

NOTAS

Descripción del Complejo Periótico-Timpánico en Odontoceti, con énfasis en la Orca falsa, *Pseudorca crassidens* (Owen, 1846)

Juan Meraz*

Los cetáceos son mamíferos adaptados a la vida acuática. Debido a que sus ancestros eran terrestres, tuvieron que sufrir cambios extraordinarios durante la transición tierra-agua (Gingerich *et al.* 1983; Milinkovitch, 1995). Esos cambios incluyeron la telescopización del cráneo y el aislamiento de los huesos del oído (Milinkovitch, 1995). Los vertebrados terrestres perciben el sonido originado en el medio aéreo, que se traslada al fluido coclear del oído en un gradiente de cambios de presión (Nummela *et al.* 1999a) funcionando el oído como un transformador de impedancia aire-fluido. La audición en los mamíferos implica variaciones en la densidad e impedancia de algunos elementos del oído, como la presencia de aire en la cavidad auditiva en las especies terrestres, con el medio que le rodea (Gingerich *et al.* 1983). La audición direccional en el agua requiere modificaciones funcionales dado que un medio acuoso presenta densidad similar a la de la mayoría de los tejidos de los mamíferos (Gingerich *et al.* 1983). Debido a que la forma y función de los huesos del oído medio reflejan las restricciones ambientales (Nummela *et al.* 1999b), la selección natural produjo el aparato auditivo altamente eficiente del cetáceo actual (Nummela *et al.* 1999a).

Los odontocetos carecen de pabellón

auditivo externo. Presentan un canal auditivo enrollado desde la abertura del oído, que atraviesa una gruesa capa de tejido adiposo, abierto y lleno de agua (Kowalski, 1981). El canal auditivo externo termina cerrado con una membrana timpánica enrollada en forma helicoidal cónica, una bulla timpánica en forma de tazón (Nummela *et al.* 1999b) inusualmente densa en los modernos cetáceos, que recibe el sonido (Hemilä *et al.* 1999) incidente de la mandíbula inferior (Norris, 1964; citado en Nummela *et al.* 1999a). La placa timpánica es la porción delgada de la pared de la bulla y es la estructura análoga al tímpano en los mamíferos terrestres. La bulla timpánica está unida a un cuerpo petroso y en conjunto se conocen como hueso timpánico (fig. 1). La diferencia en densidades entre el hueso timpánico, los tejidos y agua que le rodean proveen el contraste necesario para la detección de señales auditivas. No obstante que la ultraestructura de la bulla timpánica en cetáceos no ha sido determinada, es muy semejante a la del rostro en su matriz de colágeno con un elevado contenido de hidroxiapatita (Zylbergger *et al.* 1998).

El oído medio está formado por unidades petrotimpánicas, compuestas por los huesos periótico y el citado timpánico, aisladas entre sí así como del cráneo (Kowalski, 1981; Gingerich *et al.* 1983; Nummela *et al.* 1999a). Estas unidades son conocidas como Complejos Periótico-

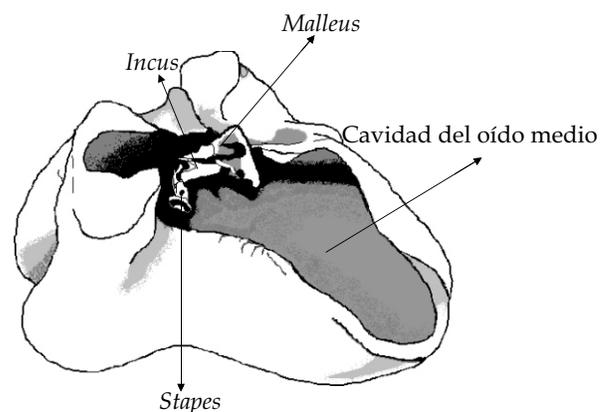


Figura 1. Vista dorsomedial del hueso timpánico izquierdo de *Globicephala melaena*, mostrando la posición de los huesos internos u oscículos (tomado de Nummela *et al.* 1999a).

*Instituto de Recursos, Universidad del Mar.

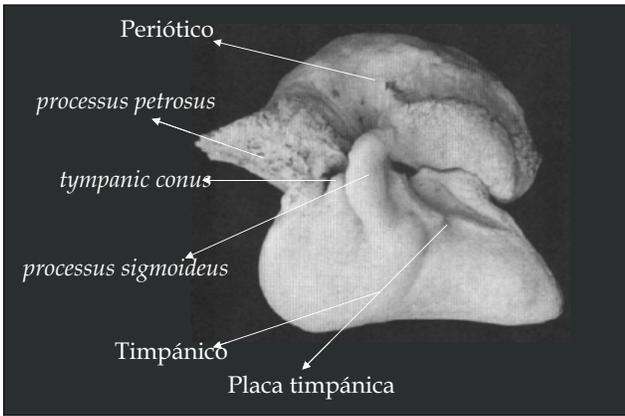


Figura 2. Complejo Periótico-Timpánico (Bulla timpánica) izquierda en vista lateral, de *Pseudorca crassidens* (tomado de Stacey *et al.* 1994) y sus partes principales.

Timpánico (CPT en adelante, figs. 2 y 3) y se localizan en la región donde se acoplan el cráneo y la mandíbula inferior. El tamaño y peso de ambos huesos están altamente correlacionados para los odontocetos actuales (fig. 4). La porción dorsal del CPT es el hueso periótico que contiene al oído interno, y se encuentra acoplado al cráneo mediante conexiones de ligamentos. Está conectado funcionalmente con el cerebro por un nervio vestibulo-coclear (Nummela *et al.* 1999a), en la porción medial. El aislamiento entre los dos complejos facilitan la audición direccional (Gingerich *et al.* 1983).

El sonido incidente es transmitido a la cavidad timpánica, a la altura del *tympanic conus* y el *processus sigmoideus*, donde se encuentran los osículos (*malleus, incus y stapes*, fig. 1), que transmi-

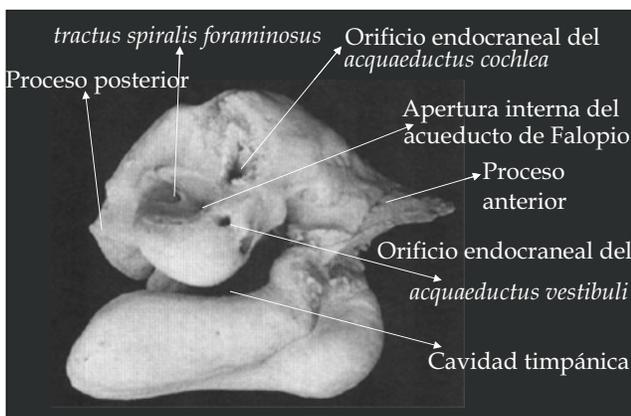


Figura 3. CPT (Bulla timpánica) izquierda en vista medial, de *P. crassidens* (tomado de Stacey *et al.* 1994) y sus partes principales.

ten la vibración diferencial inducida entre los huesos periótico y timpánico. Duplican la amplitud del sonido (fig. 5, flecha larga) por medio del movimiento rotatorio del complejo *malleus-incus*, que incrementa la velocidad de partículas al nivel de la ventana oval (Hemilä *et al.* 1999), llegando el sonido finalmente a la coclea del oído interno dentro de cada hueso periótico (Gingerich *et al.* 1983). La estructura del oído interno indica una modificación para la percepción principalmente de ultrasonidos (Hemilä *et al.* 2001).

Aunque el CPT (fig. 6) y la cadena de osículos son semejantes en forma y función en la

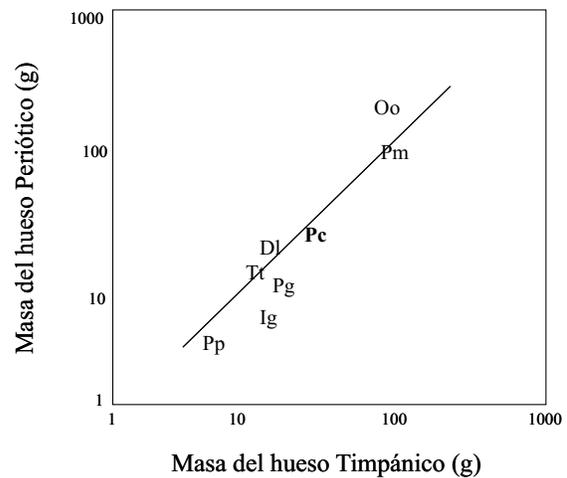


Figura 4. Relación entre la masa del hueso periótico y la masa del hueso timpánico para varias especies de odontocetos (tomado de Nummela *et al.* 1999b). Las letras significan: Pp, *Phocoena phocoena*; Ig, *Inia geoffrensis*; Pg, *Platanista gangetica*; Tt, *Tursiops truncatus*; Dl, *Delphinapterus leucas*; Pc, *P. crassidens*; Pm, *Physeter macrocephalus*; Oo, *Orcinus Orca*.

mayoría de los cetáceos (Nummela *et al.* 1999b), la morfología de la bulla timpánica y el hueso periótico permiten la identificación del género y, a veces, la especie de un odontoceto (Kasuya, 1973; citado en Nummela *et al.* 1999b). De hecho, los huesos perióticos de los delphinapetinos son distintivos del grupo (Barnes, 1973).

Un aspecto importante que ha merecido atención es determinar en qué momento de la historia evolutiva de los cetáceos aparecieron estas modificaciones auditivas. Aunque la bulla timpánica raramente se preserva en el registro fósil, debido a que es fácilmente quebradiza

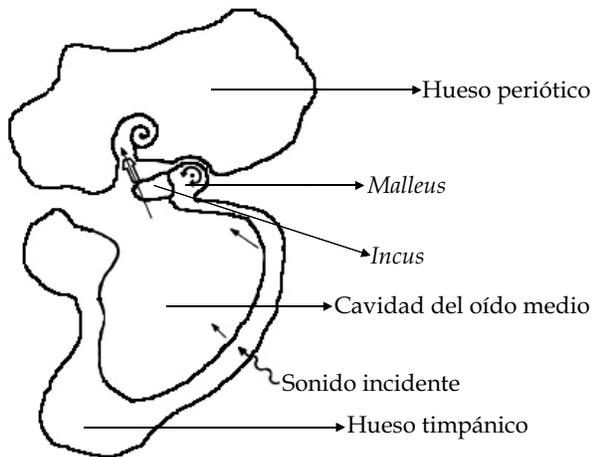


Figura 5. Corte esquemático del CPT indicando la transmisión del sonido (dirección de las flechas) con base en el modelo de Nummela *et al.* (1999a).

(Ichisima y Kimura, 2000) y ocasionalmente se encuentra semi-destruida, el CPT ha sido descrito para varios fósiles recuperados. *Pakicetus* es el cetáceo más antiguo (Dierauf, 2001), y la comparación de su sistema auditivo con el de un pinípedo actual indica que presentaban una membrana timpánica funcional, aunque el periótico se encontraba unido firmemente con el cráneo (Gingerich *et al.* 1983). No obstante las diferencias encontradas en el oído medio entre especies actuales y extintas, se ha sugerido que la morfología de la región auditiva de algunos arqueocetos es compatible con la capacidad de ecolocalizar de los cetáceos modernos.

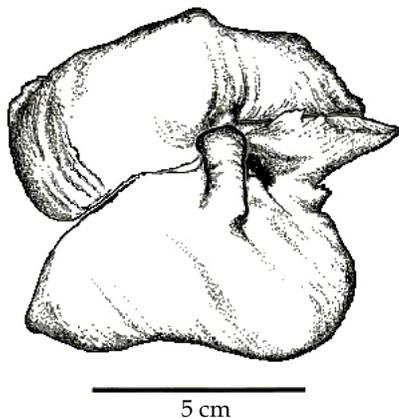


Figura 6. CPT de *O. orca* mostrando su acoplamiento natural (tomado de Nummela *et al.* 1999a).

El análisis del oído medio de un fósil de *Odobetocetops leptodon* (figs. 7 y 8), un delfín del Plioceno con semejanzas extraordinariamente convergentes a una morsa actual, determinó que la superficie de la membrana timpánica era mayor a la de los delfinoideos actuales, lo que podría indicar que la transmisión del sonido vía oído medio pudo haber sido más importante en *O. leptodon* que en delfines recientes (De Muizon y Domning, 2002).

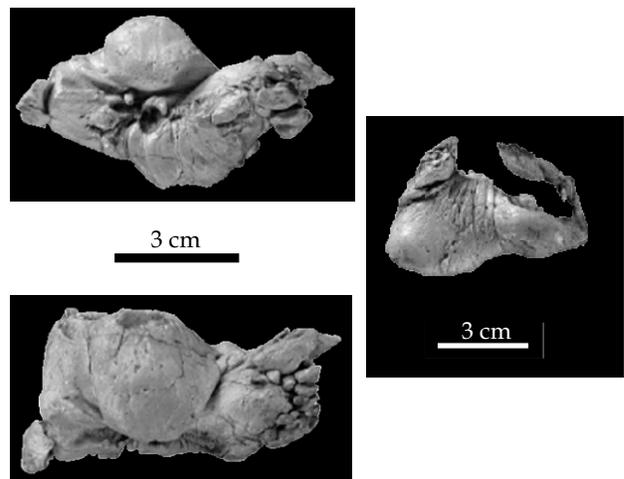


Figura 7. Huesos del oído medio del delfín extinto *Odobenocetops leptodon*. Periótico en vista dorsal (parte superior izquierda) y vista lateral (parte inferior izquierda). A la derecha se muestra un fragmento del hueso timpánico en vista medial (ejemplar referido como MNHN SAO 202 por De Muizon y Domning, 2002).

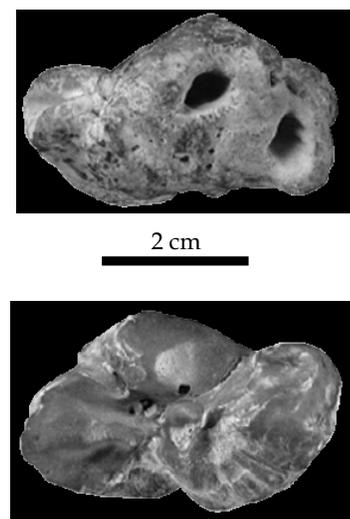


Figura 8. Periótico del delfín extinto *Odobenocetops cf. Leptodon* en vistas dorsal y lateral (ejemplar referido como MNHN PPI 249 por De Muizon y Domning, 2002).

El objetivo del presente trabajo es describir, con base en la forma general del CPT, diferencias y semejanzas en el oído medio de algunas especies de cetáceos. Para ello se emplearon fotografías o esquemas de huesos perióticos y timpánicos existentes en la literatura.

Adicionalmente, se presenta la primera descripción detallada del CPT de *Pseudorca crassidens* con base en las estructuras del oído medio recuperadas a partir del primer, y por el momento único, ejemplar varado de esta especie en el Pacífico de México (Meraz y Becerril-Morales, 2004).

La falsa Orca *P. crassidens* (Owen, 1846; fig. 9) es un delfínido grande (de casi 6 m de longitud; Stacey *et al.* 1994), de cuerpo esbelto con aleta dorsal alta y falcada, situada un poco por detrás de la mitad del dorso (Leatherwood *et al.* 1988)

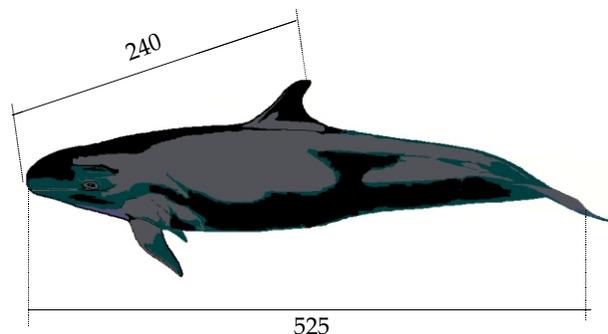


Figura 9. Principales tallas (en cm) del ejemplar de *P. crassidens* del que se obtuvieron los huesos del oído medio.

con el ápice redondeado (Jefferson y Leatherwood, 1995). La coloración general del cuerpo es negra (Leatherwood *et al.* 1988) con algunas partes grises a los lados de la cabeza y el vientre (Stacey *et al.* 1994) y una marca oscura sobre los lados anteriores y la parte más alta de la cabeza (Perrin, 1997). Presenta un cráneo masivo de rostro amplio y corto (Stacey *et al.* 1994; figs. 10 y 11) con una bulla timpánica de 47.7 a 50.5 mm de longitud (Stacey *et al.* 1994).

Es uno de los cetáceos más propensos a varar (Leatherwood *et al.* 1988), habiendo documentados dos casos para México, uno en Yucatán (Antochiw-Alonzo, 2001) y otro en Oaxaca (Meraz y Becerril-Morales, 2004).

El ejemplar que varó en Oaxaca tenía una longitud de la punta del hocico a la escotadura de la cola de 525 cm, y del hocico a la parte más alta de la aleta dorsal de 240 cm (fig. 9). Habiendo separado y limpiado el cráneo, se le tomaron las principales medidas que fueron: 63 cm de largo (que corresponde al 12% de la longitud del cuerpo), 27.5 cm de alto y 36.5 cm de ancho (figs. 10 y 11). Multiplicando estas tres dimensiones se obtuvo un estimado del volumen craneal de 1769 cm³.

Se recuperaron los dos CPT, los cuales mostraron fisuras y estaban incompletos. Esto pudo deberse a un golpe fuerte (tal vez lo que le causó la muerte), o golpes posteriores que recibió cuando fue arrojado el cadáver a la playa o

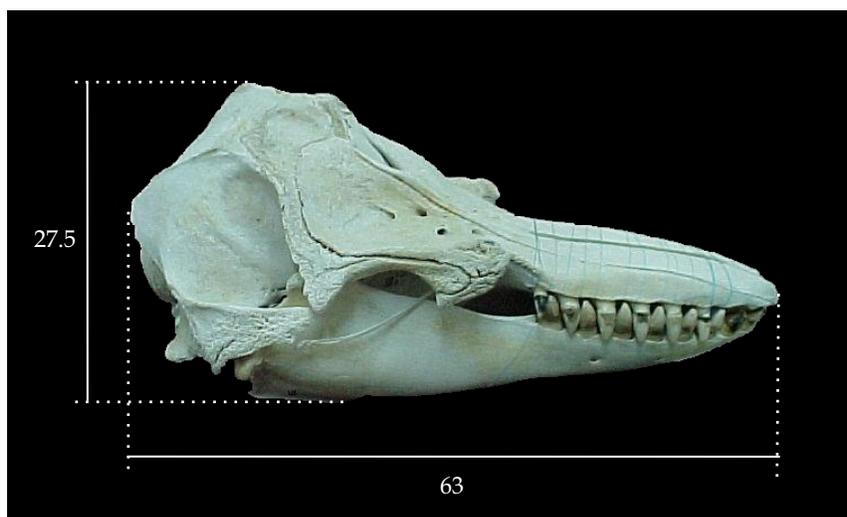


Figura 10. Vista lateral del cráneo de *P. crassidens* estudiado con sus principales dimensiones (en cm).

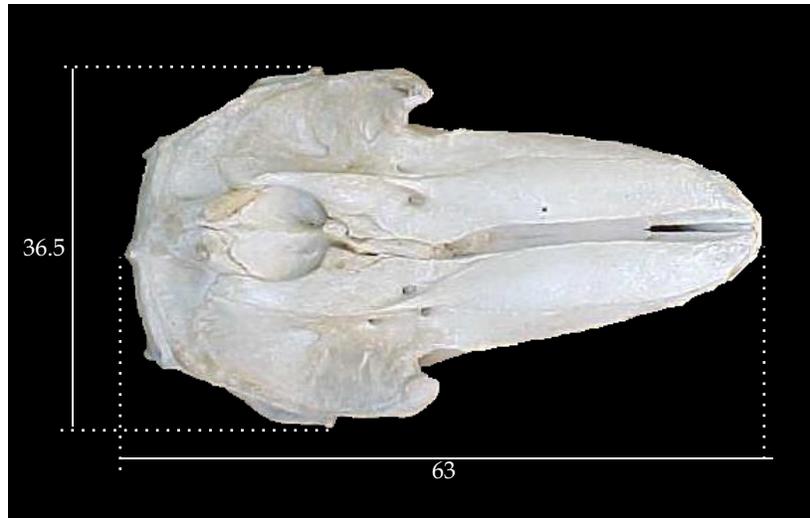


Figura 11. Vista superior del cráneo de *P. crassidens* estudiado con sus principales dimensiones (en cm).

durante la recuperación del ejemplar y su osamenta. En ambos CPT se encontraron lesiones en el *processus sigmoideus* (figs. 12 y 13); no obstante, la porción medial (interna) de ambos complejos no presentó golpes evidentes (fig. 14).

Las dimensiones fueron similares entre el CPT derecho y el izquierdo (figs. 12, 13 y 15); salvo la altura máxima que difirió en 6 mm, lo cual pudo deberse a variaciones en el montaje de los huesos.

El CPT tuvo una altura promedio de 45.45 mm, longitud total promedio de 63.65 mm y ancho máximo promedio de 38.8 mm. De la

multiplicación de estas tres dimensiones se obtuvo un volumen estimado de 94886 mm³ (94.886 cm³), lo cual significa el 5.363% del volumen del cráneo.

Dentro del CPT se encontró que el hueso periótico fue más largo, con 55.3 mm de longitud promedio contra 50 mm de longitud promedio del hueso timpánico. La cavidad timpánica derecha tuvo una longitud de 39.5 mm (fig. 16b), lo cual representó el 79% de la longitud del hueso timpánico.

Finalmente se pudo rescatar un par de

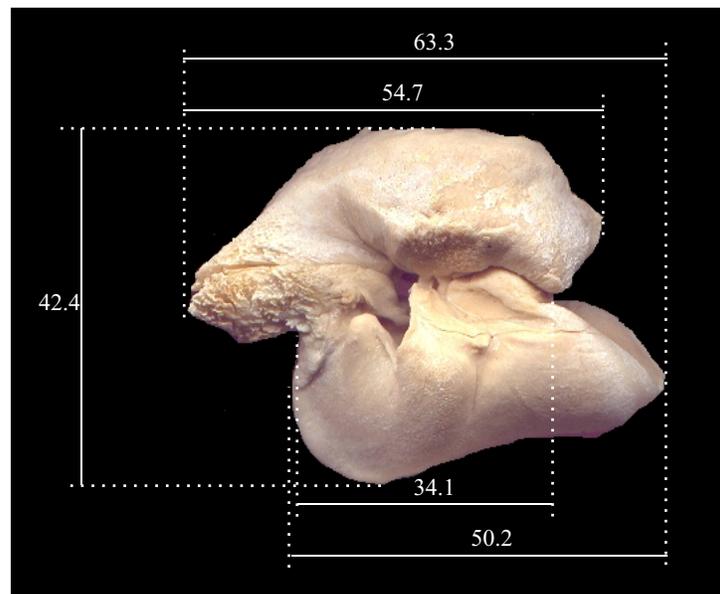


Figura 12. Dimensiones (en mm) del CPT izquierdo en vista lateral del ejemplar analizado de *P. crassidens*.

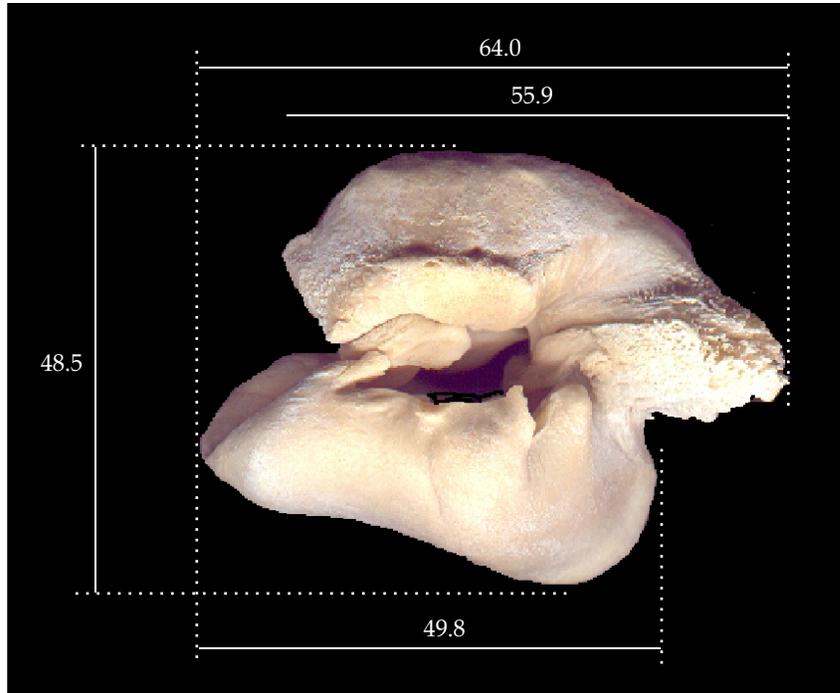


Figura 13. Dimensiones (en mm) del CPT derecho en vista lateral del ejemplar analizado de *P. crassidens*.

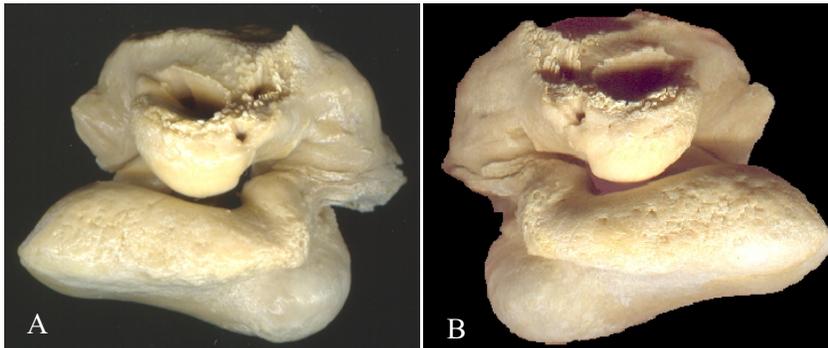


Figura 14. CPT Izquierdo (A) y derecho (B) en vista medial del ejemplar analizado de *P. crassidens*.

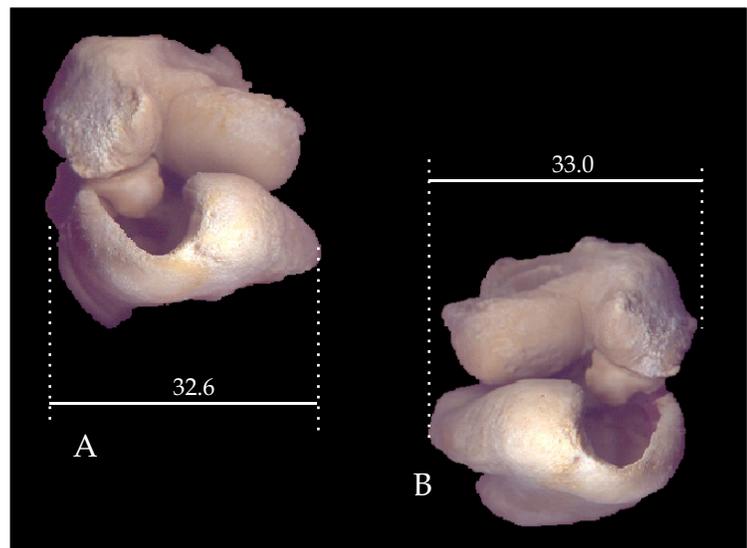


Figura 15. CPT izquierdo (A) y derecho (B) en vista posterior, con sus dimensiones (en mm), del ejemplar analizado de *P. crassidens*.

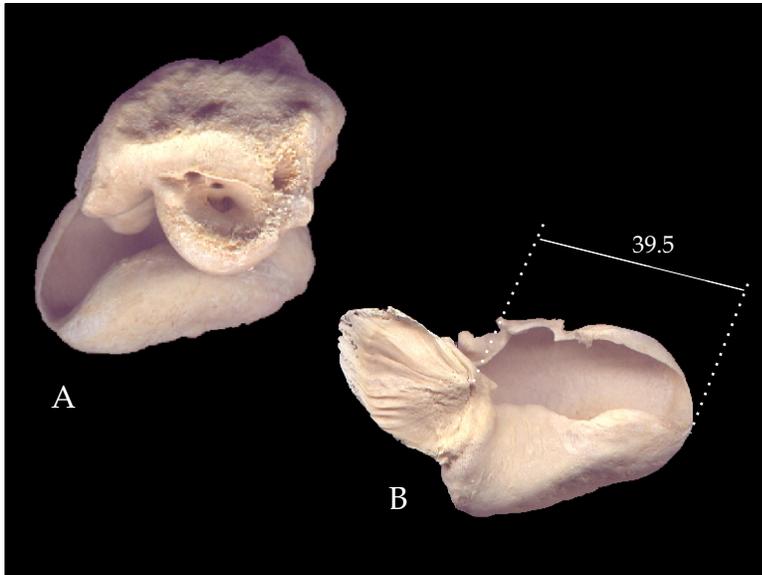


Figura 16. (A) CPT izquierdo en vista dorsomedial y (B) hueso timpánico derecho en vista dorsal, mostrando la longitud (en mm) de la cavidad timpánica, del ejemplar analizado de *P. crassidens*.

osículos (fig. 17), cuyas longitudes representan un poco menos del 23% de la longitud de la cavidad timpánica.

En un análisis de audiogramas, Hemilä *et al.* (1999) describen similitudes notables entre las curvas de *P. crassidens* y *Orcinus orca*, con la diferencia que *O. orca* presenta un umbral muy bajo, lo cual implica un excepcionalmente alto pico de sensibilidad (dado por una elevada sensibilidad coclear y/o un elevado canal de amplificación). Adicionalmente, la forma del CPT

entre ambas especies es notablemente similar (figs. 6 y 12), así como con *Lissodelphis borealis* (fig. 18b). De igual manera, el borde externo de la bulla timpánica es muy semejante entre estas tres especies (figs. 2, 18b y 18c), así como con el delfín extinto *O. leptodon* (fig. 7). Para *Lagenodelphis hosei* el CPT fue notablemente diferente al del resto de los Delphinidae comparados (18a).

Las marsopas (familia Phocoenidae) presentan una cavidad muy notable que rodea al *tractus spiralis foraminosus* y a la apertura de la

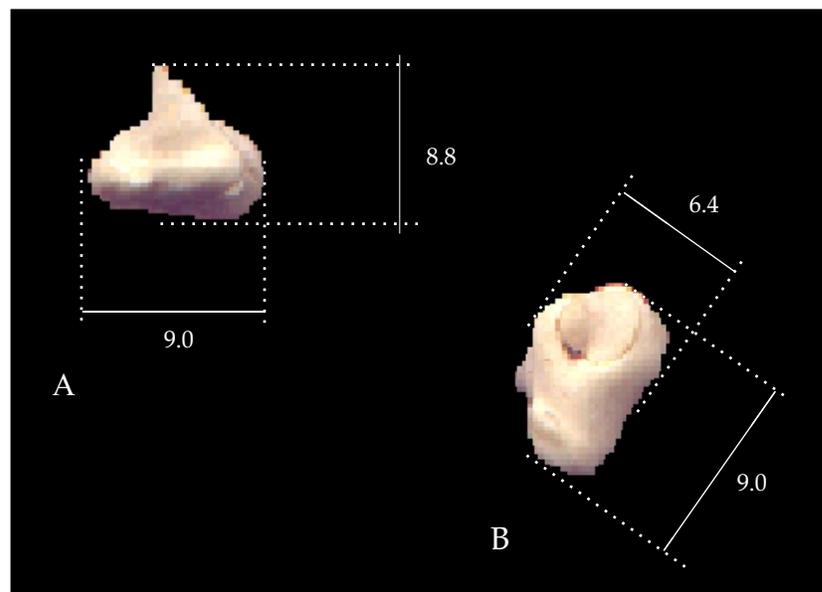


Figura 17. Dimensiones de los osículos (huesos del oído interno) *incus* (A) y *malleus* (B), con sus dimensiones (en mm), del ejemplar analizado de *P. crassidens*.

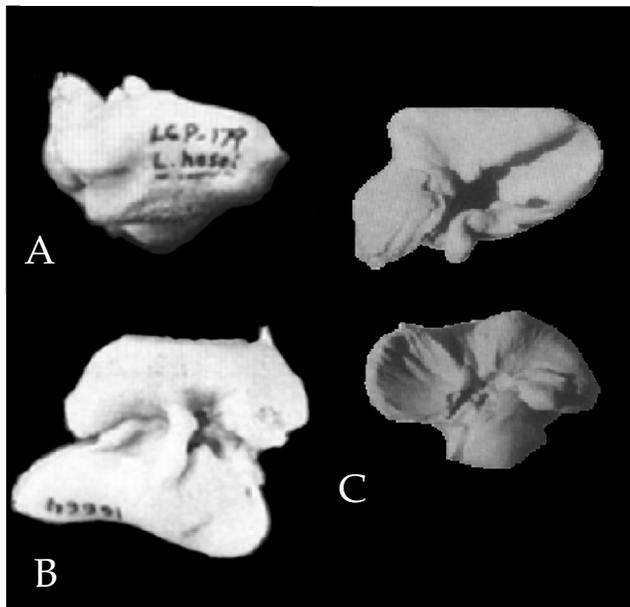


Figura 18. (A) CPT derecho de una hembra de *Lagenodelphis hosei* (ejemplar referido como SWFSC LGP 179 por Jefferson y Leatherwood, 1994). (B) CPT izquierdo de *Lissodelphis borealis* en vista ventral (ejemplar referido como CAS 16664 por Jefferson y Newcomer, 1993). (C) Bulla timpánica y hueso periótico en vista dorsal de *O. orca* (ejemplar referido como LACM 52480 por Heyning y Dahlheim, 1988).

cavidad de Falopio (fig. 19), incluso en la especie extinta *Numataphocoena yamashitai* (fig. 20).

Para los miembros de la familia Delphinapteridae, existen semejanzas en la forma del oído medio entre las formas extintas (fig. 21b) y actuales (Barnes, 1973). El hueso periótico de una Beluga extinta (fig. 21b) es semejante al del actual Narwhal *Monodon monoceros* (fig. 22b).

Por lo que respecta a la familia Physeteridae, *Kogia simus* (fig. 22a) presenta una amplitud y forma de la cavidad timpánica semejante al delfinaptérido *M. monoceros* (fig. 22b). Por su parte *Physeter macrocephalus*, presenta un CTP semejante en tamaño al de *O. orca* (fig. 4), a pesar de tener una talla corporal semejante a la de un mysticeto. El tamaño limitado de su oído puede deberse a que es posible que presente ecolocalización, ya que produce sonidos de alta frecuencia (Hemilä *et al.* 1999; Nummela *et al.* 1999b). Por otra parte, es posible que existan restricciones fenotípicas en la talla del CPT existentes en el linaje que dió origen a los odontocetos. Esto haría suponer que el tamaño del oído

medio en cetáceos dependa más de las relaciones filogenéticas que del tamaño corporal.

Sobre las comparaciones entre CPT de diferentes odontocetos se concluye que las semejanzas se dan entre especies agrupadas en las mismas familias, básicamente Delphinidae, Delphinapteridae y Phocoenidae. La poca similitud de *L. hosei* con el resto de los delfínidos pudo deberse a que la fotografía estudiada presentó el CPT en una posición diferente a las demás. Sobre la familia Physeteridae solo se puede concluir que la única especie analizada *K. simus*, presenta características que la asemejan más con los delfinaptéridos que con el resto de los odontocetos.

Salvo unos cuantos trabajos (Nummela *et al.* 1999 a y b; Hemilä *et al.* 1999 y Hemilä *et al.* 2001), existen muy pocos estudios con relación en la estructura y función del oído medio en odontocetos. En lo particular solo existe la descripción del CPT para una especie, *O. orca*, con base en un ejemplar (Nummela *et al.* 1999a). Por ello es importante recuperar estas estructuras del oído medio en ejemplares muertos para, junto con los CPT depositados en colecciones zoológicas, describir detalladamente las variaciones existentes en el oído medio de los cetáceos. Esto permiti-

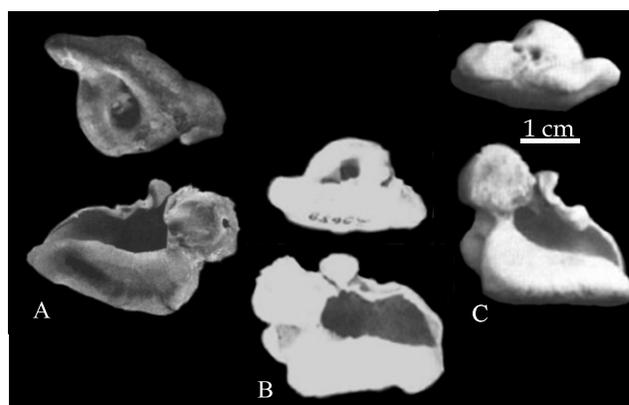


Figura 19. (A) Huesos periótico (superior) y timpánico (inferior) en vista medial de *Phocoena phocoena* (ejemplar referido como AMNH 10200 por Gaskin *et al.* 1974). (B) Huesos periótico (superior) y timpánico (inferior) izquierdos en vista dorsal de *Phocoena sinus* (ejemplar referido como SDNHM 20688 por Brownell Jr., 1983). (C) Hueso periótico izquierdo en vista ventral (superior) y timpánico izquierdo en vista dorsal de *Phocoenoides dalli* (ejemplar referido como SJSUC 116 por Jefferson, 1988). La escala corresponde sólo a *P. Dalli*.

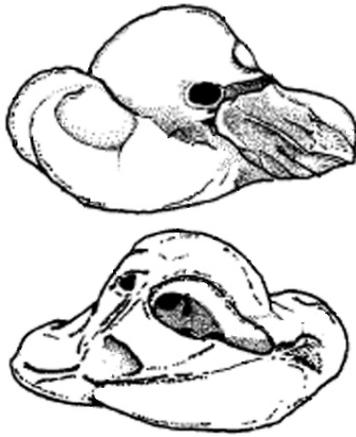


Figura 20. CPT de la marsopa extinta *Numataphocoena yamashitai* en vista lateral y medial, o cerebral (tomado de Ichisima y Kimura, 2000).

ría identificar las presiones de selección que moldean las adaptaciones acústicas en los mamíferos marinos, así como determinar las relaciones existentes en estas estructuras dentro de los diferentes linajes de cetáceos.

El presente trabajo significa la primera descripción del CPT de *P. crassidens* y arroja nuevas luces sobre las semejanzas y diferencias de estas estructuras en los odontocetos.

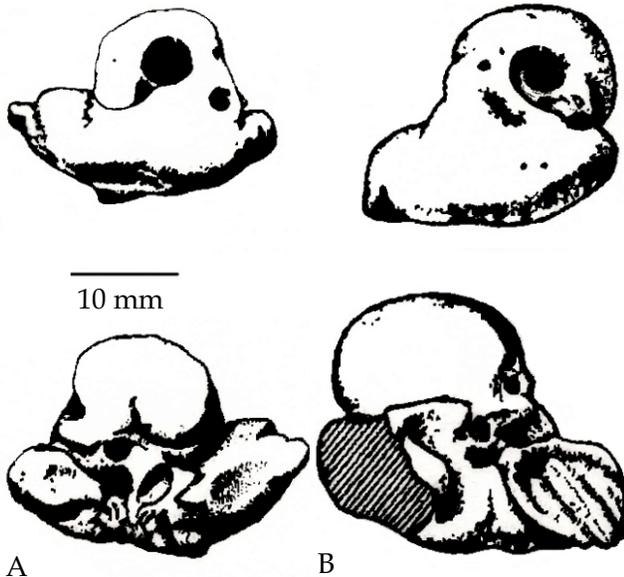


Figura 21. Vistas dorsal y ventral de huesos perióticos (A) del delfín extinto *Stenodelphis sternbergi* y (B) de una beluga o delphinapterinido del Plioceno (tomado de Barnes, 1973). La escala corresponde únicamente a *S. Sternbergi*.

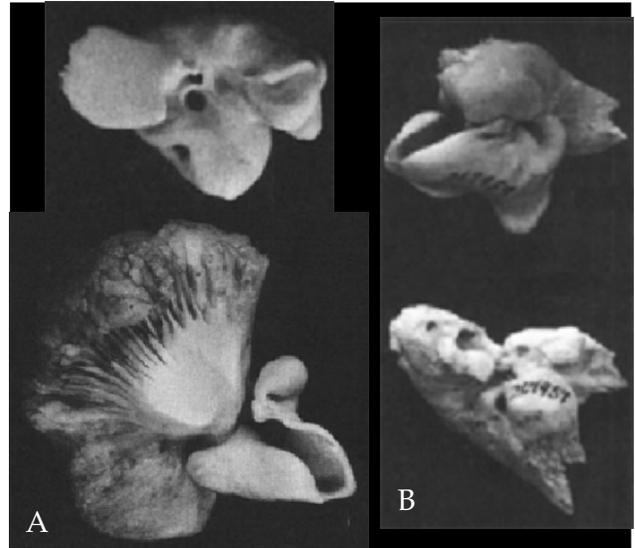


Figura 22. (A) Huesos del oído medio de un macho de *Kogia simus* (ejemplar referido como USNM 504968 por Nagorsen, 1985): hueso periótico derecho (superior) y bulla timpánica izquierda en vista ventral (inferior). (B) CPT izquierdo (superior) de *Monodon monoceros* en vista antero-latero-ventral (ejemplar referido como USNM 267979 Reeves y Tracey, 1980), y hueso periótico derecho (inferior) de *M. monoceros* en vista anterior (ejemplar referido como USNM 267977 Reeves y Tracey, 1980).

Bibliografía

Antochiw-Alonzo, 2001. Varamiento masivo de orca falsa *Pseudorca crassidens* en el Cuyo, Yucatán, México. XXVI Reunión Internacional para el Estudio de los mamíferos Marinos, pág. 48.

Barnes, L.G., 1973. Pliocene cetaceans of the San Diego Formation, San Diego, California. En: Ross, A. y R. J. Dowlen (eds.), Studies on the geology and geologic hazards of the greater San Diego Area, California: 37-42. San Diego Association of Geologists, San Diego.

Brownell Jr. R.L., 1983. *Phocoena sinus*. Mammalian Species, 198:1-3.

De Muizon, Ch. y D. P. Domning, 2002. The anatomy of *Odobenocetops* (Delphinoidea, Mammalia), the walrus-like dolphin from the Pliocene of Perú and its paleobiological implications. Zoological Journal of the Linnean Society, 134:423-452.

Dierauf, L.A., 2001. From fish to fin to flipper: the evolution of marine mammals. En Dierauf, L.A. y F.M.D. Gulland (eds.), Handbook of marine mammal medicine: health, disease, and rehabilitation: 381-397. CRC Press, Boca Raton.

- Gaskin, D.E., P.W. Arnold y B.A. Blair, 1974. *Phocoena phocoena*. Mammalian Species, 42:1-8.
- Gingerich, P.D., N.A. Wells, D.E. Russell y S.M.I. Shah, 1983. Origin of whales in epicontinental Remnant seas : new evidence from early Eocene of Pakistan. Science, 220:403-406.
- Hemilä, S., S. Nummela y T. Reuter, 1999. A model of the odontocete middle ear. Hearing Research, 133:82-97.
- Hemilä, S., S. Nummela y T. Reuter, 2001. Modeling whale audiograms: effects of bone mass on high-frequency hearing. Hearing Research, 151:221-226.
- Heyning, J.E. y M.E. Dahlheim, 1988. *Orcinus orca*. Mammalian Species, 304:1-9.
- Ichisima, H. y M. Kimura, 2000. A new fósil porpoise (Cetacea; Delphinoidea; Phocoenidae) from the early Pliocene Horokaoshirarika Formation, Hokkaido, Japan. Journal of Vertebrate Paleontology, 20(3):561-576.
- Jefferson, T.A., 1988. *Phocoenoides dalli*. Mammalian Species, 319:1-7.
- Jefferson, T.A. y M.W. Newcomber, 1993. *Lissodelphis borealis*. Mammalian Species, 425:1-6.
- Jefferson, T.A. y S. Leatherwood, 1994. *Lagenodelphis hosei*. Mammalian Species, 470:1-5.
- Jefferson, T.A. y S. Leatherwood, 1995. Mamíferos marinos. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca, Pacífico Centro Oriental, Vol III:1669-1745. FAO, Roma.
- Kowalski, K., 1981. Mamíferos, manual de teriología. H. Blume Editores, Madrid. 532 pp.
- Leatherwood, S., R.R. Reeves, W.F. Perrin y W.E. Evans, 1988. Ballenas, delfines y marsopas del Pacífico nororiental y de las aguas árticas adyacentes. Comisión Interamericana del Atún Tropical, Informe Especial No 6, La Jolla. 245pp
- Meraz, J. y F. Becerril-Morales, 2004. Reporte de un ejemplar varado de *Pseudorca crassidens* en Zipolite, Oaxaca, México. Anales del Instituto de Biología de la UNAM, Serie Zoológica, en prensa.
- Milinkovitch, M.C., 1995. Molecular phylogeny of cetaceans prompts revision of morphological transformations, Trends in Ecology and Evolution, 10(8):328-334.
- Nagorsen, D., 1985. *Kogia simus*. Mammalian Species, 239:1-6.
- Nummela, S., T. Reuter, S. Hemilä, P. Holmberg y P. Pauku, 1999a. The anatomy of the killer whale middle ear (*Orcinus orca*). Hearing Research, 133:61-70.
- Nummela, S., T. Wägar, S. Hemilä, y T. Reuter, 1999b. Scaling of the cetacean middle ear. Hearing Research, 133:71-81.
- Perrin, W.F., 1997. Development and homologies of head stripes in the delphinoid cetaceans. Marine Mammal Science, 13 (1):1-43.
- Reeves, R.R. y S. Tracy, 1980. *Monodon monoceros*. Mammalian Species, 127:1-7.
- Stacey, P.J., S. Leatherwood, y R.W. Baird, 1994. *Pseudorca crassidens*. Mammalian Species, 456:1-6.
- Zylberberg, L., W. Traub, V. de Buffrenil, F. Allizard, T. Arad y S. Weiner, 1998. Rostrum of a toothed whale: ultrastructural study of a very dense bone. Bone, 23 (3):241-247.

Recibido: 3 de marzo de 2004

Aceptado: 19 de mayo de 2004