

▪ *Balaenoptera omurai*

▪ *Balaenoptera musculus*

▪ *Balaenoptera physalus*

▪ Subfamilia Megapterinae

▪ Género *Megaptera*

▪ *Megaptera novaeangliae*

▪ ‡ Género *Eobalaenoptera*

▪ ‡*Eobalaenoptera harrisoni*

- Familia Eschrichtiidae
 - Género *Eschrichtius*
 - *Eschrichtius robustus*
 - Familia Neobalaenidae:
 - Género *Caperea*
 - *Caperea marginata*
- **Suborden Odontoceti:**
- Familia Delphinidae:
 - Género *Cephalorhynchus*
 - *Cephalorhynchus commersonii*
 - *Cephalorhynchus eutropia*
 - *Cephalorhynchus heavisidii*
 - *Cephalorhynchus hectori*
 - Género *Delphinus*
 - *Delphinus capensis*
 - *Delphinus delphis*
 - *Delphinus tropicalis.*
 - Género *Feresa*
 - *Feresa attenuata*
 - Género *Globicephala*
 - *Globicephala macrorhynchus*
 - *Globicephala melas*
 - Género *Grampus*
 - *Grampus griseus*
 - Género *Lagenodelphis*

- *Lagenodelphis hosei*
- Género *Lagenorhynchus*
 - *Lagenorhynchus acutus*
 - *Lagenorhynchus albirostris*
 - *Lagenorhynchus australis*
 - *Lagenorhynchus cruciger*
 - *Lagenorhynchus obliquidens*
 - *Lagenorhynchus obscurus*
- Género *Lissodelphis*
 - *Lissodelphis borealis*
 - *Lissodelphis peronii*
- Género *Orcaella*
 - *Orcaella brevirostris*
 - *Orcaella heinsohni*. (Beasley *et al.* 2005, no reconocida en la clasificación de Rice)
- Género *Orcinus*
 - *Orcinus orca*
- Género *Peponocephala*
 - *Peponocephala electra*
- Género *Pseudorca*
 - *Pseudorca crassidens*
- Género *Sotalia*
 - *Sotalia fluviatilis*
- Género *Sousa*
 - *Sousa chinensis*
 - *Sousa plumbea*
 - *Sousa teuszii*

- Género *Stenella*
 - *Stenella attenuata*
 - *Stenella clymene*
 - *Stenella coeruleoalba*
 - *Stenella frontalis*
 - *Stenella longirostris*
- Género *Steno*
 - *Steno bredanensis*
- Género *Tursiops*
 - *Tursiops aduncus*
 - *Tursiops truncatus*
- Familia Monodontidae
 - *Delphinapterus*
 - *Delphinapterus leucas*
 - Género *Monodon*
 - *Monodon monoceros*
- Familia Phocoenidae:
 - Género *Neophocaena*
 - *Neophocaena phocaenoides*
 - Género *Phocoena*
 - *Phocoena dioptrica*
 - *Phocoena phocaena*
 - *Phocoena sinus*
 - *Phocoena spinipinnis*
 - Género *Phocoenoides*
 - *Phocoenoides dalli*

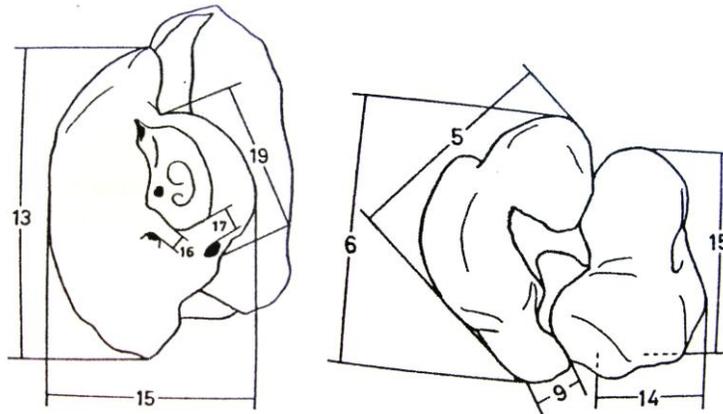
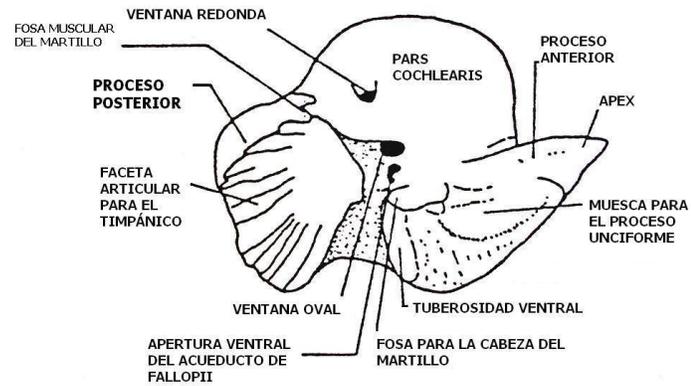
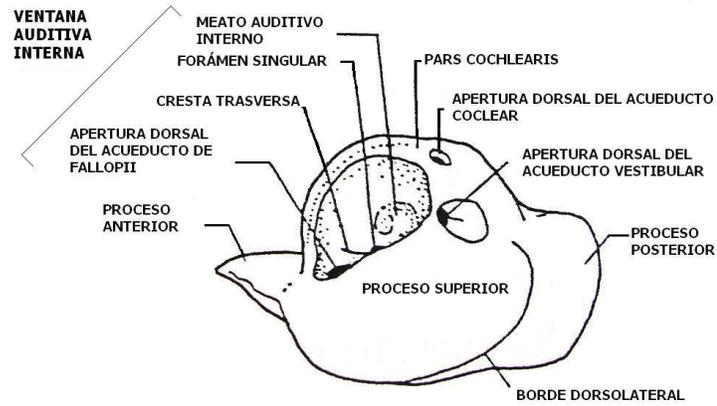
- Familia Physeteridae:
 - Género *Physeter*
 - *Physeter macrocephalus*
- Familia Kogiidae
 - Género *Kogia*
 - *Kogia breviceps*
 - *Kogia sima*

- **Superfamilia Platanistoidea:**
 - Familia Iniidae
 - Género *Inia*
 - *Inia geoffrensis*
 - Familia Lipotidae
 - Género *Lipotes*
 - ‡ *Lipotes vexillifer*
 - Familia Pontoporiidae
 - Género *Pontoporia*
 - *Pontoporia blainvillei*
 - Familia Platanistidae
 - Género *Platanista*
 - *Platanista gangetica.*
 - *Platanista minor*
 - Familia Ziphiidae
 - Género *Berardius*
 - *Berardius arnuxii*
 - *Berardius bairdii*
 - Subfamilia Hyperoodontidae
 - Género *Hyperoodon*

- *Hyperoodon ampullatus*
- *Hyperoodon planifrons*
- Género *Indopacetus*
 - *Indopacetus pacificus*
- Género *Mesoplodon*
 - *Mesoplodon bidens*
 - *Mesoplodon bowdoini*
 - *Mesoplodon carlhubbsi*
 - *Mesoplodon densirostris*
 - *Mesoplodon europaeus*
 - *Mesoplodon ginkgodens*
 - *Mesoplodon grayi*
 - *Mesoplodon hectori*
 - *Mesoplodon layardii*
 - *Mesoplodon mirus*
 - *Mesoplodon perrini*. (Descubierto por Dalebout *et al.* 2002, no está presente en la lista original de Rice)
 - *Mesoplodon peruvianus*
 - *Mesoplodon stejnegeri*
 - *Mesoplodon traversii*
- Género *Tasmacetus*
 - *Tasmacetus shepherdi*
- Género *Ziphius*
 - *Ziphius cavirostris*

‡ Extinto

ANEXO 2



Fotografías extraídas de Bianucci, 1996. The Odontoceti from Italian Pliocene. Systematics and phylogeny of Delphinidae.

Variables métricas(*):

A) Largo estándar del periótico, desde la punta del proceso anterior al posterior y del fin del proceso posterior, medido sobre la línea paralela con el borde cerebral. (13)

B) Grosor del Proceso Superior, a nivel de la apertura timpánica superior. (14)

C) Ancho del periótico a través de la porción coclear y el proceso superior, a nivel de la apertura timpánica superior. (15)

D) Distancia mínima entre el margen del *fundus* del meato anterior interno y la apertura del ducto endolinfático (acuoducto vestibular). (16)

E) Distancia mínima entre el margen del *fundus* del meato anterior interno y del acuoducto Coclear. (17)

F) Diámetro antero-posterior de la porción coclear. (19)

(*) Medidas adaptadas de Kasuya, 1973. Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone.

ANEXO 3

Métodos estadísticos usados en este estudio:

Análisis de Componentes Principales (ACP)

El análisis de componente principal (ACP) es una técnica estadística de análisis multivariado ampliamente utilizado para encontrar patrones de datos de alta dimensión. Esto se logra analizando la estructura de la varianza-covarianza de los datos analizados y a través de combinaciones lineales de los datos originales que permite expresar la información de tal forma que se acentúen las similitudes y diferencias en los datos de bajo estudio. La ventaja fundamental de ACP es que una vez que se han encontrado los patrones en los datos se puede seleccionar la información más importante reduciendo el número de dimensiones de los datos, sin que exista mucha pérdida de información. Con la finalidad de conocer la relación existente entre un grupo de variables puede ser de utilidad transformar las variables originales en un nuevo grupo de variables, no correlacionadas, llamadas componentes principales. (CP) Esas nuevas variables son combinaciones lineales de las variables originales y están ordenadas según su importancia, en forma decreciente, de tal manera que la primera componente principal cuenta con la mayor dispersión en los datos originales.

El ACP fue propuesto Karl Pearson y posteriormente fue desarrollado más detalladamente por Harold Hotelling en 1930. El ACP es equivalente a maximizar el contenido de información presente en una señal aleatoria cuando ésta tiene una distribución de probabilidad tipo Gaussiana (Arizpe *et al.*, 2007).

Los mejores resultados se obtienen cuando, las variables originales están altamente correlacionadas positiva o negativamente. Si este es el caso, entonces, las variables originales, estarán adecuadamente representadas por dos o tres componentes principales. En el caso contrario, si estas variables originales no están correlacionadas, el resultado no entrega absolutamente nada (Manly, 1986a).

Análisis de conglomerado (Clustering Jerárquico).

El método de análisis de conglomerado o clustering jerárquico, calcula las distancias de cada individuo respecto a otros individuos.

Los grupos inicialmente son formados mediante procesos de conglomeración o división. Mediante este conglomerado, todos los objetos (individuos) parten en grupos de a uno. Los grupos más cercanos son gradualmente combinados hasta que todos los individuos son integrados en un sólo grupo. Los individuos son asignados a un grupo, mientras más cercano se encuentre este, al centro de dicho grupo (Manly, 1986b).

Análisis de remuestreo con reemplazo (Bootstrap).

Esta metodología se conoce como prueba de aleatorización. La técnica conocida como bootstrap fue propuesta por Efron en 1979.

Es una técnica de remuestreo para encontrar intervalos de confianza en situaciones donde es imposible hallar analíticamente la distribución muestral del estimador (Correa, J, 2004).

ANEXO 4:

Planilla Cluster (3 variables, 3 PCA):

Nodo	Grupo 1	Grupo 2	Disímil	Objetos En el grupo
1	t.trunc1	tursiups	0	2
2	t.trunc2	tursiups	0	2
3	lss b1	lisso bo	0	2
4	lss b2	lisso bo	0	2
5	KEV a	lage o1	0.092	2
6	Stenell2	stene pl	0.112	2
7	kogia s2	stene st	0.146	2
8	Node 5	stene pl	0.177	3
9	1489a	1489b	0.183	2
10	Node 1	tursiups	0.198	3
11	lage 02	globic1	0.202	2
12	lage alb	stene ca	0.212	2
13	1118	stene ca	0.222	2
14	KEV b	Node 3	0.261	3
15	Node 6	Node 7	0.269	4
16	1117	stene gr	0.303	2
17	Node 10	Node 4	0.306	5
18	Node 11	Node 12	0.324	4
19	lage ac1	lage ac2	0.336	2
20	Node 13	Node 8	0.342	5
21	kogia b2	lage obs	0.358	2
22	Stenell1	Cephalo	0.377	2
23	Node 2	globic m	0.415	3
24	Node 20	Node 15	0.419	9
25	Node 18	tursiups	0.48	5
26	Node 14	Node 17	0.514	8
27	Node 16	stene gr	0.516	3
28	Node 25	Node 21	0.578	7
29	Node 22	kogia b1	0.601	3
30	Node 27	Node 24	0.646	12
31	Node 30	1132 ^a	0.719	13
32	Node 26	Node 28	0.777	15
33	Node 31	Node 29	0.789	16
34	Node 9	Lss.1134	0.85	3
35	Node 33	lage aus	0.973	17
36	Node 35	Node 32	0.992	32
37	globic2	globic m	1.228	2
38	1121	Pontop	1.656	2

39	Node 37	Node 23	1.656	5
40	Node 36	Node 38	2.064	34
41	Node 40	Node 39	2.477	39
42	Node 41	Node 34	3.264	42
43	Node 42	Node 19	3.513	44
44	Node 43	JCR 304	4.513	45
45	Node 44	lage alb	5.119	46