

Variabilidad de la región occipital en Cetáceos y su posible relación con factores medioambientales



Tesis de licenciatura por Nicolás Palanca Castán
Laboratorio de Anatomía Animal
Departamento de Ecología y Biología Animal
Facultad de Biología, Universidad de Vigo
Febrero del 2011

Variabilidad de la región occipital en Cetáceos y su posible relación con factores medioambientales

Tesis de licenciatura por Nicolás Palanca Castán

Febrero de 2011

Fotografía de portada: Ejemplar de *Platanista gangética* expuesto en el Museo Nacional de Historia Natural de París.

La directora de esta Tesis de Licenciatura Dra. Luz Calia Miramontes Sequeiros, miembro del Laboratorio de Anatomía Animal, Departamento de Ecología y Biología Animal, de la Universidad de Vigo, y actuando como ponente el Prof. Dr. Manuel Aira Vieira, del mismo Dpto.,

INFORMAN

Que la presente Tesis de Licenciatura titulada “**Variabilidad de la región occipital en Cetáceos y su posible relación con factores medioambientales**” ha sido realizada por Nicolás Palanca Castán en este departamento y que cumple las condiciones exigidas para su presentación, que se autoriza.

Para que así conste, firmamos el presente informe, en Vigo a 18 de Febrero del 2011.

Fdo. Dra. Luz Calia
Miramontes Sequeiros

Fdo. Dr. Manuel Aira
Vieira

VºBº Mª Jesús Igelsias Briones
Directora del Departamento
de Ecología e Bioloxía Animal

Contenido versión castellano

Introducción.....	7
<i>Prólogo.....</i>	<i>7</i>
<i>Adaptaciones a la vida acuática</i>	<i>9</i>
<i>Historia evolutiva</i>	<i>16</i>
<i>Ancestros notables.....</i>	<i>18</i>
<i>El cerebro de los Cetáceos</i>	<i>23</i>
<i>Región occipital.....</i>	<i>33</i>
<i>Introducción al proyecto</i>	<i>35</i>
 Métodos	 39
<i>Especímenes</i>	<i>39</i>
<i>Medidas</i>	<i>41</i>
<i>Cálculos y variables derivadas</i>	<i>45</i>
 Resultados	 55
 Discusión	 65
 Conclusiones	 75
 Bibliografía.....	 77

Las láminas se encuentran en el centro del libro, después de la bibliografía.

Introducción

Prólogo

Este es un trabajo sobre la variabilidad natural de la región occipital en los Cetáceos, especialmente Odontoceti, así como su posible relación con ciertas variaciones de las estructuras rombencefálicas que contiene y con diversos factores medioambientales. Sin embargo, con el fin de poner en contexto el tema de estudio la primera parte de este trabajo introducirá los rasgos que separan los Cetáceos de otros mamíferos, incluyendo las adaptaciones más importantes que estos animales han adoptado para la vida acuática. Una parte sustancial de esta introducción estará dedicada al cerebro de los Cetáceos debido tanto a sus interesantes adaptaciones, algunas de las cuales podrían no estar relacionadas con la transición a la vida acuática, como a su relevancia para el tema de este estudio.

La región occipital del cráneo de los Cetáceos será descrita en detalle, ya que es el principal objeto de estudio de este trabajo. Se le prestará especial atención al cerebelo y otras estructuras rombencefálicas, ya que las adaptaciones

que afectan a dichas estructuras son de gran importancia para la hipótesis de este trabajo: que la región occipital de los Cetáceos, debido a su gran importancia adaptativa, muestra una clara variabilidad interespecífica debido a factores como las relaciones filogenéticas, variables medioambientales, tipo de vida y comportamiento, dando lugar a distintos morfotipos que pueden ser identificados a través del estudio de la morfología del occipital.

Adaptaciones a la vida acuática

Los delfines y las ballenas son un grupo fascinante para los zoólogos debido a su extraordinaria 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 y la total pérdida de pelo excepto por unas pocas vibrisas, 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 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 y el cuello están muy reducidos tanto en talla como en flexibilidad, estando los

primeros aplanados lateralmente. La cola post anal presenta una compresión lateral similar, con 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]:

A.-El rostro es característicamente largo debido a la elongación de las premaxilas y las maxilas; los músculos asociados con los espiráculos tienen orígenes individuales.

B.-Los procesos supraorbitales son largos, planos y transversalmente anchos.

C.-Las órbitas están bien separadas.

D.-Los procesos postglenoides y la fosa glenoidea (que corresponden a las cavidades para la articulación de la mandíbula) están configurados para un movimiento de bisagra simple.

E.-Los músculos temporales tienen orígenes de inserción amplios.

F.-Las crestas basioccipitales son robustas, con cada bulla timpánica presentando un labio exterior delgado, un proceso sigmoideo con el martillo fusionado una amplia cavidad

timpánica y un invólucro denso.

G.-Los huesos del oído están muy separados y unidos débilmente al cráneo, cada uno con procesos anteriores y posteriores diferenciados.

H.-Las foraminas para las arterias carótidas internas están reducidas.

I.-Las vértebras del cuello están comprimidas anteroposteriormente y en ocasiones fusionadas; las apófisis espinosas están bien desarrolladas y sirven, junto con los procesos transversales de las vértebras lumbares, para anclar los grandes músculos de la cola.

J.-El omóplato presenta una fosa supraespinal reducida con los procesos acromion y coracoide subparalelos y dirigidos anteriormente.

K.-La clavícula es inexistente.

L.-Las extremidades anteriores presentan hiperfalangismo.

M.-La pelvis queda reducida a dos elementos simples bilaterales y, en ocasiones, las extremidades posteriores son vestigiales.

Otra característica sorprendente del cráneo en Cetáceos es su asimetría, que es también evidente en las estructuras blandas relacionadas con la ecolocalización. Ha

sido sugerido que esta asimetría permite al animal emitir dos sonidos distintos al mismo tiempo, lo cual podría aumentar la eficacia del biosonar [8, 9]. Otras hipótesis consideran esto un efecto colateral, y sugieren que la utilidad original de esta asimetría estaba relacionada con la capacidad de ingerir presas mayores [10].

Los sistemas de órganos están también altamente modificados con el fin de hacer posible el estilo de vida de los Cetáceos.

Algunos ejemplos de esto son las narinas valvulares y la laringe intranarinal, ambas adaptadas para evitar que entre agua en el sistema respiratorio [11, 12]. El músculo esquelético presenta altos niveles de mioglobina, lo cual proporciona una mayor capacidad de retención de oxígeno y permite buceos más prolongados [13].

En los sistemas vasculares torácico, craneal y espinal pueden encontrarse extensas redes de vasos sanguíneos denominados *retia mirabilia*. Se ha sugerido que estos sistemas pueden ser una adaptación para facilitar el control de la circulación sanguínea durante la inmersión y la vuelta a la superficie [14, 15, 16].

El sistema renal parece estar adaptado al exceso de salinidad, mostrando una estructura renicular (pequeños racimos de unidades de riñón independientes en forma de uvas, o "reniculos") que, según algunos autores, podría tener la función de limitar la longitud de los túbulos renales en animales muy grandes [17, 18].

El aparato hiolingual también muestra adaptaciones que pueden obedecer a dos finalidades distintas. Por un lado, la presencia de sistemas vasculares contracorriente en la lengua facilita la termorregulación, controlando la pérdida de calor hacia el agua. Y, por otro lado, algunos Odontoceti muestran modificaciones musculares y esqueléticas que permiten a este aparato hiolingual actuar como un pistón, creando una presión negativa que atrae las presas hacia la boca [19].

En Mysticeti la modificación más importante es la presencia de ballenas que usan para alimentarse mediante filtración.

La vida acuática ha hecho necesarias adaptaciones en los sistemas sensoriales y de comunicación de los Cetáceos. Sus ojos están adaptados a las distintas propiedades refractantes de la luz bajo el agua y a las condiciones de baja

luminosidad de zonas profundas, mostrando similitudes con mamíferos nocturnos [20].

Los sistemas auditivos han sufrido cambios importantes debido a la necesidad de percibir la dirección del sonido bajo el agua. Un mamífero terrestre sumergido recibe el sonido por conducción ósea y tiene problemas para determinar la direccionalidad puesto que los oídos no están acústicamente aislados del resto del cráneo.

Los cetáceos han perdido el pabellón auditivo y el canal auditivo externo, los cuales han sido sustituidos por la mandíbula y por sus cuerpos grasos asociados que transmiten el sonido a la membrana timpánica. Este sistema auditivo está acústicamente aislado del resto del cráneo por senos aéreos, haciendo posible oír en estéreo mediante la transmisión del sonido a través de los dos ramales de la mandíbula [21].

La vocalización se consigue tanto en Odontoceti como en Mysticeti mediante estructuras homólogas a los pliegues o cuerdas vocales presentes en el resto de los mamíferos. En Cetáceos dichas estructuras homólogas tienen la doble función de emitir sonidos y controlar la presión del flujo de aire en el sistema respiratorio [22, 23].

El cerebro de los Cetáceos muestra un gran número de modificaciones y especializaciones, no todas ellas relacionadas directamente con la vida acuática, que serán tratadas con detalle en otra sección.

Historia evolutiva

Las grandes modificaciones del cuerpo de los Cetáceos hicieron que la reconstrucción de su historia evolutiva fuera una tarea extremadamente difícil hasta la aparición de los métodos moleculares.

Hasta 1945 algunos autores [24] ni siquiera los clasificaban junto con el resto de los mamíferos debido a la dificultad para encontrar suficientes coincidencias morfológicas que apoyaran su clasificación dentro de los grupos existentes.

En vez de ello, fueron clasificados como una Cohorte independiente denominada Mutica. Sin embargo, desde entonces, numerosos estudios han confirmado su pertenencia a grupos específicos dentro de los mamíferos y proporcionado numerosos datos importantes sobre su filogenia.

Hasta hace poco la hipótesis más aceptada provenía de los estudios paleontológicos de Van Valen [25], que afirmaba que los parientes más cercanos de los Cetáceos eran un grupo de ungulados fósiles conocidos como Mesoníquidos, siendo los Artiodáctilos sus parientes

actuales más cercanos.

Estudios posteriores basados en evidencias moleculares sugirieron que los Cetáceos eran una línea derivada directamente de los Artiodáctilos [26-28] y que su pariente vivo más cercano eran los *Hippopotamidae* [29-33].

Varios estudios del tobillo y el pie de ballenas primitivas combinados con las evidencias moleculares existentes han confirmado que los Cetáceos deberían clasificarse junto a los Artiodáctilos [34-35].

Dentro de los Cetáceos la separación entre Odontoceti y Mysticeti parece haber tenido lugar cerca de la transición entre el Eoceno y Oligoceno [36].

Ancestros notables

Entre los Cetáceos más primitivos encontramos al *Pakicetus*, un animal aparentemente terrestre [35, 37], cuyo esqueleto postcraneal no se diferencia mucho del de los mamíferos terrestres, aunque ciertas variaciones histológicas sugieren un hábito de vadear en agua somera [38].

Por otro lado, el cráneo presenta varias modificaciones, como por ejemplo una elongación del rostro que alinea los incisivos con la mejilla, en vez de situarlos en la parte frontal del hocico, desplazando caudalmente las narinas externas hacia el ápice del rostro.

Los ojos están situados a ambos lados de la cabeza y en la parte superior, y el hueso ectotimpánico es denso y forma la bulla timpánica igual a la de los Cetáceos modernos, lo cual indica que probablemente el oído del *Pakicetus* estaba adaptado para oír debajo del agua [39].

Estas evidencias, junto con los hechos de que los fósiles del *Pakicetus* se encuentran principalmente en depósitos fluviales y de que los isótopos de oxígeno encontrados en el esmalte de sus dientes sugieren que ingería agua dulce [40] apuntan a un estilo de vida anfibio

por parte de este animal.

Ancestros más recientes de los Cetáceos, como el *Rhodocetus*, muestran un desarrollo de las especializaciones presentes en pakicétidos, con un esqueleto postcraneal más modificado que indica que pasaba más tiempo dentro del agua.

El sistema auditivo es también más similar al de los Cetáceos modernos, con una bulla ampliada y mejor aislada del cráneo que, como se ha discutido en el apartado de “adaptaciones a la vida acuática”, facilita la determinación de la dirección del sonido dentro del agua.

Rhodocetus y los ancestros de los Cetáceos posteriores a *Rhodocetus* tienen más grandes el canal mandibular y el foramen mandibular.

En los Cetáceos modernos, éstos últimos, están llenos de un cuerpo graso que permite al sonido alcanzar el aparato auditivo a través de esta vía alternativa en lugar de alcanzarlo mediante el oído externo [34, 41].

Estudios del esmalte de sus dientes sugieren, basándose en los isótopos de oxígeno incorporados, que *Indicetus*, un pariente próximo de *Rhodocetus*, llevaba una vida principalmente marina, ingiriendo agua salada [40].

Rhodocetus tenía los miembros reducidos, aunque todavía podían ser usados para caminar en tierra. Sus vértebras sacras, aunque articuladas con la pelvis, no estaban fusionadas entre sí [34].

En protocétidos más recientes como *Protocetus* o *Natchitochia* no hay una conexión funcional entre las vértebras sacras y la pelvis, lo que significa que estos animales eran incapaces de usar sus miembros posteriores en tierra, aunque podrían todavía ser usados como superficies propulsoras bajo el agua, moviéndose mediante ondulaciones del cuerpo [42].

Los siguientes ancestros en el linaje evolutivo de los Cetáceos son los arqueocetos basilosáuridos, con representantes como *Dorudon* y *Zygorhiza*.

Estos animales continúan la tendencia adaptativa de los ancestros previos. Así, la adaptación del sistema auditivo para oír bajo el agua se hace más patente con la aparición de senos óseos alrededor de la región de la bulla timpánica.

Estos senos están llenos de aire en los Cetáceos modernos, y contribuyen en gran medida al aislamiento de la región auditiva del resto del cráneo [43].

El esqueleto postcraneal en basilosáuridos muestra importantes modificaciones para la vida acuática, tales como un mayor número de vértebras que alargan el cuerpo y proporcionan más puntos de anclaje para los poderosos músculos caudales.

La forma de estas vértebras es muy homogénea, lo cual ha sido interpretado como una respuesta a la falta de diferentes cargas de peso en las extremidades. Las vértebras sacras están ausentes, y las caudales adquieren una forma cuadrada y aplanada, lo que podría indicar la presencia de aletas caudales [43, 44].

Los miembros anteriores también se han adaptado al estilo de vida acuático, los basilosáuridos, al igual que los Cetáceos modernos, presentan un omóplato ancho y una movilidad del codo y la muñeca muy reducida, lo cual hace imposible retraer estos miembros debajo del cuerpo para moverse por tierra. Los miembros posteriores, por otra parte, están tan reducidos que probablemente fuesen inútiles para cualquier tipo de locomoción [43, 45, 46].

Todas estas adaptaciones sugieren que estos animales llevaban un estilo de vida completamente acuático al igual que los Cetáceos modernos.

Los basilosáuridos fueron el grupo que dieron lugar a los Neoceti, que divergieron durante el Oligoceno dando lugar a las formas modernas de Odontoceti y Mysticeti primitivos que conocemos hoy en día [47].

El cerebro de los Cetáceos

Aunque la historia evolutiva de los Cetáceos se conoce bastante bien gracias al estudio del registro fósil, la evolución de su sistema nervioso central es menos conocida.

Esto último es una contrariedad, ya que dicho sistema es una estructura capaz de aportar 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.

Una de las consecuencias de las funciones del cerebro, como parte del sistema nervioso central, es que los cambios y adaptaciones del cuerpo están también reflejados en los circuitos y en el tamaño de sus diferentes estructuras funcionales; esto también es aplicable a adaptaciones que tienen que ver con el comportamiento.

Todo ello se conoce como el Principio de Masa Apropiaada (P.M.A.), el cual predice una correlación positiva entre la cantidad de información procesada por una estructura dada y la cantidad de tejido neuronal que la forma. Esto abre la posibilidad de evaluar la importancia relativa de las distintas funciones cerebrales en distintos

animales considerando la talla relativa de las estructuras que controlan dichas funciones [48].

Dado que la información sobre la estructura cerebral de Cetáceos arcaicos es escasa, la mejor estrategia para entender cómo su estilo de vida ha modificado sus cerebros es mediante la comparación de Cetáceos actuales con mamíferos terrestres.

Sabemos que las relaciones estructurales y funcionales entre distintas áreas del cerebro pueden ser deducidas a partir de su tamaño relativo debido al mencionado PMA. Por tanto, la estructura del cerebro será caracterizada aquí mediante la comparación de tamaños entre los diferentes sistemas funcionales de Cetáceos y otros mamíferos.

Debido al relativamente escaso conocimiento que existe sobre la forma y función del cerebro en Mysticeti, y a que la mayor parte de la información que poseemos en Odontoceti es según Marino (2007) y Hof *et al.* (2006) aparentemente aplicable a ambos subórdenes [49, 50], esta introducción se centrará en estudios de cerebros de Odontoceti, comentando las excepciones en los casos en los que exista una diferencia conocida entre ambos grupos.

La Figura 1 muestra una representación gráfica del cerebro de los Cetáceos, con las principales partes señaladas.

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 [48] y es generalmente alto entre Odontoceti, 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 [52].

Los coeficientes de encefalización de Mysticeti, sin embargo, están generalmente algo por debajo de 1 [51]; sin embargo, algunos autores [49] defienden que esto es consecuencia de un desajuste entre los tamaños del cuerpo y el cerebro debido a los extraordinarios tamaños de estos

animales.

Uno de los argumentos es que una gran parte de la masa corporal de las ballenas corresponde a la capa de grasa exterior, que no requiere regulación nerviosa. Además, se sugiere también que debido al alto nivel de derivación morfológica y al alto grado de convolución cerebral [53] no se debe descartar la posible presencia de inteligencia alta en estos animales.

Si tenemos en cuenta que el incremento en tamaño cerebral tuvo lugar millones de años después del regreso al agua por parte de los Cetáceos primitivos [54], y que muchas de sus características neurológicas, como la expansión del volumen neocortical, no son compartidas por otros mamíferos acuáticos como Sirénidos y Pinnípedos ni por mamíferos terrestres con capacidad de ecolocalización, curiosamente, el agrandamiento del cerebro parece ser independiente de la adaptación a la vida acuática [49].

Esto sugiere que, aunque la ecolocalización y la vida acuática pueden haber influido en la encefalización de Odontoceti, es probable que éstos no sean los principales factores.

Algunos autores como Marino [49] 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 autores, 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 [55].

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 [55, 56].

Su capa cortical es bastante fina [53, 56] 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 [49, 56, 57].

El telencéfalo muestra una distribución muy inusual por la concentración de las áreas sensomotoras en su región rostral. Además las cortezas visual y auditiva están situadas

en posiciones adyacentes y el área motora y somatosensorial están situadas rostralmente con respecto a éstas últimas [49, 56, 58].

Esto deja libre una gran extensión de tejido cortical que no está conectado directamente a partes del cuerpo u órganos sensoriales. Dicha parte de la corteza telencefálica situada en posición lateral y posterior a las áreas motora y somatosensorial podría ser considerada corteza de integración de alto nivel, lo cual significa que podría dedicarse a procesos cognitivos superiores [49].

La adyacencia de las áreas corticales visual y auditiva coincide con la evidencia etológica de una alta capacidad de procesamiento intermodal de la información en delfines, cuya percepción de señales visuales y de ecolocalización parece ser muy similar [59]. Esto podría indicar que la ecolocalización puede actuar como una forma de mejorar la capacidad visual.

La arquitectura citoestructural en Mysticeti muestra algunas diferencias con respecto a la de Odontoceti. Una de estas diferencias sería la presencia de distribuciones modulares de grupos específicos de neuronas a lo largo de grandes dominios corticales que en Odontoceti están mucho

más restringidos. Otra diferencia radica en un número elevado de neuronas de von Economo, lo cual es considerado por ciertos autores como un caso de evolución paralela con humanos [50].

Otra característica importante de la estructura cerebral de los Odontoceti es la pérdida del sistema olfativo [53, 60].

Esto viene acompañado de profundos cambios en el sistema límbico. Este sistema es un conjunto de estructuras situadas en el borde interior de la corteza, cuyas funciones principales son la formación de memoria y las reacciones emocionales, y que está muy relacionado con el sistema del olfato.

El hipocampo, fórnix y cuerpos mamilares, todos parte del anteriormente mencionado sistema límbico, están reducidos [61, 62], mientras que la amígdala (también parte del sistema límbico) está bien desarrollada [63], lo cual sugiere la existencia de estímulos alternativos (no olfativos) aferentes para esta estructura.

La reducción del hipocampo, una estructura clave en la formación de la memoria, es una característica sorprendente, ya que hay evidencias etológicas de buenas

habilidades de aprendizaje y memoria en delfines [64, 65].

Según algunos autores este fenómeno puede ser explicado por una transferencia de las funciones de aprendizaje y memoria desde el hipocampo a la bien desarrollada porción cortical del sistema límbico [53, 66, 67], sin embargo esta explicación todavía está por confirmar [56].

Otra modificación, consecuencia lógica de la ecolocalización en Odontoceti, 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 [53, 68].

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.

De acuerdo con la “hipótesis de constricción del desarrollo” el tamaño relativo de los componentes cerebrales en mamíferos muestra tendencias alométricas predecibles [69].

El tamaño del cerebelo en Cetáceos es una excepción a esta regla, alcanzando un 15% del tamaño total del cerebro, un tamaño relativo mucho mayor que el encontrado en otros mamíferos como los cercopitécidos con un valor del 8%.

Hay que tener en cuenta que el cerebelo humano es a su vez una excepción a la hipótesis de constricción del desarrollo con tamaños cerebelares relativos del 10%. Además, el tamaño cerebelar medio de un delfín es 49,5% mayor que en humanos con un volumen cerebral no cerebelar parecido [70].

El pons también parece estar notablemente agrandado, así como el núcleo elíptico de la médula oblongada [53, 63, 71].

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 [72-75], memoria [76, 77] y proceso sensorial [78, 79].

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 [78, 79].

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 [80, 81].

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 [78, 82, 83].

Todo esto ha llevado a algunos autores a proponer que estas estructuras rombencefálicas podrían jugar un papel importante en la ecolocalización [68, 70, 78].

Región occipital

La región occipital (Figura 2) puede ser dividida según Mead and Fordyce [84] 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 formar 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 3). 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.

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

Introducción al proyecto

El objetivo de este proyecto es estudiar la variabilidad natural del hueso occipital en varias especies de Cetáceos.

Consideramos que la región occipital tiene una gran importancia evolutiva para los Cetáceos por dos razones principales.

Por un lado, tal y como se mencionó en la sección anterior, hay en Cetáceos un notable aumento de tamaño de varias estructuras rombencefálicas que podrían estar relacionadas con la ecolocalización y la orientación espacial.

Por otro lado, la región occipital tiene gran importancia debido a su papel en proveer de sangre al cerebro. Esto es debido a 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 [14, 85, 86, 87].

Como resultado de lo anteriormente mencionado, podemos ver 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 este.

Decidimos usar una aproximación indirecta al estudio mediante la toma de medidas de la región exoccipital perteneciente a la parte esquelética de la zona occipital.

El estudio de esta estructura presenta ventajas sobre el estudio directo de las estructuras que soporta porque es una estructura dura que conserva su forma después de la muerte y la descomposición y, por tanto, puede ser fácilmente estudiada en animales muertos e incluso fósiles sin la necesidad de que estén en perfecto estado de conservación.

Además, en estudios de morfometría es importante conseguir la mayor cantidad de información posible con la mínima cantidad de medidas, ya que la presencia de demasiadas variables lleva a la aparición de error acumulado. Además, es necesario que dichas medidas sean fáciles de tomar con precisión.

Esta aproximación, con pocas variables muy precisas, permite estudios más extensivos y con más significancia estadística usando cientos de especímenes de

distintas especies tomados de museos, en vez de tan sólo unas cuantas necropsias o estudios realizados en animales vivos.

Este estudio usa cuatro medidas para caracterizar la región exoccipital y la fosa caudal, permitiéndonos comparar en términos relativos la concavidad y asimetría de la región exoccipital, la profundidad de la fosa caudal y el tamaño y excentricidad del *Foramen Magnum*.

Esto es conseguido mediante el uso de dos variables derivadas obtenidas con ecuaciones simples. Elegimos estas medidas porque la forma general de la región exoccipital desde una vista dorsal puede asimilarse a una semielipse (Figura 4). Las características de esta semielipse pueden ser definidas por cuatro vectores que corresponden a las medidas tomadas en este estudio.

La hipótesis central de este trabajo es que la región occipital de los Cetáceos muestra una clara variabilidad interespecífica debido a factores tales como relaciones filogenéticas, estilo de vida y comportamiento como consecuencia de su gran importancia adaptativa, dando lugar a distintos morfotipos que pueden ser identificados a través del estudio de la morfología del hueso occipital.

Métodos

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, Paris (MNHN). Un total de 179 cráneos de 32 especies de Cetáceos fueron medidos personalmente por el que suscribe durante la visita realizada el mes de agosto de 2010.

También se utilizaron los datos de estudios [88] de L.C. Miramontes Sequeiros (directora 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).

Todos estos datos quedan depositados e integrados en la base de datos del Laboratorio de Anatomía Animal para su uso posterior por cualquier miembro del equipo previa autorización del director del mismo.

El número de referencia, sexo, localización y longitud corporal total fueron anotados junto con las medidas cuando estaban disponibles. La información sobre el hábitat, ecología y dieta de cada una de las especies fue obtenida de la literatura [89-124].

Medidas

Con el fin de presentar una nomenclatura coherente, usamos el detallado trabajo de Mead y Fordyce [84] como fuente para los nombres de las diferentes estructuras craneales estudiadas. Es importante destacar que para los propósitos de este estudio los procesos paraoccipitales de los huesos exoccipitales no fueron tomados en cuenta, ya que no son parte de la estructura que contiene el rombencéfalo.

Cuatro puntos en la región exoccipital fueron definidos con el fin de tomar nuestras medidas (Figura 5).

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 hacia la izquierda y hacia la derecha (respectivamente) del diámetro transversal máximo del *Foramen Magnum* desde una vista posterior.

Las siguientes medidas anatómicas fueron tomadas en cada uno de los especímenes usando un calibre digital con un error de 0,01 mm; cada una de las medidas fue tomada por duplicado para reducir el error:

- (I) Distancia de *a* a *b* (*ab*) o anchura máxima de la región exoccipital.
- (II) Distancia de *a* a *c* (*Ll*) o anchura mínima del hueso exoccipital izquierdo.
- (III) Distancia de *d* a *b* (*Lr*) o anchura mínima del hueso exoccipital derecho.
- (IV) Distancia de *c* a *d* (*W*) o 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.

Estas medidas fueron elegidas porque la forma general del hueso occipital desde una perspectiva dorsal puede ser asimilada a una semielipse y extendida a una elipse extrapolando su otra mitad hacia el interior del cráneo (Figura 4).

Sin embargo, usar la fórmula clásica para estimar sus características puede ser muy problemático; por un lado, el

eje menor de la elipse es una línea imaginaria, lo cual hace muy difícil medirla con precisión, por otro lado, la mitad real de la elipse es asimétrica y se encuentra truncada por el *Foramen Magnum*.

Por tanto, decidimos usar una aproximación indirecta y asimilamos el perfil de la región exoccipital a una curva cónica, que puede ser caracterizada mediante una línea y cuatro puntos.

Usamos los puntos en ambos extremos de la anchura máxima del hueso occipital y a ambos extremos de la máxima anchura del *Foramen Magnum* (Figura 5), ya que son puntos fáciles de medir y anatómicamente significativos.

Tal y como mencionamos antes, 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 [14, 85, 86, 87], 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 [14], 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 (Figura 6).

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.

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).

$$BA \cdot DC + \lambda BC \cdot AD = 0 \quad \text{Eq.1}$$

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 .

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*) (Figura 7).

Como las medidas tomadas para este estudio corresponden con los cuatro puntos y la línea que se usan para definir una cónica, esta cónica puede usarse para realizar una estimación de la concavidad de la región exoccipital.

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 [88] 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).

$$\text{Índice K} = [Lr + Lleft + W/ab] \times 100 \quad \text{Eq.2}$$

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

$$- \lambda = W \times ab / Ll \times Lr \quad \text{Eq.3}$$

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* (representado 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 (Figuras 8 y 9).

Procesamiento de datos

Los programas usados para el tratamiento de datos fueron Microsoft Excel 2007 y SPSS v15.0.

En primer lugar, el error de medida fue calculado, así como los valores del índice K y Lambda para cada espécimen.

Los valores medios del índice K y Lambda fueron calculados para cada una de las especies. 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.

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:

I.1-Ecuatorial.

I.2-Tropical.

I.3-Subtropical.

I.4-Templado.

I.5-Polar.

I.6-Subpolar.

(II) Océano, que incluye las siguientes categorías:

II.1-Pacífico Norte.

II.2-Pacífico Sur.

II.3-Atlántico Norte.

II.4-Atlántico Sur.

II.5-Mediterráneo, que fue considerado una unidad de distribución distinta debido a las diferencias entre sus condiciones medioambientales y las del Océano Atlántico.

II.6-Índico.

II.7-Ártico.

II.8-Antártico.

II.9-Agua dulce que fue considerada una unidad de distribución separada debido a las diferencias entre sus condiciones medioambientales y las de los hábitats oceánicos.

(III) Visibilidad. Este grupo de categorías fue creado para comprobar la hipótesis mencionada en la introducción 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:

III.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.

III.2-Manglar/Estuario. Estos ambientes presentan características similares a los descritos arriba, con gran cantidad de sedimentos en suspensión y visibilidad reducida.

III.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

continental y en océano abierto.

III.4-Océano-Epipelágico. Se extiende desde la superficie hasta una profundidad de 200 metros. Esta es la capa del océano que recibe la mayor cantidad de luz, y es por tanto un ambiente con alta visibilidad.

III.5-Océano-Mesopelágico. Se extiende desde los 200 a los 1000 m de profundidad. La luz aquí es escasa, y por tanto la visibilidad es baja.

III.6-Océano-Batipelágico. Se extiende desde los 1000 a los 4000 m de profundidad. Hay una ausencia de luz total excepto por la creada por criaturas bioluminiscentes, y como consecuencia la visibilidad es prácticamente nula.

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.

Una vez definidas las categorías y las especies pertenecientes a cada una de ellas se calcularon los valores medios de Lambda e índice K para cada una de las categorías. La matriz de especies y categorías a las cuales pertenecen fue introducida en Uncinet, un programa creador de redes, el cual muestra las conexiones de cada una de las especies a las distintas categorías, representadas como nodos

en la red.

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 (índice K, Lambda).

Las Figuras 10, 11 y 12 muestran los diferentes grupos de categorías y las especies clasificadas dentro de cada una.

Resultados

La Tabla 1 muestra en número de especímenes medidos, así como los valores medios del índice K y de Lambda para cada una de las especies estudiadas.

Tabla 1. Especies estudiadas, incluyendo nombres científicos y comunes, familia, número de especímenes (N) y valores medios del índice Kalya y de Lambda.

Especie	N	Índice Kalya	Lambda
<i>Platanista gangetica</i> , Delfin del Ganges, Platanistidae	1	126,49	-1,67
<i>Orcaella brevirostris</i> , Delfin del Irawadi, Delphinidae	8	123,81	-0,97
<i>Tursiops aduncus</i> , Delfin mular indopacífico, Delphinidae	6	120,85	-1,28
<i>Sotalia fluviatilis</i> , Tucuxi, Delphinidae	5	114,20	-2,23
<i>Sousa chinensis</i> , Delfin Rosado de Hong Kong, Delphinidae	1	115,71	-1,92
<i>Ziphius cavirostris</i> , Zifio de Cuvier, Zyphidae	2	120,76	-0,73
<i>Steno bredanensis</i> , Delfin de dientes rugosos, Delphinidae	6	117,27	-1,39
<i>Stenella frontalis</i> , Delfin manchado del Atlántico, Delphinidae	4	116,48	-1,40

<i>Globicephala melas</i> , Calderón común, Delphinidae	9	118,49	-0,95
<i>Stenella longirostris</i> , Delfín acróbata de hocico largo, Delphinidae	16	114,83	-1,44
<i>Monodon monoceros</i> , Narval, Monodontidae	1	118,34	-0,74
<i>Lagenorhynchus obscurus</i> , Delfín de Fitzroy, Delphinidae	1	113,91	-1,55
<i>Delphinapterus leucas</i> , Beluga, Monodontidae	2	115,56	-1,21
<i>Cephalorhynchus commersonii</i> <i>kerguelenensis</i> , Delfín de Commerson, Delphinidae	6	116,28	-1,07
<i>Stenella attenuate</i> , Delfín manchado tropical, Delphinidae	29	113,65	-1,54
<i>Phocoena phocoena</i> , Marsopa común, Phocoenidae	13	115,41	-1,20
<i>Stenella coeruleoalba</i> , Delfín listado, Delphinidae	7	114,16	-1,17
<i>Tursiops truncatus</i> , Delfín mular, Delphinidae	25	112,34	-1,47
<i>Lissodelphis peronii</i> , Delfín liso del sur, Delphinidae	6	112,94	-1,17
<i>Kogia breviceps</i> , Cachalote pigmeo, Kogiidae	3	115,22	-0,70
<i>Mesoplodon bidens</i> , Zifio de Sowerby, Zyphidae	3	111,50	-1,35
<i>Sousa teuszii</i> , Delfín giboso atlántico, Delphinidae	2	110,20	-1,57

Resultados			57
<i>Delphinus capensis</i> , Delfín costero común, Delphinidae	42	110,22	-1,55
<i>Delphinus delphis</i> , Delfín común, Delphinidae	421	109,66	-1,45
<i>Lagenorhynchus albirostris</i> , Delfín de hocico blanco, Delphinidae	1	112,08	-0,94
<i>Orcinus orca</i> , Orca, Delphinidae	4	110,87	-0,88
<i>Grampus griseus</i> , Calderón gris, Delphinidae	9	111,34	-0,87
<i>Lagenorhynchus acutus</i> , Delfín de flancos blancos, Delphinidae	4	110,69	-0,97
<i>Hyperoodon sp.</i> , Zifio calderón, Zyphidae	1	108,38	-0,95
<i>Peponocephala electra</i> , Delfín de cabeza de melón, Delphinidae	1	106,64	-1,22
<i>Pseudorca crassidens</i> , Falsa orca, Delphinidae	1	105,92	-1,29
<i>Lagenorhynchus cruciger</i> , Delfín cruzado, Delphinidae	1	105,95	-1,17
<i>Balaenoptera sp.</i> , Rorcual, Balaenopteridae	1	102,09	-1,04

La Figura 13 muestra los resultados del análisis discriminante preliminar 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.

La Tabla 2 muestra la matriz de estructura del análisis discriminante.

Tabla 2. Matriz de estructura del análisis discriminante llevado a cabo en la especie estudiada usando los valores medios del índice K y de Lambda.

	Función	
	1	2
Lambda	0,962	0,272
Índice K	0,195	0,981

El análisis de la dieta se hizo tomando en cuenta la fracción de invertebrados bentónicos (BI) zooplankton 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.

Usamos estas fracciones para llevar a cabo un análisis discriminante para evaluar el papel de la dieta como potencial factor de separación entre las especies estudiadas. Los datos fueron tomados de un estudio de contenidos estomacales realizado por Pauly *et al.* [124].

Los resultados mostraron que la función 1 estaba correlacionada (0,994) con la categoría de zooplancton grande (LZ), mientras que la función 2 estaba correlacionada con invertebrados bentónicos (BI) y calamares pequeños y grandes (SS, LS), que fueron considerados una única categoría para los propósitos del análisis. Los valores de correlación para estas dos categorías resultaron ser 0,788 para BI y -0,644 para SS y LS.

A pesar del hecho de que el tipo de presa podía separar las especies hasta cierto punto, no se encontró ninguna correlación entre este factor y las variables estudiadas.

La Figura 14 muestra la filogenia actual de Odontocetos según Steeman *et al.* [125].

La Figura 15, por otro lado, muestra el dendrograma creado en este estudio usando los datos recogidos en el mismo. Esto fue realizado con el fin de determinar el papel de la filogenia en la variabilidad del índice K y de Lambda.

Las tablas 3, 4 y 5 muestran los 3 grupos de categorías (Visibilidad, Latitud y Océano) y los valores de K

y Lambda para cada una de las categorías.

Las tablas 6 a 11 muestran los resultados de los ANOVA llevados a cabo sobre cada uno de los grupos de categorías para cada una de las variables de estudio.

Las diferencias entre categorías son significativas en el grupo "Visibilidad" de categorías para el índice K y en los grupos de categorías "Visibilidad" y "Latitud" para los valores de Lambda.

La tabla 3 está ordenada de mayor a menor índice K, mientras que las Tablas 4 y 5 están ordenadas de menor a mayor Lambda con el fin de facilitar la visualización de los resultados.

Tabla 3. Valores medios del índice K (K) y Lambda de cada una de las categorías del grupo de categorías "Visibilidad". N representa el número de especies incluidas en cada categoría.

Visibilidad	N	K	Lambda
Río	4	120,02	-1,53
Estuario/Manglar	10	116,09	-1,42
Océano-Batipelágico	7	114,49	-1,05
Océano-Mesopelágico	17	113,38	-1,14
Costa/Plataforma continental	22	112,71	-1,34
Océano-Epipelágico	26	112,47	-1,17

Tabla 4. Valores medios del índice K (K) y Lambda de cada una de las categorías del grupo de categorías "Latitud". N representa el número de especies incluidas en cada categoría.

Latitud	N	K	Lambda
Polar	9	111,91	-1,01
Subpolar	15	112,42	-1,07
Templado	22	112,94	-1,21
Tropical	21	112,70	-1,33
Ecuatorial	20	112,57	-1,34
Subtropical	23	112,70	-1,34

Tabla 5. Valores medios del índice K (K) y Lambda de cada una de las categorías del grupo de categorías "Océano". N representa el número de especies incluidas en cada categoría.

Océano	N	K	Lambda
Ártico	9	112,79	-1,04
Antártico	5	110,07	-1,05
Norte Atlántico	20	113,10	-1,14
Mediterráneo	12	112,12	-1,20
Norte Pacífico	16	112,84	-1,21
Índico	20	112,98	-1,22
Sur Pacífico	21	112,46	-1,26
Sur Atlántico	22	112,09	-1,29
Agua dulce	4	120,02	-1,53

Tabla 6. Resultados del ANOVA llevado a cabo en el grupo de categorías “Visibilidad” usando los valores del índice K.

	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 7. Resultados del ANOVA llevado a cabo en el grupo de categorías “Visibilidad” usando los valores de Lambda.

	Suma de cuadrados	g.l.	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1,45	5	0,292	2,73	0,025
Intra-grupos	8,33	78	0,107		
Total	9,78	83			

Tabla 8. Resultados del ANOVA llevado a cabo en el grupo de categorías “Latitud” usando los valores del índice K.

	Suma de cuadrados	g.l.	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	11,923	5	2,385	0,10	0,99
Intra-grupos	2228,50	100	22,285		
Total	2240,42	105			

Resultados	63
------------	----

Tabla 9. Resultados del ANOVA llevado a cabo en el grupo de categorías “Latitud” usando los valores de Lambda.

	Suma de cuadrados	g.l.	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1,398	5	0,280	2,68	0,03
Intra-grupos	10,434	100	0,104		
Total	11,832	105			

Tabla 10. Resultados del ANOVA llevado a cabo en el grupo de categorías “Océano” usando los valores del índice K.

	Suma de cuadrados	g.l.	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	259,706	8	32,463	1,309	,25
Intra-grupos	2851,428	115	24,795		
Total	3111,133	123			

Tabla 11. Resultados del ANOVA llevado a cabo en el grupo de categorías “Océano” usando los valores de Lambda.

	Suma de cuadrados	g.l.	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1,110	8	0,139	1,49	0,17
Intra-grupos	10,683	115	0,093		
Total	11,793	123			

Discusión

Los resultados del análisis muestran una gran variabilidad del índice K y de Lambda entre las especies del estudio. Esta variabilidad es lo suficientemente grande como para que las distintas especies puedan ser separadas con fiabilidad usando dichos valores.

Esto sugiere que la variabilidad de estas medidas no es aleatoria, y por tanto es posible que existan uno o más factores que puedan estar relacionados con dicha variabilidad.

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

variabilidad 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 [49].

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.

Los valores del índice K en los otros grupos de categorías 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.

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 [53, 63 70, 71].

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 [68, 70, 78].

Esto ya se ha observado varias veces en murciélagos que ecolocalizan [80, 81, 83].

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 [126].

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 biosónar al cerebelo [127].

Con todos estos datos, y teniendo en cuenta el Principio de Masa Apropriada, que indica la existencia de una correlación entre la cantidad de información manejada por un sistema neuronal y el tamaño de dicho sistema [48] 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 biosónar.

Además, si fuese acertada la hipótesis del posible papel del cerebelo como un “ordenador de rastreo” que ha sido propuesto en algunos estudios [78, 79] 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 biosónar y del Principio de Masa Apropriada.

Si el estilo de vida de una especie determinada crea la necesidad de un biosónar 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 [59], 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 [78-83].

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 [14, 84, 85, 86, 126].

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.

Conclusiones

1- La región occipital presenta una serie de características que le dan gran valor adaptativo para Cetáceos en general y Odontoceti en particular.

2- Una de estas características es la presencia de un rombencéfalo muy desarrollado, que algunos autores atribuyen a la utilidad de algunas de las estructuras rombencefálicas, como el cerebelo, para procesar la información aportada por el biosónar.

3- La curvatura del conjunto de los dos huesos exoccipitales (región exoccipital) puede usarse para inferir de forma indirecta el tamaño del rombencéfalo.

4- La variabilidad de la curvatura de esta región exoccipital es tal que permite separar fiablemente las distintas especies de Cetáceos estudiadas entre sí.

5- La curvatura de la región exoccipital de las distintas especies parece estar altamente relacionada con el medio ambiente en el que viven.

6- Entre las variables medioambientales seleccionadas para este estudio el nivel de visibilidad de los

distintos ambientes muestra una clara correlación negativa con la curvatura de la región exoccipital.

7- Teniendo en cuenta que la curvatura de la región exoccipital está relacionada con el tamaño del cerebelo y otras estructuras rombencefálicas, nuestros resultados apoyan la hipótesis de la relación de estas estructuras neuronales con el biosónar de Odontoceti.

8- Parece existir cierta correlación negativa entre la anchura relativa del *Foramen Magnum* y la latitud a la que vive el animal. Esto puede ser una consecuencia de la adaptación al frío por parte de especies que viven en latitudes altas.

9- Este trabajo demuestra que el uso de métodos anatómicos sencillos y precisos en especímenes de museos permite la recopilación de gran cantidad de datos estadística y biológicamente significativos.

10- Dichos estudios anatómicos tienen la suficiente potencia y fiabilidad como para revelar hechos interesantes sobre las adaptaciones de las especies a su medio ambiente.

Bibliografía

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

- 9- Cranford, T.W., Amundin, M., Norris, K.S. 1996. Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implications for sound generation. *J. Morphol.* 228:223-285.
- 10- MacLeod, C.D., Reidenberg, J.S., Weller, M., Santos, M.B., Herman, J., Goold, J., Pierce, G.J. 2007. Breaking symmetry: the marine environment, prey size and the evolution of asymmetry in Cetacean skulls. *Anat. Rec.* 290:539-545.
- 11- Reidenberg, J.S. 2007. Anatomical adaptations of aquatic mammals. *Anat. Rec.* 290:507-513.
- 12- Reidenberg, J.S. & Laitman, J.T. 1987. Position of the larynx in Odontoceti (toothed whales). *Anat. Rec.* 218:98-106.
- 13- Noren, S.R., Williams, T.M., Pabst, D.A., McLellan, W.A., Dearolf, J.L. 2001. The development of diving in marine endotherms: preparing the skeletal muscles of dolphins, penguins, and seals for activity during submergence. *J. Comp. Physiol. B* 171:127-134.
- 14- 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.
- 15- Geisler, J.H. & Lou, Z. 1998. Relationships of Cetacea to terrestrial ungulates and the evolution of cranial vasculature in Cete. In: *The Emergence of Whales*, (Ed. J. G. M. Thewissen), Plenum, New York, pp. 163-212.

- 16- Pfeiffer, C.J., Kinhead, T.P. 1990. Microanatomy of retia mirabilia of bowhead whale foramen magnum and mandibular foramen. *Acta Anat. (Basel)* 139(2):141-50.
- 17- Abdelbaki, Y.Z., Henk, W.G., Haldiman, J.T., Albert, T.F., Henry, R.W., Duffield, D.W. 1984. Macroanatomy of the reniculus of the bowhead whale (*Balaena mysticetus*). *Anat. Rec.* 208:481-490.
- 18- Henk, W.G., Abdelbaki, Y.Z., Haldiman, J.T., Albert, T.F. 1986. Microanatomy of the reniculus of *Balaena mysticetus*. *Anat. Rec.* 214:118-129.
- 19- Werth, A.J. 2007. Adaptations of the cetacean hyolingual apparatus for aquatic feeding and thermoregulation. *Anat. Rec.* 290(6):701-1.
- 20- Mass, A.M., Supin, A.Y. Adaptive features of aquatic mammals' eye. *Anat. Rec.* 290(6):701-1.
- 21- Nummela, S., Thewissen, J.G.M., Bajpai, S., Hussain, S.T., Kumar, K. 2007. Sound transmission in archaic and modern whales: anatomical adaptations for underwater hearing. *Anat. Rec.* 290(6):716-733.
- 22- Reidenberg, J.S., Laitman, J.T. 1988. Existence of vocal folds in the larynx of Odontoceti (toothed whales). *Anat. Rec.* 221:892-899.
- 23- Reidenberg, J.S., Laitman, J.T. 2007. Discovery of a low frequency sound source in Mysticeti (baleen whales): anatomical establishment of a vocal fold homolog. *Anat. Rec.* 290(6):745-749.
- 24- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 85:1-350.

- 25- Van Valen, L.M. 1966. Deltatheridia, a new order of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 132:1-126.
- 26- Milinkovitch, M., Orti, G., Meyer, A. 1993. Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Nature* 361:346-348.
- 27- Gatesy, J., Milinkovitch, M., Waddell, V., Stanhope, M. 1999. Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher-level artiodactyl taxa. *Syst. Biol.* 48:6-20.
- 28- 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.
- 29- Irwin, D & Arnason, U.1994.Cytochrome *b* gene of marine mammals: Phylogeny and evolution. *J. Mammal. Evol.* 2:37-55.
- 30- Gatesy, J. 1997. More support for a Cetacea/ Hippopotamidae clade: The blood-clotting protein gene *g-fibrinogen*. *Mol. Biol. Evol.* 14:537-543.
- 31- Gatesy, J. 1998. Molecular evidence for the phylogenetic affinities of Cetacea. In: *The emergence of whales*, (Ed. J. G. M. Thewissen), Plenum, New York, pp. 63-111.
- 32- Gatesy, J., Hayashi, C., Cronin, M., Arctander, P. 1996. Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls. *Mol. Biol. Evol.* 13:954-963.
- 33- 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

Bibliografía	81
extant relatives of whales. <i>Proc. Natl. Acad. Sci. USA</i> 96:10261-10266.	
34- 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. <i>Science</i> 293:2239-2242.	
35- 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. <i>Nature</i> 413:277-281.	
36- Fordyce, R.E. 2002. Neoceti. In: <i>Encyclopedia of marine mammals</i>, (Eds. W.F. Perrin, B. Würsig, J.G.M. Thewissen), San Diego, Academic Press, pp. 787-791.	
37- Gingerich, P.D., Wells, N.A., Russell, D.E., Shah, S.M.I. 1983. Origin of whales in epicontinental remnant seas: new evidence from the early Eocene of Pakistan. <i>Science</i> 220:403-406.	
38- Madar, S.I. 1998. Structural adaptations of early archaeocete long bones. In: <i>The emergence of whales</i>, (Ed. J.G.M. Thewissen,), New York, Plenum Press, pp. 353-378.	
39- O'Leary, M.A., Uhen, M.D. 1999. The time of origin of whales and the role of behavioral changes in the terrestrial-aquatic transition. <i>Paleobiology</i> 25:534-556.	
40- Thewissen, J.G.M., Roe, L.J., O'Neil, J.R., Hussain, S.T., Sahni, A., Bajpai, S. 1996. Evolution of cetacean osmoregulation. <i>Nature</i> 381:379-380.	
41- Gingerich, P.D., Raza, S.M., Arif, M., Anwar, M., Zhou, X. 1994. New whale from the Eocene of Pakistan and the origin of	

- cetacean swimming. *Nature* 368:844-847.
- 42- Uhen, M.D. 1998. New protocetid (Mammalia, Cetacea) from the late middle Eocene Cook Mountain Formation of Louisiana. *J. Vertebrate Paleontol.* 18:664-668.
- 43- Uhen, M.D. 1998. Middle to Late Eocene Basilosaurines and Dorudontines. In: *The emergence of whales*, (Ed. J.G.M. Thewissen), New York, Plenum Press, pp. 29-61.
- 44- Uhen, M.D. 2004. Form, function, anatomy of *Dorudon atrox* (Mammalia Cetacea): an Archaeocete from the Middle to Late Eocene of Egypt. *U. M. Museum Paleontol. Papers Paleontol.* 34:1-222.
- 45- Uhen, M.D., Gingerich, P.D. 2001. New genus of dorudontine archaeocete (Cetacea) from the middle-to-late Eocene of South Carolina. *Mar. Mammal. Sci.* 17:1-34.
- 46- Gingerich, P.D., Smith, B.H., Simons, E.L. 1990. Hind limbs of Eocen *Basilosaurus*: evidence of feet in whales. *Science* 229:154-157.
- 47- Whitmore, F.C. Jr., & Sanders, E.S. 1976. Review of the Oligocene Cetacea. *Syst. Biol.* 25(4): 304-320.
- 48- Jerison, H.J. 1973. Evolution of the brain and intelligence. New York, Academic Press.
- 49- Marino, L. 2007. Cetacean brains: How aquatic are they? *Anat. Rec.* 290(6): 694-700.
- 50- 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.

Bibliografía	83
51- Marino, L. 2002. Brain size evolution. In: <i>Encyclopedia of marine mammals</i> , (Eds. Perrin, F.A., Wursig, B., Thewissen, H.), San Diego, Academic Press, pp. 158-162.	
52- Marino, L. 1998. A comparison of encephalization between odontocete cetaceans and anthropoid primates. <i>Brain Behav. Evol.</i> 51:230-238.	
53- Oelschläger, H.A., Oelschläger, J.S. 2002. Brains. In: <i>Encyclopedia of marine mammals</i> , (Eds. Perrin, F.A., Wursig, B., Thewissen, H.), San Diego, Academic Press, pp. 133-158.	
54- Marino, L., McShea, D., Uhen, M.D. 2004. The origin and evolution of large brains in toothed whales. <i>Anat. Rec.</i> 281:1247-1255.	
55- Manger, P. 2006. An examination of cetacean brain structure with a novel hypothesis correlating thermogenesis to the evolution of a big brain. <i>Biol. Rev.</i> 81:293-338.	
56- Oelschläger, H.H. 2008. The dolphin brain: a challenge for synthetic neurobiology. <i>Brain Res. Bull.</i> 75(2-4):450-9.	
57- Ridgway, S.H., Brownson, R.H. 1984. Relative brain sizes and cortical surface areas in odontocetes. <i>Acta Zool. Fenn.</i> 172:149-152.	
58- Ladygina, T.F., Mass, A.M., Supin, A.I. 1978. Multiple sensory projections in the dolphin cerebral cortex. <i>Zh. Vyssh. Nerv. Deiat. Im. I. P. Pavlova</i> 28:1047-1054.	
59- 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. <i>J. Acoust. Soc. Am.</i> 98:722-723.	

- 60- 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.
- 61- 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.
- 62- 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.
- 63- Schwerdtfeger, W.K., Oelschläger, H.A., Stephan, H. 1984. Quantitative neuroanatomy of the brain of the La Plata dolphin, *Pontoporia blainvillei*. *Anat. Embryol. (Berl)* 170:11-19.
- 64- Mercado, E. III, Murray, S.O., Uyeyama, R.K., Pack, A.A., Herman, L.M. 1998. Memory for recent actions in the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*): repletion of arbitrary behaviors using an abstract rule. *Anim. Learn. Behav.* 26:210-218.
- 65- Mercado, E. III, Uyeyama, R.K., Pack, A.A., Herman, L.M. 1999. Memory for action events in the bottlenosed dolphin. *Anim. Cogn.* 2:17-25.
- 66- 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.
- 67- Marino, L., Sherwood, C.C., Tang, C.Y., Delman, B.N., Naidich,

Bibliografía	85
T.P., Johnson, J.I., Hof, P.R. 2004. Neuroanatomy of the killer whale (<i>Orcinus orca</i>) from magnetic resonance imaging. <i>Anat. Rec.</i> 281:1256-1263.	
68- Ridgway, S.H. 2000. The auditory central nervous system of dolphins. In: <i>Hearing in whales and dolphins</i>, (Eds. W., Au, A., Popper, R., Fay), New York, Springer Verlag, pp. 273-293.	
69- Finlay, B.L., and Darlington, R.B. 1995. Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains. <i>Science</i> 268 (5217):1578-1584.	
70- Marino, L., Rilling, J.K., Lin, S.K., Ridgway, S.H. 2000. Relative volume of the cerebellum in dolphins and comparison with anthropoid primates. <i>Brain Behav. Evol.</i> 56(4):204-11.	
71- Jansen, J., Jansen, J.K.S. 1969. The nervous system of cetacean. In: <i>The Biology of Marine Mammals</i>, (Ed. H.T. Andersen), Academic Press, New York, pp. 176-252.	
72- Leiner, H.C., Leiner, A.L., Dow, R.S. 1993. Cognitive and language functions of the human cerebellum. <i>Trends Neurosci.</i> 16(11):444-447.	
73- Leiner, H.C., Leiner, A.L., Dow R.S. 1994. The underestimated cerebellum. <i>Hum. Brain Mapp.</i> 2(4):244-254.	
74- Allen, G., Buxton, R.B., Wong, E.C., Courchesne, E. 1997. Attentional activation of the cerebellum independent of motor involvement. <i>Science</i> 275(5308):1940-1943.	
75- Timmann, D., and Daum, I. 2007. Cerebellar contributions to cognitive functions: A progress report after two decades of research. <i>The Cerebellum</i> 6(3):159-162.	

- 76- 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.
- 77- 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.
- 78- Paulin, M. G. 1993. The role of the cerebellum in motor control and perception. *Brain Behav. Evol.* 41:39-50.
- 79- 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.
- 80- 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.
- 81- Horikawa, J., and Suga, N. Biosonar signals and cerebellar auditory neurons of the mustached bat. *J. Neurophysiol.* 55(6):1247-1267.
- 82- 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.
- 83- 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.
- 84- Mead, J.G., and R.E. Fordyce. 2009. The Therian Skull: A Lexicon with Emphasis on the Odontocetes. *Smithsonian Contrib. Zool.* 627:1-248.

- 85- Breschet, M.G. 1836. Histoire anatomique et physiologique d'un organe de nature vasculaire decouvert dans les cetaces; suivie de quelques considerations sur la respiration de ces animaux et des amphibiens. In: *Gazette Medicale de Paris* vol. IV. Brechet, Paris, pp. 38-82.
- 86- Wilson, H.S. 1879. The rete mirabile of the narwhal. *J. Anat. Physiol.* 14:377-398.
- 87- 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.
- 88- 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.
- 89- Smith, B.D. & Braulik, G.T. 2008. *Platanista gangetica*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 90- Reeves, R.R., Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O'Corry-Crowe, G., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Orcaella brevirostris*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 91- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. &

- Wilson, B. 2008. *Tursiops aduncus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 92- Reeves, R.R., Crespo, E.A., Dans, S., Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O'Corry-Crowe, G., Pedraza, S., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Sotalia fluviatilis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 93- Reeves, R.R., Dalebout, M.L., Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O'Corry-Crowe, G., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Sousa chinensis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 94- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Ziphius cavirostris*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 95- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Steno bredanensis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 96- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Stenella frontalis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3.

- <www.iucnredlist.org>.
- 97- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Globicephala melas*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 98- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Stenella longirostris*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 99- Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O’Corry-Crowe, G., Reeves, R.R., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Monodon monoceros*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 100- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Lagenorhynchus obscurus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 101- Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O’Corry-Crowe, G., Reeves, R.R., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Delphinapterus leucas*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 102- Reeves, R.R., Crespo, E.A., Dans, S., Jefferson, T.A., Karczmarski,

- L., Laidre, K., O’Corry-Crowe, G., Pedraza, S., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Cephalorhynchus commersonii*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 103- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Stenella attenuata*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 104- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Phocoena phocoena*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 105- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Stenella coeruleoalba*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 106- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Tursiops truncatus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 107- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski,

- L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Lissodelphis peronii*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 108- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Kogia breviceps*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 109- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Mesoplodon bidens*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 110- Reeves, R.R., Collins, T., Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O’Corry-Crowe, G., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Sousa teuszii*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 111- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Delphinus capensis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 112- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Delphinus delphis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3.

- <www.iucnredlist.org>.
- 113- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Lagenorhynchus albirostris*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 114- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Orcinus orca*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 115- Similä, T. 1997. Sonar observations of killer whales (*Orcinus orca*) feeding on herring schools. *Aquatic Mammals* 23(3):119-126.
- 116- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Grampus griseus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 117- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Lagenorhynchus acutus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 118- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Hyperoodon ampullatus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 119- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead,

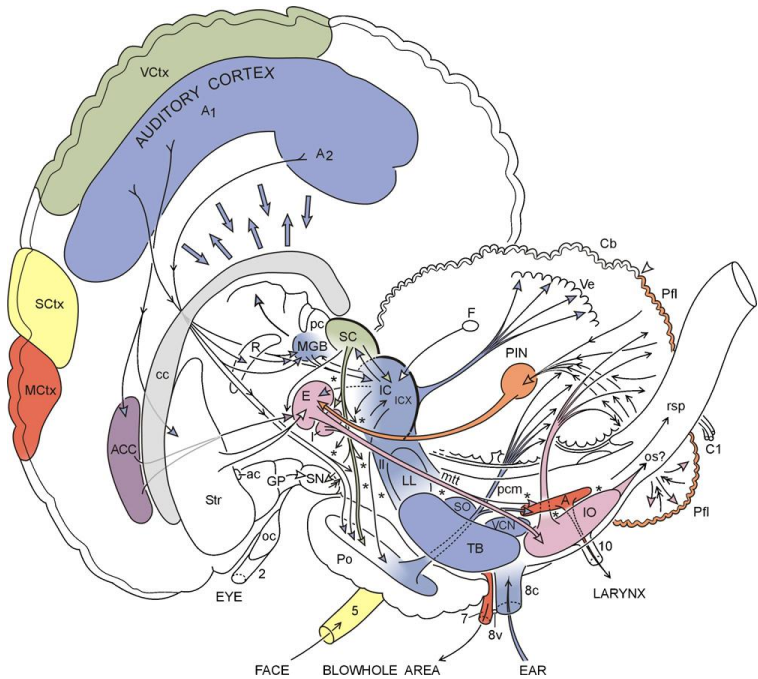
Bibliografía	93
J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. <i>Hyperoodon planifrons</i>. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.	
120- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. <i>Peponocephala electra</i>. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.	
121- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. <i>Pseudorca crassidens</i>. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.	
122- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. <i>Lagenorhynchus cruciger</i>. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.	
123- Reilly, S.B., Bannister, J.L., Best, P.B., Brown, M., Brownell Jr., R.L., Butterworth, D.S., Clapham, P.J., Cooke, J., Donovan, G.P., Urbán, J. & Zerbini, A.N. 2008. <i>Balaenoptera physalus</i>. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.	
124- Pauly, D. Trites, A.W., Capuli, E., Christensen, V. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. <i>ICES J. Mar. Sci.</i> 55:467-481.	
125- Steeman, M.E., Hebsgaard, M.B., Fordyce, R.E., Ho, S.Y.W., Rabosky, D.L., Nielsen, R., Rahbek, C., Glenner, H., Sørensen,	

- M.V., Willerslev, E. 2009. Radiation of extant Cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Syst. Biol.* 58(6):573-585.
- 126- 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.
- 127- 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.
- 128- Rommel, S. A., Costidis, A. M., Fernandez, A., Jepson, P. D., Pabst, D. A., McLellan, W. A., Houser, D. S., Cranford, T. W., van Helden, A. L., Allen, D. M., Barrows, N. B. 2006. Elements of beaked whale anatomy and diving physiology, and some hypothetical causes of sonar-related stranding. *J. Cet. Res. Man.* 7(3):189-209.

LÁMINAS

FIGURES

Variabilidad del occipital en Cetáceos



Occipital variability in Cetaceans

Figura 1: Representación gráfica de una vista sagital del cerebro de un delfín, con las principales partes señaladas e información sobre sus conexiones. **A1, A2** Corteza auditiva primaria y secundaria; **ac** Comisura anterior; **ACC** Corteza cingulada anterior **ACTx** Corteza auditiva; **C1** Primer nervio cervical; **C2 Para** Zona C2 del paraflóculo; **Cb** Cerebelo; **cc** Cuerpo calloso; **E** Núcleo elíptico; **F** Núcleo fastigio; **GP** Globo pálido; **I** Núcleo intersticial de Cajal; **IC** Colículo inferior; **ICX** Corteza externa del colículo inferior; **IO** Núcleo olivar inferior; **II** Lemnisco lateral; **LL** Núcleo del lemnisco lateral; **MCTx** Corteza motora; **MGB** Cuerpo geniculado medial; **mtt** Tracto tegmental medial; **oc** Quiasma óptico; **pc** Comisura posterior; **pcm** Pedúnculo cerebelar medio (parte auditiva); **Pfl** Paraflóculo; **PIN** Núcleo interpuesto posterior; **Po** Pons; **pyr** Tracto piramidal **R** Núcleo talámico reticular; **rsp** Tracto reticuloespinal; **SC** Colículo superior; **SCC** Canales semicirculares; **SN** Sustancia negra; **SO** Núcleo olivar superior; **SpC** Médula espinal; **SCtx** Corteza somatosensorial; **Str** Estriado; **TB** Cuerpo y núcleo trapezoidales; **VCN** Núcleo coclear ventral; **Ve** Vermis; **VCtx** Corteza visual; **2** Nervio óptico; **5** Nervio trigémino; **7** Nervio facial; **8c** Nervio coclear; **8v** Nervio vestibular; **9** Nervio glossofaríngeo; **10** Nervio vago **11** Nervio accesorio. Fuente: Oelschläger (2007).

Figure 1: Graphic representation of a sagittal view the brain of a dolphin brain and its parts, as well as information about their connections. **A** Nucleus ambiguous; **A1, A2** Primary, secondary auditory cortex; **ac** Anterior commissure; **ACC** Anterior cingulate cortex; **ACTx** Auditory cortex; **C1** First cervical nerve; **C2 Para** C2 zone of paraflocculus; **Cb** Cerebellum; **cc** Corpus callosum; **E** Elliptic nucleus; **F** Nucleus fastigii; **GP** Globus pallidus; **I** Interstitial nucleus of Cajal; **IC** Inferior colliculus; **ICX** External cortex (nucleus) of **IC**; **IO** Inferior olive; **II** Lateral lemniscus; **LL** Nucleus of the lateral lemniscus; **MCTx** Motor cortex; **MGB** Medial geniculate body; **mtt** Medial tegmental tract; **oc** Optic chiasm; **pc** Posterior commissure; **pcm** Pedunculus cerebellaris medius (auditory part); **Pfl** Paraflocculus; **PIN** Posterior interposed nucleus; **Po** Pons; **pyr** Pyramidal tract **R** Reticular thalamic nucleus; **rsp** Reticulospinal tract; **SC** Superior colliculus; **SCC** Semicircular canals; **SN** Substantia nigra; **SO** Superior olive; **SpC** Spinal cord; **SCtx** Somatosensory cortex; **Str** Striatum; **TB** Trapezoid body and nucleus; **VCN** Ventral cochlear nucleus; **Ve** Vermis; **VCtx** Visual cortex; **2** Optic nerve; **5** Trigeminal nerve; **7** Facial nerve; **8c** Cochlear nerve; **8v** Vestibular nerve; **9** Glossopharyngeus nerve; **10** Vagus nerve **11** Accessory nerve. Source: Oelschläger (2007).

Variabilidad del occipital en Cetáceos

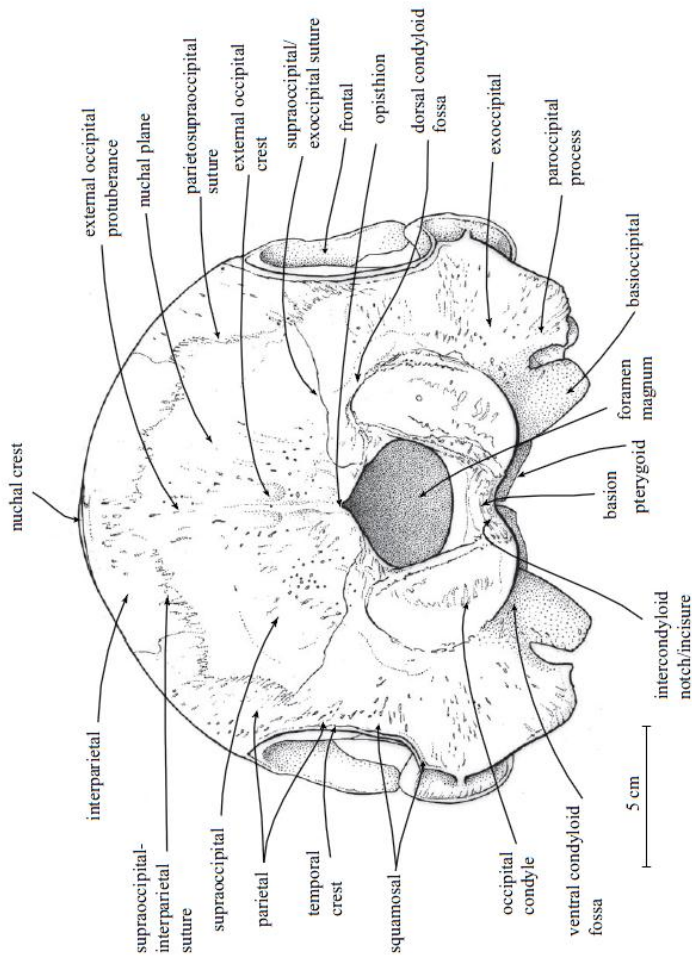


Figura 2. Vista posterior de un cráneo de *Delphinus delphis* con los nombres de los distintos componentes.
Fuente: Mead y Fordyce (2009).

Figure 2. Posterior view of a *Delphinus delphis* skull showing the names of its components. Source: Mead and Fordyce (2009).

Variabilidad del occipital en Cetáceos



Figura 3. 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.

Figure 3. Posterior view of a cut *Tursiops truncatus* skull. The blue arrow points to the caudal fossa, the cavity that houses the hindbrain. Picture taken at the Paris National Museum of Natural History.

Variabilidad del occipital en Cetáceos

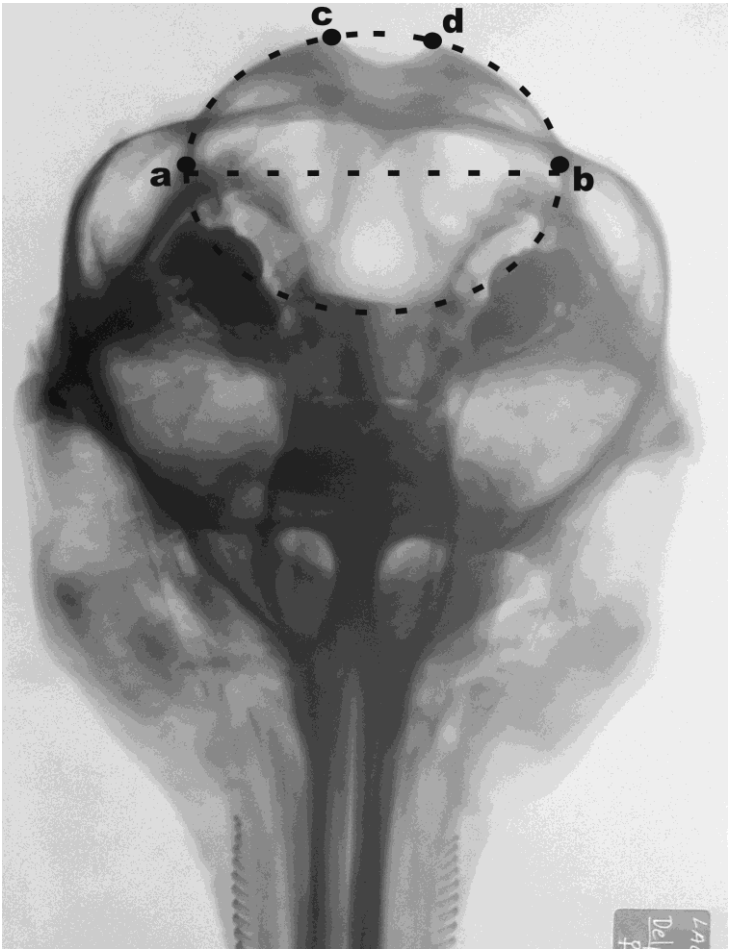


Figura 4. Vista dorsal de un cráneo de *Delphinus delphis* donde se muestra la elipse a la cual el perfil de la fosa caudal puede ser asimilada, así como los cuatro puntos (*a*, *b*, *c* y *d*) usados en nuestras mediciones. Fotografía tomada en el Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles (Los Angeles County National History Museum).

Figure 4. Dorsal view of a *Delphinus delphis* skull showing the ellipse to which the profile of the caudal fossa can be assimilated as well as the four points (*a*, *b*, *c* and *d*) used in our measurements. Picture taken at the Los Angeles County National History Museum.

Variabilidad del occipital en Cetáceos

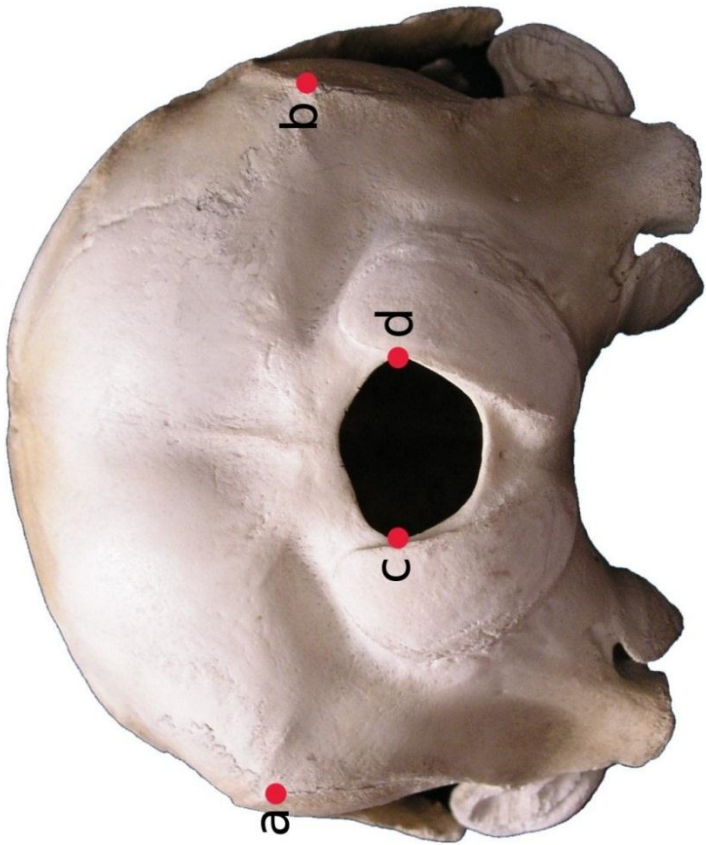


Figura 5. Vista posterior del cráneo de un espécimen de *Delphinus delphis* con los puntos de referencia usados en este estudio (*a*, *b*, *c*, y *d*). Fotografía tomada en el Museo Nacional de Historia Natural de París.

Figure 5. Skull of a *Delphinus delphis* specimen from a posterior view with the reference points used in this study (*a*, *b*, *c* and *d*). Picture taken at the Paris National Museum of Natural History.

Variabilidad del occipital en Cetáceos

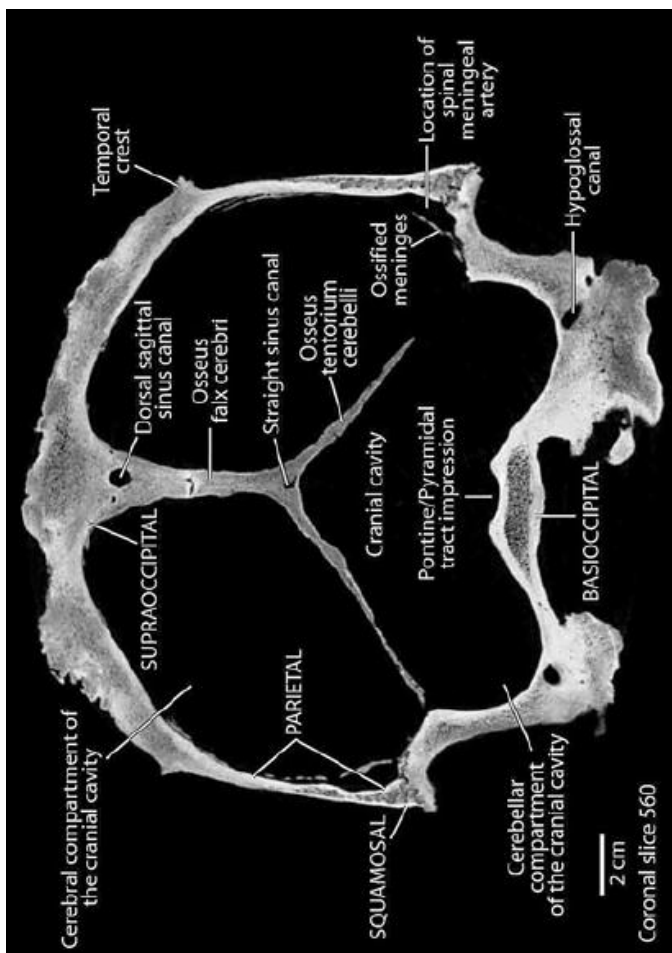


Figura 6. Vista posterior de un corte del cráneo de un ejemplar de *Tursiops truncatus* en la cual se muestran las diversas estructuras que la forman. *Cerebral compartment of the cranial cavity*: Compartimento cerebral de la cavidad craneal; *Dorsal sagittal sinus canal*: Canal del seno sagital dorsal; *Osseus falx cerebri*: Parte ósea de la hoz cerebral; *Straight sinus canal*: Canal del seno estrecho; *Osseus tentorium cerebelli*: Parte ósea del tentorio cerebelar; *Squamosal*: Escamoso; *Cranial cavity*: Cavidad craneal; *Ossified meninges*: Meninges osificadas; *Location of the spinal meningeal artery*: Localización de la arteria meníngea espinal. *Pontine/Piramidal tract impression*: Impresión del tracto Pontino/Piramidal; *Cerebellar compartment of the cranial cavity*: Compartimento cerebelar de la cavidad craneal; *Hypoglossal canal*: Canal hipogloso. Fuente: Colbert *et. al.* (2005).

Figure 6. Posterior view of a cut of a *Tursiops truncatus* skull, showing the various structures that form it. Note the location of the spinal meningeal artery. Source: Colbert *et. al.* (2005).

Variabilidad del occipital en Cetáceos

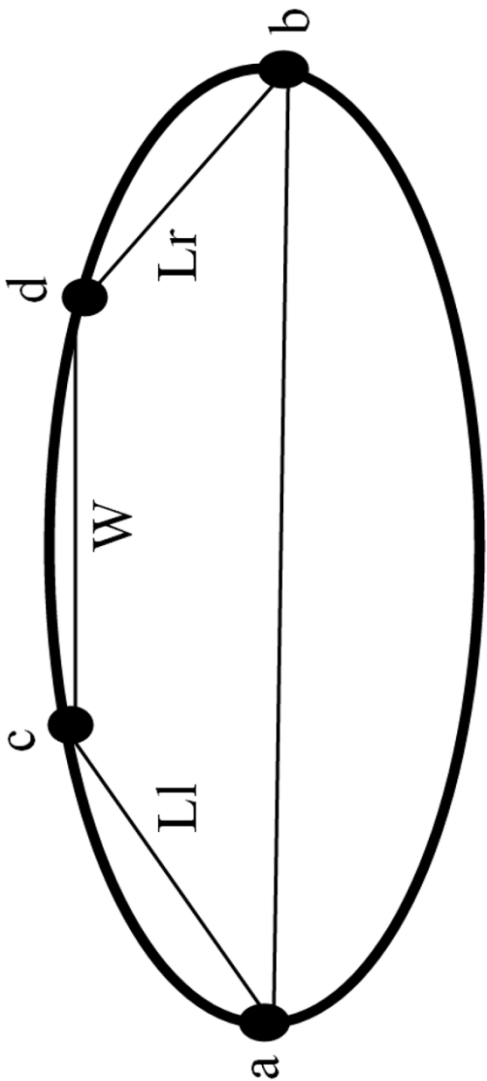


Figura 7. Esquema de la fosa caudal (elipse) y los cuatro puntos (*a*, *b*, *c* y *d*) usados para las medidas. Estas medidas están representadas por las líneas *ab*, *ac* (*Ll*), *cd* (*W*) and *db* (*Lr*).

Figure 7. Sketch of the caudal fossa (ellipse) and the four points (*a*, *b*, *c*, and *d*) used for the measurements. These measurements are represented by lines *ab*, *ac* (*Ll*), *cd* (*W*) and *db* (*Lr*).

Variabilidad del occipital en Cetáceos

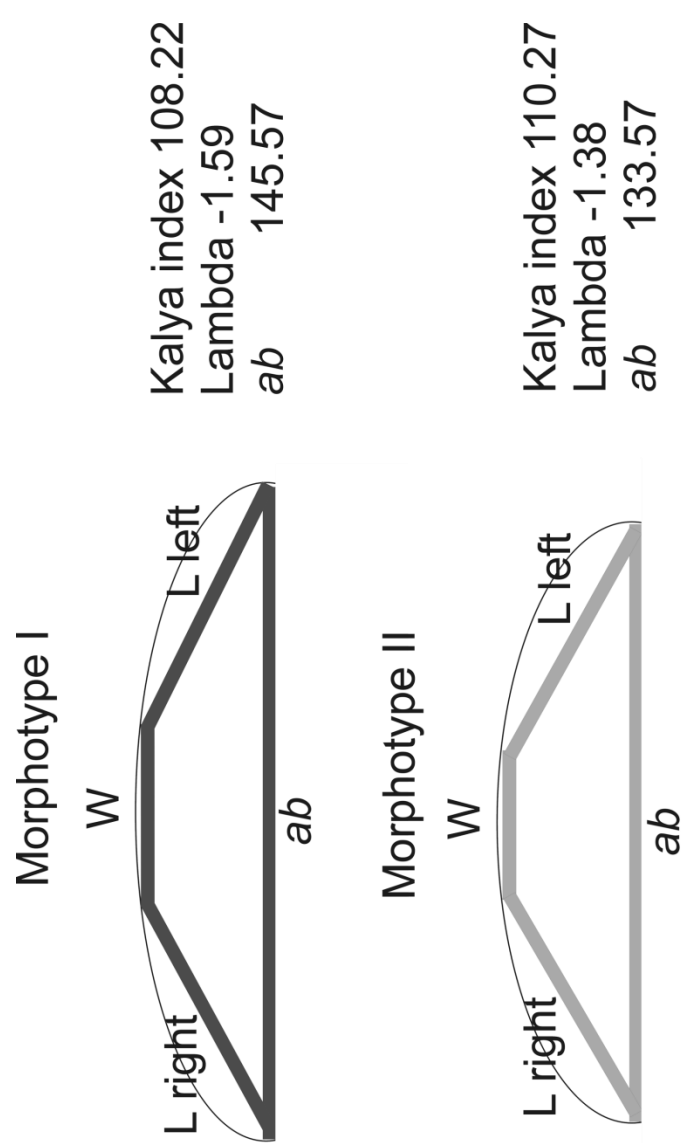


Figura 8. Estos dos morfotipos modelo muestran los efectos que la variación conjunta del índice K y de Lambda produce en la región exoccipital.

Figure 8. These two model morphotypes show the effect the joint variation of K index and Lambda have on the profile of the exoccipital region.

Variabilidad del occipital en Cetáceos

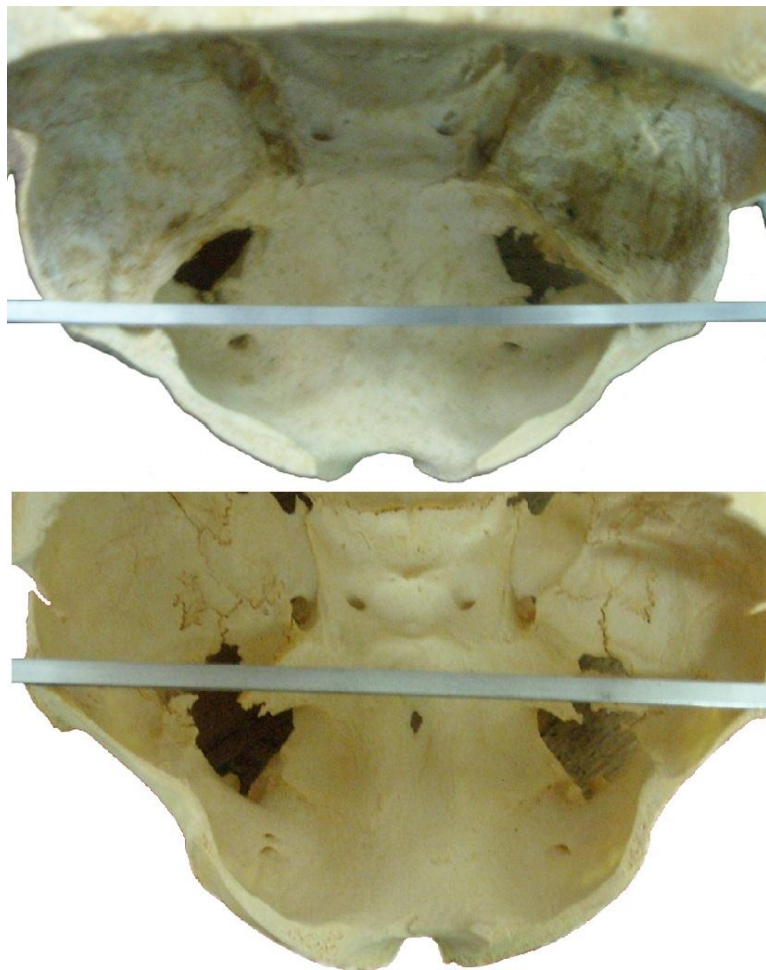


Figura 9. Vista dorsal de dos cráneos cortados de *Delphinus delphis* (arriba) y *Stenella attenuata* (abajo). El calibre está situado en la línea imaginaria que une los puntos *a* y *b*. Nótese la mayor curvatura occipital de *Stenella attenuata* (Índice K = 113,65) con respecto a *Delphinus delphis* (Índice K = 109,66).

Figure 9. Dorsal view of two cut skulls of *Delphinus delphis* (up) and *Stenella attenuata* (down). The calliper is situated on the imaginary line that joins points *a* and *b*. Note the increased occipital curvature of *Stenella attenuata* (K index = 113.65) in comparison with *Delphinus delphis* (K index = 109.66).

Variabilidad del occipital en Cetáceos

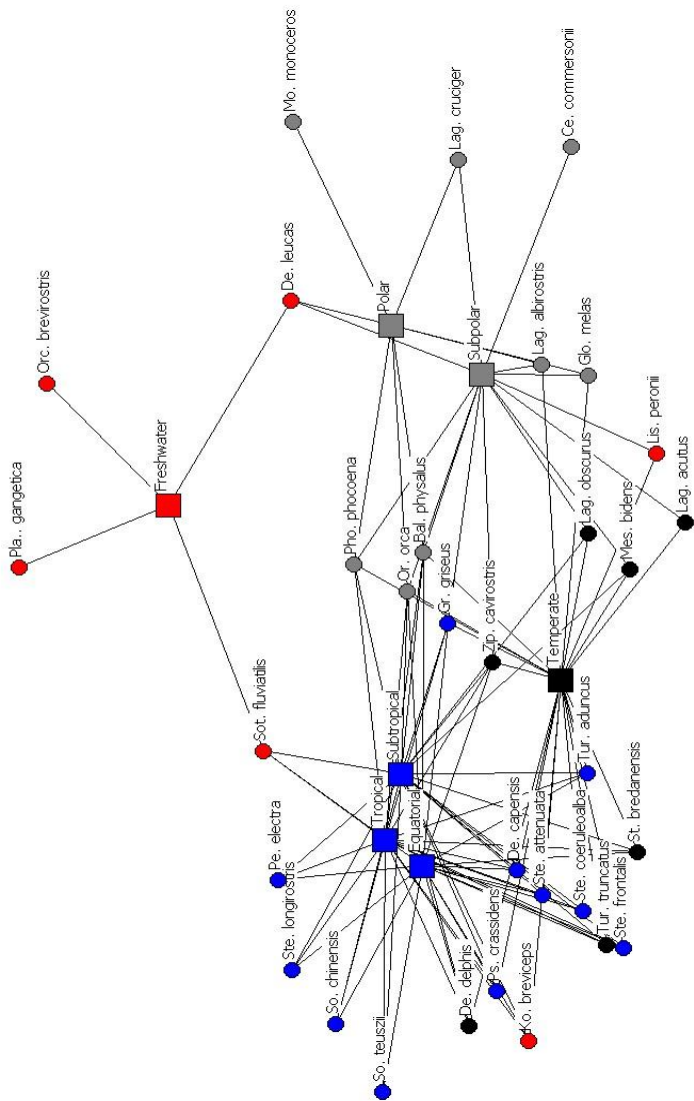


Figura 10. Representación visual del grupo de categorías “Latitud” mostrando las categorías (cuadrados) y especies estudiadas (círculos). Las líneas que unen especies y categorías indican la pertenencia de esa especie a la categoría. Nótese que una especie puede pertenecer a más de una categoría.

Figure 10. Visual representation of the “Latitude” category group showing the categories (squares) and study species (circles). Where a line is drawn between a species and a category, it means that said species is included in that category. Note that a given species can belong to more than one category.

Figura 11. Representación visual del grupo de categorías “Océano” mostrando las categorías (cuadrados) y especies estudiadas (círculos). Las líneas que unen especies y categorías indican la pertenencia de esa especie a la categoría. Nótese que una especie puede pertenecer a más de una categoría.

Figure 11. Visual representation of the “Ocean” category group showing the categories (squares) and study species (circles). Where a line is drawn between a species and a category, it means that said species is included in that category. Note that a given species can belong to more than one category.

Variabilidad del occipital en Cetáceos

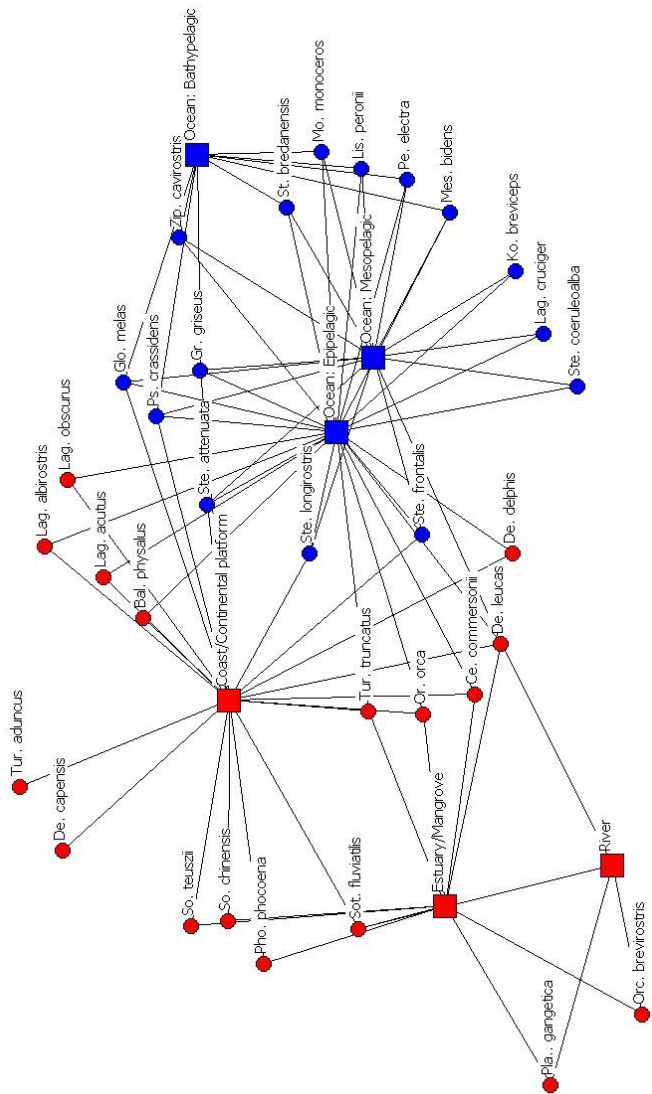


Figura 12. Representación visual del grupo de categorías “Visibilidad” mostrando las categorías (cuadrados) y especies estudiadas (círculos). Las líneas que unen especies y categorías indican la pertenencia de esa especie a la categoría. Nótese que una especie puede pertenecer a más de una categoría.

Figure 12. Visual representation of the “Visibility” category group showing the categories (squares) and study species (circles). Where a line is drawn between a species and a category, it means that said species is included in that category. Note that a given species can belong to more than one category.

Variabilidad del occipital en Cetáceos

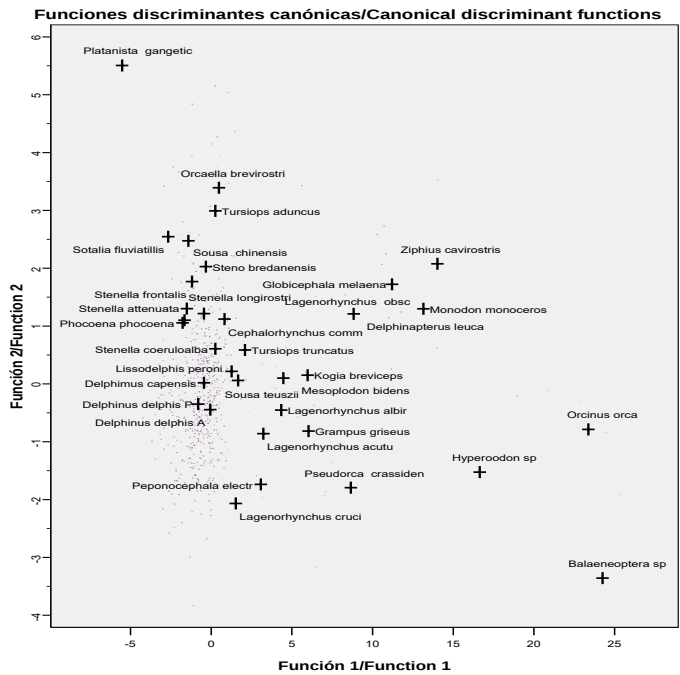


Figura 13. Representación gráfica del análisis discriminante llevado a cabo en las especies estudiadas usando el índice K and Lambda.

Figure 13. Graphic representation of the discriminant analysis carried out on the study species using K index and Lambda as variables.

Variabilidad del occipital en Cetáceos

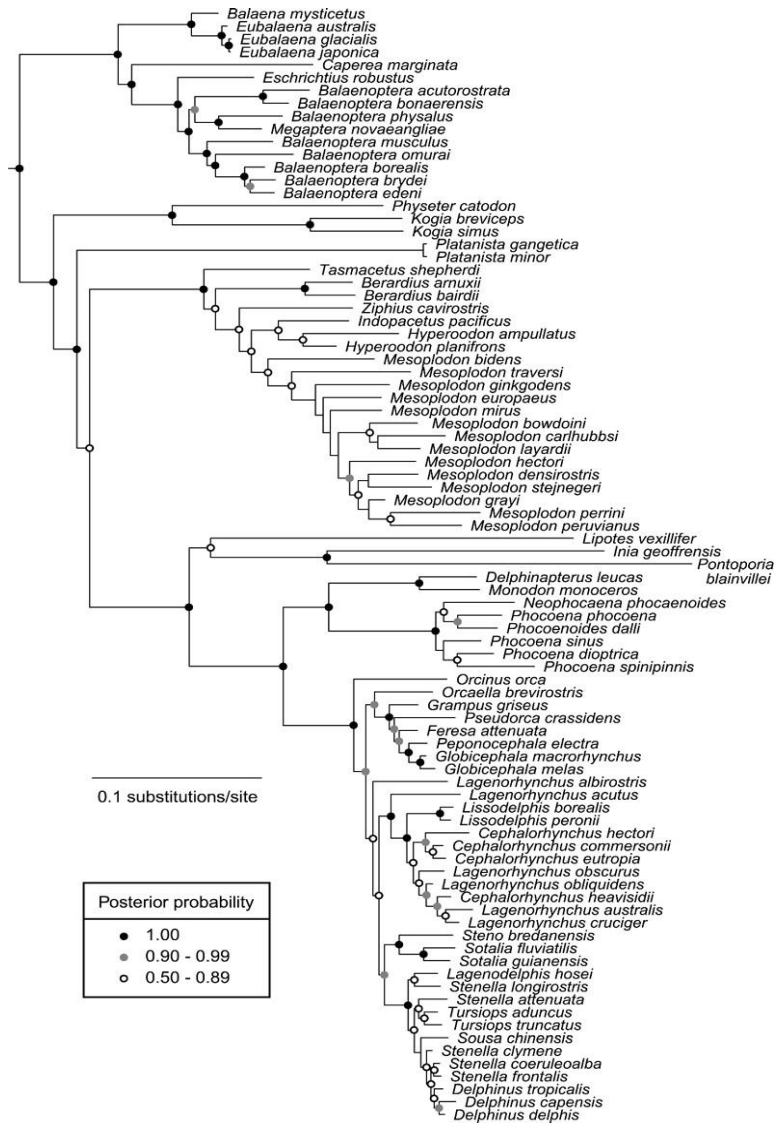


Figura 14. Árbol filogenético actual de Odontoceti. Fuente: Steeman *et. al.* (2009).

Figure 14. Current phylogenetic tree of Odontoceti. Source: Steeman *et. al.* (2009).

Variabilidad del occipital en Cetáceos

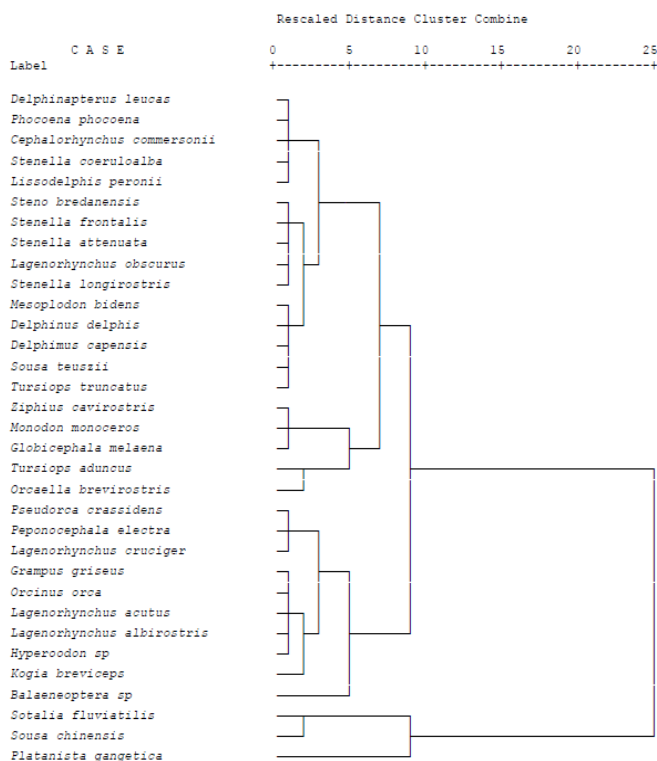


Figura 15. Dendrograma basado en un análisis jerárquico de conglomerados de las especies estudiadas usando el índice K y Lambda como variables.

Figure 15. Dendrogram based on a hierarchical cluster analysis of the study species using K index and Lambda as variables.

Variability of the occipital region in Cetaceans and its potential relationships with environmental variables



**Licentiate degree dissertation by Nicolás Palanca-Castán
Laboratorio de Anatomía Animal
Department of Ecology and Animal Biology
Faculty of Science, University of Vigo
February 2011**

Variability of the occipital region in Cetaceans and its potential relationships with environmental variables

Licentiate degree dissertation by Nicolás Palanca Castán,
Laboratorio de Anatomía Animal, Departament of Ecology
and Animal Biology, University of Vigo , February 2011

Cover photograph: *Hyperoodon ampullatus* skull from the National
Museum of Natural History, Paris.

Licentiate degree dissertation at Faculty of Biological Sciences, University of Vigo, for the approval of the University Committee on Graduate Studies.

Supervised by Dr. Luz Calia Miramontes Sequeiros, Laboratorio de Anatomía Animal, Department of Ecology and Animal Biology, University of Vigo.

Contents English version

Introduction 7

Foreword 7

Adaptations to aquatic life 9

Evolutionary history..... 14

Cetacean brain 20

Occipital region..... 28

Objectives of the work 30

Methods..... 33

Specimens 33

Calculations and derived variables..... 38

Data processing..... 42

Results 47

Discussion..... 55

Conclusions 65

References 67

Figures can be found in the center of the book, after the references.

Introduction

Foreword

This is a dissertation about the natural variability of the occipital region among Cetaceans, specially Odontoceti, as well as its potential relationship with variations on the hindbrain structures that are enclosed by it, as well as environmental variables.

However, in order to put these hindbrain and occipital region adaptations in a general context, the first part of this dissertation will be an introduction to the traits that separate Cetaceans from other mammals, including their more important adaptations to a fully aquatic life style.

A good part of this introduction will be dedicated to the Cetacean brain due both to its very interesting adaptations, some of which might not be related with their aquatic life style, and its relevance for the subject matter of this study. Of course the occipital region, as the main subject of this study, will be described in detail.

A special attention will be given to the cerebellum and other hindbrain structures, since adaptations affecting these structures are of paramount importance to the hypothesis of this dissertation: that the occipital region of

Cetaceans shows a clear interspecific variability due to factors such as phylogenetic relationships, environmental variables, life style and behavior as a consequence of its great adaptive importance, giving rise to different morphotypes that can be identified through the study of the occipital bone morphology.

Adaptations to aquatic life

Dolphins and whales comprise a fascinating group for zoologists due to its extraordinary evolutionary history. Their transition from land forms to wholly aquatic ones required extensive modifications of body shape, bones and muscles, as well as internal organs and physiology. Data on these changes is quite abundant due to the extensive studies carried out on both living Cetaceans and on the relatively rich fossil record.

Among the most striking physical changes are: an adaptation of the complete body structure to a fusiform configuration and the total loss of hair except for a few vibrissae, a thick cover of blubber around the body, eyes relatively small and located at the sides of the head and the disappearance of the external ear pinna and closing of the auditory canal.

Nostrils usually paired and in an anterior position in other mammals, are located dorsally on the head and in many occasions reduced to a single hole. Forelimbs and neck are greatly reduced in size and flexibility; the former are also flattened laterally.

The post anal tail is also compressed laterally, with two tail flukes supported mainly by connective tissue, as it is the dorsal fin present in most species [1, 2, 3].

The skeleton and skull also present an important number of modifications [1, 4, 5, 6, 7]:

A. Rostrum characteristically long due to the elongation of premaxillae and maxillae; discrete origins for muscles associated with the blowholes.

B. Long, flat and transversally broad supraorbital processes;

C. Orbits placed well apart.

D. Postglenoid processes and glenoid fossae (cavities for jaw articulation) shaped for simple hinge movement;

E. Large origins for temporalis muscles.

F. Robust basioccipital crests with each bulla having a thin outer lip, a sigmoid process with fused malleus, a large tympanic cavity, and a dense involucrum.

G. Pariotics (earbones) widely separated and loosely attached to the skull, each with distinct anterior and posterior (mastoid) processes.

H. Reduced foramina for the internal carotid arteries;

I. Neck vertebrae antero-posteriorly compressed and sometimes fused; well-developed vertebral spines and transverse processes on the lumbar vertebrae to support the

large tail muscles.

J. Scapula with a reduced supraspinatus fossa and subparallel anteriorly directed acromion and coracoid processes.

K. Without a clavicle.

L. Hyperphalangy.

M. Pelvis greatly reduced to two simple, bilateral elements and sometimes vestigial hind limbs.

Another surprising feature of the Cetacean skull is its asymmetry, which is also evident in those soft structures responsible for echolocation. It has been suggested that this asymmetry allows the emission of two different sounds at the same time, which might enhance the effectiveness of echolocation [8, 9]. Other hypotheses consider this a side effect, and suggest that the original usefulness of this asymmetry was the capacity to ingest bigger prey [10].

Organ systems are also extensively modified in order to make possible Cetacean lifestyle. Some examples of this are the valvular nostrils and intranarial larynx, both of which are adapted to exclude water from the respiratory system [11, 12]. High levels of myoglobin in skeletal muscle provide increase retention of oxygen and therefore allow for longer dives [13].

Extensive masses of blood vessels named *retia mirabilia* are found in the thoracic, spinal and cranial vascular systems. It has been suggested that these systems can be an adaptation for blood circulation control while diving and resurfacing [14, 15, 16].

The renal system appears to be adapted to the excess of salinity, showing a reniculate structure that is has been suggested to serve as a way of limiting the tubule length in such large mammals [17, 18].

The hyolingual apparatus also is modified for a double purpose; on the one hand, the presence of counter current vessels in the tongue allows for an improved thermoregulation, controlling heat loss to the water, and on the other, some Odontoceti show musculoskeletal adaptations that allow the hyolingual apparatus to function as a piston, creating a negative pressure that draws slippery prey to the mouth [19]. Mysticeti also show extensive modifications in their feeding system, namely the presence of baleen plates that they use for filter feeding.

Aquatic life has made necessary adaptations in the communication and sensory systems of Cetaceans. Eyes are adapted to both to the different refractive properties of light underwater and low-light conditions of deep zones, showing

similarities with nocturnal mammals [20].

Hearing systems have undergone extensive changes resulting from the need of directional hearing in water. Submerged terrestrial mammals hear mainly through bone conduction, but due to the ears not being acoustically isolated from the skull the directionality of underwater sounds is very difficult to determine. Cetaceans have lost the pinna and external auditory meatus, which have been substituted by the mandible and its associated fat bodies, which transmit the sound to the tympanic plate. This hearing system is acoustically isolated from the rest of the skull by the development of air sinuses, making possible stereo hearing by the transmission of the sound through the two mandibular branches [21].

Vocalization is achieved in both Odontoceti and Mysticeti by homologs of the terrestrial mammal vocal folds, which allows them to both emit sounds and control airflow and gas pressure in the respiratory system [22, 23].

The Cetacean brain shows a great number of modifications and specializations, not all of them related with aquatic life, but that will be treated with more detailed in other sections.

Evolutionary history

The heavily modified body of Cetaceans made the reconstruction of their evolutionary history an incredibly difficult task before the appearance of molecular methods. As late as 1945 some authors [24] did not even classify them together with the rest of mammals due to the difficulty in finding strong morphological evidence that supported their belonging to any group. Instead, they were classified as a different Cohort denominated Mutica. Since then, however, numerous studies have not only confirmed their belonging to specific groups within the mammals, but also provided numerous insights on their phylogeny.

Until recently, the most accepted hypothesis arose from the paleontological studies of Van Valen [25], who claimed that the closest relatives to Cetaceans were a group of fossil ungulates known as Mesonychids, with their closest living relatives being the Artiodactyls. Latter studies based on molecular evidence suggested that Cetaceans had derived directly from within the Artiodactyls [26-28] and that their closest living relative were the Hippopotamidae [29-33].

Several studies of fossils of the ankle and foot of early Cetacean combined with new molecular evidence have confirmed that Cetaceans should be classified within

Introduction	15
--------------	----

Artiodactyls [34, 35]. Within Cetaceans, the branching between Odontoceti and Mysticeti seems to have taken place near the Eocene/Oligocene boundary [36].

Notable ancestors

Among the earliest Cetaceans we find *Pakicetus* which seems to have been a relatively terrestrial animal [35, 37], the postcranial skeleton is not very different from what is expected from terrestrial mammals, although some histological variations suggest a habit of walking in shallow water [38].

On the other hand, there are several modifications of the skull, like an elongation of the rostrum that positions the incisors in line with the cheek, instead of at the front of the snout; this also makes the external nares relocate posteriorly to the tip of the rostrum. Eyes are positioned high and laterally, and there is a large ectotympanic formed by dense bone that forms the tympanic bulla that is so typical of modern Cetaceans, indicating that probably the ears of *Pakicetus* were adapted to underwater hearing [39].

These evidences, along with the facts that *Pakicetus* fossils are found in fluvial deposits and that the oxygen isotopes found in the enamel of its teeth indicate that it ingested freshwater [40], point to an amphibian lifestyle for this animal.

More recent Cetacean ancestors, such as *Rhodocetus*, show a development of the specializations found in

pakicetids, with a more modified postcranial skeleton that shows evidence of a greater time spent in water.

The auditory system is also closer to that of modern Cetaceans, with a more inflated bulla better isolated from the skull; this, as discussed in the “adaptations to aquatic life” section, allows for better directional hearing underwater.

Rhodocetus, as well as all the latter Cetacean ancestors, shows an enlargement of the mandibular canal and mandibular foramen, which in modern Cetaceans are filled with a fat body that allows the sound to reach the auditory canal through this alternative path instead of through the auditory meatus [34, 41].

Studies of the enamel of the teeth suggest, based on the incorporated oxygen isotopes, that *Indocetus*, closely related to *Rhodocetus*, led a primarily marine life, ingesting mainly saltwater [40]. *Rhodocetus* had reduced hind limbs, although they could still be used to walk on land, and its sacral vertebrae, although articulated with the pelvis, were not fused to each other [34].

In more recent protocetids such as *Protocetus* or *Natchitochia* there is no really functional connection between the sacral vertebrae and the pelvis, which means

that these animals were unable to use their hind limbs on land, although they could still have some use as propulsive surfaces in water, moving with the undulations of the body [42].

The next ancestors in the Cetacean evolutive lineage are the basilosaurid archaeocetes, with representatives such as *Dorudon* and *Zygorhiza*. These animals continue the adaptation trend of former ancestors; the adaptation of the auditory system to underwater hearing continues with the appearance of bony sinuses around the region of the auditory bulla; in modern Cetaceans these sinuses are filled with air and largely contribute to the acoustic isolation of the ear region from the rest of the skull [43].

The postcranial skeleton of basilosaurids shows heavy modifications for aquatic life such as an increased number of vertebrae which make the body longer and, provide more attachment sites for the powerful tail muscles.

These vertebrae are very homogeneous in shape, which has been interpreted as a response to the lack of differential weight load at the limbs. Sacral vertebrae are absent, and the caudal vertebrae have become squared and flattened, which might indicate the presence of tail flukes [43, 44].

Forelimbs have also adapted to the aquatic lifestyle; basilosaurids, like modern Cetaceans, present broad scapula and very reduced mobility of the elbow and wrist, which makes impossible to draw these limbs under the body for terrestrial locomotion. Hindlimbs, on the other hand, are so reduced that it is probable that they would have been useless for locomotion [43, 45, 46].

All these adaptations suggest that these animals led a completely aquatic lifestyle, much like modern Cetaceans. Basilosaurids were the group that gave rise to Neoceti, primitive Odontoceti and Mysticeti, which diverged through the Oligocene giving rise to the modern forms we know nowadays [47].

Cetacean brain

Although Cetacean evolutionary history is well understood thanks to the study of the fossil record, brain evolution is very less well-known. This is unfortunate, since the central nervous system is a very informative structure as a consequence of its role as manager of all the incoming information from the body and the senses, as well as the responsible for the integration of all this afferent information into an efferent response adequate for the survival of the whole organism.

One of the consequences of this is that changes and adaptations of the body are also reflected in the circuitry and size of the different functional structures of the brain; this is also true for changes in behavior. This is known as the Principle of Proper Mass, which predicts a positive correlation between the amount of information that a given structure needs to process and the amount of neuronal tissue. This opens the possibility to assess the relative importance of different functions for different animals simply considering the relative size of the structures that control said functions [48].

Since the information on the brain structure of archaic Cetaceans is scarce, the best strategy to understand

how their life style has modified their brain is by comparison of extant Cetaceans with terrestrial mammals. We know that structural and functional relationships between different areas of the brain can be inferred from their relative size, as a consequence of the necessity for functional systems to evolve as a whole. Therefore, the structure of the brain will be characterized here by comparison of the relative sizes of the different structures between Cetaceans and other mammals.

Due to the relatively small body of knowledge about brain form and function in Mysticeti and, because most of the information on Odontoceti is generally thought to be valid for both suborders [49,50], this introduction will be centered on studies of Odontocete brains, making exceptions whenever there is a known difference between both groups. A graphic representation of the Cetacean brain can be seen in Figure 1.

One of the most important characteristics of Cetacean brain is its size. Among Cetaceans we find the greatest brain absolute size (8 Kg in the sperm whale) [51] as well as the greatest relative sizes among animals excluding man. Encephalization quotient (EQ), a measure of how big an animals' brain is when compared to animals of

similar size [48], is generally high among Odontoceti, and in many cases it is in the range of 4 to 5, which is the higher among mammals save for human (whose EQ is 7), and significantly bigger than in the great apes, whose EQ is usually around 3 [52].

Encephalization quotients of Mysticeti are generally below 1 [51]; however, some authors [49] defend that this is mainly a consequence of an uncoupling between body and brain size in extraordinarily big bodies. One of the arguments is that a huge part of a whale's body mass corresponds to blubber which needs no processing power. Another argument is that, given the level of derived morphology and level of convolution [53], we should not dismiss these animals as lacking intelligence.

According to some authors, this enlargement of the brain does not seem to be an adaptation to aquatic life [49], since increase in brain size took place millions of years after the return to water by primitive Cetaceans [54] and that many of its neural characteristics, such as the expanded neocortical volume are not shared with other aquatic mammals, namely Sirenids and Pinnipeds, nor are they with echolocating land mammals [49].

This suggests that, although echolocation and aquatic lifestyle might have played a role in Odontoceti encephalization, they probably are not the main factors.

Authors such as Marino [49] have suggested that this increase in brain size is more related to the social complexity and predatory lifestyle of these animals. Some authors, however, consider that this high encephalization is indeed related to aquatic life styles and propose that the increased brain mass is an adaptation to produce metabolic heat in great quantities as a response to low water temperatures [55].

The cerebral cortex, a sheet of grey neuronal tissue at the outermost part of the mammalian brain, has similar in sizes in Cetaceans simian primates [55, 56]. This cortical layer is rather thin [53, 56], however, it is very extended and folded, with high gyrification indexes (which express the relation between cortical surface and total brain size) of 2.4 in *Tursiops truncatus* and 2.7 in *Delphinus delphis*, whereas the human gyrification index is 1.75 [49, 56, 57]. The cerebral cortex shows a very unusual distribution of the sensory-motor zones, with the auditory and visual cortices adjacent to one another and the motor and somatosensory regions situated rostrally to both of them [49, 56, 58].

This leaves a large extension of nonprojection cortical tissue lateral and posterior to these areas that might be considered “higher-order-integrative”, which means that they are used for higher cognitive processes [49].

The adjacency of visual and auditory cortical areas is consistent with the behavioral evidence for a high capacity of cross modal information processing in dolphins that shows a very high similarity between their perception of visual and echolocation signals [59], that is to say that in a certain way echolocation can act like an enhancement of sight. The cortical citostructure of Mysticeti shows some differences when compared to Odontoceti; among them the presence of modular arrangements of specific groups of neurons over vast domains of cortex that in Odontoceti are much more restricted, and also the presence of large numbers of spindle cells, which is considered by some authors as a case of parallel evolution with humans [50].

Another key feature of Odontoceti brain structure is the loss of the olfactory system [53, 60]. This comes hand in hand with profound changes in the limbic system, a set of structures located at the inner border of the cortex and the part of the brain that deals with emotional reactions and memory formation.

The hippocampus, fornix and mammillary bodies, all part of the above mentioned limbic system, appear reduced [61, 62], while the amygdala is well-developed [63], which suggests the existence of substantial alternative (nonolfactory) input sources to this structure.

The reduced hippocampus is a surprising feature, since there is behavioral proof for strong learning and memory skills in dolphins [64, 65]; according to some authors this might be explained by a transference of learning and memory functions from the hippocampus to the well-developed cortical limbic lobe [53, 66, 67] though for now is a question that remains unanswered [56].

A logical consequence of echolocation in Odontoceti is the great development of the auditory system which, due to the enlargement of midbrain structures such as the ventral cochlear nucleus, trapezoid bodies, lateral lemniscus, and inferior colliculi accounts for the massive size of this portion of the brain [53, 68].

The Cetacean hindbrain, which includes the cerebellum, pons, *medulla oblongata* and brainstem, is a special case, one that we intend to treat in this study.

According to the “developmental constraint hypothesis”, the relative size of brain components in

mammals shows predictable allometric trends, that is to say, the relative size of the different parts of the brain tends to be constant [69].

Cerebellum size in Cetaceans is an exception to this rule with values around 15% of total brain size, which is significantly greater than that of other mammals such as Cercopithecids, with values of 8% of total brain size. Moreover, the average cerebellar size in a dolphin is 49.5% bigger than humans (whose cerebellum is also an exception to the developmental constraint hypothesis with a value of 10% of total brain size) with a similar noncerebellar brain volume [70].

The pons also seems to be greatly enlarged, as well as the *nucleus ellipticus* and the *medulla oblongata* [53, 63, 71]. The function of these enlarged structures remains open for speculation, although there is evidence that the cerebellum participates in a number of processes other than the traditionally associated motor control, such as cognition and language in humans [72-75], memory [76, 77] and sensory processing [78, 79].

Some studies also suggest that the cerebellum acts as a tracking computer that deals with the spatial data incoming from the senses about the position and movement

of both the animals and other objects around it in order to keep the animal aware of its surroundings and playing an important role in navigation [78, 79].

This, along with the fact that there is evidence that the cerebellum is involved in biosonar acoustics, frequency sensitivity and sound location in bats [80, 81] and that certain cerebellar structures such as the paramedian lobules and parafocculus appearing enlarged in echolocating bats and Cetaceans but not in non-echolocating species from both groups [78, 82, 83] has led some authors to suggest that these enlarged hindbrain structures might play an important role in echolocation [68, 70, 78].

Occipital region

The occipital region (Figure 2) can be divided into four individual bones: basioccipital, supraoccipital and left and right exoccipitals. According to Mead & Fordyce [84] these are their definitions:

The basioccipital bone is a midline ossification in the ventral posterior portion of the cranium. It does not take part in the occipital condyles but may form a small part of the ventral margin of the *Foramen Magnum*. It is bordered on the posterolateral surface by the exoccipitals; on the anterolateral surface by the parietal and sometimes the alisphenoid; and on the anterior surface by the basisphenoid.

The exoccipitals form part of the posterolateral wall of the cranium. They are paired ossifications that form the occipital condyles on their medial aspects. They are also known as the lateral processes (*partes laterales*) of the occipitals. The exoccipitals are bounded by the supraoccipital dorsally, the parietals anterolaterally, the squamosals anteriorly, and the basioccipital anteroventrally.

The supraoccipital is one of the three bones that surround the *Foramen Magnum* and that form the occipital region of the cranium. The supraoccipital is the most dorsal of the three and forms the dorsal border of the *Foramen*

Magnum and part of the roof of the cranium.

The exoccipital and basioccipital bones are the main responsible of the definition of the limits of the caudal fossa, the cavity that houses the hindbrain (Figure 3).

However, our preliminary observations of Cetacean skulls suggest that the exoccipital bones show a greater and more easily measurable interspecific variability on account of which we decided to center this study on them. Due to the methods used in the study both bones will be sometimes considered a continuous structure, in these occasions they will be mentioned as “exoccipital region”.

Objectives of the work

The aim of this project was to study the natural variability of the occipital bone in several species of Cetaceans. We consider that the occipital region has great evolutionary importance for Cetaceans for two main reasons.

On the one hand, and as discussed in the previous section, there is a conspicuous enlargement of several hindbrain structures that are thought to be related to echolocation and spatial awareness.

On the other hand, the occipital region has great importance in terms of blood supply to the brain. This is due to the degeneration in the carotid artery delivery route in Cetaceans which implies that the spinal meningeal artery that enters the skull through the *Foramen Magnum*, is the main source of blood to the brain [14, 85, 86, 87].

As a result of the above-mentioned reasons, we find that the occipital region is the location of two elements (hindbrain and vascular system) of great adaptive importance, and therefore an interesting subject for a variability study.

We chose an indirect approach for the study by taking measurements of the exoccipital region skeletal

component. The study of this structure is advantageous with respect to the direct study of the structures it supports because it is a hard structure that conserves its shape after death and decomposition and therefore can be easily studied on dead animals and even fossils without the need for them to be in a perfect state of conservation.

Also, it is important for studies in skull morphometry to be able to gather as much information as possible with the least amount of measurements, since too many variables lead to accumulated error. Moreover, it is necessary that the measurements are easy to take with precision. This approach with few, very precise variables allows for more extensive and statistically significant studies using hundreds of specimens from different species taken from museums instead of a few necropsies or studies on live animals.

This study uses four measurements to characterize the exoccipital region and the caudal fossa, allowing us to compare in relative terms the concavity and asymmetry of the exoccipital region, the depth of the caudal fossa and the size and eccentricity of the *Foramen Magnum*.

This is achieved by the use of two derived variables obtained with simple equations. We chose these measurements because the general shape of the exoccipital

region from a dorsal view can be assimilated to a semiellipse (Figure 4).

The characteristics of this semiellipse can be defined by four vectors that correspond to the four measurements taken in this study.

The central hypothesis of this work is that the occipital region of Cetaceans shows a clear interspecific variability due to factors such as phylogenetic relationships, environmental variables, life style and behavior as a consequence of its great adaptive importance, giving rise to different morphotypes that can be identified through the study of the occipital bone morphology.

Methods

Specimens

The studied specimens belong to the marine mammal collection of the Compared Anatomy Laboratory of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN). A total of 179 skulls from 32 Cetacean species were measured by the author during a visit on August 2010.

Data from the studies of L.C. Miramontes-Sequeiros (the supervisor of this dissertation) were also used, which consisted on 42 *Delphinus delphis* and 421 *Delphinus capensis* specimens from the marine mammal collection of the Los Angeles County Natural History Museum (LACM).

All these data remain deposited in the Laboratorio de Anatomia Animal research database for its future use by any member of the team with previous authorization from the team leader.

In addition to the measurements, the reference number, sex, location and total body length were taken when available. Information about habitat, ecology and diet from each of the species was gathered from the literature [89-124].

Measurements

In order to present a coherent nomenclature we used the comprehensive work of Mead & Fordyce [84] as a source for the names of the different cranial structures studied. It is important to note that for the purpose of this study the paraoccipital processes of the exoccipital bones were not taken into account, since they are not part of the structure that encloses the hindbrain.

Four points in the exoccipital region were defined in order to take our measurements (Figure 5). The first two were named *a* and *b*, and correspond to the points on the left and right exoccipital bones (respectively) where the parietosupraoccipital suture meets the parietal crest (mastoid fontanelles).

The distance between these two points corresponds to the maximum width of the exoccipital bone. The remaining two points were named *c* and *d*, and correspond to the leftmost and rightmost (respectively) points of the maximum transverse diameter of the *Foramen Magnum* as seen from a posterior view.

The following anatomical measurements were taken on each specimen using a digital caliper with an error of 0.01 mm, and each of them was taken twice in order to

reduce error to a minimum:

(I) Distance from a to b (ab) or maximum width of the exoccipital region.

(II) Distance from a to c (Ll) or minimum width of the left exoccipital bone.

(III) Distance from d to b (Lr) or minimum width of the right exoccipital bone.

(IV) Distance from c to d (W) or maximum width of the *Foramen Magnum*.

These four measurements need not be taken in the same plane, because they are taken directly between points on the surface of the skull.

We chose these measurements because the general shape of the exoccipital region from a dorsal view can be assimilated to a semiellipse, and extended to an ellipse by extrapolating its other half towards the interior of the skull (Figure 4).

However, using the classical formulae to estimate its characteristics can be very troublesome; on one hand, the minor axis of this ellipse is an imaginary line, which makes very difficult its precise measurement, on the other, the real half of the ellipse is asymmetrical and it is truncated by the *Foramen Magnum*.

Therefore we used an indirect approach and assimilated the profile of the exoccipital region to a conic curve that can be characterized by one line and four points.

We used the points at both ends of the maximum width of the exoccipital region and at both ends of the maximum width of the *Foramen Magnum* (Figure 5) due to being both easily measurable and anatomically significant because, as discussed above, the *Foramen Magnum* is crossed by the spinal cord and the spinal meningeal arteries, which are the only source of blood for the Cetacean brain [14, 85, 86, 87], so a preliminary hypothesis assuming the evolutionary importance of this structure can be safely assumed.

On the other hand, the points at the maximum width of the exoccipital region not only coincide with the anatomically significant occipital-parietal suture, but, as studies of the interior part of the skull show [14] also are very close to the points at which the spinal meningeal arteries divide into a series of minor vessels that irrigate the brain.

These points are also, from a posterior view, at the same level of the ventralmost limit of the cerebellar tentorium, the structure that separates the cerebellum and

Methods	37
---------	----

brain stem from the rest of the brain (Figure 6), thus being useful for making estimations of the size that these soft structures had back when the animal was alive.

Calculations and derived variables

A conic can be defined by four points (ABCD) that belong to the set of conics that circumscribe all possible quadrilaterals formed by those points. Such conics are defined by the Cartesian equation of its sides (Equation 1).

$$BA*DC+\lambda BC*AD=0 \quad \text{Eq.1}$$

For each value of λ we obtain one of the infinite possible conics for that value, among which the distances between the four points may vary. However, once the distances between points are defined, there is only one possible conic for each λ value. The quadrilateral formed by the four points ABCD represents a degenerated conic.

The semiellipse that fits the shape of the exoccipital region can be defined by considering the maximum width of the exoccipital region as the major axis of the ellipse and four points a , b , c and d .

The distances between these points will be named ab between a and b (maximum width of the exoccipital region), Ll between a and c (minimum width of the left exoccipital bone), Lr between d and b (minimum width of the right exoccipital bone), and W (transverse diameter of the

Foramen Magnum) (Figure 7). As the measurements taken for this study correspond to the four points and the line that define a conic, this conic can be used to make an estimation of the concavity of the exoccipital region.

The two derived variables used in this study correspond to the Kalya index (K index for short) and Lambda (λ). K index was developed by us [88] and is defined as the percentage of the sum of the widths of the right and left exoccipital bones and the transverse diameter of the *Foramen Magnum*, divided by the maximum width of the exoccipital region and multiplied by one hundred in order to make easier the result visualization (Equation 2):

$$K = [Lr + Ll + W/ab] \times 100 \quad \text{Eq.2}$$

On the other hand, λ can be obtained from Equation 1, giving place to Equation 3:

$$- \lambda = W \times ab / Ll \times Lr \quad \text{Eq.3}$$

These two variables define the shape and dimensions of the exoccipital region and, by extension, of the caudal fossa. The variance in K index values represents the

variation in the concavity of the exoccipital region, whereas λ is correlated to the relation of W (transverse diameter of the *Foramen Magnum*) to ab (maximum width of the exoccipital region) for a given K index value.

Kalya index is positively correlated with the curvature of the exoccipital region from a dorsal view at the level of the *Foramen Magnum*. Therefore, if we take two skulls of the same size, as well as same *Foramen Magnum* relative size (represented by Lambda) the one with the higher K index will show an increased capacity of the caudal fossa.

On the other hand, with equal cranial sizes and exoccipital region curvatures, the size of the *Foramen Magnum* also influences the total capacity of the caudal fossa, since it is a secant line to the profile of the exoccipital region. Lambda shows a negative correlation with the relative width of the *Foramen Magnum*, and therefore a positive correlation with the caudal fossa depth. That is to say, with equal skull size and K index, a higher λ value indicates a greater caudal fossa capacity.

It should be noted that the use of λ is more precise than a simple calculation of the relation between the maximum width of the exoccipital region and maximum

Methods	41
---------	----

width of the *Foramen Magnum*, since it accounts for the asymmetry that is so widespread among Cetaceans (Figures 8 and 9).

Data processing

The programs used for the data treatment were Microsoft Excel 2007 and SPSS v15.0.

In first place, the measuring error was calculated, obtaining the K index and Lambda values for each specimen. The mean K index and Lambda values for each of the species was calculated. Afterwards, a discriminant analysis was carried out for the specimens as a whole. These values were used to construct a tree using a hierarchical cluster analysis, in case the source of the differences in the skull anatomy was phylogenetic distance. Another discriminant analysis was carried out in order to assess the possible existence of correlations between type of prey and the study variables.

In order to conduct a more in-depth analysis of the ecological variables, geographical and habitat-related data taken from the literature were used as grouping variables related to the distribution of the different species.

Three groups of categories were defined:

(I) Latitude, which includes the following categories:

I.1-Equatorial.

I.2-Tropical.

I.3-Subtropical.

I.4-Temperate.

I.5-Polar.

I.6-Subpolar.

(II) Ocean, which includes the following categories:

II.1-North Pacific.

II.2-South Pacific.

II.3-North Atlantic.

II.4-South Atlantic.

II.5-Mediterranean, which was considered a separate distribution unit due to the differences between its environmental conditions and those of the Atlantic Ocean.

II.6-Indic.

II.7-Arctic.

II.8-Antarctic.

II.9-Freshwater, which was considered a separate distribution unit due to the differences between its environmental conditions and those of oceanic habitats.

(III) Visibility. This category group was created in order to test the hypothesis mentioned in the introduction that relates hindbrain structure with biosonar usage.

If this was the case, a pattern of variability in the exoccipital region related to environmental visibility would be expected due to differing reliance on echolocation by the

animals. This group includes the following categories:

III.1-River. It is necessary to note that riverine Cetaceans such as those belonging to the study species inhabit the lower part of especially large rivers, such as the Amazon or Ganges. These sorts of environments present a very low visibility due to the great amount of floating sediments.

III.2-Mangrove/Estuary. These environments present similar characteristics to those described above, with great amounts of floating sediments and reduced visibility.

III.3-Coastal/Continental shelf. An environment with good visibility, it was separated from the “Epipelagic” category (see below) even though they comprise similar depths and visibility levels due to the potential differences between life styles in the continental shelf and open ocean.

III.4-Ocean-Epipelagic. Extends from the surface to a depth of 200 meters. This is the ocean layer that receives the greatest amount of light, and therefore is a high-visibility environment.

III.5-Ocean-Mesopelagic. Extends from 200 to 1000 meters deep. Light here is scarce, and therefore the visibility is low.

III.6-Ocean-Bathypelagic. Extends from 1000 to 4000 meters deep. There is a total absence of light here except for that created by bioluminescent creatures, and as a consequence visibility is, in practice, zero.

Each of the study species could fall into any number of categories depending on its level of specialization. After the grouping, the mean K index and Lambda for each of the categories was found.

The matrix of the species and the categories to which they belonged was introduced in the net-building program Uncinet, which shows the connections of each of the species to the different categories, represented as nodes in the net. The value of the connection vector between each species and its categories was fixed as the absolute value of the difference between the species' mean and the category mean for each of the variables used (K index and Lambda).

Figures 10, 11 and 12 show the different categories of each of the category groups and the species classified within each of them.

Results

Table 1 shows the number of specimens measured as well as the mean K index and Lambda values for each of the studied species.

Table 1. Studied species including common and scientific name, family, number of specimens (N) and mean K Index and Lambda values.

Species	N	K index	Lambda
<i>Platanista gangetica</i> , Ganges river dolphin, Platanistidae	1	126.49	-1.67
<i>Orcaella brevirostris</i> , Irrawaddy dolphin, Delphinidae	8	123.81	-0.97
<i>Tursiops aduncus</i> , Indo-Pacific bottlenose dolphin, Delphinidae	6	120.85	-1.28
<i>Sotalia fluviatilis</i> , Tucuxi, Delphinidae	5	114.20	-2.23
<i>Sousa chinensis</i> , Indo-Pacific hump-backed dolphin, Delphinidae	1	115.71	-1.92
<i>Ziphius cavirostris</i> , Cuvier's beaked whale, Zypidae	2	120.76	-0.73
<i>Steno bredanensis</i> , Rough-toothed dolphin, Delphinidae	6	117.27	-1.39
<i>Stenella frontalis</i> , Atlantic spotted dolphin, Delphinidae	4	116.48	-1.40
<i>Globicephala melas</i> , Long-finned pilot whale, Delphinidae	9	118.49	-0.95
<i>Stenella longirostris</i> , Spinner dolphin, Delphinidae	16	114.83	-1.44
<i>Monodon monoceros</i> , Narwhal, Monodontidae	1	118.34	-0.74
<i>Lagenorhynchus obscurus</i> , Dusky dolphin, Delphinidae	1	113.91	-1.55
<i>Delphinapterus leucas</i> , White whale or Beluga, Monodontidae	2	115.56	-1.21
<i>Cephalorhynchus commersonii kerguelensis</i> , Commerson's dolphin, Delphinidae	6	116.28	-1.07
<i>Stenella attenuate</i> , Pantropical spotted dolphin, Delphinidae	29	113.65	-1.54
<i>Phocoena phocoena</i> , Harbor porpoise, Phocoenidae	13	115.41	-1.20

<i>Stenella coeruleoalba</i> , Striped dolphin, Delphinidae	7	114.16	-1.17
<i>Tursiops truncatus</i> , Common bottlenose dolphin, Delphinidae	25	112.34	-1.47
<i>Lissodelphis peronii</i> , Southern right whale dolphin, Delphinidae	6	112.94	-1.17
<i>Kogia breviceps</i> , Pygmy sperm whale, Kogiidae	3	115.22	-0.70
<i>Mesoplodon bidens</i> , Sowerby's beaked whale, Zyphidae	3	111.50	-1.35
<i>Sousa teuszii</i> , Atlantic hump-backed dolphin, Delphinidae	2	110.20	-1.57
<i>Delphinus capensis</i> , Long-beaked common dolphin, Delphinidae	42	110.22	-1.55
<i>Delphinus delphis</i> , Short-beaked common dolphin, Delphinidae	421	109.66	-1.45
<i>Lagenorhynchus albirostris</i> , White-beaked dolphin, Delphinidae	1	112.08	-0.94
<i>Orcinus orca</i> , Killer whale or Orca, Delphinidae	4	110.87	-0.88
<i>Grampus griseus</i> , Risso's dolphin, Delphinidae	9	111.34	-0.87
<i>Lagenorhynchus acutus</i> , Atlantic white-sided dolphin, Delphinidae	4	110.69	-0.97
<i>Hyperoodon sp.</i> , Bottlenose whales, Zyphidae	1	108.38	-0.95
<i>Peponocephala electra</i> , Melon-headed whale, Delphinidae	1	106.64	-1.22
<i>Pseudorca crassidens</i> , False killer whale, Delphinidae	1	105.92	-1.29
<i>Lagenorhynchus cruciger</i> , Hourglass dolphin, Delphinidae	1	105.95	-1.17
<i>Balaenoptera sp.</i> , Rorquals, Balaenopteridae	1	102.09	-1.04

Figure 13 shows the results of the preliminary discriminant analysis carried out on the studied species. Wilks' Lambda value is 0.316 for functions 1 to 2 and 0.582 for function 2. Significance is 0.0001 in both cases.

Functions 1 and 2 show 0.962 and 0.981 correlation values with Lambda and K index respectively. Table 2 shows the structure matrix of the discriminant analysis.

Table 2. Structure matrix of the discriminant analysis carried out in the studied species using mean K index and Lambda values.

	Function	
	1	2
Lambda	0.962	0.272
K index	0.195	0.981

The diet analysis took into account the fraction of benthic invertebrates (BI), large zooplankton (LZ), small squids (SS), large squids (LS), small pelagic fishes (SP), mesopelagic fishes (MP), miscellaneous fishes (MF), and high vertebrates (HV) in the diet of our study species. We used these fractions to perform a discriminant analysis to assess the role of diet as a potential separation factor of the studied species.

Data were taken from a study of stomach contents by Pauly *et al.* [124]. The results showed that function 1 showed a high canonical correlation (0.994) with the large zooplankton category (LZ), while function 2 was correlated with both benthic invertebrates (BI) and small and large squids (SS, LS), which were considered as a single category for the purposes of the analysis.

The canonical correlation values for these two categories were 0.788 for BI and -0.644 for SS and LS.

Despite the fact that the type of prey was able to separate species to some degree, there was no canonical correlation between this factor and the study variables.

Figure 14 shows the current phylogeny of Odontoceti as shown in Steeman *et al.* [125]. Figure 15, on the other hand, shows the dendrogram created in this study using the collected data, this was done in order to assess the role of phylogeny in the variability of K index and Lambda.

Tables 3, 4 and 5 show the 3 category groups (Visibility, Latitude and Ocean) as well as the values of K index and Lambda for each of the categories.

Tables 6 through 11 show the results of the ANOVA conducted on each of the category groups for both study variables. Differences between categories are significant in the “Visibility” category group for K index and in the “Visibility” and “Latitude” category groups for Lambda values. Table 3 is ordered from higher to lower K index, whilst tables 4 and 5 are ordered from lower to higher Lambda in order to make easier the visualization of results.

Table 3. Mean Kalya index (K) and Lambda values of each of the categories from the “Visibility” category group. N represents the number of species included in each category.

Visibility	N	K	Lambda
River	4	120.02	-1.53
Estuary/Mangrove	10	116.09	-1.42
Ocean-Bathypelagic	7	114.49	-1.05
Ocean-Mesopelagic	17	113.38	-1.14
Coast/Continental shelf	22	112.71	-1.34
Ocean-Epipelagic	26	112.47	-1.17

Table 4. Mean Kalya index (K) and Lambda values of each of the categories from the “Latitude” category group. N represents the number of species included in each category.

Latitude	N	K	Lambda
Polar	9	111.91	-1.01
Subpolar	15	112.42	-1.07
Temperate	22	112.94	-1.21
Tropical	21	112.70	-1.33
Equatorial	20	112.57	-1.34
Subtropical	23	112.70	-1.34

Table 5. Mean Kalya index (K) and Lambda values of each of the categories from the “Ocean” category group. N represents the number of species included in each category.

Ocean	N	K	Lambda
Arctic	9	112.79	-1.04
Antarctic	5	110.07	-1.05
North Atlantic	20	113.10	-1.14
Mediterranean	12	112.12	-1.20
North Pacific	16	112.84	-1.21
Indic	20	112.98	-1.22
South Pacific	21	112.46	-1.26
South Atlantic	22	112.09	-1.29
Freshwater	4	120.02	-1.53

Table 6. Results of the ANOVA carried out on the “Visibility” category group using K index values.

K Index	Sum of squares	d.f.	Quadratic mean	F	Sig.
Inter-groups	265.318	5	53.064	2.427	0.042
Intra-groups	1705.348	78	21.863		
Total	1970.666	83			

Table 7. Results of the ANOVA carried out on the “Visibility” category group using Lambda values.

Lambda	Sum of squares	d.f.	Quadratic mean	F	Sig.
Inter-groups	1.459	5	0.292	2.732	0.025
Intra-groups	8.331	78	0.107		
Total	9.789	83			

Table 8. Results of the ANOVA carried out on the “Latitude” category group using K index values.

K Index	Sum of squares	d.f.	Quadratic mean	F	Sig.
Inter-groups	11.923	5	2.385	0.107	0.991
Intra-groups	2228.501	100	22.285		
Total	2240.424	105			

Table 9. Results of the ANOVA carried out on the “Latitude” category group using Lambda values.

Lambda	Sum of squares	d.f.	Quadratic mean	F	Sig.
Inter-groups	1.398	5	0.280	2.680	0.026
Intra-groups	10.434	100	0.104		
Total	11.832	105			

Results	53
---------	----

Table 10. Results of the ANOVA carried out on the “Ocean” category group using K index values.

K Index	Sum of squares	d.f.	Quadratic mean	F	Sig.
Inter-groups	259.706	8	32.463	1.309	0.246
Intra-groups	2851.428	115	24.795		
Total	3111.133	123			

Table 11. Results of the ANOVA carried out on the “Ocean” category group using Lambda values.

Lambda	Sum of squares	d.f.	Quadratic mean	F	Sig.
Inter-groups	1.110	8	0.139	1.493	0.167
Intra-groups	10.683	115	0.093		
Total	11.793	123			

Discussion

These results show a great variability of K index and Lambda values among all the species studied. Moreover, the different species can be reliably separated using said values. This suggests that the variation of these measures is not random, and therefore is possible that there are one or more factors than can be related to this variability.

When analyzing the diet we found that the components of benthic invertebrates and squids of all sizes were the most important factors separating different species, a possible consequence of different prey availability in different habitats. However, we did not find any correlations between diet and our study variables.

The dendrogram created from our data discards phylogeny as the factor responsible for the variability when compared with the current phylogeny of Cetaceans, since it groups together species such as *Kogia breviceps* and *Balaeneoptera sp.*, which belong to different suborders. If phylogeny played an important role on the variability of our study variables the dendrogram based on the likeness of the occipital morphology and the actual phylogeny would be expected to be very similar.

The overall encephalization level is also not correlated with our variables, especially given that, for example, *Platanista gangetica*, considered one of the least encephalized Cetaceans with an encephalization quotient of 1.55, has nevertheless one of the highest curvatures of the exoccipital region together with *Steno bredanensis*, which in turn has one of the highest encephalization levels of all Cetaceans, with an astounding 4.95 [49].

Once all the above factors have been discarded the only variables left to consider as key factors on the variability of both the exoccipital region and hindbrain structures are the environmental.

When observing the different groups of categories used in the study a distinct pattern can be observed in the “Visibility” category group; K index values are highest in riverine and estuarine/mangrove habitats, the second highest are bathypelagic and mesopelagic, and epipelagic and platform habitats show the lowest values. K index values in the other two category groups not only do not follow a clear pattern, but also show relatively uniform values.

This leads us to the fact that some groups of Cetaceans that share specific habitats have, generally speaking, different exoccipital region curvatures than others,

a fact that demands an explanation.

As shown in the introduction, Cetaceans in general have a particularly developed hindbrain, including structures such as the pons, *nucleus ellipticus* and *medulla oblongata* [53, 63, 70, 71]. An important role for the cerebellum in the processing of spatial auditory data input resulting for echolocation signals has been proposed in several studies [68, 70, 78], and observed in echolocating bats [80, 81, 83].

The pons, also an important part of the hindbrain, is known to play an important role in the spatial perception of sounds, being the primary conduit for the transmission of acoustic data from structures such as the acoustic cortex or the *inferior colliculus* and the cerebellum. Moreover, there is a conservation of spatial information between the acoustic cortex and the pons, which suggests that the acoustic information flowing to the cerebellum via pons is used to estimate sound source location and the spatial characteristics of the acoustic components of the animal's surroundings [126].

This is further reinforced by the fact that neurons within the pontine grey of echolocating bats are known to respond to the specific frequency ranges used in echolocation calls, and that they seem to play an important

role in transmitting information from the biosonar to the cerebellum [127].

Given all this data and taking into account the Principle of Proper Mass, which postulates a correlation between the information handled by a neuronal system and the size of said system [48] it could be suggested that the increase in hindbrain size found among Cetaceans would be a consequence of its importance in handling biosonar data.

Moreover, if the hypothesis of the possible role of the cerebellum as a “tracking computer” that has already been put forward [78, 79] was indeed real, it would mean that the Cetacean hindbrain needs to process a great amount of information, further justifying its great size.

Taken within the context of these facts, our data seem to suggest a subtle consequence of both the role of the hindbrain in biosonar signal processing and the Principle of Proper Mass. If the life style of a given species creates the need for a more efficient and accurate biosonar a greater size of the echolocation-related neural structures would be expected due to the increment in spatial information that needs to be handled. The enlarged hindbrain and its support systems, such as meninges and vascular elements, would cause that the container of all those structures (*i.e.* the

occipital region) to show a greater outwards curvature as it stretches to fit its contents.

One of the possible causes for a need of a more efficient echolocation could be the lack of visual input. As mentioned before, there seems to be an important sensory overlap of visual and biosonar data in dolphins [59], therefore it could be reasonable to hypothesize that a lack of light would result in a stronger dependence on echolocation for navigation and hunting.

That seems to be the case in our data, with the greater skull curvature (represented by the K index) corresponding to animals that hunt in rivers, estuaries and bathypelagic (abyssal) zones, where either floating sediments or complete darkness make eyes practically useless, to the point that the species with a greatest curvature, the Ganges river dolphin (*Platanista gangetica*) shows atrophied eyes.

The medium values, in turn, correspond to animals that hunt in mesopelagic zones, where light is scarce, and the lowest values correspond to the species that live in coastal or epipelagic habitats and therefore have the possibility of using both vision and echolocation.

These results are interesting since they represent a new support for the hypothesis of the cerebellum playing a key role in echolocation and spatial awareness [78-83].

As for the rest of the category groups, there is a second, if not so significant, trend in the results for the Lambda variable, its values decrease as the latitude increases. Since the trend does not repeat itself in the ocean category group, it is probable that the key factor is temperature.

The lowest Lambda values occur in arctic and subarctic environments. Temperate habitats show higher values, and the highest Lambda values are those of the equatorial, tropical and subtropical categories. There is no current solid explanation for this pattern, but it opens new and interesting research possibilities. A working hypothesis for the reason behind these results might be related with thermoregulation. Lambda is correlated with the relative width of the *Foramen Magnum*, through which the main blood supply to the brain enters the skull in the form of the spinal *rete mirabile* [14, 84, 85, 86, 128], which is formed by a large number of blood vessels resembling a net.

A reduced *Foramen Magnum* might have the purpose of binding tightly together all those vessels, which would reduce their total surface. This would make easier for an animal living in a very cold zone to consistently supply its brain with warm blood even if the peripheral parts of the body have a lower than optimal temperature, since the reduced surface would diminish heat loss. Alternatively, if the Cetacean brain was used as a source of metabolic heat as suggested by Manger [55] this adaptation would make sense as a means to limit heat loss by the warmed blood coming from the brain.

If this hypothesis was true, it would surely not be an individual adaptation, but part of a series of minor modifications that would allow these animals to survive even in waters as cold as those in the Arctic and Antarctic oceans. However this is for now mere speculation, and further studies on the fine thermoregulation of Cetaceans living in extremely cold zones should be carried out in order for it to be a valid hypothesis.

The lack of high numbers of specimens in several species, some of them having numbers as low as one, might limit the reliability of these results. We are confident about the accuracy of our variables, and the values for those

species with low specimen counts adjust quite well to the trends defined by the species with high specimen counts. However, visiting more museums and collecting data from scarce species will be high priorities in our future work.

In conclusion, this study shows the capacity of anatomical methods to create useful datasets which, together with studies from other disciplines, can be used to infer not only the nature, but also the extent and intensity of adaptations. This is especially useful in the context of paleontology, an ambit in which physiological and genetic data are very scarce, if not totally absent.

Anatomical comparisons between fossil specimens and museum specimens of living species using accurate methods such as the one in this study would probably reveal useful knowledge about the evolutionary process of these animals. Should this kind of studies become more widespread, the value of anatomical museum collections would rise; this is important because, due to the view of anatomical studies as antiquated, these collections are much underused, and not recognized as an important resource?

This work demonstrates that the study of the variability of morphological features as a result of adaptation to the environment could become an essential tool and complement for scientists worldwide in a multidisciplinary context due to its low cost, remarkable accuracy and high capacity to obtain statistically significant datasets.

Conclusions

1- The characteristics of the occipital region make it a structure of great adaptive value for Cetaceans in general and Odontoceti specifically.

2- One of these characteristics is the presence of a very developed rhombencephalon suggested by some authors as a consequence of the role played by rhombencephalic structures, such as the cerebellum, in the processing of information from the biosonar.

3- The curvature of the exoccipital region, formed by both exoccipital bones, can be used to infer indirectly the rhombencephalic size.

4- The variability of the curvature of this exoccipital region is high enough to be used as a reliable separation factor between the studied Cetacean species.

5- The exoccipital region curvature of the different species appears to have a close relationship with the environment they inhabit.

6- Among the environmental variables selected for this study the visibility level of the different environments shows a clear negative correlation with the exoccipital

region curvature.

7- Taking into account that the exoccipital region curvature is related to the size of the cerebellum and other rhombencephalic structures our results support the relationship of this neuronal structures with the biosonar in Odontoceti.

8- There seems to be a negative correlation between the relative size of the Foramen Magnum and the latitude at which the animal lives. This may be related to the adaptation to cold environments in animals that live at high latitudes.

9- This study proves that the use of simple and precise anatomical methods on museum specimens yields high quantities of statistically significant data.

10- These anatomical studies have enough power and reliability to reveal interesting facts about the way in which species adapt to their environments.

References

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

- 9- Cranford, T.W., Amundin, M., Norris, K.S. 1996. Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implications for sound generation. *J. Morphol.* 228:223-285.
- 10- MacLeod, C.D., Reidenberg, J.S., Weller, M., Santos, M.B., Herman, J., Goold, J., Pierce, G.J. 2007. Breaking symmetry: the marine environment, prey size and the evolution of asymmetry in Cetacean skulls. *Anat. Rec.* 290:539-545.
- 11- Reidenberg, J.S. 2007. Anatomical adaptations of aquatic mammals. *Anat. Rec.* 290:507-513.
- 12- Reidenberg, J.S. & Laitman, J.T. 1987. Position of the larynx in Odontoceti (toothed whales). *Anat. Rec.* 218:98-106.
- 13- Noren, S.R., Williams, T.M., Pabst, D.A., McLellan, W.A., Dearolf, J.L. 2001. The development of diving in marine endotherms: preparing the skeletal muscles of dolphins, penguins, and seals for activity during submergence. *J. Comp. Physiol. B* 171:127-134.
- 14- 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.
- 15- Geisler, J.H. & Lou, Z. 1998. Relationships of Cetacea to terrestrial ungulates and the evolution of cranial vasculature in Cete. In: *The Emergence of Whales*, (Ed. J. G. M. Thewissen), Plenum, New York, pp. 163-212.
- 16- Pfeiffer, C.J., Kinkead, T.P. 1990. Microanatomy of retia mirabilia of bowhead whale foramen magnum and mandibular foramen. *Acta Anat. (Basel)* 139(2):141-50.

- 17- Abdelbaki, Y.Z., Henk, W.G., Haldiman, J.T., Albert, T.F., Henry, R.W., Duffield, D.W. 1984. Macroanatomy of the renicula of the bowhead whale (*Balaena mysticetus*). *Anat. Rec.* 208:481-490.
- 18- Henk, W.G., Abdelbaki, Y.Z., Haldiman, J.T., Albert, T.F. 1986. Microanatomy of the renicula of *Balaena mysticetus*. *Anat. Rec.* 214:118-129.
- 19- Werth, A.J. 2007. Adaptations of the cetacean hyolingual apparatus for aquatic feeding and thermoregulation. *Anat. Rec.* 290(6):701-1.
- 20- Mass, A.M., Supin, A.Y. Adaptive features of aquatic mammals' eye. *Anat. Rec.* 290(6):701-1.
- 21- Nummela, S., Thewissen, J.G.M., Bajpai, S., Hussain, S.T., Kumar, K. 2007. Sound transmission in archaic and modern whales: anatomical adaptations for underwater hearing. *Anat. Rec.* 290(6):716-733.
- 22- Reidenberg, J.S., Laitman, J.T. 1988. Existence of vocal folds in the larynx of Odontoceti (toothed whales). *Anat. Rec.* 221:892-899.
- 23- Reidenberg, J.S., Laitman, J.T. 2007. Discovery of a low frequency sound source in Mysticeti (baleen whales): anatomical establishment of a vocal fold homolog. *Anat. Rec.* 290(6):745-749.
- 24- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 85:1-350.
- 25- Van Valen, L.M. 1966. Deltatheridia, a new order of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 132:1-126.
- 26- Milinkovitch, M., Orti, G., Meyer, A. 1993. Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA sequences.

- Nature* 361:346-348.
- 27- Gatesy, J., Milinkovitch, M., Waddell, V., Stanhope, M. 1999. Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher-level artiodactyl taxa. *Syst. Biol.* 48:6-20.
- 28- Montgelard, C., Catzefflis, 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.
- 29- Irwin, D & Arnason, U.1994.Cytochrome *b* gene of marine mammals: Phylogeny and evolution. *J. Mammal. Evol.* 2:37-55.
- 30- Gatesy, J. 1997. More support for a Cetacea/ Hippopotamidae clade: The blood-clotting protein gene *g*-fibrinogen. *Mol. Biol. Evol.* 14:537-543.
- 31- Gatesy, J. 1998. Molecular evidence for the phylogenetic affinities of Cetacea. In: *The emergence of whales*, (Ed. J. G. M. Thewissen), Plenum, New York, pp. 63-111.
- 32- Gatesy, J., Hayashi, C., Cronin, M., Arctander, P. 1996. Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls. *Mol. Biol. Evol.* 13:954-963.
- 33- 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.
- 34- 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.
- 35- 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.
- 36- 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.
- 37- Gingerich, P.D., Wells, N.A., Russell, D.E., Shah, S.M.I. 1983. Origin of whales in epicontinental remnant seas: new evidence from the early Eocene of Pakistan. *Science* 220:403-406.
- 38- Madar, S.I. 1998. Structural adaptations of early archaeocete long bones. In: *The emergence of whales*, (Ed. J.G.M. Thewissen,), New York, Plenum Press, pp. 353-378.
- 39- O'Leary, M.A., Uhen, M.D. 1999. The time of origin of whales and the role of behavioral changes in the terrestrial-aquatic transition. *Paleobiology* 25:534-556.
- 40- Thewissen, J.G.M., Roe, L.J., O'Neil, J.R., Hussain, S.T., Sahni, A., Bajpai, S. 1996. Evolution of cetacean osmoregulation. *Nature* 381:379-380.
- 41- Gingerich, P.D., Raza, S.M., Arif, M., Anwar, M., Zhou, X. 1994. New whale from the Eocene of Pakistan and the origin of cetacean swimming. *Nature* 368:844-847.
- 42- Uhen, M.D. 1998. New protocetid (Mammalia, Cetacea) from the late middle Eocene Cook Mountain Formation of Louisiana. *J. Vertebrate Paleontol.* 18:664-668.
- 43- Uhen, M.D. 1998. Middle to Late Eocene Basilosaurines and Dorudontines. In: *The emergence of whales*, (Ed. J.G.M.

- Thewissen), New York, Plenum Press, pp. 29-61.
- 44- Uhen, M.D. 2004. Form, function, anatomy of *Dorudon atrox* (Mammalia Cetacea): an Archaeocete from the Middle to Late Eocene of Egypt. *U. M. Museum Paleontol. Papers Paleontol.* 34:1-222.
- 45- Uhen, M.D., Gingerich, P.D. 2001. New genus of dorudontine archaeocete (Cetacea) from the middle-to-late Eocene of South Carolina. *Mar. Mammal. Sci.* 17:1-34.
- 46- Gingerich, P.D., Smith, B.H., Simons, E.L. 1990. Hind limbs of Eocen *Basilosaurus*: evidence of feet in whales. *Science* 229:154-157.
- 47- Whitmore, F.C. Jr., & Sanders, E.S. 1976. Review of the Oligocene Cetacea. *Syst. Biol.* 25(4): 304-320.
- 48- Jerison, H.J. 1973. Evolution of the brain and intelligence. New York, Academic Press.
- 49- Marino, L. 2007. Cetacean brains: How aquatic are they? *Anat. Rec.* 290(6): 694-700.
- 50- 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.
- 51- Marino, L. 2002. Brain size evolution. In: *Encyclopedia of marine mammals*, (Eds. Perrin, F.A., Wursig, B., Thewissen, H.), San Diego, Academic Press, pp. 158-162.
- 52- Marino, L. 1998. A comparison of encephalization between odontocete cetaceans and anthropoid primates. *Brain Behav. Evol.* 51:230-238.
- 53- Oelschlager, H.A., Oelschlager, J.S. 2002. Brains. In: *Encyclopedia*

- of marine mammals*, (Eds. Perrin, F.A., Wursig, B., Thewissen, H.), San Diego, Academic Press, pp. 133-158.
- 54- Marino, L., McShea, D., Uhen, M.D. 2004. The origin and evolution of large brains in toothed whales. *Anat. Rec.* 281:1247-1255.
- 55- 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.
- 56- Oelschläger, H.H. 2008. The dolphin brain: a challenge for synthetic neurobiology. *Brain Res. Bull.* 75(2-4):450-9.
- 57- Ridgway, S.H., Brownson, R.H. 1984. Relative brain sizes and cortical surface areas in odontocetes. *Acta Zool. Fenn.* 172:149-152.
- 58- 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.
- 59- 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.
- 60- 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.
- 61- 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.
- 62- 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.
- 63- 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.
- 64- Mercado, E. III, Murray, S.O., Uyeyama, R.K., Pack, A.A., Herman, L.M. 1998. Memory for recent actions in the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*): repletion of arbitrary behaviors using an abstract rule. *Anim. Learn. Behav.* 26:210-218.
- 65- Mercado, E. III, Uyeyama, R.K., Pack, A.A., Herman, L.M. 1999. Memory for action events in the bottlenosed dolphin. *Anim. Cogn.* 2:17-25.
- 66- 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.
- 67- 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.
- 68- 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.
- 69- Finlay, B.L., and Darlington, R.B. 1995. Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains. *Science* 268 (5217):1578-1584.

- 70- 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.
- 71- 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.
- 72- Leiner, H.C., Leiner, A.L., Dow, R.S. 1993. Cognitive and language functions of the human cerebellum. *Trends Neurosci.* 16(11):444-447.
- 73- Leiner, H.C., Leiner, A.L., Dow R.S. 1994. The underestimated cerebellum. *Hum. Brain Mapp.* 2(4):244-254.
- 74- Allen, G., Buxton, R.B., Wong, E.C., Courchesne, E. 1997. Attentional activation of the cerebellum independent of motor involvement. *Science* 275(5308):1940-1943.
- 75- 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.
- 76- 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.
- 77- 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.
- 78- Paulin, M. G. 1993. The role of the cerebellum in motor control and perception. *Brain Behav. Evol.* 41:39-50.

- 79- 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.
- 80- 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.
- 81- Horikawa, J., and Suga, N. Biosonar signals and cerebellar auditory neurons of the mustached bat. *J. Neurophysiol.* 55(6):1247-1267.
- 82- 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.
- 83- 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.
- 84- Mead, J.G., and R.E. Fordyce. 2009. The Therian Skull: A Lexicon with Emphasis on the Odontocetes. *Smithsonian Contrib. Zool.* 627:1-248.
- 85- Breschet, M.G. 1836. Histoire anatomique et physiologique d'un organe de nature vasculaire decouvert dans les cetaces; suivie de quelques considerations sue la repiration de ces animaux et des amphibies. In: *Gazette Medicale de Paris vol. IV*. Brechet, Paris, pp. 38-82.
- 86- Wilson, H.S. 1879. The rete mirabile of the narwhal. *J. Anat. Physiol.* 14:377-398.
- 87- 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.
- 88- 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.
- 89- Smith, B.D. & Braulik, G.T. 2008. *Platanista gangetica*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 90- Reeves, R.R., Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O’Corry-Crowe, G., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Orcaella brevirostris*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 91- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Tursiops aduncus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 92- Reeves, R.R., Crespo, E.A., Dans, S., Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O’Corry-Crowe, G., Pedraza, S., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Sotalia fluviatilis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 93- Reeves, R.R., Dalebout, M.L., Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O’Corry-Crowe, G., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Sousa chinensis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened

- Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 94- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciarra, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Ziphius cavirostris*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 95- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Steno bredanensis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 96- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Stenella frontalis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 97- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciarra, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Globicephala melas*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 98- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Stenella longirostris*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 99- Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O’Corry-Crowe, G., Reeves, R.R., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Monodon monoceros*. In:

- IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 100- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Lagenorhynchus obscurus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 101- Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O’Corry-Crowe, G., Reeves, R.R., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Delphinapterus leucas*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 102- Reeves, R.R., Crespo, E.A., Dans, S., Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O’Corry-Crowe, G., Pedraza, S., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Cephalorhynchus commersonii*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 103- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Stenella attenuata*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 104- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Phocoena phocoena*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3.

- <www.iucnredlist.org>.
- 105- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Stenella coeruleoalba*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 106- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Tursiops truncatus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 107- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Lissodelphis peronii*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 108- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Kogia breviceps*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 109- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Mesoplodon bidens*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 110- Reeves, R.R., Collins, T., Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O’Corry-Crowe, G., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Sloaten, E., Smith, B.D., Wang, J.Y. & Zhou, K. 2008. *Sousa teuszii*. In:

- IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 111- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Delphinus capensis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 112- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Delphinus delphis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 113- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Lagenorhynchus albirostris*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 114- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Orcinus orca*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 115- Similä, T. 1997. Sonar observations of killer whales (*Orcinus orca*) feeding on herring schools. *Aquatic Mammals* 23(3):119-126.
- 116- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Grampus griseus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.

- 117- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Lagenorhynchus acutus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 118- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Hyperoodon ampullatus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 119- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Hyperoodon planifrons*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 120- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Peponocephala electra*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 121- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Pseudorca crassidens*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 122- Hammond, P.S., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karczmarski, L., Kasuya, T., Perrin, W.F., Scott, M.D., Wang, J.Y., Wells, R.S. & Wilson, B. 2008. *Lagenorhynchus cruciger*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.

- 123- Reilly, S.B., Bannister, J.L., Best, P.B., Brown, M., Brownell Jr., R.L., Butterworth, D.S., Clapham, P.J., Cooke, J., Donovan, G.P., Urbán, J. & Zerbini, A.N. 2008. *Balaenoptera physalus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- 124- 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.
- 125- Steeman, M.E., Hebsgaard, M.B., Fordyce, R.E., Ho, S.Y.W., Rabosky, D.L., Nielsen, R., Rahbek, C., Glenner, H., Sørensen, M.V., Willerslev, E. 2009. Radiation of extant Cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Syst. Biol.* 58(6):573-585.
- 126- 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.
- 127- 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.
- 128- Rommel, S. A., Costidis, A. M., Fernandez, A., Jepson, P. D., Pabst, D. A., McLellan, W. A., Houser, D. S., Cranford, T. W., van Helden, A. L., Allen, D. M., Barrows, N. B. 2006. Elements of beaked whale anatomy and diving physiology, and some hypothetical causes of sonar-related stranding. *J. Cet. Res. Man.* 7(3):189-209.