

VARIABILIDAD DE LA REGIÓN OCCIPITAL EN CETÁCEOS Y SU POSIBLE RELACIÓN CON FACTORES MEDIOAMBIENTALES

Nicolás Palanca Castán(1,2), Luz Calia Miramontes Sequeiros(1) y Antonio Palanca Soler(1)

(1)Laboratorio de Anatomía Animal, Facultad de Biología, Universidad de Vigo, España,

(2)Departmento de Neurociencia, Carl von Ossietzky University, School of Medicine and Health Sciences, Oldenburg, Alemania.

INTRODUCCIÓN

1. Adaptaciones de los Cetáceos a la vida acuática

Los delfines (Odontocetos) y las ballenas (Misticetos) son unos grupos fascinantes para los zoólogos debido a su particular historia evolutiva. Su transición de formas terrestres a otras completamente acuáticas requirió modificaciones extraordinarias en su forma corporal, músculos, huesos, órganos internos y fisiología. Los datos que tenemos sobre estos cambios son abundantes debido a los detallados estudios llevados a cabo tanto en Cetáceos actuales como en el relativamente rico registro fósil.

Entre los cambios físicos más llamativos se cuentan la adaptación de la estructura corporal a una configuración fusiforme, una gruesa cobertura de grasa alrededor del cuerpo, ojos relativamente pequeños y localizados a los lados de la cabeza, la desaparición de las estructuras auditivas externas y el cierre del canal auditivo. Las narinas, normalmente pares y situadas en posición anterior en otros mamíferos están localizadas dorsalmente en la cabeza y en muchas ocasiones quedan reducidas a un único orificio.

Los miembros anteriores, aplanados lateralmente, y el cuello están muy reducidos tanto en talla como en flexibilidad. La cola post anal presenta dos aletas caudales cuyo soporte, al igual que el de aleta dorsal presente en la mayoría de las especies, está constituido principalmente por tejido conectivo [1, 2, 3].

El esqueleto y el cráneo también presentan gran número de modificaciones [1, 4, 5, 6, 7] al igual que los órganos

internos, características que han hecho difícil la reconstrucción de su filogenia. La anatomía de las patas de las ballenas primitivas combinada con las evidencias moleculares existentes han confirmado que los Cetáceos deberían clasificarse junto a los Artiodáctilos [9-10-13-14] y que su pariente vivo más cercano eran los *Hippopotamidae* [11-12]. Dentro de los Cetáceos la separación entre Odontocetos y Misticetos parece haber tenido lugar cerca de la transición del Eoceno al Oligoceno [15].

2. El cerebro de los Cetáceos

La evolución del sistema nervioso central es menos conocida. Dicho sistema aporta mucha información a los investigadores debido a su papel de gestionar e integrar toda la información procedente del cuerpo y los sentidos en una respuesta eferente adecuada para la supervivencia del organismo. Así, la anatomía y el tamaño del cerebro y de sus diferentes partes funcionales reflejan los cambios y las adaptaciones al medio acuático.

Una de las características más importantes del cerebro de los Cetáceos es su tamaño. En este grupo se encuentra tanto el mayor tamaño cerebral absoluto (8 Kg en el cachalote) como el mayor tamaño relativo de todos los animales excluyendo al ser humano.

El coeficiente de encefalización (abreviado a EQ de "Encephalization Quotient") es una medida de cómo de grande es el cerebro de un animal determinado en comparación con animales de tamaño similar [16] y es generalmente alto entre los Odontocetos, estando en muchos casos alrededor de 4 ó 5, los valores más altos entre los animales excluyendo al ser humano (cuyo EQ es 7), y significativamente mayor que el de los grandes simios cuyo EQ se encuentra normalmente alrededor de 3 [20]. Los coeficientes de encefalización de Misticetos, sin embargo, están generalmente algo por debajo de 1 [19].

El agrandamiento del cerebro parece ser independiente de la adaptación a la vida acuática [17] ya que que el incremento del tamaño cerebral tuvo lugar millones de años después del regreso al agua por parte de los Cetáceos primitivos [22] y que muchas de sus características neurológicas como la expansión del volumen neocortical, no son compartidas por otros mamíferos acuáticos como Sirénidos o Pinnípedos ni por mamíferos terrestres con capacidad de ecolocalización.

Algunos autores como Marino [17] han sugerido que el incremento del tamaño cerebral está relacionado con otros factores como la complejidad social o un estilo de vida depredador. Sin embargo, otros consideran que el alto índice de encefalización está relacionado con la adaptación al estilo de vida acuático y proponen que el aumento de la masa encefálica es una adaptación destinada a producir grandes cantidades de calor metabólico en respuesta a bajas temperaturas del agua [23].

La corteza cerebral, una lámina de materia gris que forma la parte más exterior del cerebro en mamíferos, tiene en Cetáceos un tamaño parecido al de los simios [23, 24]. Su capa cortical es bastante fina pero está muy extendida y plegada, con índices de girificación (que expresan la relación entre superficie cortical y tamaño cerebral total) de 2.4 y 2.7 en *Tursiops truncatus* y *Delphinus delphis* respectivamente. El índice de girificación en humanos, en contraste, es de 1.75 [17, 24, 25].

El telencéfalo muestra una distribución muy inusual por la concentración de las áreas sensoriomotoras en su región rostral [17, 24, 26], dejando libre una gran extensión de tejido cortical que no está conectado directamente a partes del cuerpo u órganos sensoriales. Dicha parte de la corteza telencéfálica considerada corteza de integración de alto nivel podría dedicarse a procesos cognitivos superiores [17]. Un número elevado de neuronas de von Economo es considerado por ciertos autores como un caso de evolución paralela con humanos [18].

Las áreas corticales visual y auditiva son contiguas [27] lo que podría indicar que la ecolocalización puede actuar como una forma de mejorar la capacidad visual. Consecuencia lógica de la ecolocalización es el gran desarrollo del sistema auditivo que, debido al agrandamiento de estructuras del mesencéfalo, tales como el núcleo coclear ventral, los cuerpos trapezoides, el lemnisco lateral y los colículos inferiores, es el responsable del gran tamaño de esta parte del cerebro [21,34]

Otra característica importante de la estructura cerebral de los Odontocetos es la pérdida del sistema olfativo [21,28] acompañada de una reducción de la mayor parte del sistema límbico [29,30]. Este sistema es un conjunto de estructuras (hipocampo, fórnix, cuerpos mamilares y amígdala) situadas

en el borde interior de la corteza cuyas funciones principales son la memoria y las reacciones emocionales transferidas según algunos autores a la porción cortical [21,32,33].

Por último, ya que es un caso especial que pretendemos tratar en este estudio, vamos a referirnos al rombencéfalo de los Cetáceos, que incluye cerebelo, pons, médula oblongada y tronco cerebral.

El tamaño del cerebelo en Cetáceos alcanza un 15% del tamaño total del cerebro, un tamaño relativo mucho mayor que el encontrado en otros mamíferos. Por otro lado, el tamaño cerebelar medio de un delfín es 49,5% mayor que en humanos. El pons también parece estar notablemente agrandado, así como el núcleo elíptico de la médula oblongada [21, 31, 36]. La función de estas estructuras agrandadas permanece abierta a la especulación, aunque existen evidencias de que el cerebelo participa en otros procesos además del control motor, con el que se le asocia tradicionalmente; algunos ejemplos son cognición y lenguaje en humanos [37,38], memoria [39,40] y proceso sensorial [41,42].

Otros estudios también sugieren que el cerebelo podría actuar como un ordenador de seguimiento que trata los datos espaciales procedentes de los sentidos sobre la posición y movimiento tanto de los animales como de otros objetos en su entorno con el propósito de mantener al animal consciente de sus alrededores, teniendo un importante papel en la navegación [41,42].

Además, hay evidencias procedentes de estudios en murciélagos que indican que su cerebelo puede estar implicado en la interpretación de las señales acústicas del biosonar, posee neuronas con sensibilidad para distintas frecuencias y está implicado en la determinación de la localización espacial del sonido [43,44].

Por último, algunas estructuras cerebelares como los lóbulos paramedios y los paraflóculos muestran un desarrollo considerable en murciélagos y Cetáceos con capacidad de ecolocalización en comparación a los miembros sin capacidad de ecolocalización de ambos grupos [41, 45, 46] lo que ha llevado a algunos autores a proponer que estas estructuras rombencéfálicas podrían jugar un papel importante en la ecolocalización [34, 35, 41].

3. La Región occipital

La región occipital puede ser dividida según Mead and Fordyce [47] en cuatro huesos individuales: basioccipital, supraoccipital y exoccipitales derecho e izquierdo.

El hueso basioccipital es una osificación en la línea media de la porción posterior ventral del cráneo. No participa en la formación de los cóndilos occipitales pero puede for-

mar una pequeña parte del margen ventral del Foramen Magnum. Limita en la superficie posterolateral con los huesos exoccipitales, en la superficie anterolateral con los parietales y en ocasiones el aliesfenoide, y en la superficie anterior con el basiesfenoide.

Los exoccipitales forman parte de la pared posterolateral del cráneo. Son osificaciones pares que forman los cóndilos occipitales en sus aspectos mediales. Estos huesos se conocen también como los procesos laterales (partes laterales) de los occipitales. Limitan con los supraoccipitales dorsalmente, con los parietales anterolateralmente, con los escamosos anteriormente y con el basioccipital anteroventralmente.

El supraoccipital es uno de los tres huesos que rodean el Foramen Magnum y que forman la región occipital del cráneo. El supraoccipital es el más dorsal de los tres huesos occipitales, forma el borde dorsal del Foramen Magnum y parte del techo del cráneo.

Los huesos exoccipital y basioccipital son los principales responsables de la definición de los límites de la fosa caudal, la cavidad que contiene el cerebelo (Figura 1). Sin embargo, nuestras observaciones preliminares de cráneos de Cetáceos sugieren que los huesos exoccipitales muestran una mayor y más fácilmente mensurable variabilidad interespecífica, por lo cual decidimos centrar este estudio en ellos.

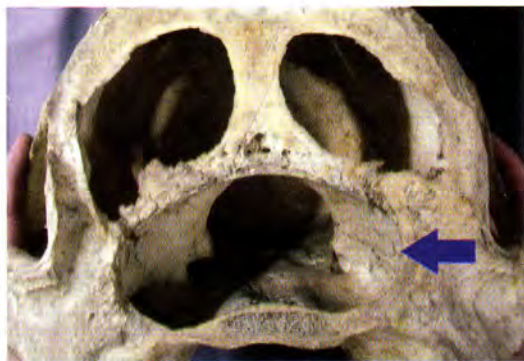


Figura 1. Vista posterior de un cráneo de *Tursiops truncatus* cortado. La flecha azul señala la fosa caudal, la cavidad que contiene el rombencéfalo. Fotografía tomada en el Museo Nacional de Historia Natural de París.

Debido a los métodos usados en este estudio ambos huesos serán en ocasiones considerados una estructura continua y serán denominados en conjunto "región exoccipital".

Consideramos que la región occipital tiene una gran importancia evolutiva para los Cetáceos por dos razones principales: Por un lado hay en Cetáceos un

notable aumento de tamaño de varias estructuras rombencéfalias que podrían estar relacionadas con la ecolocalización y la orientación espacial y, por otro, la región occipital tiene gran importancia debido a su papel en proveer de sangre al cerebro.

Hay que destacar que la ruta habitual vía arteria carótida en Cetáceos ha sufrido degeneración, por lo que la arteria meníngea espinal que entra en el cráneo a través del Foramen Magnum es prácticamente la única fuente de sangre para el cerebro [8, 48, 49, 50].

Como resultado de todo ello podemos afirmar que la región occipital contiene dos estructuras de gran importancia adaptativa (el rombencéfalo y el sistema de aprovisionamiento de sangre para el cerebro), lo cual justifica hacerla objeto de un estudio de variabilidad como el presente.

MÉTODOS

1. Especímenes

Los especímenes usados en este estudio pertenecen a la colección de mamíferos marinos del Laboratorio de Anatomía Comparada del Muséum National d'Histoire Naturelle, París (MNHN). Un total de 179 cráneos de 32 especies de Cetáceos fueron medidos por nosotros durante la visita realizada el mes de agosto de 2010. También se utilizaron los datos de estudios [51] de L.C. Miramontes Sequeiros (coautora de este trabajo) que incluyen 42 especímenes de *Delphinus delphis* y 421 especímenes de *Delphinus capensis* de la colección de mamíferos marinos del Museo de Historia Natural de Los Ángeles County (LACM). El número de referencia, sexo, localización y longitud corporal total fueron anotados junto con las medidas. La información sobre el hábitat, ecología y dieta de cada una de las especies fue obtenida de la literatura [52, 53].

2. Datos merísticos

En la región exoccipital fueron definidos cuatro puntos (Figura 2). Los dos primeros fueron denominados a y b, y corresponden a los puntos de los huesos exoccipitales izquierdo y derecho (respectivamente) donde la sutura parietosupraoccipital se junta con la cresta parietal (fontanelas mastoideas). La distancia entre estos dos puntos corresponde al ancho máximo de la región exoccipital.

Los dos puntos restantes se denominaron c y d, y corresponden a los puntos más externos (izquierda y derecha respectivamente) del diámetro transversal máximo del Foramen Magnum en vista posterior.

Usando un calibre digital con un error de 0,01 mm fueron tomadas por duplicado las siguientes distancias: (I) Distancia ab, anchura máxima de la región exoccipital; (II) Distancia ac (Li), anchura mínima del hueso exoccipital izquierdo; (III) Distancia db (Lr), anchura mínima del hueso exoccipital derecho; (IV) Distancia cd (W), anchura máxima del Foramen Magnum.

Estas medidas no necesitan ser tomadas en el mismo plano, ya que se refieren a distancias entre puntos concretos de la

superficie del cráneo y fueron elegidas porque la forma general del hueso occipital desde una perspectiva dorsal puede ser asimilada a una semielipse convertida en una elipse al extrapolar su otra mitad hacia el interior del cráneo (Figura 3).

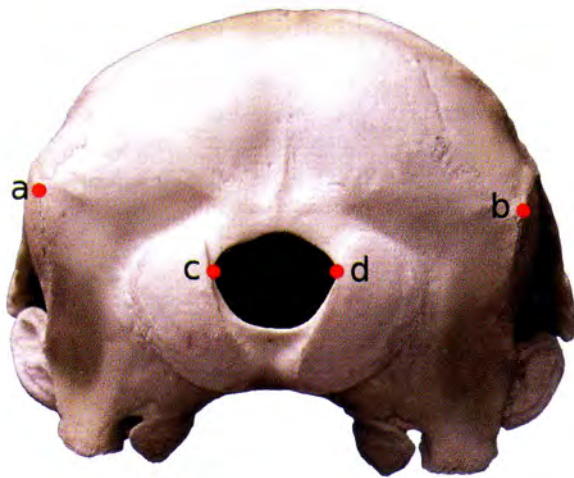


Figura 2. Vista posterior del cráneo de un espécimen de *Delphinus delphis* con los puntos de referencia usados en este estudio (a, b, c, y d). Fotografía tomada en el Museo Nacional de Historia Natural de París.



Figura 3. Vista dorsal de un cráneo de *Delphinus delphis* donde se muestra la elipse a la cual el perfil de la fosa caudal puede ser asimilada, así como los cuatro puntos (a, b, c y d) usados en nuestras mediciones. Fotografía tomada en el Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles (Los Angeles Country National History Museum).

El Foramen Magnum es atravesado por la médula espinal y las arterias meníngeas espinales, que son la principal fuente de sangre oxigenada para el cerebro de los Cetáceos [8, 48, 49, 50], por lo que no es arriesgado asumir como hipótesis preliminar que esta estructura tiene importancia evolutiva.

Por otro lado, los puntos correspondientes a la anchura máxima de la región exoccipital no sólo coinciden con la anatómicamente significativa sutura occipital-parietal sino que además, como muestran estudios del interior del cráneo [8], también están muy cerca de los puntos en los que las arterias meníngeas espinales se dividen en una serie de vasos menores que irrigan el cerebro.

Además, estos puntos, observados desde una vista posterior, están al mismo nivel del límite ventral del tentorio cerebelar, la estructura que separa el cerebelo y el bulbo raquídeo del resto del cerebro, siendo por tanto útil para realizar estimaciones del tamaño que estas estructuras blandas tenían cuando el animal estaba vivo.

3. Cálculos y variables derivadas

Una cónica puede ser definida por cuatro puntos (ABCD) que pertenecen al conjunto de cónicas que circunscriben todos los posibles cuadriláteros formados por dichos puntos. Estas cónicas quedan definidas por la ecuación Cartesiana de sus lados (Ecuación 1).

$$BA \cdot DC + \lambda BC \cdot AD = 0$$

Ecuación 1

De esta forma obtenemos una de las infinitas cónicas posibles para un valor dado de λ , entre las cuales las distancias entre los puntos pueden variar; sin embargo, una vez los cuatro puntos están fijados sólo hay una cónica posible para cada valor de λ . De esta forma, el cuadrilátero formado por los puntos ABCD representa una cónica degenerada.

La semielipse que se ajusta a la forma de la región exoccipital puede ser definida considerando por un lado la anchura máxima de la región exoccipital como el eje mayor de la elipse y por otro lado cuatro puntos a, b, c y d. Esta cónica puede usarse para realizar una estimación de la concavidad de la región exoccipital.

Las distancias entre estos puntos serán denominadas ab entre a y b (anchura máxima de la región exoccipital), Ll entre a y c (anchura mínima del hueso exoccipital izquierdo), Lr entre d y b (anchura mínima del hueso exoccipital derecho) y W (diámetro transversal del Foramen Magnum)

La dos variables derivadas usadas en este estudio corresponden al índice de Kalya (o índice K para abreviar) y Lambda (λ).

El índice K fue desarrollado por nosotros [51] y se define como el porcentaje de la suma de las anchuras de los huesos exoccipitales derecho e izquierdo y el diámetro transversal del Foramen Magnum dividida entre la anchura máxima del hueso occipital y multiplicada por cien para hacer más fácil la visualización del resultado (Ecuación 2).

$$\text{Índice K} = [L_{\text{right}} + L_{\text{left}} + W/ab] \times 100 \quad \text{Ecuación 2}$$

Por otro lado, λ puede ser hallada partiendo de la Ecuación 1, dando lugar a la Ecuación 3:

$$-\lambda = W \times ab / L_l \times L_r \quad \text{Ecuación 3}$$

Estas dos variables definen la forma y dimensiones de la región exoccipital y, por extensión, de la fosa caudal. La varianza en los valores del índice K representa la variación en la concavidad de la región exoccipital, mientras que λ está correlacionado con la relación de W (diámetro transversal del Foramen Magnum) y ab para un valor dado del índice K.

El índice K está positivamente correlacionado con la curvatura de la región exoccipital al nivel del Foramen Magnum observada desde una vista dorsal.

Por tanto, si tomamos dos cráneos del mismo tamaño y con el mismo tamaño relativo del Foramen Magnum (re-

presentado por Lambda), aquel con el mayor valor de índice K tendrá una mayor capacidad de la fosa caudal.

Por otro lado, con el mismo tamaño craneal y curvatura de la región exoccipital, el tamaño del Foramen Magnum también influye en la capacidad total de la fosa caudal, ya que es una línea secante al perfil de la región exoccipital.

Lambda muestra una correlación negativa con la anchura relativa del Foramen Magnum y por tanto está positivamente correlacionada con la profundidad de la fosa caudal.

Esto quiere decir que a valores de tamaño de cráneo e índice K similares, un mayor valor de λ indica una mayor capacidad de la fosa caudal. Es necesario resaltar el hecho de que el uso de λ es más preciso que el simple cálculo de la relación entre la anchura máxima del hueso occipital y la anchura máxima del Foramen Magnum, ya que λ tiene en cuenta la asimetría, un fenómeno muy común entre los Cetáceos (Figura 4).

4. Proceso de datos

Fue calculado, en primer lugar, el error de medida así como los valores del índice K y Lambda para cada espécimen. Después de esto se realizó un análisis discriminante para todos los especímenes. Estos valores fueron usados para construir un árbol mediante un análisis jerárquico de conglomerados para comprobar si las diferencias en la anatomía craneal estaban relacionadas con la distancia filogenética.

También se realizó un análisis discriminante para evaluar la posible existencia de correlaciones entre el tipo de presa consumido por cada especie y las variables de estudio. El análisis de la dieta se hizo tomando en cuenta la fracción de invertebrados bentónicos (BI) zooplancton grande (LZ) calamares pequeños (SS), calamares grandes (LS) peces pelágicos pequeños (SP), peces mesopelágicos (MP) peces misceláneos (MF) y vertebrados superiores (HV) en nuestras especies de estudio. Los datos fueron tomados de un estudio de contenidos estomacales realizado por Pauly et al. [53].

Con el fin de llevar a cabo un análisis en profundidad de las variables ecológicas, los datos geográficos y de hábitat obtenidos de la literatura fueron usados como variables de agrupación.

Tres grupos de categorías fueron definidos:

- (I) Latitud, que incluye las siguientes categorías: 1-Ecuatorial; 2-Tropical; 3-Subtropical; 4-Templado; 5-Polar y 6-Subpolar.

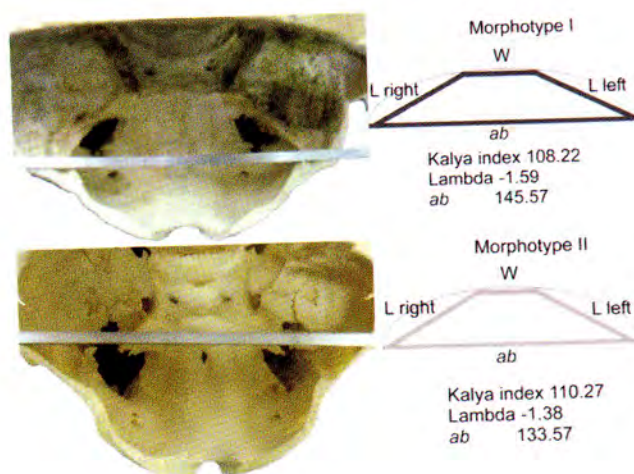


Figura 4. Vista dorsal de dos cráneos cortados de *Delphinus delphis* (arriba) y *Stenella attenuata* (abajo). El calibre está situado en la línea imaginaria que une los puntos a y b. Nótese la mayor curvatura occipital de *Stenella attenuata* (índice K = 113,65) con respecto a *Delphinus delphis* (índice K = 109,66).

(III) Visibilidad. Este grupo de categorías fue creado para comprobar la hipótesis que relaciona la estructura del rombencéfalo con el uso del biosonar. Si este fuera el caso, sería de esperar la existencia de un patrón de variabilidad en la región exoccipital relacionado con la visibilidad ambiental debido a distintos grados de dependencia de la ecolocalización por parte de los animales. Este grupo incluye las siguientes categorías: 1-Río, es necesario destacar que los Cetáceos de río como los pertenecientes a las especies estudiadas habitan las partes más bajas de ríos especialmente grandes, como el Amazonas o el Ganges. Este tipo de ambientes presentan una visibilidad muy baja debido a la gran cantidad de sedimentos flotantes; 2-Manglar/Estuario, estos ambientes presentan características similares a los descritos arriba, con gran cantidad de sedimentos en suspensión y visibilidad reducida; 3-Costa/Plataforma continental, un ambiente con muy buena visibilidad. Fue separado de la categoría "Epipelágico" (ver debajo) pese a que comparten profundidades y niveles de visibilidad similares debido a las diferencias potenciales entre estilos de vida en la plataforma

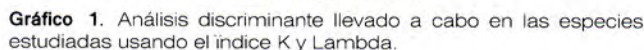
Dentro de cada uno de estos grupos cada una de las especies podría pertenecer a cualquier número de categorías, dependiendo de su nivel de especialización.

El valor del vector de conexión entre cada una de las especies y sus respectivas categorías fue calculado hallando el valor absoluto de la diferencia entre el valor medio de la especie y la de la categoría para cada una de las variables usadas.

El gráfico 1 muestra los resultados del análisis discriminante llevado a cabo en las especies del estudio. El valor de la Lambda de Wilks es 0,316 para las funciones 1 a 2 y 0,582 para la función 2. La significancia es de 0,0001 en ambos casos. Las funciones 1 y 2 muestran una correlación de 0,962 y 0,981 con el índice K y Lambda respectivamente.

Al analizar la dieta encontramos que las proporciones de invertebrados bentónicos y calamares de todos los tamaños en la dieta era el factor más influyente a la hora de separar las distintas especies, una posible consecuencia de las distintas disponibilidades de los diversos tipos de presas en hábitats diferentes. Sin embargo, no encontramos ninguna correlación entre la dieta y nuestras variables de estudio.

El dendrograma creado a partir de nuestros datos descarta la filogenia como el factor responsable de la variabili-



dad al compararlo con la filogenia actual de Cetáceos, ya que agrupa juntas especies como *Kogia breviceps* y *Balaenoptera sp.* que pertenecen a subórdenes distintos. Si la filogenia fuese un factor determinante en la variabilidad de nuestras variables de estudio se esperaría un gran parecido entre el dendrograma creado en base a la similitud de la morfología occipital y el árbol filogenético.

El nivel general de encefalización tampoco parece guardar correlación con nuestras variables, dado que, por ejemplo *Platanista gangetica*, considerado uno de los Cetáceos menos encefalizados con un EQ de 1,55 tiene sin embargo uno de los mayores valores de curvatura del hueso occipital junto con *Steno bredanensis*, el cual se considera uno de los Cetáceos más encefalizados con un impresionante EQ de 4,95 [17].

Una vez los factores arriba mencionados han sido descartados las únicas variables que nos quedan por considerar como influencias clave en la variabilidad de la región exoccipital y de las estructuras rombencefálicas son las medioambientales.

Al observar los diferentes grupos de categorías usados en el estudio podemos distinguir un patrón en el grupo de categorías "Visibilidad"; los valores del índice K son mayores en ríos y estuarios, seguidos por valores intermedios en hábitats meso y batipelágicos y valores bajos en hábitats epipelágicos y en la plataforma continental (Tabla 1). Los valores del índice K en los otros grupos de categorías estudiados no sólo no siguen un patrón definido, sino que además tienen valores relativamente uniformes.

Esto nos sugiere que los grupos de especies de Cetáceos que comparten un determinado hábitat poseen una curvatura de la región exoccipital significativamente distinta de la de otros grupos parecidos. Este es un hecho sorprendente, que impulsa a buscar una explicación.

	Suma de cuadrados	g.l.	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	265,31	5	53,064	2,42	0,04
Intra-grupos	1705,34	78	21,863		
Total	1970,66	83			

Tabla 1. Resultados del ANOVA llevado a cabo en el grupo de categorías "Visibilidad" usando los valores del índice K

Como se explicó en la introducción, los Cetáceos tienen, en general, un rombencéfalo particularmente bien desarrollado, incluyendo tanto el cerebelo como otras estructuras tales como el pons, el núcleo elíptico y la médula oblongada [21, 31 35, 36]. Varios estudios han propuesto que el cerebelo juega un importante papel en el procesamiento de los datos espaciales auditivos aferentes que resultan de las señales de ecolocalización [34, 35, 41]. Esto ya se ha observado varias veces en murciélagos que ecolocalizan [43, 44, 46].

También hay observaciones que sugieren que el pons, que constituye una parte importante del rombencéfalo, participa en la percepción espacial de sonidos, siendo el principal conducto para la transmisión de datos acústicos desde estructuras como la corteza acústica o los colículos inferiores hasta el cerebelo.

Se ha observado, además, que hay una conservación de la información espacial entre la corteza acústica y el pons, lo cual sugiere que la información acústica que fluye hacia el cerebelo vía pons podría ser usada para estimar la localización de la fuente de sonido y las características espaciales de los componentes acústicos de los alrededores del animal [54].

Esta hipótesis es reforzada por el hecho de que las neuronas de la materia gris pontina de murciélagos que ecolocalizan responden a los espectros de frecuencia específicos usados en las llamadas de ecolocalización y parecen tener una función importante como transmisoras de información del biosonar al cerebelo [55].

Con todos estos datos, y teniendo en cuenta el Principio de Masa Apropiaada, que indica la existencia de una correlación entre la cantidad de información manejada por un sistema neuronal y el tamaño de dicho sistema [16] podría sugerirse que el aumento de tamaño del rombencéfalo en Cetáceos podría ser una consecuencia de su importancia a la hora de manejar los datos del biosonar.

Además, si fuese acertada la hipótesis del posible papel del cerebelo como un "ordenador de rastreo" que ha sido propuesto en algunos estudios [41,42] el rombencéfalo de Cetáceos necesitaría procesar una gran cantidad de información, lo cual sería una justificación adicional para su gran tamaño.

Dentro del contexto de los hechos mencionados anteriormente, nuestros datos parecen sugerir una sutil consecuencia del papel del rombencéfalo en el procesamiento de señales de biosonar y del Principio de Masa Apropiaada.

Si el estilo de vida de una especie determinada crea la necesidad de un biosonar más eficiente y preciso es de esperar que exista un incremento de tamaño en las estructuras cerebrales relacionadas con la ecolocalización debido al

aumento de la cantidad de información espacial que debe ser manejada.

El mayor tamaño del rombencéfalo y sus sistemas de apoyo y mantenimiento, como las meninges y los elementos vasculares, provocaría que el contenedor de todas esas estructuras (es decir, la región occipital) se curvase hacia el exterior al expandirse para poder albergarlas.

Una de las posibles causas para la necesidad de una mejor capacidad de ecolocalización podría ser la falta de estímulos visuales. Como se ha mencionado previamente, parece existir un solapamiento entre las señales visuales y del biosonar en delfines [27], por tanto sería posible que una escasez o falta total de luz resultase en una mayor dependencia de la ecolocalización por parte del animal para cazar y orientarse.

Este parece ser el caso de nuestros datos, ya que la mayor curvatura del cráneo (representada por el índice K) corresponde a animales que cazan en ríos, estuarios y zonas batipelágicas (abisales) donde, ya sea por la cantidad de sedimentos o la oscuridad total, los ojos son prácticamente inservibles, hasta el punto en que la especie con mayor valor de curvatura, el delfín del Ganges (*Platanista gangetica*) tiene los ojos atrofiados.

Los valores medios, a su vez, corresponden a animales que cazan en zonas mesopelágicas, donde la luz es escasa, y los valores más bajos corresponden a las especies que viven en hábitats costeros o epipelágicos y tienen la posibilidad de usar tanto la visión como la ecolocalización.

Estos resultados son interesantes, ya que proveen más apoyo a la hipótesis de que el cerebelo tiene una función importante en la ecolocalización y percepción espacial [41, 46].

En cuanto al resto de los grupos de categorías, podemos encontrar una segunda tendencia, aunque mucho menos significativa, en los resultados para la variable Lambda. Sus valores decrecen a medida que la latitud aumenta. La tendencia no se repite en las categorías de océanos, por lo que es probable que el factor responsable sea la temperatura. Los menores valores de Lambda aparecen en ambientes árticos y subárticos.

Los hábitats templados muestran valores mayores, y los valores más altos corresponden a los ambientes ecuatorial, tropical y subtropical. No hay una explicación sólida para este patrón, pero abre nuevas e interesantes posibilidades para futuras investigaciones.

Una hipótesis de trabajo para la razón de estos resultados podría estar relacionada con la termorregulación. Lambda está correlacionada con la anchura relativa del Foramen Magnum, a través del cual entran los vasos que componen la rete mirabile espinal, que proveen de sangre al cerebro [8, 47, 48, 49, 54].

Esta rete mirabile está formada por un gran número de vasos sanguíneos con una organización parecida a una red. Un Foramen Magnum reducido podría tener el propósito de juntar los vasos sanguíneos en un grupo más compacto, lo cual reduciría su superficie total.

Esto facilitaría el transporte de sangre caliente al cerebro en ambientes muy fríos aunque la temperatura de las zonas periféricas del cuerpo cayese por debajo del mínimo óptimo, ya que la superficie reducida disminuiría la pérdida de calor hacia el resto del cuerpo.

Si esta hipótesis fuese cierta, seguramente esta adaptación no sería individual, sino parte de una serie de modificaciones menores que permitirían a estos animales sobrevivir en aguas tan frías como las de los océanos Ártico y Antártico. Sin embargo esto es por ahora mera especulación, y para convertirla en una hipótesis válida deberían llevarse a cabo más estudios sobre la termorregulación de los Cetáceos que viven en zonas extremadamente frías. El bajo número de especímenes de algunas de las especies estudiadas, algunas de las cuales cuentan con sólo un individuo para representarlas en este estudio, podría limitar la significancia de estos resultados.

Tenemos confianza en la precisión de nuestras variables, y los valores de aquellas especies con bajo número de especímenes se ajustan bien a las tendencias marcadas por las especies con grandes números. Sin embargo, será una prioridad en futuros trabajos el visitar más museos y recoger datos de especies con pocos especímenes examinados en este estudio.

En conclusión, este estudio muestra la capacidad de los métodos anatómicos para crear conjuntos de datos útiles que, junto con estudios de otras disciplinas, pueden ser usados para inferir no sólo la naturaleza, sino también la extensión e intensidad de determinadas adaptaciones.

Esto es especialmente útil en el contexto de la paleontología, un ámbito en el cual los datos fisiológicos y genéticos son muy escasos o totalmente inexistentes. Las comparaciones anatómicas entre especímenes fósiles y especímenes de museos pertenecientes a especies actuales usando métodos precisos como el de este estudio podrían probablemente revelarnos datos útiles sobre el proceso evolutivo de estos animales.

Si este tipo de estudios fueran más comunes, el valor de las colecciones anatómicas de los museos aumentaría; esto es importante porque debido a la percepción de los estudios anatómicos como anticuados estas colecciones se usan muy poco, y no son reconocidas como una fuente de información de gran importancia.

Pensamos que el estudio de la variedad de los caracteres morfológicos como consecuencia de la adaptación al medio ambiente podría ser una herramienta esencial y un complemento

para muchos científicos en estudios multidisciplinarios debido a su bajo coste y alta capacidad de obtener datos biológica y estadísticamente significativos.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- 1- Fordyce, R. E. & Barnes, L. G. 1994. The evolutionary history of whales and dolphins. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 22:419-455.
- 2- Rice, D.W. 1984. Cetaceans. In: *Orders and Families of Recent Mammals of the World*, (Eds. S. Anderson, J. K. nox-Jones), New York, Wiley, pp. 447-90.
- 3- Evans, P.G.H. 1987. The natural history of whales and dolphins. London, Helm.
- 4- Kellogg, A.R. 1928. History of whales-their adaptation to life in the water. *Q. Rev. Biol.* 3: 29-76, 1 74-208.
- 5- Fraser, F.C. & Purves, P.E. 1960. Hearing in cetaceans: evolution of the accessory air sacs and the structure of the outer and middle ear in recent cetaceans. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Zool. 7:1-140.
- 6- Barnes, L.G. 1990. The fossil record and evolutionary relationships of the genus *Tursiops*. In: *The Bottlenose Dolphin*, (Eds. S. Leatherwood, R.R. Reeves), San Diego, Academic Press, pp. 3-26.
- 7- McLeod, S.A., Brownell, R. L. Jr, Barnes, L.G. 1989. The classification of cetaceans: are all whales related? Fifth Int. Theriol. Congr., Abs. Pap. & Posters, Rome, Italy I: 490.
- 8- Morgane, P. & Jacobs, M. 1972. Comparative anatomy of the cetacean nervous system. In: *Functional Anatomy of Marine Mammals*, Vol. I, (Ed. R. J. Harrison), Academic Press, London and New York.
- 9- Milinkovitch, M., Orti, G., Meyer, A. 1993. Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Nature* 361:346-348.
- 10- Montgelard, C., Catzeflis, F. M., Douzery, E. 1997. Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S RNA mitochondrial sequences. *Mol. Biol. Evol.* 14:550-559.
- 11- Irwin, D & Arnason, U. 1994. Cytochrome b gene of marine mammals: Phylogeny and evolution. *J. Mammal. Evol.* 2:37-55.
- 12- Nikaido, M., Rooney, A. P., Okado, N. 1999. Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: Hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96:10261-10266.
- 13- Gingerich, P.D., Haq, M.U., Zalmout, I.S., Khan, I.H., Malakani, M.S. 2001. Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene. *Protocetidae* from Pakistan. *Science* 293:2239-2242.
- 14- 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.
- 15- Fordyce, R.E. 2002. Neoceti. In: *Encyclopedia of marine mammals*, (Eds. W.F. Perrin, B. Würsig, J.G.M. Thewissen), San Diego, Academic Press, pp. 787-791.
- 16- Jerison, H.J. 1973. Evolution of the brain and intelligence. New York, Academic Press.
- 17- Marino, L. 2007. Cetacean brains: How aquatic are they? *Anat. Rec.* 290(6): 694-700.
- 18- Hof, P.R., Van der Gucht, E. 2006. Structure of the cerebral cortex of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae* (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae). *Anat. Rec.* 290(1):1-31.
- 19- Marino, L. 2002. Brain size evolution. In: *Encyclopedia of marine mammals*, (Eds. Perrin, F.A., Würsig, B., Thewissen, H.), San Diego, Academic Press, pp. 158-162.
- 20- Marino, L. 1998. A comparison of encephalization between odontocete cetaceans and anthropoid primates. *Brain Behav. Evol.* 51:230-238.
- 21- Oelschläger, H.A., Oelschläger, J.S. 2002. Brains. In: *Encyclopedia of marine mammals*, (Eds. Perrin, F.A., Würsig, B., Thewissen, H.), San Diego, Academic Press, pp. 133-158.
- 22- Marino, L., McShea, D., Uhen, M.D. 2004. The origin and evolution of large brains in toothed whales. *Anat. Rec.* 281:1247-1255.
- 23- Manger, P. 2006. An examination of cetacean brain structure with a novel hypothesis correlating thermogenesis to the evolution of a big brain. *Biol. Rev.* 81:293-338.
- 24- Oelschläger, H.H. 2008. The dolphin brain: a challenge for synthetic neurobiology. *Brain Res. Bull.* 75(2-4):450-9.
- 25- Ridgway, S.H., Brownson, R.H. 1984. Relative brain sizes and cortical surface areas in odontocetes. *Acta Zool. Fenn.* 172:149-152.
- 26- Ladygina, T.F., Mass, A.M., Supin, A.I. 1978. Multiple sensory projections in the dolphin cerebral cortex. *Zh. Vyssh. Nerv. Deiat. Im. I. P. Pavlova* 28:1047-1054.
- 27- Pack, A.A., Herman, L.M. 1995. Sensory integration in the bottlenose dolphin: immediate recognition of complex shapes across the senses of echolocation and vision. *J. Acoust. Soc. Am.* 98:722-723.
- 28- Oelschläger, H.A., Buhl, E.H. 1985. Development and rudimentation of the peripheral olfactory system in the harbor porpoise, *Phocoena phocoena* (Mammalia: Cetacea). *J. Morphol.* 184:351-360.
- 29- Jacobs, M.S., McFarland, W.L., Morgane, P.J. 1979. The anatomy of the brain of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). Rhinic lobe (rhinencephalon): the archicortex. *Brain Res. Bull.* 4:1-108.
- 30- Morgane, P.J., Jacobs, M.S., McFarland, W.L. 1980. The anatomy of

- the brain of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). Surface configurations of the telencephalon of the bottlenose dolphin with comparative anatomical observations in four other cetacean species. *Brain Res. Bull.* 5:1-107.
- 31- Schwerdtfeger, W.K., Oelschlager, H.A., Stephan, H. 1984. Quantitative neuroanatomy of the brain of the La Plata dolphin, *Pontoporia blainvillei*. *Anat. Embryol. (Berl)* 170:11-19.
 - 32- Marino, L., Pabst, D.A., McLellan, W.A., Sudheimer, K., Johnson, J.I. 2003. Magnetic resonance images of the brain of a dwarf sperm whale (*Kogia simus*). *J. Anat.* 204:57-76.
 - 33- Marino, L., Sherwood, C.C., Tang, C.Y., Delman, B.N., Naidich, T.P., Johnson, J.I., Hof, P.R. 2004. Neuroanatomy of the killer whale (*Orcinus orca*) from magnetic resonance imaging. *Anat. Rec.* 281:1256-1263.
 - 34- Ridgway, S.H. 2000. The auditory central nervous system of dolphins. In: *Hearing in whales and dolphins*, (Eds. W. Au, A., Popper, R., Fay), New York, Springer Verlag, pp. 273-293.
 - 35- Marino, L., Rilling, J.K., Lin, S.K., Ridgway, S.H. 2000. Relative volume of the cerebellum in dolphins and comparison with anthropoid primates. *Brain Behav. Evol.* 56(4):204-11.
 - 36- Jansen, J., Jansen, J.K.S. 1969. The nervous system of cetacean. In: *The Biology of Marine Mammals*, (Ed. H.T. Andersen), Academic Press, New York, pp. 176-252.
 - 37- Leiner, H.C., Leiner, A.L., Dow, R.S. 1993. Cognitive and language functions of the human cerebellum. *Trends Neurosci.* 16(11):444-447.
 - 38- Timmann, D., and Daum, I. 2007. Cerebellar contributions to cognitive functions: A progress report after two decades of research. *The Cerebellum* 6(3):159-162.
 - 39- Desmond, J.E., Gabrieli, J.D., Wagner, A.D., Ginier, B.L., Glover, G.H. 1997. Lobular patterns of cerebellar activation in verbal working-memory and finger-tapping tasks as revealed by functional MRI. *J. Neurosci.* 17(24):9675-9685.
 - 40- Andreasen, N.C., O'Leary, D.S., Paradiso, S., Cizadlo, T., Arndt, S., Watkins, G.L., Ponto, L.L., Hichwa, R.D. 1999. The cerebellum plays a role in conscious episodic memory retrieval. *Hum. Brain Mapp.* 8(4):226-234.
 - 41- Paulin, M. G. 1993. The role of the cerebellum in motor control and perception. *Brain Behav. Evol.* 41:39-50.
 - 42- Paulin, M.G. 2002. A model of the role of the cerebellum in tracking and controlling movements. *Hum. Mov. Sci.* 12(1-2):5-16.
 - 43- Kamada, T., and Jen, P.H. 1990. Auditory response properties and directional sensitivity of cerebellar neurons of the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. *Brain res.* 528(1):123-129.
 - 44- Horikawa, J., and Suga, N. Biosonar signals and cerebellar auditory neurons of the mustached bat. *J. Neurophysiol.* 55(6):1247-1267.
 - 45- Ridgway, S.H. 1990. The central nervous system of the bottlenose dolphin. In: *The Bottlenose Dolphin*, (Eds. S. Leatherwood and R.R. Reeves), Academic Press, pp. 69-97.
 - 46- Henson, O.W. 1970. The central nervous system. In: *Biology of Bats vol. II*, (Ed. Wimsatt, W.A.), New York, Academic Press, pp. 57-152.
 - 47- Mead, J.G., and R.E. Fordyce. 2009. *The Therian Skull: A Lexicon with Emphasis on the Odontocetes*. *Smithsonian Contrib. Zool.* 627:1-248.
 - 48- Breschet, M.G. 1836. *Histoire anatomique et physiologique d'un organe de nature vasculaire decouvert dans les cetaces; suite de quelques considerations sue la repiration de ces animaux et des amphibies*. In: *Gazette Medicale de Paris vol. IV*. Brechet, Paris, pp. 38-82.
 - 49- Wilson, H.S. 1879. The rete mirabile of the narwhal. *J. Anat. Physiol.* 14:377-398.
 - 50- Galliano, R.E., Morgane, P.J., McFarland, W.L., Nagel, E.L., Catherman, R.L. 1966. The anatomy of the cervicothoracic arterial system in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) with a surgical approach suitable for guided angiography. *Anat. Rec.* 155:325-337.
 - 51- Miramontes-Sequeiros, L.C., Palanca-Castán, N., Palanca-Soler, A. 2010. Development of a new anatomic tool for the study of the occipital region in *Delphinus delphis*. *Mar. Mamm. Sci.* 26(4):982-989.
 - 52- Smith, B.D. & Braulik, G.T. 2008. *Platanista gangetica*. In: *IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
 - 53- Pauly, D., Trites, A.W., Capuli, E., Christensen, V. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES J. Mar. Sci.* 55:467-481.
 - 54- Perales, M., Winer, J.A., Prieto, J.J. 2006. Focal projections of cat auditory cortex to the pontine nuclei. *J. Comp. Neurol.* 497:959-980.
 - 55- Schuller, G., Covey, E., Casseday, J.J. 1991. Auditory pontine grey: connections and response properties in the horseshoe bat. *Eur. J. Neurosci.* 3(7):648-662.



INVESTIGACION

CULTURA CIENCIA Y TECNOLOGIA

VOLUMEN 6
Nº 12
2014

MEDICINA FISICA.FARMACOLOGIA BIOLOGIA.PSIQUIATRIA.BIOLOGIAMARINA.EMPRESA.DERECHO ECONOMIA.BELLASARTES