



Morfología comparada y ontogenia del oído medio e interno en Pinnípedos (Otariidae y Phocidae, Carnivora) de la Argentina y Antártida. Aspectos Ecomorfológicos

Doctorando Lic. Loza, Cleopatra Mara



Director Dr. Carlini, Alfredo A.

Co-Director Dr. Soibelzon, Leopoldo H.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP/Julio 2016

Julio de 2016

Morfología comparada y ontogenia del oído medio e interno en Pinnípedos (Otariidae y Phocidae, Carnivora) de la Argentina y Antártida. Aspectos ecomorfológicos

Doctorando

Lic. Loza, Cleopatra Mara

Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP

Director

Dr. Carlini, Alfredo Armando

Co-Director

Dr. Soibelzon, Leopoldo Héctor



***Dedico este trabajo a mis abuelos, quienes
fomentaron y alentaron cada paso,***

***y a estos maravillosos mamíferos que son el
verdadero motor de todo mi trabajo y esfuerzo.***



Resumen

El oído de los mamíferos es un órgano sensorial de alta complejidad, tanto en su anatomía como en su fisiología; se encarga de recibir las ondas sonoras, procesarlas y transmitir la información al cerebro (función auditiva, llevada a cargo por la parte coclear del laberinto), y además de la percepción de la posición del cuerpo en el espacio y su equilibrio (parte vestibular y canales semicirculares del laberinto). Está conformado por tres regiones morfológicamente diferentes pero que conforman un todo funcional, ellas son: el oído interno, formado por el petroso donde se excava el laberinto óseo que contiene a su vez al laberinto membranoso; el oído medio, formado por una bulla timpánica ósea, una cavidad timpánica y por una cadena de huesecillos (estribo, yunque y martillo) en su interior; los cuales se encargan de transmitir mecánicamente las ondas sonoras desde la membrana timpánica hacia la ventana oval, (es decir desde el oído externo hacia el oído interno); y, finalmente, un oído externo, que se conforma por un conducto auditivo y un pabellón auricular.

Los pinnípedos, son un grupo de mamíferos acuáticos, principalmente marinos, representados por tres familias vivientes Otariidae (lobos y leones marinos), Phocidae (focas y elefantes marinos) y Odobenidae (morsas). Si bien pasan la mayor parte de su vida mar adentro, deben volver a tierra para aparearse, para parir a sus crías, y para mudar su pelaje, por lo que no llegan a poseer las estrictas adaptaciones al medio acuático que logran por ejemplo los cetáceos. En este sentido, el oído debe serles útil en dos ambientes completamente diferentes, uno poco denso, con gran cantidad de sonidos de muy distintas frecuencias, y con efectos de la gravedad propios de la vida terrestre, y otro opuesto, muy denso, con preponderancia de vibraciones de baja frecuencia y casi ingrávido.

El objetivo inicial y principal fue estudiar en forma comparativa la morfología y la ontogenia postnatal del oído medio e interno de las especies de pinnípedos que se distribuyen en la Argentina y su territorio antártico, describirlos y compararlos tanto intra- como inter-específicamente, e inclusive entre machos y hembras de la misma especie y entre diferentes clases de edad, para luego poder confrontar la morfología del oído de cada especie estudiada con sus ecologías y hábitos de buceo, intentar valorar una eventual correlación, y especular, en la medida de lo posible, cuál era su valor a la hora de postular inferencias paleoautoecológicas en especies fósiles a base de la morfología del oído.

Además, ampliando los objetivos primeros, se estudiaron materiales de especies de pinnípedos del Hemisferio Norte, tanto de fócidos como de otáridos, y de la tercer



familia, los odobenidos. Así, se realizaron comparaciones de la región ótica entre casi la totalidad de las especies de pinnípedos. También, se sumó a los estudios de esta Tesis, una primera descripción de la histología y morfología del oído externo para las especies australes.

Se estudiaron un total de 1367 ejemplares, que fueron analizados en forma comparativa tradicional por observación directa de partes homólogas, se practicaron tomografías axiales computadas de alta resolución y microtomografías, se realizaron desgastes seriados de las regiones óticas aisladas, se utilizó microscopía electrónica de barrido para el estudio detallado de los huesecillos del oído medio, se practicaron disecciones de cabezas conservadas con material blando para la observación y descripción de pasajes de nervios y vasos, y posteriormente cortes histológicos de la región del oído externo. Para tener la mayor certeza posible acerca de las edades de los ejemplares, se determinó la edad absoluta de un gran número de ellos por el corte de piezas dentarias con diferentes técnicas. En cuanto a los análisis cuantitativos, se realizaron los correspondientes análisis estadísticos de morfometría lineal que arrojaron interesantes resultados, y de morfometría geométrica. que proporcionó una buena herramienta de diferenciación de las bullas timpánicas entre especies.

A base de las comparaciones y análisis realizados se ha arribado a las siguientes consideraciones: -- con respecto a la morfología del oído interno (laberinto), existen diferencias relevantes entre otáridos y fócidos en el perímetro de los canales semicirculares (que podrían vincularse con la necesidad de orientación espacial en condiciones especiales, con la agilidad y precisión en los movimientos necesarias durante la persecución de las presas, o con el largo del cuello y su rango de movimientos), y en su diámetro (lumen). La relación entre el perímetro y el lumen de los canales puede vincularse con la velocidad de la respuesta en los movimientos en el agua y su precisión. Los análisis de componentes principales sobre tamaños absolutos de laberinto óseo (realizados sobre *M. leonina*), permiten apreciar un claro agrupamiento por edades y por sexos, y potencialmente puede ser analizado en las demás especies. La angularidad entre canales semicirculares parece estar vinculada con la postura corporal y la movilidad del cuello. A pesar que el rango de vocalizaciones es diferente en Otariidae y Phocidae, la longitud de la cóclea es similar en las especies estudiadas, por lo que registrarían rangos de frecuencias parecidos. -- Con respecto al petroso, su morfología es altamente diagnóstica en los pinnípedos. El gran lóbulo petroso floccular (del cerebelo), se asocia a una amplia fosa subarcuata



(otáridos), o a una búrsula más profunda (fócidos), ambas excavadas en el petroso, y probablemente la agilidad de los animales en el agua resulte de la coordinación entre la abundante información del plano espacial visual con la del laberinto, que es remitida al cerebelo.

-- Con respecto a la morfología del oído medio, también existen diferencias marcadas entre Otariidae y Phocidae, en la ornamentación de la superficie, en el grosor de las paredes, y en la amplitud de cavidad y recesos de las bullas timpánicas. Además, la extensión y forma de crecimiento tanto del ectotimpánico como del entotimpánico son diagnósticos y característicos de las diferentes clases de edad. Más aún, las bullas timpánicas de especies dimórficas reflejan el dimorfismo sexual, tanto en otáridos como en fócidos. Los resultados obtenidos en análisis de morfometría geométrica, muestran una clara separación de los taxones a partir de los contornos de las bullas, pero la discriminación entre subfamilias más clara en aquellos obtenidos a partir de la morfometría tradicional (lineal). Un ACP entre perfiles de buceo y el contorno de las bullas, no mostró una clara relación entre ellos; sin embargo, en las especies que bucean a mayores profundidades, el grosor de las paredes de las bullas es mayor. -- Los huesecillos del oído medio en otáridos y fócidos, se hipertrofian en distinto grado y en relación con la adaptación al medio acuático, y son diagnósticos.

---Con respecto al oído externo, se estudió la histología y morfología comparadas de la mayoría de los géneros comprendidos en los objetivos del presente trabajo de Tesis Doctoral. Más allá de la conocida diferencia en el desarrollo del pabellón auricular, los otáridos tienen un conducto auditivo de diámetro bastante uniforme, y los fócidos muestran una muy marcada reducción distal del diámetro, al punto de abrirse en un reducido poro; en ambos casos, hay una fuerte musculatura asociada y placas de cartílago estructurales que refuerzan las paredes.

-- Numerosos caracteres morfológicos identificados en este estudio y de esta región ótica han permitido distinguir de forma muy precisa a cada especie, género y familia. De ellos, 17 pudieron ser codificados para la gran mayoría de las especies de pinnípedos actuales y utilizados en un análisis filogenético preliminar que sostiene la monofilia de Otariidae y Phocidae en los 5 árboles obtenidos. Aunque no se resuelven todas las relaciones filogenéticas entre los taxones utilizados, en los Otariidae el clado formado por *Arctocephalus* + *Callorhinus* (Arctocephalinae) está siempre presente; para Phocidae se recupera el clado *Erignathus* + *Phoca* + *Cystophora* + *Halichoerus* + *Pagophylus* (Phocinae), pero no los Monachinae. Considerando que han sido utilizados sólo caracteres extractados del oído (interno, medio y externo), la región



ótica demuestra un alto valor filogenético. Adicionalmente, los 17 caracteres fueron optimizados sobre la topología del cladograma propuesto por Dasmahapatra *et al.* (2009) a base de datos moleculares, y los resultados obtenidos en el análisis preliminar demuestran que al menos todos los grupos mayores pueden ser recuperados utilizando sólo caracteres del oído.

Finalmente, de la contrastación de las Hipótesis originales podemos decir que:

1- los caracteres del oído (interno, medio y externo) fueron útiles para definir cada especie, y potencialmente presentan alto valor filogenético; 2- la morfología del oído medio e interno de las especies en estudio, refleja parcialmente las diferentes profundidades de buceo, en tanto las especies que bucean a mayores profundidades presentan un patrón similar en el oído medio, pero en el oído interno no se observaron patrones claros vinculados a profundidades, aunque sí y muy claramente respecto de otros factores; 3- la morfología del oído medio e interno no presenta variación intraespecífica en especies donde ambos sexos poseen iguales hábitos de buceo; 4- Las especies en las que los machos y las hembras bucean a profundidades muy diferentes presentan dimorfismo sexual en la morfología del oído medio e interno; 5- El conocimiento de las diferencias morfológicas asociadas a los hábitos de buceo de las especies actuales puede ser utilizado para realizar inferencias paleoautoecológicas en especies fósiles, ya que la morfología del oído interno y medio de un ejemplar fósil puede interpretarse en el contexto de los resultados de esta Tesis, e inferir posibles hábitos de buceo, posturales, agilidad de maniobra, etc., además de permitir una aproximación sistemática fina y un análisis de sus relaciones filogenéticas.



Abstract

The ear of mammals is a highly complex sensorial organ, in its anatomy as well as in its physiology; it is responsible for receiving the sound waves, processing them, and transmitting the information to the brain (auditory function, performed by the cochlear part of the labyrinth), and also for the perception of the position of the body in the space and its equilibrium (vestibular part and semicircular canals of the labyrinth). It is composed of three morphologically different, but functionally integrated, regions: the inner ear, formed by the petrosal, where is excavated the bony labyrinth, which contains the membranous labyrinth; the middle ear, formed by a bony tympanic bulla, a tympanic cavity, and a chain of ossicles (stapes, incus, and malleus) in its interior; these are responsible for mechanically transmitting the sound waves from the tympanic membrane until the oval window (in other words, from the outer ear until the inner ear); and, finally, the outer ear, composed of an ear canal and a pinna.

The pinnipeds are a group of aquatic mammals, mainly marine, represented by three extant families: Otariidae (sea lions and fur seals), Phocidae (seals and elephant seals), and Odobenidae (walruses). Although they spent most of their lives into the sea, they must return to the land to mate, give birth to their young, and to molt their fur, so they do not have strict adaptations to the aquatic environment, as the ones present in the cetaceans for example. In this sense, the ear must be useful in two completely different environments, a low-density one, with various frequencies of sounds and the effects of gravity proper to life on land, and an opposed one, very dense, with the prevalence of low-frequency vibrations and almost weightless.

The initial and main aim of this Thesis was to comparatively study the morphology and the postnatal ontogeny of the middle and inner ear of the species of pinnipeds distributed in Argentina and its Antarctic territory, to describe and to compare them intra and interspecifically, between males and females of the same species, and among different age classes, to subsequently contrast the ear morphology of each studied species to its ecology and diving habits, trying to assess an eventual correlation, and speculating, to the extent possible, its value for paleoautoecological inferences in fossils based on the ear morphology.

Also, expanding the initial objectives, pinniped species from the Northern Hemisphere, phocids, otariids, as well as odobenids, were studied. Therefore, comparisons of the otic region of almost the totality of extant pinniped species were conducted. Additionally, a first histological and morphological description of the outer ear in the southern species was added to this Thesis.



A total of 1367 specimens were studied, analyzed in a traditional comparative way by the direct observation of homologous parts; axial high-resolution computed tomographies and microtomographies were also conducted, as well as serial abrasions of isolated otic regions, scanning electron microscopy to study the middle ear ossicles in detail, dissections of heads preserved with soft tissue to observe and describe the passages of nerves and blood vessels, and subsequent histological sections of the outer ear. To better infer the age of specimens, the absolute age of a great number of them was determined by the section of teeth employing different techniques. With respect to the quantitative analyses, the corresponding statistical analyses of linear morphometrics were performed, which produced interesting results, and of geometric morphometrics, which proved to be a valuable tool for the differentiation of the tympanic bullae among species.

Based on the comparisons and analyses conducted, the following considerations were made: --with respect to the morphology of the inner ear (labyrinth), there are relevant differences between otariids and phocids in the perimeter of the semicircular canals (that could be related to the spatial orientation under special conditions, such as the agility and precision in the movements required to chase the preys, or to the long neck and its range of movements), and in its diameter (lumen). The relation between the perimeter and the lumen of the canals could be related to the response speed in movements under water and its precision. The principal component analyses of the absolute sizes of the bony labyrinth (performed for *M. leonina*) show a clear grouping by age classes and sexes, and can potentially be analyzed in the other species. The angularity between the semicircular canals seems to be related to the body posture and to the mobility of the neck. Although the range of vocalizations is different in Otariidae and Phocidae, the length of the cochlea is similar in the studied species, thus similar ranges of frequencies would be registered. --With respect to the petrosal, its morphology is highly diagnostic in pinnipeds. The great petrosal flocculate lobe (of the cerebellum) is associated with a wide subarcuate fossa (otariids), or to a deeper "búrsula" (phocids), both excavated in the petrosal, and probably the agility of the animal in the water results from the coordination between the abundant information of the visual spatial plan and the one from the labyrinth, which is sent to the cerebellum.

-- With respect to the morphology of the middle ear, there are also marked differences between Otariidae and Phocidae, in the ornamentation of the surface, in the thickness of the walls, and in the width of the cavity and recesses of the tympanic bullae. Also, the extension and growth form of both the ectotympanic and the entotympanic are diagnostic and characteristic of distinct age classes. Additionally, the tympanic bullae of



the dimorphic species reflect the sexual dimorphism, in otariids as well as in phocids. The results obtained from the geometric morphometric analyses of the outlines of the bullae show a clear separation of the taxa, but the discrimination among subfamilies was clearer in those obtained from the traditional (linear) morphometrics. An PCA between diving profiles and the outlines of the bullae did not show a clear relation between them; nonetheless, in the species that dive in greater depths the walls of the bullae are thicker. --The ossicles of the middle ear in otariids and phocids are diagnostic, hypertrophied in distinct degrees, and related to the aquatic environment adaptation.

-- With respect to the outer ear, the histology and comparative morphology of most genera comprised in the objectives of this Doctoral Thesis were studied. Besides the known difference in the development of the pinna, the otariids have an ear canal with a nearly uniform diameter, whereas the phocids show a noticeable distal reduction of the diameter, up to opening in a reduced pore; in both cases, there is a strong associated musculature and cartilaginous plates strengthening the walls.

--Numerous morphological characters identified in this study and from the otic region allowed a precise distinction of each species, genus, and family. Among them, 17 could be scored for most extant pinniped species and employed in a preliminary phylogenetic analysis, which support the monophyly of Otariidae and Phocidae in the 5 most-parsimonious trees obtained. Although it does not solve all the phylogenetic relationships among the taxa under study, in Otariidae the clade formed by *Arctocephalus* + *Callorhinus* (Arctocephalinae) is always present; in Phocidae the clade *Erignathus* + *Phoca* + *Cystophora* + *Halichoerus* + *Pagophilus* (Phocinae) is recovered, but not the Monachinae. Considering that only characters from the ear (inner, middle, and outer) has been used, the otic region show a high phylogenetic value. Additionally, the 17 characters have been optimized on the cladogram proposed by Dasmahapatra *et al.* (2009) based on molecular data, and the results of preliminary analysis indicate that at least all major groups can be recovered using ear character only.

Finally, from the contrast of the original hypotheses, it is possible to affirm that:

1- the characters of the ear (inner, middle, and outer) were useful to define each species, and potentially have a high phylogenetic value; 2- the morphology of the middle and inner ear of the species under study partially reflects distinct diving depths, as the species that dive deeper present a similar pattern in the middle ear, but clear patterns related to depths could not be observed for the inner ear, although it is



evidently related to other factors; 3- the morphology of the middle and inner ear does not show intraspecific variation in species that both sexes possess the same diving habits; 4- the species that males and females dive at very different depths present sexual dimorphism in the morphology of the middle and inner ear; 5- the knowledge of the morphological differences related to the diving habits of the extant species can be used to paleoautoecological inferences in extinct species, as the morphology of the middle and inner ear of a fossil can be interpreted in the context of the results of this Thesis, and to infer putative diving habits, posture, agility of maneuvering, etc., besides permitting a fine systematic approximation and an analysis of its phylogenetic relationships.



Agradecimientos

Mi Tesis no hubiera sido posible sin la dedicación, el apoyo, la orientación y el estímulo constante y desinteresado de mis directores, Dr. Alfredo A. Carlini y Dr. Leopoldo Soibelzon, los cuales dispusieron generosamente de muchas horas y gran predisposición, brindando incluso, tiempos extras de sus vidas personales para convertir los objetivos propuestos en logros concretos. Es por ello que les expreso mi más profundo agradecimiento, pues ha sido un privilegio contar con sus críticas, guía y asesoramiento.

Agradezco a la UNLP, por la beca de posgrado y a la Facultad de Cs. Naturales y Museo, División Paleontología Vertebrados, por el lugar de trabajo otorgado, y a la Dirección de Postgrado, lo cual resultó primordial para el desarrollo y finalización de la presente Tesis. Los subsidios, UNLP N- 514, N-700, N-593 y N-724, cubrieron parcialmente mis trabajos.

Una parte fundamental fue poder acceder al material científico de distintas colecciones tanto nacionales como internacionales. Razón por la cual, en primer lugar agradezco al Dr. Diego Verzi y la Dra. Itatí Olivares, del MLP, por permitirme gentil y amablemente trabajar con libertad en la colección bajo su cargo. Además, a todos aquellos que me facilitaron sin restricciones el acceso a diferentes materiales depositados en colecciones bajo su tutela: al Dr. David Flores y Sr. Sergio Lucero, del MACN; a la cátedra de Anatomía Comparada y a la Colección de referencia de la División Paleontología Vertebrados del MLP; al Dr. Javier Negrete, la Dra. Mercedes Santos, la Dra. Mariana Juárez y el Sr. Augusto Menucci, del IAA; de la misma manera quiero extender mi agradecimiento al Dr. Néstor Coria "Coco", quien me otorgó la posibilidad de que pudiera desempeñar mi trabajo en la que sería mi primera campaña antártica; al Dr. Enrique Crespo y al Sr. Néstor García, del CENPAT; al Dr. Damián Romero, del MMPma, de Mar del Plata; a la Dra. Marcia Jardim, del MCN de Porto Alegre, por el material prestado para hacer posible su estudio de una manera más detallada; al Dr. Simoe Lopes, de UFSC en Florianópolis; a la Med. Vet. Lorena Migliorisi y el Med. Vet. Julio Loureiro, de la fundación Mundo Marino; a la Dra. Sabrina Riveron y al Dr. González, de la UDELAR y del MHNM de Montevideo; a la Dra. Christine Lefèvre, del MNHN de París; al Dr. Darrin Lunde y al Dr. John Ososky, del NMNH, Washington; al Dr. Loic Costeur, NMB, Basilea; a la Dra. Marianne Haffner, de la UZ, Zurich. A **DIGIMORPH** Digimorph.org website, y Tim Rowe's Digital Libraries



Grant from NSF, por facilitarme las TACs de *Odobenus rosmarus* y *Mirounga angustirostris*.

Un agradecimiento especial al Dr. Marcelo Sánchez Villagra, al Dr. Christoff Zollikofer y la Dra. Alexandra Wegmann (de la Universidad de Zurich) quienes de manera desinteresada facilitaron el procesamiento de muestras sumamente complejas, a través del empleo de microtomógrafos, y al Dr. Thomas Szmcelzle por los modelos 3D.

Un destacado agradecimiento al Dr. Alejo Scarano, quien contribuyó con sus amplios conocimientos sobre estadística y la metodología asociada a la morfometría geométrica, a la obtención de los resultados de éste trabajo.

Al Dr. Claudio Barbeito y la Dra. Cecilia Krmpotic, que no dudaron en impulsarme cuando decidí ir más allá de los objetivos planteados originalmente, colaborando en mi formación histológica, que me permitió estudiar el oído externo; de igual modo, agradezco al HT. Rubén Mario, quien me ayudó en el procesamiento de las muestras.

Al Dr. Fernando Galliari, en primer lugar por su ayuda en la aplicación de la técnica de desgaste seriado y reconstrucción, y en segunda instancia por su apoyo e interés demostrado en cada uno de los distintos momentos a lo largo del proceso.

Al Dr. Martín Ciancio por la colaboración y el aporte de sus conocimientos para realizar un acercamiento al análisis filogenético que aportó interesantes resultados.

A la Dra Bárbara Tarnawsky, amiga y colega, compañera de incontables horas de trabajo conjunto, un especial agradecimiento, no sólo por ayuda en la determinación de edades sobre las piezas dentarias, sino también por la continua interacción académica y profesional, lo cual permitió derivar, fortuitamente, en una amistad certera.

Agradezco a Patricia Sarmiento, técnica a cargo del Servicio de Microscopía electrónico del MLP, quien me facilitó la toma de excelentes imágenes.

A la Sta. María Elena del Corro y a la Sta. Ma. Eva Cabanelas, por la ayuda en el procesamiento de determinación de edades y la reconstrucción de los modelos en 3D de encéfalos.

Quiero agradecer a los guardaparques, personal científico y militar de la Antártida, por la colecta de material y la logística en su traslado.

A mis compañeros y amigos del laboratorio, un magnífico equipo de profesionales, les agradezco infinitamente, por su paciencia, calidez, preocupación y por generar el



mejor de los ambientes laborales: Dra. Analía Francia, Dra. Mariela Castro, Dra. Cecilia Krmpotic, Dr. Fernando Galliari, Dr. Martín Ciancio, Lic. Guadalupe Vilchez, Lic. Francisco Salvador Solari Orellana y a la Lic. Eugenia Arnaudo y Lic. Juliana Tarquini.

A mi familia, principalmente a mis abuelos, que con su infaltable presencia no dudaron un segundo en apoyar cada escalón en mi carrera, así como a mis tíos, mi madre, mis primos, mis sobrinos, les agradezco la comprensión, y a quienes les he restado muchas horas de compañía y atención.

A mis segundos papás, Elsa y Enrique que siempre me recibieron con alegría y me cobijaron como a una hija más.

Cálidamente agradezco a la familia Carlini, quienes han sido fuente de incentivos, alegrías y de aliento: Mecha, Pedro, María, Sofía, Nico, Agostina, Caro y Felipe.

Quiero realzar y brindar mi gratitud eterna y más sentido reconocimiento a mis grandes amigas, que desde los comienzos más remotos caminaron conmigo y codo a codo me dieron la compañía, la calma, la alegría de saberlas cerca por más lejos que estuvieran físicamente. Para todas ellas, incansables luchadoras, que cada una a su manera me concedió el apoyo, la fuerza y la confianza para seguir adelante, inconmensurables gracias: Cande, María, Eli, Gime, Noe, Romi, Lula, Georgi, Pame y a Andrea y Daniela, que a pesar de la distancia han sido una compañía en las horas difíciles y han estado siempre presentes y atentas.

Agradezco a mis hijos del corazón, Úrsula, Ona, Otto, Vinilo, Melba, Renata, Bernarda y Simona, porque a pesar de venir en envases diferentes al nuestro, me han brindado compañía e infinitas alegrías.

Las ilustraciones científicas son el trabajo del Sr. Jorge A. González y la Sta. María Elena del Corro; las fotografías del petroso fueron hechas por el Sr. Ignacio Jourdan; el diseño y formato que buscaba darle a la presentación física de la Tesis se lo debo a la Diseñadora Pamela Brucart.

A los jurados que evaluaron la Tesis, Dra. Cecilia Morgan, Dr. Marcelo Sánchez-Villagra y Dr. David Flores, quienes con sus valiosos aportes y sugerencias, la enriquecieron.

Por último no puedo dejar de agradecer especialmente al Dr. Alejandro Carlini, no sólo por la calidad de persona y que no dudo en apostar por este trabajo cuando sólo era un proyecto, sino además por su infatigable labor e innumerables aportes al estudio de la Antártida.

ÍNDICE

Resumen.....	i
Abstract.....	v
Agradecimientos.....	ix
Capítulo I Introducción.....	1
I.1. El oído. Generalidades.....	2
I.1.1 Oído interno.....	2
I.1.2 Oído medio.....	10
I.1.3 Oído externo.....	14
I.2. Los pinnípedos. Generalidades.....	17
I.2.1 Adaptaciones al medio acuático.....	17
I.2.2 Origen, clasificación y filogenia.....	21
I.2.3 Distribución y biogeografía.....	26
I.2.4 Ecología y forrajeo.....	26
I.2.5 Comportamiento reproductivo y organización social.....	27
I.2.6 Especies estudiadas en la Tesis.....	28
I.3. Hipótesis.....	38
I.4. Objetivo general.....	38
I.5. Objetivos particulares.....	38
Imágenes del capítulo.....	41
Capítulo II Materiales y métodos.....	53
II.1. Colecciones consultadas.....	54
II.2. Determinación de edades y de clases de edad.....	55
II.3. Datos tomados.....	59
II.3.1. Análisis morfológicos cualitativos.....	59
II.3.2. Análisis cuantitativos o estadísticos.....	62
II.4. Métodos del análisis filogenético.....	66
II.5. Terminología y establecimientos de homologías.....	67
Imágenes del capítulo.....	70

Capítulo III Oído interno	75
III.1. Antecedentes.....	76
III.2. Material examinado.....	77
III.3. Descripción anatómica del oído interno.....	77
III.3.1. El hueso petroso.....	77
III.3.1.1. Petroso en Otariidae.....	77
III.3.1.2. Petroso en Phocidae.....	87
III.3.2. El laberinto óseo.....	95
III.3.2.1. laberinto óseo en Otariidae.....	95
III.3.2.2. laberinto óseo en Phocidae.....	99
III.3.3. Anatomía interna en sección del petroso y del laberinto óseo.....	106
III.3.3.1. Anatomía interna en Otariidae.....	107
III.3.3.2. Anatomía interna en Phocidae.....	110
III.3.4. Consideraciones generales.....	113
III.3.5. Generalidades del oído interno en Odobenidae.....	117
Imágenes del capítulo	123
Capítulo IV Oído medio	157
IV.1. Antecedentes.....	158
IV.2. Material examinado.....	159
IV.3. Descripción anatómica del oído medio.....	160
IV.3.1 Bulla y cavidad timpánica.....	160
IV.3.1.1. Bulla y cavidad timpánica en Otariidae.....	160
IV.3.1.2. Bulla y cavidad timpánica en Phocidae.....	181
IV.3.1.3. Bulla y cavidad timpánica en Odobenidae.....	207
IV.3.2. Huesecillos del oído medio.....	209
IV.3.2.1. Huesecillos en Otariidae.....	209
IV.3.2.2. Huesecillos en Phocidae.....	211
IV.3.3. Consideraciones generales.....	217
Imágenes del capítulo	228
Capítulo V Oído externo	330
V.1. Antecedentes.....	331
V.2. Material examinado.....	332

V.3. Descripción macroscópica del oído externo.....	332
V.3.1. Descripción en Otariidae.....	332
V.3.2. Descripción en Phocidae.....	332
V.4. Descripción histológica del oído externo.....	333
V.4.1. Descripción en Otariidae.....	333
V.4.2. Descripción en Phocidae.....	335
V.5. Consideraciones.....	339
Imágenes capítulo	344
Capítulo VI Caracteres del oído y consideraciones filogenéticas preliminares	368
VI.1. Antecedentes.....	369
VI.2. Material examinado.....	369
VI.3. Análisis filogenético y mapeo de caracteres.....	370
VI.4. Optimización de caracteres sobre la hipótesis filogenética de Dasmahapatra et al.2009	373
Imágenes del capítulo	377
Capítulo VII Discusión.....	396
VII.1. Consideraciones ecomorfológicas.....	397
VII.2. Ecología marina y morfometría geométrica.....	409
VII.3. Consideraciones sistemáticas.....	409
VII.4. Consideraciones filogenéticas preliminares.....	415
Capítulo VIII Conclusiones.....	416
VIII.1 Conclusiones ecomorfológicas.....	417
VIII.2 Conclusiones sistemáticas.....	420
VIII.3 Conclusiones filogenéticas.....	420
VIII.4. Hipótesis planteadas originalmente.....	421
VIII.5. Perspectivas futuras.....	422
Glosario y sinónimos.....	423
Apéndices.....	447
Bibliografía.....	473



Introducción

Capítulo I



INTRODUCCIÓN

I.1 El oído

Generalidades

El oído es un órgano sensorial sumamente complejo, que se encarga tanto de la percepción de sonidos a través de una serie de estructuras (región auditiva), como de la estabilización de la cabeza, los ojos y el tronco en el espacio y del mantenimiento del equilibrio (región vestibular). En los mamíferos este órgano involucra tres sectores morfológicos que se pueden definir como oído externo, medio e interno (Fig. I.1A).

I.1.1 Oído interno (*Auris interna*)

El oído interno cumple tanto la función acústica (traducción de las ondas sonoras) en la parte coclear, como con la estática (ubicación del animal en el espacio) en la parte vestibular. La información recabada es conducida al encéfalo (Diamante 2004).

I.1.1.1 Anatomía del oído interno

El oído interno está compuesto por un laberinto óseo que contiene un laberinto membranoso. En tanto son un par continente-contenido, ambos presentan una serie de estructuras identificables: conducto coclear-cóclea, vestíbulo-sacos y canales semicirculares-conductos semicirculares (Gray 1858). Para una mejor comprensión se describe en primer término al laberinto óseo (Fig. I.1.B).

A) Laberinto óseo (*Labyrinthus osseus*)

Es una cavidad compleja que copia al laberinto membranoso y está excavada en el petroso. Presenta las siguientes estructuras:

La cóclea (Co) o caracol (*Cochlea*): es una estructura donde se puede reconocer una parte central que se denomina "columella" o "modiolo" (*Modiolus*), es el eje principal devenido del enrollamiento de un tubo, el canal coclear (*Canalis spiralis cochleae*) que, según la especie, puede formar de 2 a 5 vueltas sobre el eje. La base de la columella corresponde al fondo del meato acústico interno (MAI), o también llamado conducto auditivo interno y presenta unos orificios que conforman la placa cribosa, por donde salen fibras del nervio coclear (Fig. I.2A).

En la cóclea puede diferenciarse una base (*Basis cochleae*) y un vértice que se denomina *Cupula cochleae* (Cu) o ápice coclear (Aco). Al realizar un corte transversal



a este tubo coclear, se aprecia una cresta horizontal: la “cresta espiral” o lámina espiral ósea (Leo), (*Lamina spiralis ossea*) que por un lado se inserta en la pared ósea del tubo que está en contacto con la columella, y por otro lado se continúa con la lámina basal o basilar que corresponde al laberinto membranoso. La lámina espiral, justo en el punto donde contacta con la columella, está perforada por unos orificios que se denominan en conjunto “*conducto de Rossental*”. Esos orificios alojan a la primera neurona del nervio estatoacústico, de este mismo lugar también sale desde el interior de la columella el axón, por lo tanto esta lámina es hueca y además es incompleta ya que nunca llega al otro extremo del tubo; el extremo de esta lámina, presenta forma de gancho y por eso se denomina *Hamulus laminae spiralis* (Fig. I.2A).

El vestíbulo (VST) o *Vestibulum*: es una estructura de forma ovoide donde se alojan el utrículo (Utr) y el sáculo (Sac) del laberinto membranoso. En el pueden identificarse seis caras, se utilizará la descripción seguida por la Nómina Anatómica Veterinaria 2012 y Gray (1858) (véase el glosario). Existe el acueducto del vestíbulo (*aqueductus vestibulum*) que es la parte ósea que contiene al conducto endolinfático (de la parte membranosa).

Cara Ventral o inferior: es la parte que contacta con el caracol.

Cara Medial: está relacionada con el *Meato acústico interno* (MAI), que a su vez contacta con el resto del neurocráneo por un lado y por el otro se continúa con el acueducto de Falopio que se extiende desde la terminación del MAI hacia el *foramen stilomastoideum* del petroso (FSM).

Existen una serie de fosas o fositas (según Sauvage *et al.* 2000), también llamadas recesos (según Nómina Anatómica Veterinaria): una en la parte más anterior del vestíbulo y denominada receso esférico (Res) o *Recessus sphericus*, que aloja al sáculo; la otra se ubica en una parte más posterior y se denomina receso elíptico (Rel) o *Recessus ellipticus* y aloja al utrículo; entre ambos recesos se observa una cresta que los separa, la cresta del vestíbulo (CrV) o *Crista vestibuli*. En la parte ántero-ventral del receso esférico hay otro receso, que aloja al ciego vestibular del conducto coclear y se denomina receso coclear (Rco) o *Recessus cochlearis* (Fig. I.1B). Estos recesos son atravesados por las fibras cocleares, vestibulares y saculares que forman el nervio estatoacústico (nervio VIII, véase más adelante MAI), las áreas perforadas de la pared medial del vestíbulo se denominan máculas cribosas (*Maculae cribosae*). Todo esto se encuentra en el fondo del MAI (ver irrigación).



La descripción espacial expuesta corresponde a la de los laberintos de los carnívoros según la Nomenclatura Anatómica Veterinaria; sin embargo, pueden existir leves variaciones respecto a la ubicación de los cuadrantes para otros grupos de mamíferos.

Cara superior o dorsal: presenta el orificio ampollar del canal semicircular superior (Sauvage *et al.* 2000).

Cara posterior: se encuentra el orificio ampollar del canal semicircular posterior (Sauvage *et al.* 2000).

Cara externa o lateral: presenta la membrana oval, que a su vez es la que contacta con la platina del estribo o base del estapedio (huesecillo del oído medio que está en la cavidad timpánica) y la *membrana redonda*, entre ellas existe una zona denominada “*seno tympanico*”, contiene además los orificios ampollares y no ampollares del canal semicircular lateral (Sauvage *et al.* 2000) (Fig. I.1B).

Los canales semicirculares (CS) o *Canales semicirculares ossei*: son tres y están orientados en los tres ejes espaciales: canal anterior o superior, canal posterior y canal horizontal o lateral (Fig. I.1B).

Canal semicircular anterior o superior (CSA) o *Canal semicircularis anterior*: Este canal alberga al conducto semicircular anterior, su extremo ántero-lateral desemboca en la porción superior y lateral del vestíbulo, el otro extremo se une a la parte superior del conducto óseo posterior para formar la rama o pilar óseo común (*Crus osseum commune*).

Canal semicircular posterior (CSP) o *Canal semicircularis posterior*: alberga al conducto semicircular posterior, su extremo dilatado desemboca en la parte inferior del vestíbulo y su extremo superior desemboca en la rama ósea común mencionada anteriormente.

Canal lateral u horizontal (CSH) o *Canal semicircularis horizontalis*: alberga al conducto semicircular lateral, su extremo anterior y dilatado desemboca en el ángulo superior y lateral del vestíbulo, debajo de la ventana oval, el extremo posterior desemboca debajo del orificio de la rama ósea común.

Estos canales a su vez presentan dilataciones en sus extremos donde se alojan las ampollas membranosas del laberinto membranoso. Estas excavaciones óseas se denominan: *Ampulla osseae anterior* (Aoa), *Ampulla osseae posterior* (Aop) y *Ampulla osseae lateralis* (Aol).

Finalmente, las zonas de unión de los canales óseos con el vestíbulo se denominan pilares óseos (*Crura ossea*).



B) El laberinto membranoso (*Labyrinthus membranaceus*)

Este laberinto se encuentra incluido dentro del óseo, el espacio entre ambos contiene una sustancia denominada perilinfa, mientras que el interior del laberinto membranoso contiene endolinfa (Fig. I.1B).

Este laberinto está dividido en los mismos sectores que el óseo, pero en este caso es conveniente utilizar otra terminología para diferenciar ambos laberintos. Así, en la zona del vestíbulo se encuentran dos estructuras denominadas *Utriculus* (posterior) y *Sacculus* (anterior), entre ellas y vinculándolas se observa una serie de conductos:

Conducto endolinfático (*Ductus endolymphaticus*): está en el acueducto del vestíbulo (parte ósea) y se extiende desde el sáculo hasta la duramadre; el extremo ensanchado de este conducto se denomina por lo tanto saco endolinfático (*Saccus endolymphaticus*).

El utrículo y el sáculo están unidos por un conducto utrículo-sacular. (*Ductus utriculosaccularis*).

Conductos semicirculares (*Ductus semicirculares*): están ubicados dentro de los canales semicirculares óseos (presentan unos engrosamientos denominados ampollas membranosas o *Ampullae membranaceae*), por lo tanto tenemos tres conductos *Ductus semicircularis anterior* (CoSA), *Ductus semicircularis posterior* (CoSP) y *Ductus semicircularis lateralis u horizontalis* (CoSH) y presentan sus respectivas ampollas que son las dilataciones de los mismos conductos: *Ampulla membranacea anterior* (Ama), *Ampulla membranacea posterior* (Amp) y *Ampulla membranacea lateralis* (Aml), que a su vez están unidos al utrículo por medio de los pilares membranosos (*Crura membranacea*). Los pilares membranosos ampullares son aquellas regiones de los conductos entre las ampollas y el utrículo (Fig. I.1B).

Conducto coclear (*Ductus cochlearis*): se encuentra unido al sáculo por medio del canal de Hensen o *Ductus Reunians*. A la columella ósea se agregan dos membranas: *la membrana basilar* (Mb), que está formada por fibras cuya longitud aumenta y su diámetro disminuye desde la base hasta la cúpula determinando una reducción gradual de la rigidez (fibras cortas y rígidas vibran a altas frecuencias, mientras que fibras largas y flexibles vibran a bajas frecuencias). Esta membrana es la base del “*órgano de Corti*” y es horizontal con respecto al eje del tubo colear. La “*membrana de Reissner*” (MRe), es oblicua respecto de la anterior, y ambas alcanzan la pared del tubo donde se juntan (Echteler *et al.* 1997; Ross y Wojciech 2012).



De esta manera (pueden distinguirse) tres sectores que se denominarán rampas (Fig. I.2A): rampa timpánica (R_{tym}) que es inferior (*Scala tympani*), rampa vestibular (R_{vst}) que es superior (*Scala vestibuli*), *rampa coclear o media* (R_{co}) que está entre las otras dos, y por la cual pasa endolinfa. Entre las dos primeras hay una comunicación que es el *helicotrema* (HI), que se encuentra a nivel del *ápex de la cóclea* (Aco) o *cúpula* (Cu). Tanto por la rampa timpánica como por la vestibular circula perilinfa proveniente del espacio entre ambos laberintos a través del conducto perilinfático (*Ductus perilymphaticus*) (Webster 1966).

C) Irrigación e inervación

Al oído interno llega una arteria principal llamada arteria auditiva, que penetra por el MAI, y envía una rama vestibular y una rama coclear. Además hay arterias accesorias: la arteria meníngea, la arteria timpánica y la arteria estilomastoidea. El retorno venoso está dado por la vena auditiva interna, la vena acueducto-coclear y la vena vestibular.

Los estímulos generados en la parte sensitiva del oído interno son llevados al encéfalo por el nervio vestíbulo-coclear (VIII) que es la suma de las ramas vestibular y coclear. Además, está inervado por una parte sensitivo-somática general del nervio facial (VII) (Rubinstein *et al.* 1996; Waele y Tran Ba Huy 2002; Biacabe *et al.* 2000).

El meato acústico interno (MAI), es una estructura cilíndrica que está formada por el borde externo que se denomina poro acústico, mientras que el fondo del MAI está dividido en dos partes por la cresta transversa o falciforme (Crtr) en una parte superior y otra inferior; y a su vez, ambas se dividen en dos por la barra de Bill que es perpendicular a la falciforme. De esta manera quedan cuatro cuadrantes delimitados por los que pasan diferentes estructuras.

Por el cuadrante ántero-superior pasan el Nervio Facial e Intermedio, y la arteria auditiva, originándose en ese punto el acueducto de Falopio. El cuadrante pósterosuperior, llamado “fosita utricular” (vestibular superior, que pertenece al llamado previamente receso elíptico) (ver glosario), es atravesado por nervio vestibular superior. El cuadrante ántero-inferior llamado “fosita coclear” es atravesado por el nervio coclear.

Finalmente el cuadrante postero-inferior, llamado “fosita sacular” (vestibular inferior) (ver glosario) da paso al nervio vestibular inferior (Erguen *et al.* 2013; Diamante 2004).



I.1.1.2 Histología del oído interno

En el oído interno hay tres espacios llenos de líquido: dos espacios endolinfáticos que están contenidos dentro del laberinto membranoso, y el espacio perilinfático, que está entre el laberinto membranoso y el óseo. Algunos autores mencionan el espacio cortilinfático, que se encuentra dentro del órgano de Corti.

Las regiones sensoriales del laberinto membranoso están formadas por células ciliadas y células de sostén. Las paredes del utrículo, sáculo y canales están formados por tres capas: externa de tejido fibroso con vasos sanguíneos, media de tejido conectivo con proyecciones papiliformes e interna de epitelio simple.

Mientras en las crestas y en las maculas se encuentran las células sensitivas especializadas 1- Crestas ampollares (*Cristas ampullaris*), se encuentra en las ampollas membranosas de los conductos semicirculares, que son sensibles a los movimientos de aceleración angular de la cabeza. 2- Máculas (*maculae*), son dos áreas ovales de neuroepitelio, una en el sáculo (*Macula sacculi*) y otra en el utrículo (*Macula utriculi*), perciben las aceleraciones lineales de la cabeza. 3- *Órgano de Corti* que se proyecta en el conducto coclear y su función es la recepción del sonido.

En el laberinto vestibular hay dos tipos de células ciliadas, las tipo I y las tipo II. Las crestas ampollares son receptores sensoriales de los movimientos de la cabeza, están formadas por un engrosamiento de epitelio neurosecretor y células de sostén, sobre ellas hay una masa gelatinosa de proteínas y polisacáridos, la “cúpula” (*Cupula*), que se adhiere a las células de cada cresta y se rodea de endolinfa, que se mueve conforme los movimientos de la cabeza.

Las máculas del sáculo y utrículo también son engrosamientos de epitelio sensorial y células de sostén, estas máculas se orientan perpendiculares entre sí. Sobre ellas se desarrolla un material gelatinoso que recibe el nombre de “membrana otolítica” (*membrana statoconiorum*) y que contiene sobre su lado externo cuerpos de carbonato de calcio llamados otolitos o estatoconías (*Statoconias*) de manera que la membrana otolítica se mueve sobre la macula de la misma manera que la cúpula se mueve sobre la cresta.

I.1.1.3 Parte ósea del oído interno

El oído interno ha sufrido grandes cambios a lo largo de la evolución de los vertebrados; en los peces el laberinto está rodeado al menos de tres huesos: proótico, opistótico y epiótico, en los anfibios, aves, y “reptiles” se encuentra primariamente dentro del proótico. En los mamíferos, el laberinto óseo se encuentra en el petroso



(*pars petrosa* del complejo temporal). Este hueso surge de la fusión del proótico, opistótico y eventualmente del epiótico.

El hueso petroso puede dividirse en una parte coclear, una parte vestibular y una zona prominente, el promontorio, que contiene una abertura coclear y un canalículo coclear. Además existe un *meatus acusticus internus* (MAI) que da paso al nervio coclear y al nervio vestibular, su orificio de salida se denomina *Porus acusticus internus* (PAI), y está ubicado en su parte más dorsal, donde puede existir una pequeña depresión (como en homínidos), o una fosa acentuada (como en primates basales), denominada *fosa subarcuata*, que aloja al paraflóculo del cerebelo (Jeffery y Spoor 2006; Jeffery *et al.* 2008; Spoor y Leakey 1996).

I.1.1.4 Evolución del oído interno

El oído interno es la estructura que se mantiene en todos los vertebrados, la función básica fue la del equilibrio, mientras que la función auditiva fue adquiriendo mayor importancia en taxones de posterior aparición y la función del equilibrio quedó considerada como secundaria en el sistema vestíbulo-coclear de los mamíferos.

I.1.1.5 Embriología del oído interno

El laberinto membranoso deriva de un sector del ectodermo que comienza su diferenciación con la inducción inicial a nivel superficial a cargo de la notocorda primero, y luego del mesodermo paraxial; estas dos inducciones preparan al ectodermo para una tercera en donde el rombencéfalo, induce al ectodermo superficial a engrosarse y formar la placoda ótica (Carlson 2014). La placoda ótica (a cada lado), se invagina y origina la vesícula auditiva (otocistos), que se involucra debajo del ectodermo con el mesénquima, y es el primordio de donde se originan los epitelios de revestimiento del laberinto membranoso del oído interno. Más tarde, cada vesícula dará un componente ventral, el sáculo y el conducto coclear, y un componente dorsal que será el utrículo, los conductos semicirculares y el conducto endolinfático (Fig. I.1B). El mesénquima que rodea a este laberinto ya formado, se diferencia en cartílago, y más tarde envuelve al laberinto membranoso dejando los espacios perilinfáticos (e.g. rampa vestibular y rampa timpánica).

Desde la pared lateral del conducto coclear, la membrana basilar se une a través del ligamento espiral al cartílago adyacente; el extremo interno se une a la pared opuesta a través de la columella cartilaginosa, que será luego el eje óseo del caracol (modíolo). Más tarde se diferenciarán las células epiteliales, que en un principio son todas iguales, originando el órgano de Corti.



Por otro lado, los canales aparecen más tarde en forma de evaginaciones del utrículo, en medio de cada evaginación las paredes centrales se adosan entre ellas y se “disuelven” dejando así los canales de posición periférica. En cada uno de ellos se dilatan las partes que darán las ampollas (Carlson 2014).

I.1.2 El oído medio (*Auris media*)

Está asociado al transporte y amplificación de las ondas sonoras hacia el oído interno, además regula las presiones de la cavidad timpánica (CT). Involucra una cavidad asociada al hueso temporal; desde el punto de vista anatómico-funcional, puede dividirse en tres partes bien diferenciadas: los anexos mastoideos (*annexae mastoidae*), la cavidad timpánica (*cavum tympani*) y el tubo o trompa de Eustaquio (TE) o *Tuba pharyngotympanica* (Thomassin 2008). En cuanto a su parte ósea, el oído medio está formado por la *pars petrosa*, *pars tympanica* y *pars escamosa*; de estas tres, la parte timpánica y escamosa forman parte del oído externo también.

I.1.2.1 Anatomía del oído medio

A) La caja del tímpano o cavidad timpánica (*Cavum tympani*)

Siguiendo a Gray (1858), se describen las seis caras del *cavum tympani*:

Paries tegmentalis (el techo), limita con la sutura petro-timpánica, es el *tegmen tympani* (duramadre del suelo cerebral) y contiene el receso epitimpánico (*Recessus epitympanicus*), que a su vez puede continuarse en una *pars cupularis* en su parte superior.

Paries jugularis (el piso), rodea a la vena yugular.

Paries membranacea, formada principalmente por la membrana timpánica, con el surco timpánico que es lugar donde se inserta esta membrana.

Paries labyrinthica (interna o medial), incluye a la ventana oval o ventana vestibular (*fenestra ovalis* o *fenestra vestibuli*), ventana redonda o ventana coclear (*fenestra rotunda* o *fenestra cochleae*), al promontorio, a la abertura del acueducto de Falopio, a la primera parte del acueducto del músculo del martillo, y a la desembocadura del conducto semicircular lateral.

Paries mastoideus (posterior), en ella se encuentra la abertura que comunica al antro, que a su vez comunica con las celdas mastoideas; a través del orificio del *aditus ad antrum*.



Paries caroticus (anterior): presenta el orificio del tubo de Eustaquio, el canal del tensor del tímpano y el proceso cocleariforme.

La membrana del tímpano (*Membrana tympani*) es cóncava hacia afuera, dado que el mango del martillo la curva; anatómicamente, se pueden identificar las siguientes estructuras desde la superficie interna: un pliegue mallear rostral (*Plica mallearis rostralis*), un pliegue mallear caudal (*Plica mallearis caudalis*), y el ombligo de la membrana del tímpano (*Umbo membranae tympani*) donde apoya la *apófisis del martillo*. Sobre su cara externa pueden identificarse la prominencia mallear (*Prominentia mallearis*) que es la elevación originada por el apoyo de la apófisis lateral del martillo, y la estría mallear (*Stria mallearis*), que es una elevación originada por el apoyo del mango del martillo (Fig. I.1A).

La trompa de Eustaquio (*Tuba auditiva*) es la parte anterior del oído medio, comunica la cavidad timpánica con la rinofaringe. Está formada por un cono posterior óseo y un cono anterior fibrocartilaginoso, que se unen por sus extremos de menor diámetro formando un istmo. El orificio que comunica con la caja timpánica es libre, y el orificio que comunica con la rinofaringe está delimitado por dos pliegues, que se corresponden con los músculos peristafilinos externo e interno, que junto con los músculos palatinos, tensan el velo del paladar, abriendo o cerrando el orificio (Fig. I.1A).

B) Huesecillos (*Ossicula auditus*)

La cavidad del oído medio contiene tres huesecillos (martillo, yunque y estribo) y dos músculos (el tensor del tímpano y el del estribo).

El martillo (*Malleus*) es el más externo, presenta una cabeza (*Caput mallei*), un cuello (*Collum mallei*) y un mango o manubrio (*Manubrium mallei*) que a su vez tiene una apófisis lateral o corta (*Processus lateralis*), una apófisis rostral o larga (*Processus rostralis*) y una apófisis muscular (*Processus muscularis*) (Fig. I.2B).

El yunque (*Incus*) presenta un cuerpo (*Corpus incudis*) con una concavidad (donde articula con la cabeza del martillo), una rama corta o posterior u horizontal (*Crus brevis*), y una rama larga o vertical (*Crus longum*), que a su vez posee una apófisis lenticular (*Processus lenticularis*) (Fig. I.2B).

El estribo o estapedio (*Stapes*) presenta una cabeza proximal (*Caput stapedis*) de la cual se originan dos ramas, el pilar rostral (*Crus rostrale o anterius*) y el pilar caudal (*Crus caudale o posterius*), que convergen en una platina ovoide, o base del estapedio



(*Basis stapedis*), que es la zona que se apoya en la membrana de la ventana oval que limita con el oído interno (Fig. I.2B).

C) Celdas mastoideas: son cavidades en el hueso temporal que abren a la cavidad timpánica.

D) Irrigación del oído medio

La caja esta irrigada por cuatro vasos principales: la arteria carótida externa, la arteria carótida interna, la arteria maxilar interna y la arteria temporal superficial. De la carótida externa se origina la arteria faríngea ascendente y la arteria occipital, de esta última se origina la arteria estilomastoidea. De la maxilar interna sale la arteria timpánica que va a la caja del tímpano y la arteria meníngea media que también va a la caja timpánica.

Así, la caja queda irrigada de la siguiente manera: la parte anterior por la arteria faríngea ascendente, la parte dorsal, por la arteria meníngea media, la parte posterior por la arteria estilomastoidea y la parte ventral por la arteria timpánica.

E) Inervación del oído medio

El músculo del martillo se encuentra inervado por el Nervio Trigémico (V), mientras que el músculo del estribo se encuentra inervado por el Nervio Facial (VII) que origina *Chorda tympani*.

Por otro lado, el oído medio está inervado por una rama sensitiva que la conforman el nervio de Jacobson que es una rama del Nervio Glossofaríngeo (IX) y por el plexo carotídeo. El nervio de Jacobson detecta los cambios en las partículas de aire dentro de la cavidad, cuando no hay un recambio de ese aire, lo que se denomina rarefacción del aire, el Nervio Glossofaríngeo desencadena el reflejo del bostezo, generando un intercambio de aire a través de la trompa de Eustaquio, y nivelando también las presiones dentro y fuera de la cavidad.

I.1.2.2 Histología del oído medio

La membrana timpánica, representa el límite entre el oído medio y el externo, pueden enumerarse las siguientes capas de afuera hacia adentro: piel del conducto auditivo externo, fibras colágenas de disposición radial y circular, y membrana mucosa del oído medio. La membrana se divide en una *pars flácida* y una *pars tensa*. El músculo del



martillo, o tensor del tímpano, está situado en un conducto óseo por arriba de la trompa de Eustaquio, su tendón se inserta en el martillo, su contracción genera un aumento en la tensión del tímpano. El músculo del estapedio amortigua los movimientos del estribo sobre la ventana oval.

La trompa de Eustaquio posee un epitelio de revestimiento pseudoestratificado cilíndrico ciliado y células caliciformes.

Por último las celdas mastoideas y la cavidad timpánica presentan un revestimiento epitelial que es contínuo con el de la cavidad timpánica.

I.1.2.3 Parte ósea del oído medio

El oído medio en los vertebrados no mamíferos se encuentra rodeado básicamente por el escamoso y los occipitales dependiendo del grupo que se considere. Mientras que la cavidad del oído medio en los mamíferos está rodeada (al menos parcialmente) por el hueso timpánico dérmico (ectotimpánico), que probablemente provenga del angular o del suprangular (Van Kampen 1905), que eventualmente forma una bulla timpánica.

En algunos mamíferos primitivos (eg. monotremas, marsupiales e insectívoros) el timpánico es un anillo incompleto (a veces prolongado como un tubo incompleto), en otros grupos se convierte en un área que cubre ventralmente la cavidad del oído medio como un tubo cerrado.

La bulla timpánica como tal, está presente en carnívoros, roedores, quirópteros y es una dilatación del timpánico (ectotimpánico), que puede estar asociada a un segundo elemento (endotimpánico) que surge por vía condral (Gavrilov 1958).

El hueso mastoideo surge como un elemento separado que se asocia al petroso como parte del hueso temporal, y puede formar una prolongación llamada apófisis mastoidea, o proceso mastoideo, que proporciona la inserción de músculos masticatorios y del cuello.

I.1.2.4 Embriología del oído medio

El epitelio de la cavidad timpánica es primariamente de origen endodérmico ya que deriva de la primer bolsa faríngea (que se contacta con la primer hendidura faríngea); la parte distal se llama receso tubotimpánico que se ensancha y genera la cavidad timpánica primitiva y la parte proximal forma la trompa de Eustaquio.



Los huesecillos del oído medio se originan de manera particular, ya que el martillo y el yunque lo hacen del primer arco visceral y el estribo (originado a partir de la collumela auris de los anfibios y esta a su vez del hiomandibular de los peces) del segundo. Estos huesecillos permanecen incluidos en el mesénquima hasta que el tejido se disgrega y los libera. El revestimiento epitelial endodérmico de la cavidad se extiende en la pared del nuevo espacio. Como dijimos antes, el martillo proviene del primer arco visceral y su músculo correspondiente, el tensor del tímpano, es innervado por la rama mandibular del N. Trigémino, mientras que el músculo del estribo es innervado por el N. Facial. Las celdas mastoideas, se forman inmediatamente luego del nacimiento y se ponen en contacto con la caja timpánica (Langman 1981).

I.1.2.5 Evolución del oído medio

El oído medio es una estructura característica de los tetrápodos, asociado a la necesidad de amplificar las ondas de sonido del aire y transmitir las al oído interno.

El espacio del oído medio, es una modificación del primer saco faríngeo, que no llega a abrir al exterior ya que la membrana que queda entre el saco y el exterior (el tímpano) lo impide. La porción externa del saco se ensancha y genera la cavidad timpánica y la más interna origina la trompa de Eustaquio, que abre a la cavidad orofaríngea.

I.1.3 El oído externo (*Auris externa*)

En los mamíferos puede reconocerse una nueva porción del oído, el oído externo, que se extiende externamente al oído medio desde la zona de la membrana timpánica. Esta parte del oído, sirve primariamente para captar la fuente de origen de los sonidos, que dirige al oído medio (Fig. I.1A).

I.1.3.1 Anatomía del oído externo

El oído externo presenta una composición sencilla en comparación con la morfología del oído medio e interno. Está formado por un pabellón auricular u oreja (*Auricula*) y un conducto auditivo externo (*Meatus acusticus externus*) que se extiende desde la base de la oreja hasta el tímpano. El conducto presenta una porción distal cartilaginosa



(*Meatus acusticus externus cartilagineus*) y una proximal ósea (parte del ectotimpánico).

El pabellón auricular está formado esencialmente por cartílago (*Cartilago auriculae*); presenta forma y tamaño variable dependiendo de la especie, pero la morfología general es común a la mayoría. Sobre el pabellón se forman los pliegues, trago (*Tragus*) y antitrago (*Antitragus*), coronados respectivamente por el *hélix* (borde libre de la oreja) y el antihélix. Hacia arriba, el pabellón se prolonga en la escafa, que presenta pliegues en la superficie interna (pliegues de la escafa o *Plicae scafae*).

El pabellón auricular y la parte cartilaginosa del conducto auditivo externo están irrigados por la arteria temporal superior y la arteria auricular posterior, mientras que el conducto en su parte ósea está irrigado por la arteria timpánica. El retorno venoso está a cargo de la vena maxilar interna y la vena auricular posterior.

Los nervios que llegan a él son ramas del auricular, que provienen del plexo cervical superior, el conducto auditivo externo es inervado por el nervio aurículo-temporal y el Nervio Facial (VII).

I.1.3.2 Histología del oído externo

El pabellón está formado por cartílago, en mayor o menor medida fibroso, la piel posee glándulas sudoríparas y sebáceas. La piel del conducto auditivo externo se continúa con la del pabellón y presenta glándulas sudoríparas, folículos pilosos, y glándulas sebáceas que junto con células descamadas forman cerumen que lubrica la piel y reviste los pelos del conducto impidiendo la entrada de agentes extraños (Ross y Wojciech 2012). Los pabellones suelen tener músculos asociados para su movimiento.

I.1.3.3 Embriología del oído externo

El conducto auditivo externo se forma a partir de la porción distal de la primer hendidura faríngea, en tanto que el pabellón auditivo se origina por proliferaciones mesenquimáticas de la zona dorsal al primer y segundo arco branquial, rodeando a la primer hendidura faríngea. Estas proliferaciones son tres de cada lado y se van fusionando para formar la oreja definitiva; aparecen inferiormente en el cuello, pero luego van proliferando hacia los laterales de la cabeza (Langman 1981).



I.1.4 Fisiología del oído

A) Fisiología del oído interno

Es conveniente tratar al oído interno separadamente en sus dos funciones principales, como órgano de equilibrio y percepción de posición-aceleración, y como órgano encargado de la recepción de sonidos.

El oído como órgano del equilibrio

Esta parte del oído está vinculada con el sistema nervioso motor, ya que gran parte de los reflejos posturales están controlados por las fibras que salen del vestíbulo. Este órgano mantiene el campo visual fijo, controla la postura y los movimientos. Está compuesto por una serie de tubos y sacos membranosos que presentan tres zonas con áreas sensibles: los conductos semicirculares, el sáculo y el utrículo.

Los tres conductos semicirculares son perpendiculares entre sí, prácticamente ortogonales, dispuestos sobre los tres planos del espacio tridimensional. El conducto horizontal está levemente elevado hacia la parte dorsal; el canal posterior y el canal anterior son ortogonales entre sí, y no son paralelos entre ambos oídos respecto a la línea media del cuerpo, ya que los canales del lado derecho e izquierdo son pares funcionales al momento de realizar la transducción de las aceleraciones angulares, y cada canal ayuda a coordinar músculos diferentes del globo ocular. Los canales horizontales son pares funcionales, mientras que el canal anterior derecho es paralelo al canal posterior izquierdo y viceversa, de modo que serían heterónimos. Las aceleraciones angulares son percibidas por las células sensoriales de los canales, que como dijimos se encuentran localizadas en las ampollas y en las crestas.

En el utrículo y sáculo se traducen las aceleraciones lineales que se perciben en las máculas cuyas células ciliadas están en posición vertical en el sáculo y en posición horizontal en el utrículo.

La relación entre el aparato vestibular y la información visual es muy estrecha, las vías vestibulares van hacia el tronco del encéfalo donde se encuentran los núcleos vestibulares que integran esa información vestibular con la que procede de la medula espinal, cerebelo, sistema visual, articulaciones, tendones y músculos de la zona cervical y miembros (Diamante 2004). De hecho, físicamente la zona floclular del cerebelo está muy próxima al oído interno. Los núcleos vestibulares en el tronco encefálico se ubican dorsoanteriormente a nivel del cuarto ventrículo, y son cuatro: vestibular superior, vestibular lateral, vestibular descendente o inferior y vestibular medial. A este último es donde llegan aferencias laberínticas y cerebelosas, y parten



fibras a los lóbulos flocculonodulares del cerebelo, que en muchos mamíferos (eg. primates, carnívoros, y algunos marsupiales), se aloja en una depresión del petroso de desarrollo variable, que se denomina fosa subarcuata.

El oído como órgano de la audición

Las ondas sonoras que llegan al pabellón auricular son captadas y dirigidas a través del conducto auditivo externo hacia la membrana timpánica que limita externamente la cavidad del oído medio. Allí, la cadena de huesecillos las conducen hacia el límite externo del oído interno, la fenestra oval y su membrana; una vez aquí, las vibraciones de los sonidos van a vencer la inercia de la membrana de la ventana oval por la fuerza que el estribo hace sobre ella y provoca un “oleaje” que se transmite a lo largo de la cóclea desde la rampa timpánica a la vestibular, al tiempo que hace mover la endolinfa de la rampa media. Este desplazamiento de fluidos hace que la membrana basilar se mueva, con más intensidad en algunos lugares que en otros (dependiendo de la frecuencia de la onda), ya que la membrana basilar no es homogénea, en tanto su ancho varía desde la base hacia el ápex de la cóclea. Los movimientos de la membrana basilar excitan a los mecanoreceptores que traducen este estímulo a las neuronas aferentes que los llevan al encéfalo donde se interpretan como sonidos.

B) Fisiología del oído medio

El oído medio tiene la función básica de transmitir las vibraciones de los sonidos desde la membrana timpánica hasta la membrana oval, y poder multiplicar la fuerza de las vibraciones en el aire, y que sean suficientes para vencer la inercia de los líquidos en la cóclea, la superficie del tímpano es mucho mayor que la de la membrana oval. La transmisión de vibraciones entre ambas membranas se da por la cadena de huesecillos (martillo, yunque y estribo) que mantienen su posición y tensión gracias a musculatura específica y ligamentos.

C) Fisiología del oído externo

El oído externo recibe a través de los pabellones auriculares y vehiculiza las ondas sonoras desde el exterior, a través del conducto auditivo externo, hacia el oído medio.



I.2 Los pinnípedos

Generalidades

Los pinnípedos, son un grupo de carnívoros acuáticos, principalmente marinos representados por tres familias vivientes: Otariidae (lobos y leones marinos, con 7 géneros y 16 especies actuales), Phocidae (focas y elefantes marinos, con 13 géneros y 18 especies actuales), y Odobenidae (morsas, con un género monoespecífico) (Wilson y Mittermeier 2014). Todos ellos están adaptados al ambiente acuático; como su nombre lo indica presentan miembros en forma de aletas (pinnípedos del latín *pinna* + *pedis*), que son fundamentales para la propulsión en el agua. Si bien pasan la mayor parte de su vida mar adentro, no dejan de volver a tierra para aparearse, parir a sus crías y mudar, a diferencia de los cetáceos y los sirénidos que están completamente independizados del medio terrestre. Por ello los pinnípedos suelen ser considerados un grupo “anfibia”, con adaptaciones que les permiten vivir gran parte de su vida en el mar sin tocar tierra firme, aunque dependen de esta para completar su ciclo vital. Son cosmopolitas, habitan tanto zonas polares (árticas y antárticas) como zonas templadas y tropicales en ambos hemisferios, e inclusive existen especies de agua dulce. Los pinnípedos se habrían originado de un grupo de carnívoros arctoideos en el océano Pacífico norte hace unos 27 millones de años atrás (Berta y Adam 2001), y su monofilia es objeto de continuo debate.

I.2.1 Adaptaciones al medio acuático

Las numerosas adaptaciones anatómicas y fisiológicas que presentan para poder vivir en el medio acuático pueden agruparse en adaptaciones a la locomoción y propulsión acuática, regulación de la temperatura, respiración y buceo, y modificaciones de los órganos sensoriales, que afectaron el esquema básico mamaliano de los sistemas esquelético, muscular, respiratorio, circulatorio, reproductor, tegumentario, sensorial y nervioso (Riedman 1990).

- *Adaptaciones anatómicas generales*

El movimiento eficiente en el agua se encuentra favorecido por el cuerpo fusiforme (que al ser hidrodinámico les permite desplazarse bajo el agua con bajo costo energético) y la transformación en aletas de los miembros anteriores y posteriores (huesos del estilo- y zeugopodio acortados, falanges hipertrofiadas y dedos unidos por membranas interdigitales). Además, la columna vertebral es más rígida, se verifica un aumento de la musculatura del cuello y mayor desarrollo de la musculatura abdominal. Así mismo, poseen una gruesa capa de grasa subcutánea que favorece su



perfil fusiforme, los aísla de las bajas temperaturas, y constituye una reserva energética. Los órganos copuladores y glándulas mamarias se encuentran en cavidades dentro del cuerpo. La superficie del cuerpo está cubierta por pelo que usualmente se dispone en dos capas, una de pelos más resistentes y duros externos, y otra de pelo más abundante y delgado subyacente. Bajo el tegumento existe una red de músculo liso, que ayuda a modificar la configuración particular de la piel, e interviene en la locomoción sobre el suelo al momento del arrastre (Sokolov 1982).

- *La locomoción en el agua*

Si bien las adaptaciones al medio son similares en las tres familias, existen algunas diferencias destacables.

Los otáridos utilizan sus aletas anteriores para impulsarse y mantener el equilibrio, moviéndolas como si “volaran” bajo al agua, mientras que sus aletas posteriores no participan activamente. Durante la locomoción en tierra pueden llevar sus miembros posteriores hacia adelante y apoyar el peso de su cuerpo sobre sus aletas anteriores, y de esta manera pueden “caminar”, los movimientos del cuello y la cabeza también contribuyen al desplazamiento (Beentjes 1990; English 1974, 1976).

Los fócidos, en cambio, nadan moviendo principalmente sus aletas posteriores y por movimientos ondulantes del cuerpo, ya sean dorso-ventrales, o laterales, y sus aletas anteriores no participan activamente. En tierra la locomoción también es diferente, los fócidos no pueden doblar sus miembros posteriores hacia adelante ni apoyarse sobre sus aletas anteriores para mantenerse erguidos, por lo que reptan con movimientos ondulatorios dorso-ventrales (Burns 1981).

Finalmente, los odobénidos presentan una tercera forma de locomoción donde sus aletas posteriores realizan movimientos de aducción y retracción, es decir que la propulsión en el agua está dada principalmente por los miembros anteriores. En tierra también pueden llevar sus aletas posteriores hacia adelante y apoyarse sobre sus aletas anteriores (al igual que los otáridos), pero la locomoción se basa principalmente en la alternancia de apoyo de miembros posteriores y miembros anteriores (Gordon 1981; Fay 1981).

- *Termorregulación o Regulación de la temperatura*

La conservación de calor fue otro de los problemas que enfrentan, sobre todo las especies de ambientes fríos. Estas especies presentan cuerpos voluminosos, con una gruesa capa de grasa que además de aislación térmica representa una reserva de energía y les permite regular la flotabilidad (Strunz *et al.* 2004), y una gruesa capa de pelo en algunos grupos que está compuesta por pelo fino (aislante térmico), y una



capa de pelo largo (capa impermeable) que repele el agua. Además de la grasa y el pelaje, poseen sistemas de intercambio de calor con el medio a partir de modificaciones de la irrigación tegumentaria y apendicular (e.g. sistemas a contracorriente).

- *Respiración y buceo*

Los pinnípedos son animales buceadores, cada especie presenta un rango de profundidades de buceo diferente. Muchos otáridos y algunos fócidos pueden llegar a unos 150 o 200 metros de profundidad (e.g. *Arctocephalus gazella*, *Arctocephalus australis*, *Halichoerus gripus*) (Kooyman *et al.* 1986), otros a los 600 metros como *Leptonychotes weddellii* (Kooyman 1966, 1975, 1981a), o profundidades mucho mayores como *Mirounga angustirostris* hasta los 1.250 metros y por un tiempo de 62 minutos (Le Boeuf *et al.* 1988, 1991, 1993; Hakoyama *et al.* 1994), o aún a más de 2000 metros como *M. leonina* (Mc Intyre *et al.* 2010 a, b). Estas diferencias en las profundidades que alcanzan podrían estar ligadas a la disponibilidad de alimento, o a diferentes estrategias de forrajeo, y los llevan a enfrentar diferentes problemas relacionados con la duración de la apnea y la presión que deben soportar a esas profundidades.

La apnea produce una notable bradicardia que reduce el ritmo cardíaco a 5 o 6 latidos por minuto pero manteniendo la presión arterial; además, sucede un reajuste circulatorio que desvía el flujo de la sangre desde la masa muscular y órganos internos, hacia el cerebro y musculatura del corazón. El cerebro es prácticamente el único órgano que permanece sin cambios en el abastecimiento de sangre durante la fase de inmersión, mientras que otros órganos principales (e.g. hígado, estómago, intestino, riñones, musculatura) pueden quedar casi sin circulación durante muchos minutos, y hasta más de una hora. El aumento de la presión hidrostática con el aumento de la profundidad, (una atmósfera cada 10 metros) actúa comprimiendo homogéneamente el cuerpo del animal. La gran presión a que se ven sometidos podría hacer colapsar cavidades naturales del animal rellenas con aire tales como pulmones, oído medio y senos craneanos. Estos colapsos son contrarrestados al producirse una perfusión de plasma desde la sangre y fluidos intersticiales que llena las cavidades y las protege de su colapso total. Además de esto, se observan modificaciones estructurales en los pulmones que aumentan su resistencia e impiden su colapso (King 1983)



- *Órganos de los sentidos*

Los pinnípedos presentan un pabellón auricular reducido (Otariidae) o ausente (Phocidae y Odobenidae). El conducto auditivo externo tiene musculatura propia bien desarrollada que le permite cerrarse completamente durante el buceo. Además, presenta tejido cavernoso y cartílagos que compensan las presiones durante el buceo (Mohl 1967; Repenning 1972). El oído medio también posee tejido cavernoso, aunque no tan desarrollado como en los cetáceos. Los huesecillos del oído medio suelen aumentar su tamaño en distinta proporción en las diferentes familias (Doran 1879).

El oído interno en general presenta una cóclea con pocas vueltas, estos animales están adaptados a oír tanto en el aire como en el agua y registrar vibraciones de baja frecuencia. En el aire los sonidos son recibidos a través de ambos oídos desde una u otra dirección en distintos tiempos e intensidades; sin embargo, bajo el agua se pierde en parte la dirección y parte del espectro sonoro, captando principalmente sonidos de baja frecuencia. En el agua, las ondas sonoras no siguen el camino habitual desde el oído externo al oído medio, para llegar al interno, sino que lo hacen atravesando el cráneo y desde todas direcciones. Las modificaciones de la angularidad y simetría "normales" observadas en los mamíferos terrestres permiten aumentar la definición, aunque ello implica que en la tierra la audición sea menor que la del resto de los carnívoros terrestres.

Los ojos están adaptados a ver también en ambos ambientes y además para ver en zonas oscuras o de poca luz, por lo cual suelen ser muy grandes. Presentan un buen desarrollo de la musculatura del iris y ciliar, que permite modificar las pupilas y acomodar el cristalino casi esférico (que debe actuar para acomodar la imagen que proviene de medios muy diferentes) y una córnea gruesa que protege los ojos de la fricción en el medio acuático.

El sentido del tacto también está desarrollado con numerosos receptores en la piel, bigotes y vibrisas (asociados a gran cantidad de fibras nerviosas), de gran utilidad en la detección de presas, ubicación de hielos, navegación, etc..

El olfato, si bien no es usado bajo el agua, cumple un rol fundamental en la tierra durante los eventos sociales y reproductivos, sobre todo en la relación madre-cría temprana (Riedman 1990).



I.2.2 Origen, filogenia y clasificación

- Filogenia:

Los pinnípedos son un grupo de carnívoros acuáticos que están representados en la actualidad por tres familias monofiléticas Otariidae, Phocidae y Odobenidae. Estas tres familias se agrupan a su vez en dos superfamilias Phocoidea (Phocidae) y Otarioidea (Otariidae y Odobenidae). Si bien no hay mayores discusiones acerca de la monofilia de cada familia, sí las hay respecto a los pinnípedos como grupo. La hipótesis monofilética está sostenida por Flynn *et al.* (2000), Davis *et al.* (2004), Arnason *et al.* (1995) (caracteres genéticos y moleculares), y en Flynn *et al.* (1988), Wyss y Flynn (1993), Berta y Wyss (1994) (características morfológicas) (Fig. I.3). En ese contexto, se han descrito varios pinnipedimorfos basales como *Enaliarctos* y *Pteronarctos* (Berta 1991; 1994; Barnes 1989; 1992).

Por otra parte, autores como McLaren (1960), King (1964), Ray (1976), Repenning (1976, 1980) y Tedford (1976) (caracteres morfológicos del cráneo y el esqueleto), plantean un origen difilético ya que sus resultados indican que ambas superfamilias son convergentes y se habrían originado independientemente; proponen que los Phocoidea están relacionados con los mustélidos actuales y los Otarioidea están vinculados a los úrsidos (Fig. I.3).

Probablemente, los resultados de esta Tesis puedan ser utilizados para contrastar las hipótesis planteadas, en tanto se generaron una serie de observaciones y comparaciones de estructuras no tenidas en cuenta en los distintos análisis filogenéticos previos.

- Clasificación

Otariidae (Gill, 1866) constituye un grupo monofilético que incluye a los ancestros comunes †*Pithanotaria*, y todos sus descendientes incluyendo †*Thalassoleon*, †*Hydrarctos*, *Arctocephalus*, *Callorhynchus*, *Otaria*, *Zalophus*, *Eumetopias*, *Neophoca* y *Phocarctos*. Su registro fósil va desde el Mioceno tardío a la actualidad. Las formas fósiles de otáridos han sido descritos por Repenning y Tedford (1977).

Esta familia se caracteriza por la presencia de pabellones auriculares reducidos, aletas anteriores largas que sirven de apoyo en tierra y aletas posteriores también largas que pueden rotar hacia adelante y el animal puede "sentarse" sobre ellas. Presentan dos pares de mamas, cuello largo (en relación a los fócidos), usualmente son dimórficos y polígamos. La capa de pelo está bien desarrollada en comparación a las otras dos familias. En cuanto al cráneo, presentan el proceso supraorbital bien desarrollado, la bulla timpánica con mayor desarrollo del ectotimpánico, una espina



secundaria en la escápula y la tráquea con la bifurcación en bronquios de posición anterior (Berta y Wyss 1994).

Se dividen en dos subfamilias Arctocephaliinae y Otariinae. Los *Arctocephalinae* (lobos finos de dos pelos) presentan hocico puntiagudo; pelaje con dos tipos de pelos (de allí su nombre), un pelo largo externo (pelo de guarda) y un pelo interno denso y corto. Esta subfamilia contiene a los géneros *Arctocephalus* con 8 especies y *Callorhynchus* con una sola. La subfamilia *Otariinae* (leones marinos), incluye especies de mayor tamaño que la anterior, el hocico es romo, el pelaje tiene un solo tipo de pelo (pelo de guarda) y las aletas son relativamente más largas. Contiene a los géneros *Otaria*, *Neophoca*, *Phocacrcetos*, *Zalophus* y *Eumetopias*. Los dos grupos divergieron probablemente durante el Pleistoceno.

Phocidae (Gray 1821) es un grupo monofilético que contiene al ancestro común †*Leptophoca* y todos sus descendientes: †*Acrophoca*, †*Homiphoca*, †*Piscophoca*, †*Properiptychus*, *Monachus*, *Mirounga*, *Hydrurga*, *Leptonychotes*, *Lobodon*, *Ommatophoca*, *Erignathus*, *Cystophora*, *Halichoerus*, *Pagophilus* y *Phoca* (Soibelzon y Bond 2014 y literatura allí citada). Sus primeros registros provienen del Oligoceno tardío según Koretsky y Sanders (2002) (ver también dispersión en Muizon 1981, 1982 y Koretky 2001). Esta familia se caracteriza por la ausencia de pabellones auriculares, por presentar cuello corto, aletas anteriores cortas en comparación con los otáridos, sobre las que no pueden sostenerse en tierra, y aletas posteriores también cortas que no pueden rotar hacia adelante. Presentan un par de mamas, pocos taxones son dimórficos (e.g. *Mirounga*, *Halichoerus gripus*, *Cystophora cristata*), presentan una gruesa capa de grasa y pelo corto. Con respecto al cráneo no tienen proceso supraorbital desarrollado y presentan paquiostosis en la región ótica. La bulla está inflada, presenta mayor desarrollo del endotimpánico, la tráquea no presenta bifurcación anterior, la escápula no tiene espina secundaria. Presentan además un astrágalo masivo.

La familia está dividida en tres subfamilias: Cystophorinae, Monachinae y Phocinae. Cystophorinae incluye a los géneros *Cystophora* (foca capuchina) y *Mirounga* (elefantes marinos del norte y del sur). Algunos autores han desconsiderado esta subfamilia y han colocado a *Mirounga* en los Monachinae y a *Cystophora* en los Phocinae (King 1983).

Monachinae incluye al género *Monachus* con tres especies (en la tribu Monachini) y los cuatro géneros monoespecíficos antárticos: *Lobodon*, *Leptonychotes*, *Hydrurga*, *Ommatophoca* (en la tribu Lobodontini) y eventualmente *Mirounga* según King (1983).



La subfamilia Phocinae incluye a las tribus Erignathini, Phocini (Burns y Fay 1970), y eventualmente Cystophorini. Todos los Phocinae son del Hemisferio Norte, especialmente de la zona ártica.

Odobenidae (Allen, 1880) constituye un grupo monofilético que contiene al ancestro común †*Neotherium* y todos sus descendientes: †*Aivukus*, †*Gomphotaria*, †*Pliopedia*, †*Protodobenus*, †*Prototaria*, y *Odobenus*; se conocen desde el Mioceno temprano (Deméré 1994). Esta familia además de tener obvias y distinguibles características que las separan de los demás pinnípedos, presenta algunos caracteres intermedios entre las otras dos familias. Entre las características más destacables, además de las nombradas previamente, presentan enormes caninos superiores, que son de mayor tamaño en los machos que en las hembras (dimorfismo sexual), presentan dos pares de mamas como los otáridos, y no tienen ni espina doble en la escápula, ni la tráquea dividida anteriormente, al igual que los fócidos.

- Origen y dispersión

Según Deméré *et al.* (2003) podemos sintetizar el origen de cada una de las familias de pinnípedos en los siguientes eventos:

Los Otáridos: se habrían originado en el Pacífico Norte, hace unos 11 Ma, con representantes como *Thalassoleon* y *Callorhynus*, desde donde divergen Arctocephalinae y Otariinae respectivamente. Luego ocurre una dispersión transecuatorial desde el Hemisferio Norte al Hemisferio Sur aproximadamente unos 2 a 3 Ma atrás. A partir de ese momento, se produce la especiación de *Arctocephalus* en el Atlántico Sur que se dispersan atravesando el pasaje de Drake y continúan dispersándose por el Hemisferio Sur para finalmente reingresar al Hemisferio Norte.

Los Odobénidos: tuvieron su origen también en el Pacífico Norte pero antes, hace unos 18 Ma, y de allí se dispersaron y diversificaron en el Ártico por el estrecho de Bering.

Los Phocidos: también se habrían originado en el Pacífico Norte hace unos 18 Ma. Se dispersaron hacia el sur y pasaron entre las dos masas principales de las Américas (donde hoy se encuentra América Central) al Atlántico Norte, hace unos 15 Ma se habrían originado Phocinae y Monachinae. Durante el Mioceno medio se dispersan los Monachinae al Hemisferio Sur; posteriormente se diversifican y dispersan los Lobodontini hacia aguas polares del sur y los Monachini (dispersión del género *Monachus*) del Mediterráneo al Caribe, y de allí a Hawaii. Finalmente, a partir de los 15 Ma los Phocinae quedan restringidos al Hemisferio Norte.



Sistemática de pinnípedos actuales (*sensu* Riedman, 1990)

Phocoidea

Phocidae

Monachinae (fócidos del Hemisferio Sur)

Monachus schuinslandi (Matschie, 1905) (Foca Monje de Hawaii)

Monachus monachus (Hermann, 1779) (Foca Monje del Mediterráneo)

Monachus tropicalis (Gray, 1950) (Foca Monje del Caribe) extinta

Mirounga aungustirostris (Gill, 1866) (Elefante marino del norte)

Mirounga leonina (Linnaeus, 1758) (Elefante marino del sur)

Leptonychotes weddelli (Lesson, 1826) (Foca de Weddell)

Ommatophoca rossi (Gray, 1844) (Foca de Ross)

Lobodon carcinophagus (Hombron and Jacquinot, 1842) (Foca Cangrejera)

Hydrurga leptonyx (Blainville, 1820) (Foca Leopardo)

Phocinae (fócidos del Hemisferio Norte)

Cystophora cristata (Nilsson, 1841) (Foca Capuchina)

Erignathus barbatus (Erxleben, 1777) (Foca Barbuda)

Halichoerus grypus (Fabricius, 1791) (Foca Gris)

Phagophilus groenlandicus (Erxleben, 1777) (Foca de Groenlandia)

Histiophoca fasciata (Zimmermann, 1783) (Foca Fajada)

Phoca largha (Pallas, 1811) (Foca Larga)

Pusa caspica (Gmelin, 1788) (Foca del Mar Caspio)

Pusa sibirica (Gmelin, 1788) (Foca del Baikal)

Pusa hispida (Schreber, 1775) (con 5 subespecies)

Phoca vitulina (Linnaeus, 1758) (con 5 subespecies)



Otarioiidea

Otariidae

Otariinae

Zalophus californianus (León marino de California)

Zalophus japonicus (León marino de Japón) extinto

Zalophus wolfebaeki (León marino de las Galápagos)

Eumetopias jubatus (Schreber, 1776) (León marino de Steller)

Otaria byronia (Blainville, 1820) (León marino sudamericano)

Neophoca cinerea (Perón, 1816) (León marino de Australia)

Phocarcos hookeri (Gray, 1844) (León marino de Nueva Zelanda)

Arctocephalinae

Callorhynchus ursinus (Gray, 1872) (Lobo marino del norte)

Arctocephalus townsendi (Merriam, 1897) (Lobo marino de Guadalupe)

Arctocephalus philippii (Peters, 1866) (Lobo marino de Juan Fernández)

Arctocephalus galapagoensis (Heller, 1904) (Lobo marino de las Galápagos)

Arctocephalus australis (Zimmerman, 1783) (Lobo marino de dos pelos sudamericano)

Arctocephalus forsteri (Lesson, 1828) (Lobo marino de Nueva Zelanda)

Arctocephalus gazella (Peters, 1875) (Lobo marino de dos pelos antártico)

Arctocephalus tropicalis (Gray, 1872) (Lobo marino de dos pelos subantártico)

Arctocephalus pusillus (Schreber, 1775) (Lobo marino del Cabo o Sudafricano)

Odobenidae

Odobenus rosmarus (Linnaeus, 1758) (Morsa)



I.2.3 Distribución y biogeografía

Pueden encontrarse especies de pinnípedos en todos los mares del mundo y en algunos mares interiores; incluso existen especies de focas de agua dulce (*Phoca sibirica* en el lago Baikal (Siberia) y *Phoca hispida saimensis* en el lago Saimaa (Finlandia oriental). Hay también dos especies de otáridos en el Ecuador, en las islas Galápagos. Sin embargo, la mayor abundancia y diversidad se encuentra en las regiones polares de ambos hemisferios (King 1983).

Si bien los otáridos presentan esta distribución general, no se encuentran en regiones polares extremas (salvo *Arctocephalus gazella*), ya que la mayoría habitan en zonas tropicales, subtropicales y templadas; de hecho, *A. gazella*, llamado lobo fino antártico, habita en islas antárticas, pero no llega a las latitudes tan altas donde sí habitan las focas. De manera contrastante, los fócidos habitan mayormente aguas polares tanto en el Ártico como en la Antártida, salvo el género *Monachus* que habita en zonas tropicales (Mar Mediterráneo, Hawaii, y Mar del Caribe, con *Monachus tropicalis* que actualmente está extinguida)

I.2.4 Ecología y forrajeo

En general, los pinnípedos ocupan diferentes nichos en el ecosistema marino. Las especies antárticas, por ejemplo, ocupan diferentes posiciones en el ecosistema antártico y en la cadena trófica, utilizando distintos recursos alimenticios. La foca de Ross (*Ommatophoca rossii*) y la cangrejera (*Lobodon carcinophagus*) viven sobre bandejonas de hielo marino pero cada una explota diferentes recursos; la primera se alimenta de calamares y peces, y la segunda lo hace casi exclusivamente de krill. Por su parte, los elefantes marinos (*M. leonina*) se alimentan principalmente de cefalópodos, y los lobos marinos (*A. gazella*) se alimentan principalmente de krill y ambos viven en costas continentales durante la época de reproducción y muda.

La dieta varía no sólo entre las especies de pinnípedos sino también entre las diferentes edades de una misma especie, inclusive entre sexos. Además, varía según la ubicación geográfica, el clima, las corrientes marinas, y la época del año, inclusive también con la hora del día.

Los ejemplares juveniles consumen presas de fácil captura, y de alto nivel energético; asimismo, las hembras si están en período de lactancia pueden hacer ayuno durante este tiempo, como las focas, o como en los otáridos que pueden alternar la lactancia con viajes de forrajeo cortos y frecuentes cerca de la lobería. En cuanto a los machos



adultos de otáridos existiría una tendencia a predar sobre presas de sangre caliente (Riedman y Estes 1988).

La variación en las profundidades y tipos de buceo están vinculados estrictamente a los diferentes tipos de forrajeo.

A modo de resumen podemos decir que los pinnípedos se alimentan de items muy variados que incluyen krill, peces, cefalópodos, crustáceos, y presas de sangre caliente como aves, o inclusive otros pinnípedos. Se ha detectado la presencia de gastrolitos en varias especies, aunque aún no se conoce con certeza su verdadera función; podrían estar relacionados a la regulación de la flotabilidad, o bien a los ayunos prolongados.

Las estrategias de forrajeo pueden ser individuales, que suele ser la forma en especies que se alimentan de invertebrados sésiles o presas pequeñas (como es el caso de las morsas), o cuando las focas leopardo cazan presas de sangre caliente (e.g. pingüinos), o bien cuando las capturas suceden a grandes profundidades, como lo hace el elefante marino. Como contrapartida, existen estrategias cooperativas, donde los individuos se coordinan para la captura eficiente de peces y calamares en ambientes pelágicos, como suele suceder entre los otáridos.

1.2.5 Comportamiento reproductivo y organización social

Los pinnípedos presentan diferentes sistemas de reproducción, algunas especies son polígamas y sexualmente dimórficas, donde los machos son más grandes que las hembras (e.g. *M. leonina*, y los Otariidae), en tanto otras son monógamas donde machos y hembras son de similar tamaño y aspecto. En síntesis, los pinnípedos que se reproducen en tierra, en general son fuertemente polígamos, dimórficos y formadores de colonias (lobos marinos, leones marinos, elefantes marinos y las morsas) donde se congregan en la época reproductiva con la llegada de los machos que monopolizan las playas y compiten por el área a la cual más tarde se sumarán las hembras preñadas a término de la temporada anterior, para parir a sus crías y luego aparearse. Los que vienen sobre hielo en general son monógamos, no forman colonias, ni son dimórficos, salvo *Cystophora cristata* o *Halichoerus grypus*.

En cuanto a los cuidados parentales, la madre reconoce a sus crías por vocalizaciones y por los olores, y estos cuidados varían entre 2 años en las morsas, varios meses en los otáridos o solo algunas semanas en el caso de algunas focas (Bowen 1991).



I.2.6 Especies estudiadas en la Tesis

Otariidae

Otaria byronia (Blainville, 1820)

Nombre vulgar: León marino sudamericano.

Distribución: Se distribuye a lo largo de las costas de Sudamérica desde Uruguay hasta el sur de la Argentina e Islas Malvinas. En la parte del Pacífico hasta el norte de Perú. Existen algunos registros para las Islas Galápagos (Ecuador) y Juan Fernández (Chile), (Vaz-Ferreira, 1982; King, 1983; Aguayo y Maturana, 1973) (Fig. I.4).

Identificación: es la especie más grande de la familia en la región, es dimórfica, con hocico romo, y cabeza y cuello robustos, el color del pelaje varía entre pardo y rojizo, pelaje dispuesto en una sola capa. Las hembras pesan alrededor de 150 Kg y miden aproximadamente entre 1,80m a 2,20m, mientras que los machos alcanzan unos 350Kg y 2,80m (Crespo 1984). Además de las diferencias de tamaño y coloración, los machos poseen una gran cabeza y cuello robusto, que es acompañada por una voluminosa y densa melena, que no está presente en las hembras (más pequeñas y gráciles). Las crías pesan entre 11 y 15 Kg al nacer, y miden unos 80 cm de longitud, (Fig.I.4). La formula dentaria es: $I^{3/2}, C^{1/1}, PC^{6/5}$.

Alimentación y forrajeo: son principalmente piscívoros, pero además ingieren calamares, pulpos y algunos crustáceos (Koen Alonso *et al.* 2000), es una especie oportunista.

Ecología y comportamiento: su hábitat abarca la zona costera de playas de arena o rocosas, reparadas del oleaje, y aguas de la plataforma continental; no es una especie migradora pero sí recorre grandes distancias durante la época no reproductiva en busca de alimento y visitando otras colonias de lobos. Este comportamiento de alimentación fue estudiado por varios autores (Werner y Campagna 1995; Campagna *et al.* 2001), por lo general bucea a profundidades entre 19 m y 62 m, durante unos 3 minutos; las profundidades máximas registradas rondan los 170 m con 10 minutos de duración. Ambos sexos se desplazan sobre la plataforma continental pero los machos recorren mayores distancias.

Los tipos de buceo y la manera en que se desarrollan, además del tipo de contenido estomacal encontrado en diferentes estudios de dieta, sugieren que las hembras se alimentan de especies bentónicas y los machos lo hacen de especies pelágicas (Koen Alonso *et al.* 2000).



La época reproductiva comienza a mediados de diciembre, cuando llegan los machos para delimitar sus territorios y luego formar sus harenes (entre 4 y 20 hembras por macho). A los pocos días de haber llegado las hembras, ellas paren a sus crías, y luego de un breve tiempo (días) se produce la cópula y se da por finalizada la época reproductiva (Campagna 1985; Campagna y Le Boeuf 1988; Campagna *et al.* 1988 a y b). La lactancia dura entre 8 y 11 meses, tiempo en el cual cachorro y madre permanecen juntos. Las hembras alcanzan la madurez sexual a los 4 años y los machos a los 6 años, aunque no se suelen reproducirse hasta los 8 años o inclusive más (Crespo 1984).

Arctocephalus australis (Zimmerman, 1783)

Nombre vulgar: Lobo marino de dos pelos sudamericano.

Distribución: se distribuye en las costas del Pacífico desde Perú, hasta el sur de Argentina, y desde el sur del Atlántico, hasta el norte de Uruguay, inclusive en las Islas Malvinas, con algunos registros en Ecuador y São Paulo, Brasil. (Vaz-Ferreira 1982; Bonner 1981) (Fig. I.5).

Identificación: es una especie dimórfica, su principal característica es su hocico respingado largo y aguzado, con largas vibrisas. Las hembras pesan entre 30 y 50 Kg y miden 1.50m mientras que los machos pesan alrededor de 150 a 200 Kg y miden 1,90 m (Vaz-Ferreira 1982). Las crías al nacer miden 60 cm y pesan 3,5 Kg. Los machos se caracterizan por la presencia de una densa melena y coloración parda, las hembras carecen de ella y son de un color más claro (Fig.I.5). La fórmula dentaria es: $I^{3/2}, C^{1/1}, PC^{6/5}$.

Alimentación y forrajeo: generalmente se alimentan de noche y su dieta incluye especies de peces demersales y pelágicos como caballa, sardinas, anchoíta y corvina, además de langostinos, cefalópodos, gasterópodos y calamares (Vaz-Ferreira 1982).

Ecología y comportamiento: su hábitat abarca la zona costera de playas rocosas expuestas al fuerte oleaje, son muy ágiles en tierra pudiendo trepar superficies casi verticales en las rocas. Las profundidades de buceo en general son inferiores a 50 m y la duración es de 2 a 3 minutos, los más frecuentes son entre 11 y 30 metros de profundidad, pero se han registrados máximos de hasta 170 m durante 7 minutos. (Trimlich *et al.* 1986).

La época reproductiva comienza en noviembre con el arribo de los machos para delimitar sus territorios y organizar sus harenes que contienen entre 5 y 20 hembras.



Luego de que las hembras dan a luz se produce la cópula. La lactancia dura en esta especie entre 7 y 12 meses, cachorro y madre pueden permanecer juntos hasta 2 años. Las hembras maduran sexualmente entre los 2 y 3 años y los machos alrededor de los 5 y 7 años (Vaz Ferreira 1979; Vaz Ferreira y Ponce de León 1987) pero recién son formadores de harenes después de los 7 años.

Arctocephalus tropicalis (Gray, 1872)

Nombre vulgar: Lobo marino de dos pelos subantártico.

Distribución: se distribuye en las islas oceánicas al norte de la convergencia Antártica de los océanos Atlántico, Indico y Pacífico (islas Crozet, Macquarie, Marion, Amsterdam, también en Georgias del Sur), a veces Sudafrica, Madagascar y Australia, y existen algunos registros para Argentina en costas bonaerenses, también en Brasil y Chile (Bonner, 1981, Gales *et al.* 1992) (Fig. I.6).

Identificación: esta especie es dimórfica, de tamaño mediano y se distingue de las otras especies del género por su coloración, tanto el macho como la hembra son pardos dorsalmente, y amarillo crema en su parte ventral y su cara. El dimorfismo sexual está dado por el tamaño mayor del macho y porque presenta una cresta en la cabeza. Las hembras pesan unos 30 a 50 Kg y miden entre 1,0 y 1,40 m y los machos pesan entre 97 y 158 Kg y miden entre 1,50 m y 2 m. Los cachorros son oscuros al nacer pesando 4 Kg y midiendo unos 60 cm (Goldsworthy y Shaughnessy 1995a) (Fig. I.6). La fórmula dentaria es $I^{3/2}, C^{1/1}, PC^{6/5}$.

Alimentación y forrajeo: la dieta consiste en krill, peces pelágicos, también calamares, y ocasionalmente pingüinos y otras aves; esta especie prefiere alimentarse durante la noche (Goldsworthy 1991).

Ecología y comportamiento: Habita las costas rocosas y escarpadas de mares fríos circumpolares. En cuanto al comportamiento de buceo, se han registrado inmersiones frecuentes de unos 30 m durante 2 minutos, pero hay registros de hasta 200 m por un periodo de 6 minutos (Canevari y Vaccaro 2007).

La etapa reproductiva comienza cuando los machos arriban a la costa durante el mes de octubre, luego de haber permanecido todo el año en el mar (mientras que las hembras permanecieron en ese territorio durante todo el año), se forman harenes de entre 6 y 12 hembras. Los nacimientos comienzan a principios de diciembre, una semana después copulan; el periodo de lactancia es de aproximadamente 10 meses (Kerley 1985). La edad de madurez sexual para las hembras es de 4 a 6 años (Bester



1995) y los machos de 3 a 4 años pero no forman harenes hasta los 7 años (Bester 1987, 1990).

Arctocephalus gazella (Peters, 1875)

Nombre vulgar: Lobo marino de dos pelos antártico.

Distribución: esta especie se distribuye en las costas oceánicas de las islas que están tanto al sur de la Convergencia Antártica (entre ellas podemos mencionar Georgias del Sur, Sandwich, Shetland, Orcadas del sur, Bouvet y Kerguelen), como también está presente al norte de dicha convergencia (Crozet, Prince Edward, Marion y Macquarie) (Goldsworthy y Shaughnessy 1995b; Johnstone 1982; Shaughnessy *et al.* 1988) (Fig. I.7).

Identificación: esta especie se caracteriza por tener el hocico corto y ancho y más redondeado que las especies anteriores, los machos presentan una melena densa y con algunos pelos claros, son de color pardo oscuro y en las hembras un poco más claras, también es de tamaño mediano. Las hembras pesan unos 25 a 40 Kg y miden entre 1,0 y 1,35 m, y los machos pesan entre 125 y 200 Kg y miden entre 1,70 m y 2 m, los cachorros son oscuros al nacer pesando 4 a 6 Kg y midiendo unos 60 a 70 cm (Goldsworthy y Saughnessy 1995b), (Fig. I.7). La fórmula dentaria es $I^{3/2}, C^{1/1}, PC^{6/5}$.

Alimentación y forrajeo: la dieta consiste principalmente en krill y peces pelágicos (Green *et al.* 1989, 1990). También consumen calamares, que son incorporados durante el otoño e invierno (Green *et al.* 1991; Doidge y Croxall 1985; Bengtson 1988). Prefieren alimentarse de noche.

Ecología y comportamiento: Habitan costas rocosas y escarpadas expuestas a oleajes fuertes de mares fríos circumpolares. Los registros de buceos de esta especie son de menos de 30m en general duran 2 minutos y se ha registrado un máximo de 101m (Kooyman *et al.* 1986) La etapa reproductiva comienza a fines de octubre y se extiende hasta diciembre, arriban primero los machos y delimitan los territorios; las hembras arriban en diciembre y se ubican entre 4 y 20 por harén; de manera similar a otras especies paren su cachorro y entra nuevamente en celo, el periodo de lactancia es de 4 meses (Doidge y Croxall 1989). La edad de madurez sexual para las hembras es de 3 a 4 años, y para los machos de 4 a 6 años pero no forman harenes hasta los 9 años, o bien según Payne (1977a, 1979), un promedio entre los 3 y 4 años tanto para machos como para hembras.

***Mirounga leonina*** (Linnaeus, 1758)

Nombre vulgar: Elefante marino del sur

Distribución: su distribución es circumpolar en el hemisferio sur, se encuentran colonias reproductivas en islas Orcadas del Sur, Georgias, Sandwich, Shetland del sur, Malvinas, Kerguelen, Macquarie, Campbell, Crozet, y su único asentamiento reproductivo continental es en Península Valdés (Chubut). Pueden encontrarse ocasionalmente individuos aislados en Sudáfrica, Nueva Zelanda, Australia, Chile, Brasil y Uruguay (Hindell 1991; Slip *et al.* 1994; Burton 1985; Laws 1994; McMahon *et al.* 2005; Bester 1980; Bester y Lenglar 1982; Lewis *et al.* 1998) (Fig. 1.8).

Identificación: el elefante marino del sur es el mayor de los pinnípedos, es una especie altamente dimórfica, pero ambos sexos son de cuerpo rollizo y robusto, con un cuello sumamente corto. Las aletas pectorales son pequeñas.

El tamaño de los machos es de entre 4 y 6 m, y pesan entre 2000 y 3800 Kg, y las hembras son bastante más pequeñas, midiendo unos 2 a 3,7 metros y pesando entre 500 y 600 Kg; los cachorros nacen con 50 Kg y 1 m de longitud aproximadamente (Campagna y Lewis 1992). Los machos, además de su gran tamaño, se diferencian claramente de las hembras por la presencia de una proboscis o trompa producto de la hipertrofia nasal. La proboscis es utilizada en los momentos de comunicación en la pelea, inflándose y actuando como caja de resonancia de los sonidos producidos por la boca, esta proboscis crece gradualmente y completa su desarrollo alrededor de los 8 años de edad. Este mismo desarrollo ha sido utilizado como una de las principales características al momento de determinar clases de edad.

La coloración va del gris al pardo en los adultos (variando según la época del año y periodo de muda), con pelo sumamente corto y denso; los cachorros (como sucede en otras especies) son negros y de pelo más largo (Fig. 1.8). La fórmula dentaria es $I^{2/1}, C^{1/1}, PC^{5/5}$.

Alimentación y forrajeo: Se alimentan principalmente de cefalópodos y peces (Green y Burton 1993; Slip 1995), las mayores áreas de forrajeo están localizadas en aguas frías antárticas a lo largo del frente polar y las aguas más cálidas subantárticas (Slip *et al.* 1994).

Ecología y comportamiento: El elefante marino es la única especie de la familia en el hemisferio sur que alterna cortos periodos en tierra para mudar o reproducirse, y otros de alimentación en el mar donde pasan la mayor parte del tiempo (Laws 1956). El comportamiento de buceo ha sido muy estudiado (eg. Slip *et al.* 1994; Campagna *et al.*



1995, 1998, 1999, 2000, 2007); normalmente presenta inmersiones de 600 a 800 m, y hasta un máximo de más de 2000 m por más de una hora (McIntyre, 2010 a, b).

Los machos arriban en el mes de agosto a las costas para delimitar sus territorios y formar los harenes que van desde unas docenas hasta cientos de hembras, en esta estación se mantienen en ayuno. Las hembras llegan más tarde, entre septiembre y octubre y paren a un cachorro que será amamantado por unos 20 días aproximadamente. Una vez producido el destete se produce la cópula y luego las hembras abandonan las playas. Los cachorros en este corto periodo de lactancia se entrenan en sus capacidades aeróbicas para poder sobrevivir en el mar de manera que ya están listos para su vida independiente. Luego de un periodo de entre 40 y 50 días de ayuno (durante el que pierden más de un 50% del peso al destete) incursionaran en el mar comenzando así su primer etapa de forrajeo (Falabella *et al.* 1999; Campagna *et al.* 1988b, 1993; Baldi 1992; Carlini *et al.* 2006; Condy 1979; Galimberti y Boitani 1999; McCann 1981; Modig 1996).

Los machos al terminar la etapa reproductiva regresan al mar a alimentarse y luego vuelven a las playas a mudar su pelaje. Las hembras maduran sexualmente entre los 2 y 7 años con un promedio de 4 años, y los machos entre los 4 y 6 años pero no se reproducen en general hasta después de los 10 años (Laws 1979 a; Carrick *et al.* 1962a b; Carrick e Ingham 1962).

Leptonychotes weddellii (Lesson, 1826)

Nombre vulgar: Foca de Weddell.

Distribución: su distribución es circumantártica, ocupa grandes masas de hielos flotantes y por lo tanto su distribución dependerá de las fluctuaciones del mismo, existen registros ocasionales en Australia, Argentina y Uruguay (Laws 1984) (Fig. I.9).

Identificación: El cuerpo es rollizo, el cuello corto, la cabeza pequeña y los ojos grandes, los bigotes son abundantes y largos a diferencia del resto de las focas, el pelaje es grisáceo con manchas más claras y sumamente suave. Las crías al nacer son gris uniforme y de pelo más largo, no existe un dimorfismo sexual claro, salvo que las hembras suelen ser un poco más grandes que los machos, pesando ambos entre 318 y 550 kg, y midiendo entre 2,10 y 3,29 m (DeMaster 1979), los pequeños nacen con 1,20 m y pesan unos 25 kg (Fig. I.9). La fórmula dentaria es $I^{2/}_2, C^{1/}_1, PC^{5/}_5$.



Alimentación y forrajeo: la dieta se basa primordialmente en peces (nototenia), cefalópodos, krill y otros invertebrados (Laws 1984; Øritsland 1977; Casaux *et al.* 1997, 2006; Clarke y MacLeod 1982).

Ecología y comportamiento: habita los hielos de poco espesor, es una especie solitaria, pero a veces pueden estar en grupos de hasta 100 individuos, no es migradora, y durante el invierno vive en zonas con poca luz. Tiene un comportamiento particular que es hacer agujeros con sus dientes en el hielo, “respiraderos”, para ingresar y salir del agua, se cree que utiliza algún tipo de ecolocación para ubicarlos (Canevari y Vaccaro 2007). En esta especie ha sido bien estudiado el comportamiento de buceo y las adaptaciones que este involucra, puede alcanzar inmersiones de 600 y 1000 m siendo lo más frecuente que las realicen entre los 200 y 400 m, el tiempo estimado de buceo es de entre 15 y 40 minutos con máximos de 80 minutos (Kooyman 1966, 1975, 1981 a).

Con respecto a la época reproductiva los individuos se concentran entre octubre y diciembre, las hembras dan a luz a sus cachorros, a los que amamantaran y cuidaran por un periodo de 6 a 7 semanas. Sin embargo a los pocos días de nacido el pequeño ya se sumerge en el agua con la ayuda de la madre, y cuando alcanza un peso de más de 100 kg ya comienzan a realizar sus primeras inmersiones de buceo a mayor profundidad llegando a los 90 metros. Las hembras alcanzan la madurez entre los 2 y 6 años, y los machos alcanzan la madurez entre los 3 y 6 años (DeMaster 1979; Testa *et al.* 1990).

Lobodon carcinophagus (Hombron y Jacquinot, 1842)

Nombre vulgar: Foca cangrejera.

Distribución: su distribución es circumantártica, ocupa grandes masas de hielos flotantes, y por lo tanto su distribución dependerá de las fluctuaciones del hielo; también se han registrado en el sur de Australia, Nueva Zelanda, Argentina inclusive en Brasil (Laws 1984; Bengtson y Stewart 1992) (Fig. I.10).

Identificación: tiene un cuerpo estilizado, su hocico respingado es característico, el nombre del género debe a la morfología característica de sus postcaninos, que presentan varias cúspides lobuladas. El color del pelaje varía de gris plata a un color amarillento o marfil, con algunas manchas en el dorso; los cachorros presentan pelaje denso y gris. El dimorfismo sexual es leve, siendo la hembra un poco más grande que el macho, con unos 2,6 m y pesan alrededor de 224 kg, pero los machos con una



longitud igual o menor, y un peso de 220 kg. Las crías pesan unos 20 kg con un largo de 1 m (Laws 1979b; Green *et al.* 1993; Shaughnessy y Kerry 1989), (Fig. I.10). La fórmula dentaria es $I^{2/}_2, C^{1/}_1, PC^{5/}_5$.

Alimentación y forrajeo: la alimentación está basada en un 95% en krill, lo cual le ha valido el epíteto específico de su nombre *Lobodon carcinophagus*, “comedora de crustáceos”. La alimentación ocurre durante la noche cuando el krill se concentra en la superficie del mar, el agua es filtrada con los dientes lobulados, también algunos pequeños peces y calamares forman parte de su dieta (Laws 1984; Øritsland 1977; Lloyd *et al.* 1988).

Ecología y comportamiento: Esta especie habita sobre masas de hielo de gran densidad en las costas de la Antártida. En general se encuentra en pequeños grupos de 5 a 10 individuos pero también es común verlas en agrupaciones que superan los 1000 individuos que viajan en manadas. Los buceos de esta especie han sido bien estudiados y hasta el momento se han detectado inmersiones de hasta 430 m de profundidad durante 11 minutos, en viajes que se consideran de exploración; los buceos de alimentación se han registrado de noche y hasta los 40 m de profundidad, mientras que los buceos de desplazamiento son a profundidades menores a 10 m de profundidad, donde todos los individuos del grupo se sumergen a la vez y bucean y se alimentan de forma sincronizada. Pueden permanecer 16 horas seguidas en el agua (Costa y Crocker 1996; Bengtson y Stewart 1992; Nordøy *et al.* 1995).

La etapa reproductiva de la especie se inicia en el mes de septiembre cuando paren a sus cachorros. La lactancia dura entre 2 y 3 semanas; en el momento del destete la hembra ya está lista para la siguiente copula que se cree que ocurre en el agua. Aparentemente los machos son monógamos y luego de la copula quedan unos días junto a la hembra. Las hembras y machos alcanzan la madurez sexual entre los 2 y 6 años, con un promedio de 4 (Bengtson y Sniff 1981; Laws 1984; Laws 1958).

Hydrurga leptonyx (de Blainville, 1820)

Nombre vulgar: Foca leopardo

Distribución: su distribución es circumantártica, encontrándose en las costas antárticas e islas subantárticas, particularmente en hielos flotantes durante el verano, pero cuando llega el invierno se dirigen hacia zonas más cálidas, con registros en Tierra del Fuego, Chubut y Santa Cruz, Chile e inclusive Uruguay. También hay registros en Australia, Tasmania, e Islas Macquarie (King 1983; Rounsevell 1988;



Rounsevell y Eberhard 1980; Rounsevell y Pemberton 1994; Kooyman 1981b) (Fig. I.11).

Identificación: es una especie de cuerpo largo y delgado, presenta una cabeza grande con mandíbulas robustas, los dientes son fuertes y los poscaninos presentan cúspides filosas; tienen una gran apertura bucal. El pelaje es color gris oscuro con manchas más claras en el dorso, ventralmente es gris claro o blanco con manchas más oscuras. Las hembras son un poco más grandes que los machos, pero salvo esa diferencia no presentan un marcado dimorfismo sexual. Las aletas pectorales son largas en comparación con otros fócidos. Las hembras pueden pesar entre 200 y 500 kg, y medir entre 2,40 y 3,00 m, los machos pesan entre 200 y 400 kg, y miden entre 2,50 y 3,20 m (Hofman 1979), los cachorros pesan al nacer alrededor de 35 kg y miden 1,6 m (Fig. I.11). La fórmula dentaria es $I^{2/2}, C^{1/1}, PC^{5/5}$.

Alimentación y forrajeo: La foca leopardo es considerado un depredador tope en el ecosistema antártico junto a las orcas. Es una cazadora activa y veloz, se alimenta de pingüinos y otras aves así como de otras especies de focas. Sin embargo, su dieta es tan amplia, y varía de acuerdo a la disponibilidad de alimento en cada momento del año, que llega a incluir tanto krill (filtrando el agua con los poscaninos), como peces y calamares (Hofman *et al.* 1977; Costa y Crocker 1996; Laws 1984; Walker *et al.* 1998; Rogers y Bryden 1995).

Ecología y comportamiento: habita el pack de hielo marino flotante a la deriva y hielos permanentes. Son solitarias, encontrándose a veces en grupos de dos o tres ejemplares que comparten el mismo trozo de pack para asolearse. No es migradora y sus movimientos corresponden a las variaciones de alimento en el mar. Los individuos más jóvenes están obligados a ir durante el invierno a lugares más cálidos ya que la disponibilidad de alimento baja y se produce una fuerte competencia. Los buceos en general son a poca profundidad, generalmente a 150 m, registrándose máximos de 424 m, por un periodo de 15 minutos o más (Kuhn *et al.* 2006).

Los machos probablemente sean polígamos, las hembras paren sus crías entre agosto y septiembre, a la que amamantan por 4 semanas; luego se produce la cópula y abandonan a los cachorros, que ya estarán listos para su vida independiente. La madurez sexual es a los 4 años para las hembras, y a los 4 o 5 años para los machos (Siniff y Stone 1985; LeBoeuf 1991, Laws 1957).



Ommatophoca rossii (Gray, 1844)

Nombre vulgar: Foca de Ross

Distribución: su distribución es circumantártica con escasos registros en Tierra del Fuego y Australia (Erickson and Hanson 1990) (Fig. I.12).

Identificación: esta es la más pequeña de las especies antárticas (Laws, 1984) su cuerpo es estilizado de cuello corto y ojos grandes, las aletas posteriores son en comparación con otros fócidos bastante más largas, el color del pelaje es gris oscuro y levemente más claro en el vientre; no existe un dimorfismo claro, salvo que la hembra es un poco mayor que el macho. Las medidas de peso y longitud son las siguientes: hembras pesan en promedio unos 173 kg y miden 2,13 m y los machos un promedio de 173 kg y miden 2,0 m. Las crías nacen con 27 kg, y miden 1 o 1,2 m (Laws and Hofman 1979), (Fig. I.12). La fórmula dentaria es $I^{2/}_2, C^{1/}_1, PC^{5/}_5$.

Alimentación y forrajeo: la dieta se basa en calamares, también en peces y krill, se cree que se alimentan de noche (Laws 1984; King 1969; Øritsland 1977).

Ecología y comportamiento: como el resto de las focas de pack de hielo, los individuos de esta especie son solitarios. Poco se conoce de su biología, las profundidades de buceo que puede alcanzar tienen un promedio rango de entre 100 a 300 m, con un máximo de 792 m (Schytte y Nørdoy 2007; Bengtson y Stewart 1997). La época reproductiva comienza en noviembre con las primeras pariciones, las crías son destetadas entre las 4 y 6 semanas de vida, hacia el final de la lactancia copulan nuevamente. Las hembras maduran sexualmente a los 3 o 4 y los machos entre los 2 y 7 años (Øritsland 1970).



I.3 Hipótesis

- *La morfología del oído medio e interno es una fuente de buenos caracteres para análisis filogenéticos.*
- *La morfología del oído medio e interno de las especies en estudio, refleja las diferentes profundidades de buceo.*
- *La morfología del oído medio e interno no presenta variación intraespecífica en especies donde ambos sexos poseen iguales hábitos de buceo.*
- *Las especies en las que los machos y hembras bucean a profundidades muy diferentes presentan dimorfismo sexual en la morfología del oído medio e interno.*
- *El conocimiento de las diferencias morfológicas asociadas a los hábitos de buceo de las especies actuales puede ser utilizado para realizar inferencias paleoautoecológicas en especies fósiles.*

I.4 Objetivo general

Estudiar en forma comparada la morfología y ontogenia del oído medio e interno de las especies de pinnípedos que se distribuyen en la Argentina y su territorio antártico, y enfrentar su anatomía con los distintos hábitos de buceo.

I.5 Objetivos particulares

- Describir el oído medio, los huesecillos incluidos en él, y el oído interno de las especies presentes en el área de estudio, a fin de obtener un marco de referencia básico sobre el cual realizar comparaciones ulteriores.
- Estudiar la morfología del oído en machos y hembras adultos, y de ejemplares subadultos, a fin de apreciar posibles variaciones intraespecíficas (sexuales u ontogenéticas).
- Comparar la morfología del oído de las especies consideradas.
- Confrontar la morfología del oído de cada especie estudiada con sus hábitos de buceo e intentar valorar una eventual correlación.
- Realizar inferencias paleoautoecológicas en especies fósiles a base de la morfología del oído.



Imágenes

Capítulo I



Abreviaturas de las Figuras

ACo: ápice coclear

Ama: ampolla membranosa anterior

Aml: ampolla ósea lateral

Amp: ampolla membranosa posterior

Aoa: ampolla ósea anterior

Aop: ampolla ósea posterior

CCo: canal coclear

Cele: canal eferente de la lámina espiral

Co: cóclea

CoSA: conducto semicircular anterior

CoSH: conducto semicircular horizontal

CoSP: conducto semicircular posterior

Cresp: criba espiroidea

CrV: cresta del vestíbulo

CS: canales semicirculares

CSA: canal semicircular anterior

CSH: canal semicircular horizontal

CSP: canal semicircular posterior

CT: cavidad timpánica

Cu: cúpula coclear

Gesp: ganglio espiral

HI: helicotrema

Hsc: huesecillos

Lcon: lámina de los contornos

Leo: lámina espiral ósea

MAE: meato acústico externo

MAI: meato acústico interno

Mb: membrana basilar

MR: membrana de Reissner

NCo: nervio coclear

Nf: nervio facial

OCo: órgano de Corti

RCo: rampa coclear

Rco: receso coclear

Rel: receso elíptico

Res: receso esférico

Rtym: rampa timpánica

Rvst: rampa vestibular

Sac: sáculo

TE: tubo de Eustaquio

Tesp: tabique espiral

Tmp: tímpano

Utr: utrículo

Vov: ventana oval

Vred: ventana redonda

VST: vestíbulo

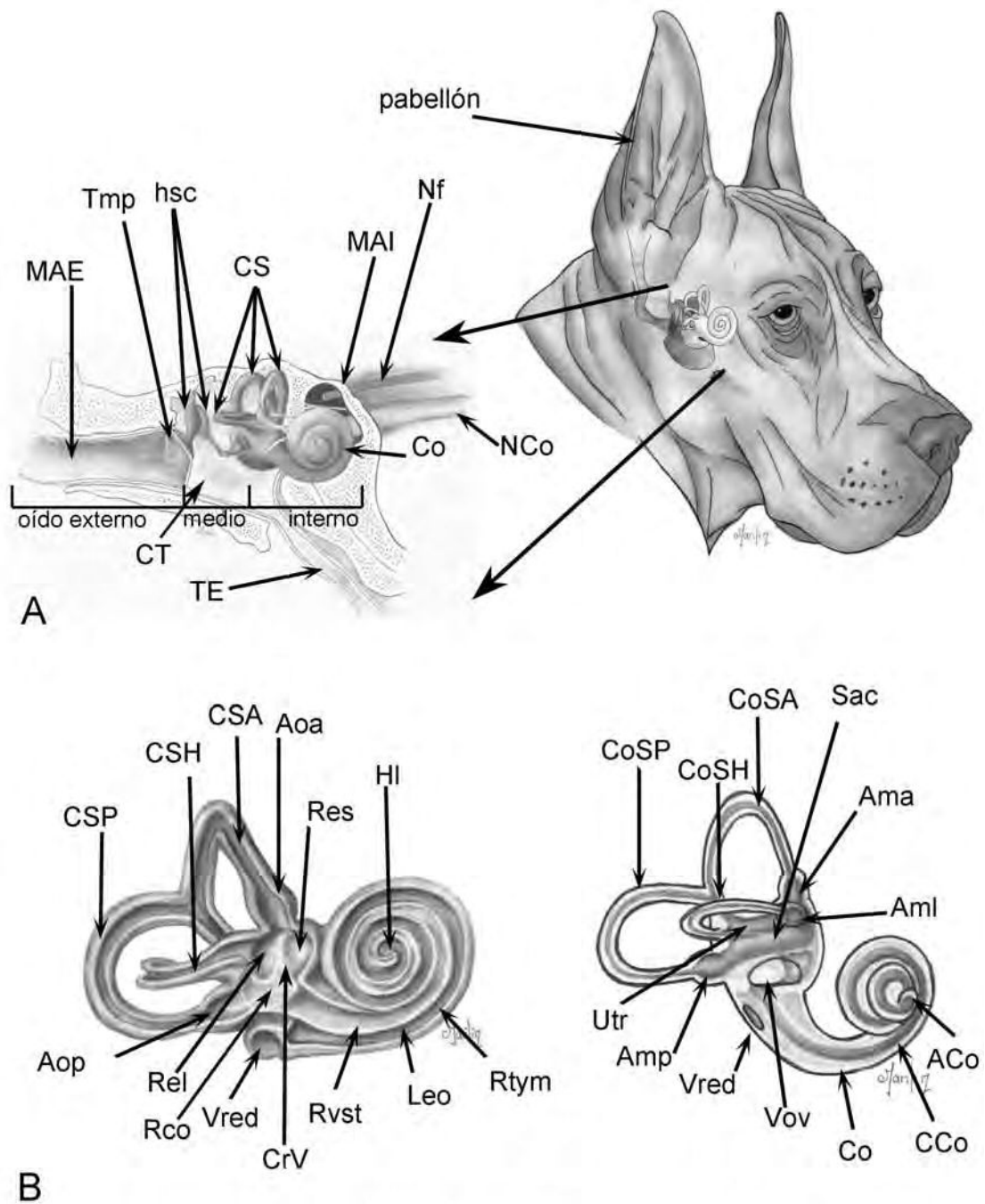


Fig.1.1: A- Esquema que muestra los tres sectores morfológicos del oído en un carnívoro típico. B- Esquema del laberinto óseo (izquierdo) y membranoso (derecho), mostrando las diferentes estructuras que los componen. (Ilustraciones: del Corro ME)

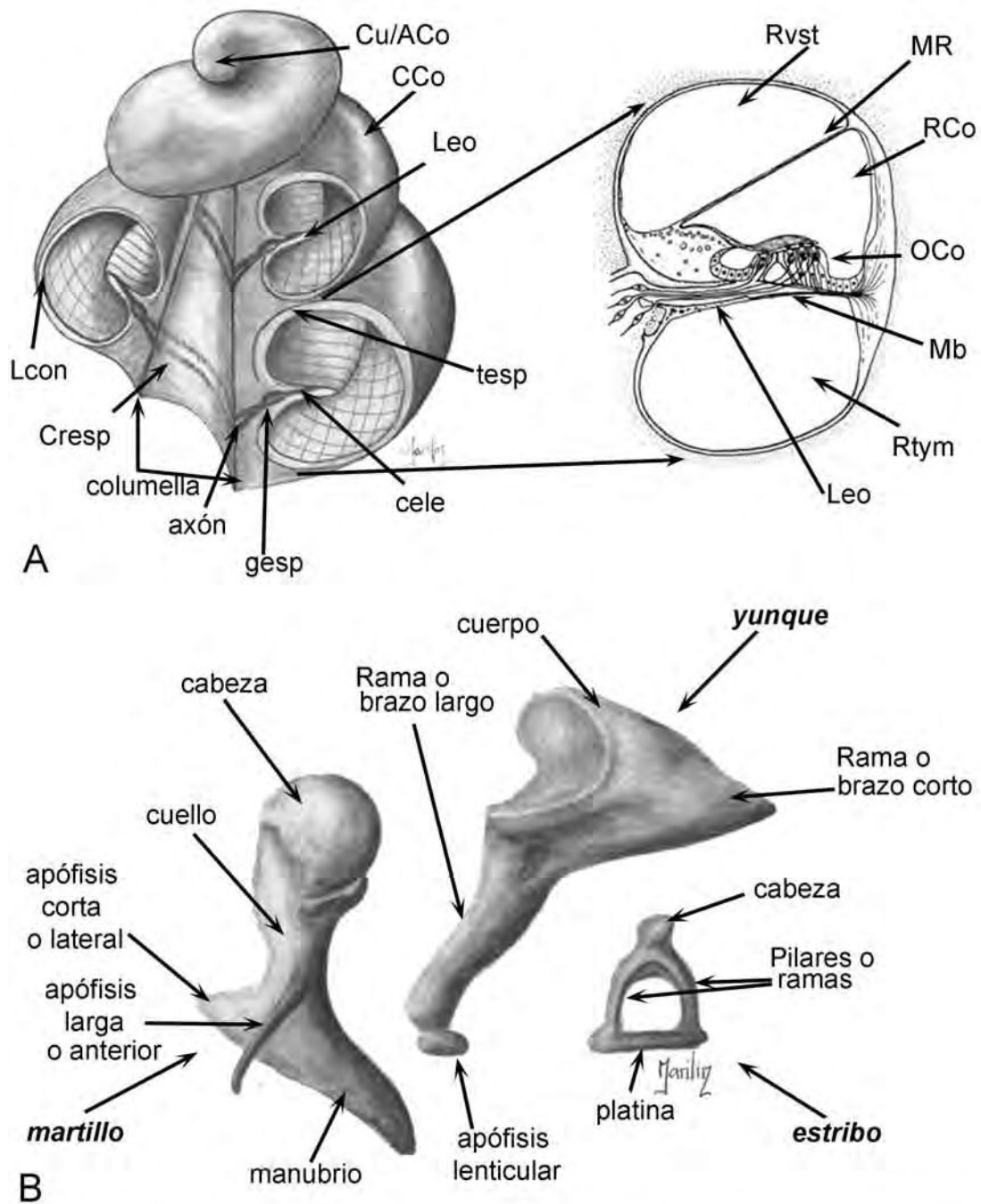


Fig. 1.2: A- Esquema de las diferentes partes que conforman la cóclea y el detalle en corte transversal del conducto coclear. B- Esquema de los huesecillos del oído medio. (Ilustraciones: del Corro ME).

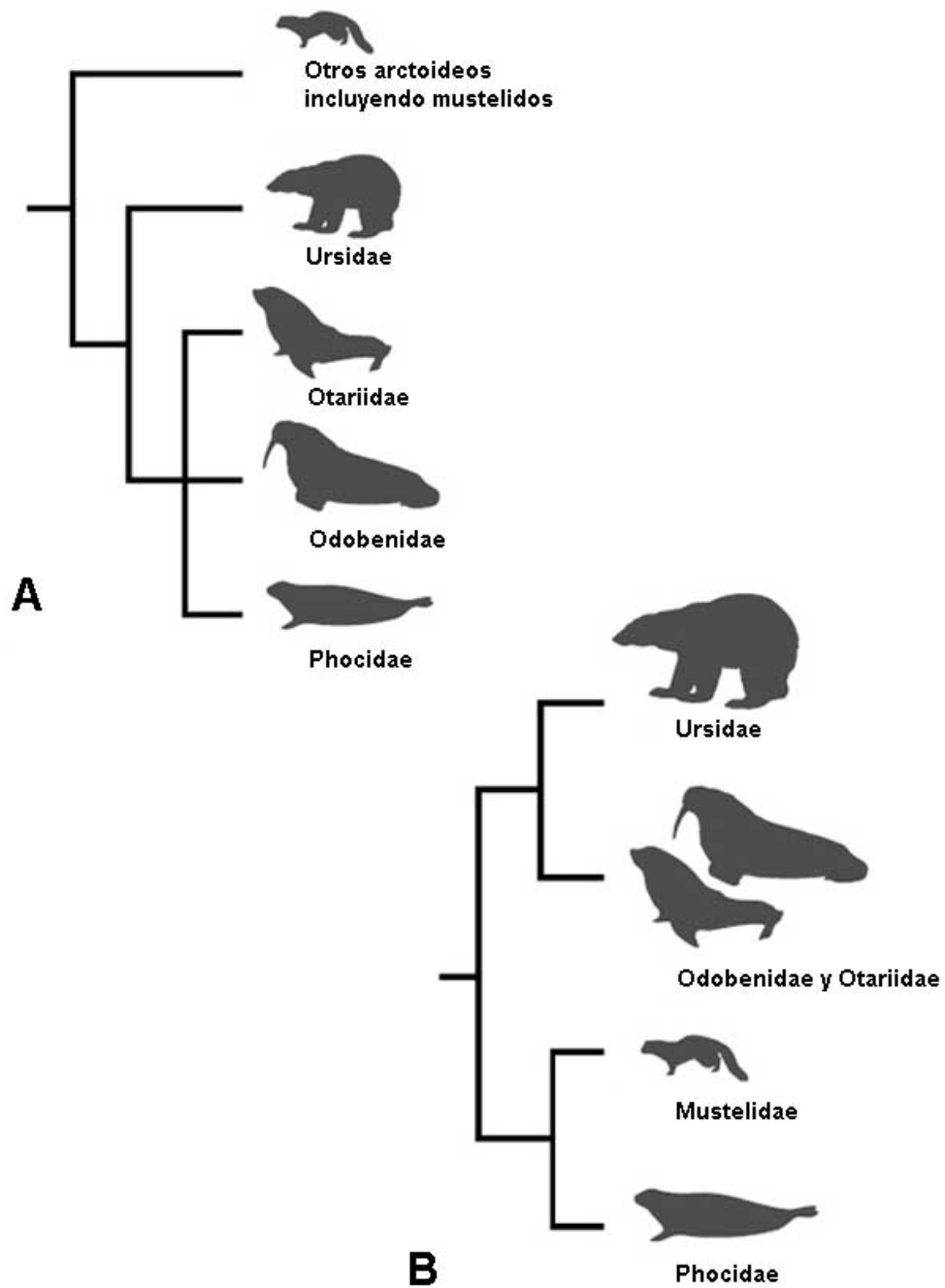


Fig.1.3. Hipótesis alternativas filogenéticas planteadas para el origen y relación entre los pinnípedos. A- Hipótesis monofilética en la cual los úrsidos son el grupo hermano de las tres familias de pinnípedos y B- Hipótesis difilética, que plantea a los fócidos y mustélidos como un grupo hermano de los otáridos y los úrsidos. (Modificado de Berta 2006).



Fig. I.4. *Otaria byronia*. Fotos que muestran las principales características de la especie, su hábitat, comportamiento y su mapa de distribución, el color azul intenso indica la distribución principal y el color celeste indica la distribución secundaria, (Modificado de Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification). Fotos: Lic. Schenone M.



Fig. 1.5. *Arctocephalus australis*. Fotos que muestran las principales características de la especie, su hábitat, comportamiento y su mapa de distribución; el color azul intenso indica la distribución principal (Modificado de Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification. Fotos: Lic. Schenone M. y Lic. Loza M.

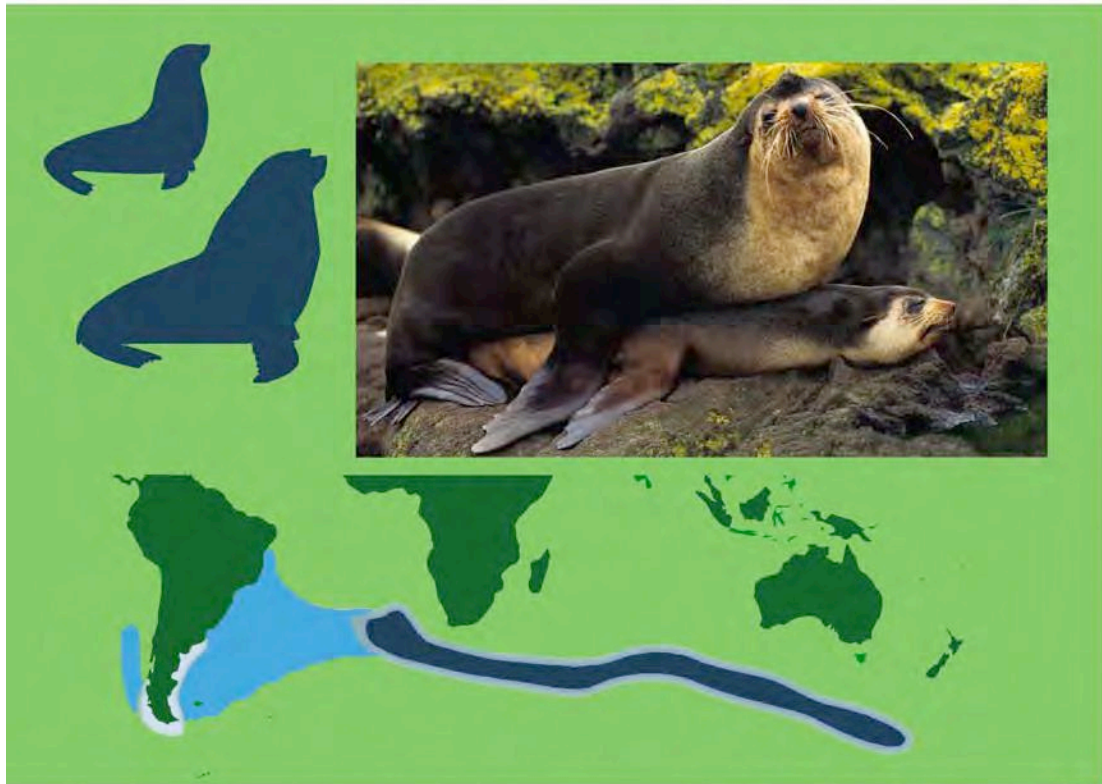


Fig. I.6. *Arctocephalus tropicalis*. Fotos que muestran las principales características de la especie, su hábitat y su mapa de distribución; el color azul intenso indica la distribución principal, y el color celeste el rango de distribución secundaria, (Modificado de Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification. Foto: www.ARKIVE).



Fig. I.7. *Arctocephalus gazella*. Foto que muestra las principales características de la especie y su mapa de distribución, el color azul intenso indica la distribución principal y el color celeste indica el rango de distribución secundaria, o registros no frecuentes de donde fue hallada, (Modificado de Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification. Foto: Lic. Loza C.M.



Fig. 1.8. *Mirounga leonina*. Fotos que muestran las principales características de la especie, hábitat y su mapa de distribución, el color azul intenso indica su distribución principal y el color celeste indica el rango de distribución secundaria (Modificado de Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification. Foto: Lic.Loza C.M.

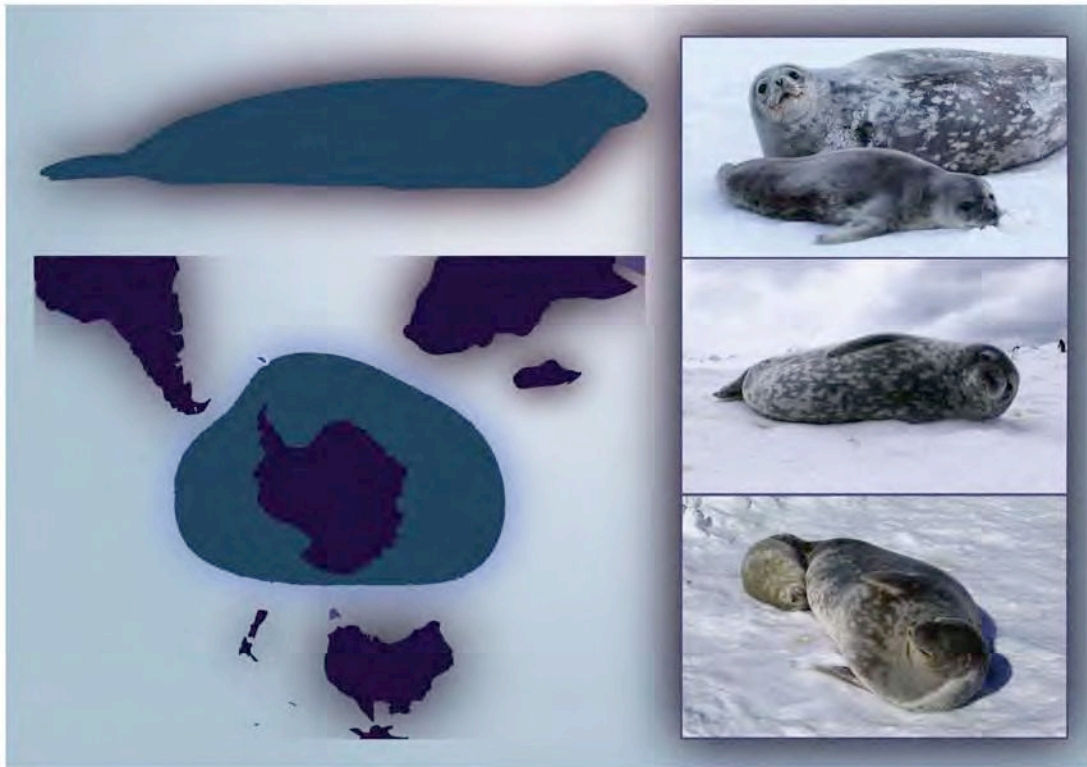


Fig. 1.9. *Leptonychotes weddellii*. Fotos que muestran las principales características de la especie, hábitat y su mapa de distribución; el color azul intenso indica su principal distribución (Modificado de Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification. Foto: Katuchin N. y Lic. Loza M.



Fig. 1.10. *Lobodon carcinophagus*. Fotos que muestran las principales características de la especie y su mapa de distribución; el color azul intenso indica su distribución principal y el color celeste indica una distribución secundaria o hallazgos poco frecuentes (Modificado de Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification. Foto: Lic. Loza CM).

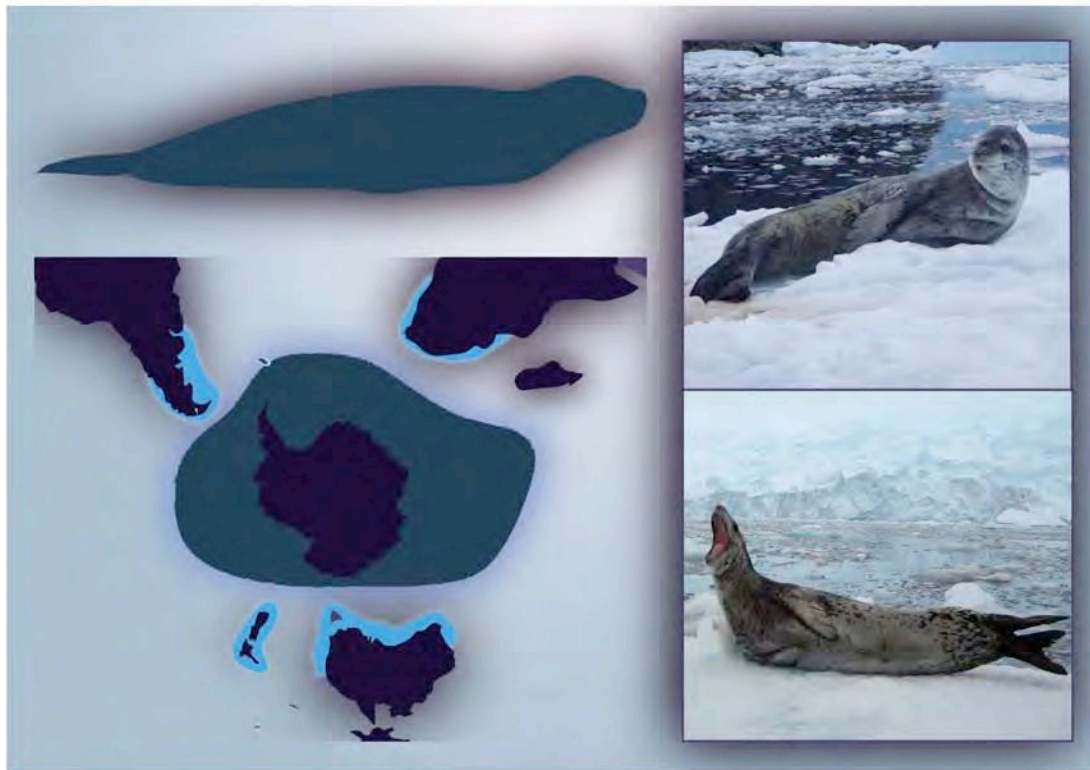


Fig. I.11. *Hydrurga leptonyx*. Fotos que muestran las principales características de la especie y su mapa de distribución; el color azul intenso indica su distribución principal y el color celeste indica la distribución secundaria o hallazgos poco frecuentes, (Modificado de Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification. Fotos: Lic. Loza C.M.



Fig. 1.12. *Ommatophoca rossii*. Fotos que muestran las principales características de la especie, su hábitat, y su mapa de distribución; el color azul intenso indica su distribución principal (Modificado de Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification. Foto: internet libre acceso).



Materiales y Métodos

Capítulo II



MATERIALES Y MÉTODOS

II.1 Colecciones consultadas

Se utilizaron un total de 1379 ejemplares de pinnípedos, que incluyen cráneos completos, fragmentarios y regiones auditivas aisladas. El material estudiado pertenece a 18 colecciones mastozoológicas, de las cuales 8 son argentinas y 10 del extranjero, a lo que se añade el acceso a digitalizaciones de la base de DIGIMORPH (Apéndice I).

AC: Cátedra de Anatomía Comparada de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

AAC: Colección de referencia de ejemplares actuales de la División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

IAA: Instituto Antártico Argentino, Dpto. de Predadores Tope, Buenos Aires, Argentina.

LAMAMA, (CENPAT): Laboratorio de Mamíferos Marinos del Centro Nacional Patagónico, CONICET, Puerto Madryn, Argentina.

MACN: Sección Mastozología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

MCN: Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

MHNM: Museo de Historia Natural de Montevideo, Montevideo, Uruguay.

MLP: Colección de Mastozología de la División Vertebrados del Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

FMM: Fundación Mundo Marino, San Clemente del Tuyú, Buenos Aires, Argentina.

MNHN: Muséum National d’ Histoire Naturelle, Collection de Anatomie Comparée, París, France.

MMPma: Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, Argentina.

UDELAR: Facultad de Ciencias de Montevideo, Montevideo, Uruguay.

UFSC: Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Brasil.



USNM: United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, USA.

MVZ: Museum of Vertebrate Zoology, University of California, California, USA.

ZM-UZH: Vertebrate Collection, Zoologisches Museum der Universität Zurich, Zurich, Switzerland.

NMB: Naturhistorisches Museum Basel, Basel, Switzerland.

RNP: Museo Acatashun de Aves y Mamíferos Marinos Australes, Tierra del Fuego, Argentina (material fotográfico cedido por la Dra. Tarnawsky).

DIGIMORPH Digimorph.org website, y Tim Rowe's Digital Libraries Grant from NSF.

II.2 Determinación de edades y de clases de edad

La edad absoluta de los ejemplares se obtuvo a partir del corte de piezas dentarias y las clases de edad a partir de caracteres anatómicos craneanos.

A- Determinación de edades absolutas

Antecedentes acerca de la determinación de edades

El crecimiento en los dientes de los mamíferos marinos por un incremento periódico de capas fue reportado por primera vez por Owen en el año 1840. Sin embargo, no fue hasta la década de 1950 que se reconoció su utilidad en la determinación de edades (Scheffer 1950; Laws 1953 a, b; Nishiwaki y Yagi 1953). Estos autores concluyeron que era posible determinar la edad de los individuos contando las sucesivas capas de crecimiento, y asumiendo que el patrón de las estructuras registradas era el resultado de una periodicidad anual en el depósito de dentina y cemento (Scheffer 1950; Perrin y Myrick 1980). A su vez, como no existe reabsorción y remodelación del calcio desde los dientes (Johansen 1967; Scott y Symons 1974), el aspecto de la estructura dentaria debería reflejar en forma precisa la historia de crecimiento de los individuos.

La lectura de los depósitos de crecimiento en la dentina y el cemento en los caninos y post-caninos de pinnípedos fue realizado previamente en varias especies, como por ejemplo, *Callorhinus ursinus* (Scheffer 1950; Kubota *et al.* 1961; Anas 1970), *Phoca vitulina* (Mansfield y Fisher 1960), *Zalophus californianus* (Odell 1975; Lowry y Folk 1990), *Arctocephalus gazella* (Payne 1978; Bengtson 1988), *Phoca groenlandica* (Bowen *et al.* 1983), *Halichoerus grypus* (Mansfield 1991), *Otaria byronia* (Rosas *et al.* 1993), *Mirounga angustirostris* (Klevezal y Stewart 1994), y *Arctocephalus pusillus*



pusillus (Oosthuizen 1997). Además, en algunas de estas especies dentro del espesor de cada capa anual pueden ser identificadas otras ligadas a eventos del ciclo de vida de los individuos, tal es el caso de la muda, la preñez, el ayuno y la lactancia (Bengston 1988; Mansfield 1991; Boyd y Roberts 1993).

La estimación de la edad de los individuos de una población resulta de utilidad para el desarrollo de modelos demográficos en el estudio de la dinámica poblacional de los mamíferos marinos (e.g., Payne 1977; York 1994; Boyd *et al.* 1995; Dabin *et al.* 2004; Evans y Hindell 2004).

Asimismo, la edad de los individuos es un parámetro fundamental para describir la historia de las especies, dado que provee la base para la cuantificación del potencial reproductivo de una población y contribuye a la estimación del crecimiento individual desde el nacimiento hasta la adultez. A su vez, conocer las edades discretas de los individuos contribuye a la medición de parámetros poblacionales como por ejemplo, las tasas de reproducción, la supervivencia o mortalidad por edad, y la edad de madurez sexual (Caughley 1977; Holmes y York 2003; Dabin *et al.* 2004). Es por ello que resulta esencial estimar las edades con la máxima precisión posible.

Finalmente, el análisis de los dientes en los pinnípedos constituye una herramienta útil en la determinación del sexo de los ejemplares de distintas especies no dimórficas que están alojados en colecciones (Crespo 1984; Lowry y Folk 1990; Molina-Schiller 2000).

Material estudiado

Se determinaron edades absolutas de 367 ejemplares de pinnípedos alojados en cuatro colecciones sistemáticas argentinas (Apéndice II).

Estas determinaciones permitieron enriquecer los datos asociados a cada ejemplar con la edad absoluta de: 156 ejemplares de *Otaria byronia* (león marino sudamericano), 88 de *Arctocephalus gazella* (lobo marino antártico), 29 de *A. australis* (lobo marino sudamericano), 20 de *Hydrurga leptonyx* (foca leopardo), 16 de *Leptonychotes weddellii* (foca de weddell), 18 de *Lobodon carcinophagus* (foca cangrejera), y 48 de *Mirounga leonina* (elefante marino del sur). Estas edades absolutas aportaron datos fundamentales y suficientes para la interpretación de los resultados de la presente Tesis.



Protocolo

La determinación de las edades absolutas se realizó paralelamente por el conteo de tres estructuras que se repiten cíclicamente: los anillos externos en la raíz, las líneas de dentina, y las líneas de cemento. Ello fue necesario porque no estaba probado que hubiera coincidencia entre los resultados de estas tres fuentes de registro. Luego de la extracción de un diente de cada espécimen se siguió el siguiente protocolo:

- ✓ Eliminación de la materia orgánica por inmersión en una solución caliente de agua (80%) y peróxido de hidrógeno de 100 volúmenes (20%), durante un tiempo variable que dependió del tamaño de la pieza dentaria y del estado en que estuviera conservada.
- ✓ Cada diente se midió y fotografió individualmente.
- ✓ En primera instancia, y cada vez que fue posible, se contaron los anillos externos de crecimiento en *Arctocephalus gazella*, *A. australis*, donde la evidencia de los anillos era apropiada para una primera aproximación de la edad. En los fócidos y en *Otaria byronia*, eso no fue posible ni siquiera para una primera aproximación de la edad dado que los anillos son imperceptibles (Fig. II.1A).
- ✓ Para los conteos sobre dentina y cemento, se realizó un primer corte sobre el plano sagital o sobre el transversal con una cortadora metalográfica, según de qué pieza dentaria se tratara, ya que debido a las diferentes formas y tamaños de los dientes, cada uno tuvo su particularidad para poder trabajar de manera más eficiente y tratando de preservar la mayor parte de la pieza dentaria (Fig. II.1B, C)
- ✓ Una mitad del diente cortado fue observada bajo lupa binocular, y nuevamente en *Arctocephalus gazella*, y *A. australis*, se observaron claramente sobre todo las líneas de dentina. Luego, esa mitad fue sometida a la técnica de descalcificación empleada por Schiller y Pinedo (2004), por inmersión de su cara de corte en ácido fórmico al 20% o 25%, dependiendo el tamaño y grosor de la pieza dentaria, durante 2 a 3 horas, a temperatura ambiente, para resaltar diferencialmente las líneas.
- ✓ Una vez descalcificado, la cara de corte del diente se pasó por una superficie plana con polvo de grafito, el que se adhiere de forma selectiva sobre ella y permite observar con claridad (nuevamente bajo lupa binocular) las líneas tanto de dentina, como de cemento (Fig. II, 1C, D).



La determinación de las edades absolutas en cráneos de pinnípedos fue de fundamental para el desarrollo de la presente Tesis vinculada a la ontogenia en este grupo de mamíferos. La obtención de la edad facilitó la interpretación de las series temporales, permitiendo ajustar variables morfométricas a las interpretaciones ecológicas, biológicas y de desarrollo. Los resultados obtenidos han permitido categorizar los ejemplares bajo estudio en grupos etarios (e.g. juvenil, subadulto, adulto). A su vez, las correlaciones encontradas entre caracteres morfológicos y las edades conocidas, han permitido la realización de extrapolaciones de dichas categorías a ejemplares de edad desconocida provenientes de otras colecciones osteológicas internacionales, de las cuales solo se contaba con material craneano, sin datos de edad.

B- Determinación de edades relativas o clases de edad

Tarnawsky *et al.* (2012, 2013, 2014), utilizaron diferentes criterios anatómicos para la definición de las clases de edad en especies de pinnípedos australes, e.g. erupción dentaria, largo cóndilo-basal (LCB), grado de suturación. Sin embargo, para la delimitación de Clases de Edad a base del estudio de la región ótica se consideraron solamente aquellas suturas de la base del neurocráneo que quedan expuestas en vista ventral.

Las suturas consideradas asociadas a la región de interés primario de la Tesis son tres: 1- la que se encuentra entre basioccipital y exoccipitales (sutura basioccipital-exoccipitalis) 2- la que está entre basioccipital y basiesfenoides, (sutura basioccipital-basiesfenoides) y 3- aquella entre exoccipitales y la región mastoidea (sutura exoccipitalis-mastoideus)(Fig. II.2).

Según el diferente grado de suturación se definieron las diferentes clases de edad para las especies estudiadas. Para la gran mayoría de ellas se identificaron tres (CI, CII y CIII), aunque en los Otariinae es posible definir una cuarta (CIV), dado que a partir de una edad absoluta cercana a los 8 años, en esta región del cráneo se aprecia que, además de estar todas las suturas consideradas cerradas, hay un crecimiento marcado de apófisis y procesos. No es posible definir una CIV en Phocidae y Arctocephalinae (al menos con los datos de esta región del cráneo) dado que el cierre (total o parcial) de la sutura 3 (entre exoccipital/mastoides) es muy variable, pudiendo estar bilateralmente cerrada, bilateralmente abierta, o inclusive cerrada de un lado (izquierdo o derecho) del cráneo y abierta del otro en ejemplares adultos (ver ejemplos en Fig. II.3). La identificación de la pertenencia a una u otra Clase de Edad de



ejemplares comunes estudiados tanto por Tarnawsky *et al.* (2012, 2013, 2014) como en esta Tesis es solo parcialmente coincidente.

Para este trabajo de Tesis se utilizarán las siguientes Clase de Edad para todas las especies, excepto las de Otariinae:

Clase 1(CI): ejemplares en los cuales las tres suturas están abiertas;

Clase 2 (CII): ejemplares en los cuales ya se aprecia al menos un punto de fusión entre los basioccipiales y exoccipitales;

Clase 3 (CIII): ejemplares en los cuales también hay fusión en la sutura basioccipital-basiesfenoides;

Para las especies de Otariinae se puede identificar una:

Clase 4 (CIV): ejemplares en los cuales no solo la tercer sutura, aquella entre exoccipitales y la región mastoidea, está fusionada sino que además hay crecimiento marcado de la mayoría de los procesos y apófisis en la región.

II.3 Datos tomados

II.3.1. Análisis morfológicos cualitativos:

Se describieron y compararon las regiones auditivas de las especies estudiadas a través de la observación directa, tanto de regiones auditivas aisladas, como en el contexto de los cráneos completos; se identificaron así, estructuras homólogas.

Al ser el oído un órgano de alta complejidad estructural se utilizaron varios métodos de aproximación (invasivos y no invasivos), para una mejor comprensión de su forma a lo largo de su desarrollo.

II.3.1.1 Métodos no invasivos

• Tomografías Axiales Computadas de Alta Resolución (TACs)

La determinación de edades de los ejemplares mencionados fue un paso fundamental para la posterior elección del material craneano que debía ser tomografiado, por tal motivo se seleccionaron cuidadosamente los cráneos mejor conservados y con la mayor cantidad de información posible, entre ellos el sexo y la edad absoluta.

Se les realizaron Tomografías Axiales Computadas de alta resolución (TACs) a un total de 34 cráneos completos, para el estudio tanto del oído medio como interno



(capítulos III y IV), contemplando todas las especies australes, con ambos sexos y de diferentes edades (Apéndice III).

Los TACs fueron realizados en el Centro de Imágenes Médicas (CIMED) (La Plata, Buenos Aires), en un Scan Phillips Brilliance 64 con una resolución de 0,56 mm y de 0,76 mm entre cortes y las reconstrucciones en 3D se compusieron con los programas ImageJ, Slicer y Mimics.

- **Microtomografías (MicroCT)**

Este método fue utilizado para la observación del laberinto óseo de las especies de Otariidae, debido a que su pequeño tamaño, no hizo posible que se pudiera analizar a partir de las TACs nombradas anteriormente hechas en un tomógrafo médico. Así, se realizaron un total de 7 microCT, con una distancia de corte de 30 μ y 37 μ con un microtomógrafo "MicroCT 80", marca SCANCO MEDICAL, del grupo de investigaciones del Prof. Dr. Christoph Zollikofer, del Anthropological Institute & Museum de la Universität Zurich, Suiza (Apéndice III).

- **Microscopía electrónica de barrido (SEM)**

Este método fue utilizado para la obtención de imágenes de los huesecillos del oído medio, debido a su pequeño tamaño y gran cantidad de estructuras que era necesario identificar. El SEM utilizado fue el del servicio de microscopía electrónica del Museo de La Plata, marca Jeol, modelo JSM 6360LV, sobre materiales sin metalizar y con bajo kilovoltaje.

Además, una parte del material fue tratado con Punto crítico (el cual es un tipo de deshidratación en una serie de varios alcoholes), para la observación de fibras de colágeno que se encuentran entre los huesecillos, y la impronta que ellas dejan sobre las superficies.

II.3.1.2 Métodos invasivos

- **Desgastes seriados**

Para la reconstrucción del laberinto óseo de los otáridos otro método usado fue el desgaste seriado, a través del cual nos aseguramos obtener una altísima resolución entre los cortes, que permitió observar los canales (Apéndice III). Esta metodología involucró los siguientes pasos:

-Se limpiaron las regiones óticas aisladas por inmersión en agua caliente y agua oxigenada, para eliminar restos de materia orgánica. Luego fueron incorporados en un



baño de inmersión en una lavadora ultrasónica, para asegurar la eliminación total de suciedad en los canales y conductos más pequeños, sobre todo en aquellos lugares de más difícil acceso, como lo es el propio laberinto óseo.

-Una vez limpio, se las secó en una estufa de cultivo a 36°C durante tres días y se fijaron sobre una base de cartón en posición de vida en el animal. Finalmente, se lo incluyó en resina poliéster, y fué sometido al vacío durante 15 minutos, lo que favoreció la entrada de la resina dentro de las cavidades de menor diámetro en el hueso.

Una vez consolidada la resina, se comenzó con el desgaste de la pieza, que fue realizado con una pulidora metalográfica con abrasivos al agua de grano medio. El desgaste se interrumpió a intervalos regulares de 100 μ y cada plano de desgaste fue fotografiado con cámara digital Nikon Coolpix L120, siempre a la misma distancia focal.

Una vez obtenida la secuencia de fotos, se comenzó su reconstrucción 3D con la utilización del programa AMIRA a fin de obtener los modelos de cada estructura de la región ótica.

- **Disección de material blando**

Gracias a la obtención de cabezas de animales muertos encontrados durante cinco campañas y precampañas antárticas consecutivas de los años 2011, 2012, 2013, 2014 y 2015 del Instituto Antártico Argentino (IAA), de un animal muerto en el Zoológico de La Plata, y de un neonato prematuro muerto en la Fundación Mundo Marino, se pudieron realizar disecciones para analizar la estructura y posteriormente la histología principalmente del oído externo. Las cabezas sumaron un total de 8 y se fijaron por inmersión y perfusión con formol al 10% con agua de mar (para mantener la osmoticidad de los tejidos blandos) (Apéndice III).

A estas cabezas se les realizó una disección para examinar los vasos y nervios relacionados a la región auditiva, y poder así complementar las descripciones anatómicas de las observaciones directas, tomografías y microtomografías que fueron realizadas sobre material craneano, ya que la bibliografía existente incluye ciertas contradicciones en cuanto a la identificación misma de accidentes. Además, se realizó la extracción de tejido nervioso próximo a la zona del petroso donde se encuentra el laberinto; sobre esas muestras se aplicaron técnicas histológicas tradicionales a fin de determinar más precisamente el tipo de tejido. Por último, durante las disecciones se fotografiaron y extrajeron los correspondientes oídos externos que proveyeron la fuente primaria de tejidos tratados en el Capítulo V.



- **Técnicas histológicas**

Técnicas histológicas de rutina para el estudio del oído externo

Con el objetivo de estudiar y analizar tanto la anatomía como la histología de conducto auditivo externo y pabellón auricular, y también del material blando próximo al oído interno (e.g. el alojado en la fosa subarcuata), se tomaron muestras del total de las cabezas conservadas en líquidos. Durante las disecciones, y luego del análisis macroscópico, se extrajeron las correspondientes muestras de diferentes tejidos que se trataron con técnicas histológicas de rutina: se deshidrataron con concentraciones crecientes de alcohol del 70 al 100 %, se incluyeron en parafina, y se cortaron con micrótopo manual de deslizamiento, obteniendo cortes de entre 3 μ y 5 μ de espesor. Los cortes, en sus correspondientes soportes, se tiñeron con Hematoxilina-Eosina, tricrómico, PAS, reticulina, y orceína, y fueron observados en microscopio óptico.

II.3.2. Análisis cuantitativos o estadísticos:

- **Análisis de Morfometría lineal**

Medidas y ángulos tomados para oído interno (Capítulo III)

Una vez reconstruidos los modelos de los laberintos de los ejemplares, fueron tomadas las siguientes medidas con el programa ImageJ, y analizados mediante un Análisis de componentes principales (ACP). De cada canal semicircular se tomaron 3 medidas:

-Ferret: distancia máxima entre dos puntos de una circunferencia;

-AR: relación de aspecto, que es la relación entre el eje mayor y el eje menor de la circunferencia (eje mayor/eje menor).

-Perímetro: longitud de su recorrido.

Con los datos obtenidos se realizó un análisis de componentes principales (ACP) cómo método de visualización multivariada, sobre los datos estandarizados.

Medidas y ángulos tomados para oído medio (Capítulo IV)

Se fotografiaron y midieron 545 cráneos de fócidos, 821 cráneos de otáridos y 13 de odobénidos, de las colecciones mencionadas (Apéndice I), con cámara Nikon coclpix 120, calibre digital para medidas lineales y goniómetro para medir ángulos.

Medidas lineales (Fig. II.4 D y E):



Se midieron las regiones auditivas con el objeto de identificar alguna dimensión que fuera coincidente con las clases de edad. Las medidas tomadas fueron:

-BGW, ancho Biglenoideo, distancia entre los bordes externos de las carillas articulares de ambas cavidades glenoideas;

-BMW, ancho bimastoideo, distancia entre los extremos más laterales de las apófisis mastoideas;

-WT, ancho entre tubérculos distancia entre los tubérculos laterales de los ectotimpánicos (para fócidos);

-WBM, distancia entre los extremos laterales de los ectotimpánicos; a nivel del MAE (para otáridos);

-BL, largo máximo de la bulla, distancia ántero-posterior entre el punto más anterior de la bulla (que se encuentra detrás de la cavidad glenoidea, sin tomar en cuenta apófisis o procesos que pueden estar presentes en forma aleatoria por delante del límite posterior de la cavidad glenoidea), y su extremo más posterior (que es coincidente con la triple sutura entre ectotimpánico, mastoides y basioccipital);

-EnL, largo máximo del endotimpánico distancia entre el punto más anterior del endotimpánico y el FCP;

-EcL, largo máximo del ectotimpánico, distancia entre el punto más anterior del ectotimpánico y el límite posterior del FSM;

-BW, distancia entre el límite medial del endotimpánico y el punto más externo del *meatus acusticus externus*;

-EnW, ancho de endotimpanico, distancia entre el límite medial del endotimpánico y la sutura endo-ectotimpánico;

-EcW, ancho del ectotimpánico, distancia entre el sutura endo-ectotimpánico y el extremo más lateral del tubérculo del ectotimpánico;

-AJL, largo de la apófisis yugular, su distancia total (para otáridos);

-HFM, altura del *foramen magno* (para otáridos);

-WFJ, el diámetro máximo de la AJ (apófisis jugular), que tiene un sentido transversal (para otáridos).

Ángulos (Fig. II.4):



LPA, Ángulo de la base posterior, que se forma entre la línea que une el punto más lateral del meato auditivo externo con el foramen yugular (FY) y recorre la pared posterior de la bulla, y el plano sagital;

MA, Ángulo de la base medial, que se forma entre la cara medial de la bulla y el plano sagital;

AA, Ángulo de la base anterior, que se forma entre la cara anterior de la bulla y el del plano sagital;

-AJA, Ángulo de la *apófisis jugulare*, que se forma entre el eje que recorre toda su longitud y el plano sagital. (para otáridos);

-FJA, Ángulo del *foramen jugulare*, es el que se forma entre su diámetro máximo que es transversal, y el plano sagital (para otáridos).

- **Análisis de morfometría geométrica**

Utilizamos métodos propios de la morfometría geométrica para analizar tanto el tamaño total de la bulla timpánica, como su forma en todas las especies de pinnípedos australes y la mayoría de las especies vivientes (Rohlf y Marcus 1993; Adams *et al.* 2004; Zelditch *et al.* 2004). Estos métodos cuantifican la forma anatómica de los objetos a través de coordenadas o puntos homólogos, mientras los efectos de la variación no relacionada a la forma (e.g. orientación, posición y escala) se mantienen matemáticamente constantes (Adams *et al.* 2013; Kelly *et al.* 2013).

Debido a las diferentes morfologías de las bullas en ambas familias, y a la dificultad en encontrar puntos homólogos se trataron ambas familias por separado para los análisis. Por un lado, para los otáridos tomamos coordenadas bidimensionales de 7 puntos de referencia homólogos (ver Tabla II.1), (Fig.II.5A), landmarks, que fueron digitalizados y, además, se incluyeron 12 semilandmarks equidistantes; para los fócidos fueron 5 puntos de referencia homólogos, landmarks, y se incluyeron además 21 semilandmarks equidistantes (Gunz y Mitteroecker 2013) a lo largo de la curva de contorno de los huesos endo- y ecto-timpánico para representar su forma y curvatura (Fig. II.5 B).

Cuando se analizaron las especies de Phocidae por separado para evaluar si existía variación por tamaño y/o sexo en cada una de ellas, los ejemplares de *Mirounga leonina* formaron una nube de puntos sin mayor definición, seguramente a causa de la sensibilidad del método, de la gran cantidad de ejemplares, y de las grandes diferencias de tamaño (en tanto es una de las especies que muestra los mayores



rangos). Por este motivo, fue necesario sumar 3 landmarks más, anclados al paladar, al arco zigomático, y al foramen magno, que permitieron obtener resultados de mayor definición.

Los landmarks y semilandmarks se analizaron mediante Generalized Procrustes Analysis (GPA) (Rohlf y Slice 1990). Este procedimiento traslada todos los especímenes al origen, los escala a la unidad de tamaño del centroide y los rota óptimamente para minimizar el total de las sumas del cuadrado de las desviaciones de las coordenadas del landmark de todos los especímenes a la configuración promedio (Berns y Adams 2013). Durante este procedimiento se permitió que los semilandmarks se deslizaran a lo largo de sus direcciones tangenciales (Bookstein 1997; Bookstein *et al.* 1999) con el fin de minimizar la distancia de Procrustes entre los especímenes (Pérez *et al.* 2006; Gunz y Mitteroecker 2013). Luego de la superimposición, los contornos alineados de Procrustes fueron proyectados ortogonalmente en un espacio de tangente lineal produciendo el espacio tangente de coordenadas de Kendall (Berns y Adams 2013; Claude 2008; Rohlf 1999; Dryden y Mardia 1998), que fueron tratados como fuentes de variables de forma para análisis posteriores de la variación de la forma.

El proceso de digitalización se realizó mediante el uso de TpsDig2 (Rohlf, 2009), y el análisis morfométrico se realizó en R 3.0.2 (R Development Core Team 2013), utilizando rutinas en el paquete “geomorph” (Adams y Otárola-Castillo 2013).

Análisis de forma y tamaño

Uno de los principales temas de este trabajo de Tesis es el estudio del posible dimorfismo sexual de la forma y la alometría ontogenética de la bulla timpánica de los pinnípedos. Se realizaron dos grupos de análisis para evaluar los patrones de dimorfismo sexual. Primero, para visualizar los patrones de variación de la forma en el espacio de formas, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) de las coordenadas del espacio tangente. Segundo, se realizó una evaluación estadística utilizando Procrustes ANOVA con permutación para establecer las posibles diferencias de forma entre machos y hembras. Los patrones de alometría se visualizaron mediante una serie de plots que describen la relación multivariada entre el tamaño y la forma derivados de los datos de los landmarks. La abscisa del ploteo es log (tamaño del centroide), mientras que la ordenada representa la forma, calculada como el componente alométrico común de los datos de la forma, que es una estimación de la tendencia alométrica promedio dentro de los grupos (Mitteroecker *et al.* 2004).



Además, se realizó un gráfico estilizado de la tendencia alométrica siguiendo a Adams y Nistri (2010) para una mejor visualización.

II.4 Metodología del Análisis filogenético

En el presente análisis filogenético el ingroup incluyó 12 taxones de Otariidae (*Otaria byronia*, *Arctocephalus australis*, *Arctocephalus tropicalis*, *Arctocephalus gazella*, *Arctocephalus pusillus*, *Arctocephalus forsteri*, *Arctocephalus galapagoensis*, *Callohrinus ursinus*, *Neophoca cinérea*, *Phocarctos hookerii*, *Zalophus* y *Eumetopias jubatus*) y 12 de Phocidae (*Hydrurga leptonyx*, *Mirounga leonina*, *Mirounga angustirostris*, *Leptonychotes weddellii*, *Lobodon carcinophagus*, *Ommatophoca rossii*, *Monachus*, *Phoca Halichoerus*, *Pagophylus groenlandicus*, *Cystophora cristata* y *Erignathus barbatus*), mientras que el outgroup fue Ursidae. Se optó por Ursidae ya que este taxón se ubica por fuera del nodo del “ingroup” en hipótesis filogenéticas previas y presenta caracteres comparables con los aquí analizados.

Los ejemplares utilizados para este análisis se enumeran en el Apéndice 1. Los caracteres y sus estados se relevaron por observación directa de los ejemplares de las colecciones citadas.

Del total de caracteres que potencialmente se podrían utilizar se seleccionaron 17, de los cuales 8 corresponden al Oído interno (caracteres 1 a 8 de la lista), 7 al Oído medio (caracteres 9 a 15 de la lista), 1 de la base del cráneo (caracter 16 de la lista), y 1 del Oído externo (caracter 17 de la lista). Esos 17 caracteres son los que se pudieron explorar al momento en la inmensa mayoría de las especies de pinnípedos.

La matriz confeccionada (ver Apéndice IV) está constituida por 14 caracteres binarios (0 y 1) y los tres restantes multiestado. Todos los caracteres fueron tratados con el mismo peso y sin ordenar. Dentro de la matriz los caracteres no aplicables y los caracteres faltantes se indican con "?". La matriz fue confeccionada y editada mediante el programa *Mesquite: A modular system for evolutionary analysis*, versión 2.6 (build 486) (Maddison y Maddison 2009).

La matriz de datos fue analizada con el programa TNT (Tree analysis using New Technology), versión 1.1 (Goloboff et al. 2008); se realizaron búsquedas heurísticas tradicionales (“Traditional search”) bajo el criterio de máxima parsimonia con 1000 secuencias de adición, usando “random seed” 1, el algoritmo TBR (“Tree Bisection Reconnection”) y guardando hasta 10 árboles por réplica. A partir de los árboles más parsimoniosos encontrados se realizó otra búsqueda con TBR y se guardaron todos los árboles más cortos (Goloboff et al. 2003). La regla de colapsado de ramas utilizada



fue largo mínimo = 0 ("minimun length"). Las búsquedas se realizaron bajo pesos iguales.

II.5 Terminología y establecimientos de homologías

Con respecto a las regiones de estudio, se realizó una recopilación bibliográfica de la descripción de la región auditiva en pinnípedos y diferentes grupos de mamíferos, tanto en cuestiones anatómicas como fisiológicas, y se determinaron así homologías y nuevas descripciones de estructuras.

Así, se estableció una lista de términos usados, con sus sinónimos y homólogos, a fin de unificar la terminología y criterios (ver glosario de términos).



Tabla II.1

Landmarks utilizados

Otariidae (Fig. II.5 A)

Landmark N°	Ubicación
1	Punto de contacto antero-medial entre ecto- y endo-timpánico.
5	Punto de contacto postero-medial entre ecto- y endo-timpánico.
7	Punto de contacto postero-medial entre el endo-timpánico y el basioccipital.
10	Punto de contacto antero-medial entre el endo-timpánico y el basiesfenoides.
14	Punto de contacto más lateral entre el ecto-timpánico y el proceso retroarticular de la cavidad glenoidea (=borde anterior ventral del MAE).
16	Punto de contacto más lateral entre el ecto-timpánico y el proceso mastoideo (=borde posterior ventral del MAE).
17	Punto medio del piso del foramen estilomastoideo.

Phocidae (Fig. II.5 B)

Landmark N°	Ubicación
4	Punto de contacto postero-lateral entre ecto- y endo-timpánico.
8	Punto de contacto postero-medial entre endo-timpánico y basioccipital.
15	Punto de contacto antero-medial entre ecto- y endo-timpánico.
22	Borde anterior ventral del MAE (= borde anterior del Tubérculo lateral del ecto-timpánico; ver Cap. IV).
24	Borde posterior ventral del MAE (= borde posterior del Tubérculo lateral del ecto-timpánico; ver Cap. IV).

Otaria byronia (Fig. II.5 C)

Landmark N°	Ubicación
1	Punto de contacto ventral entre Palatinos y Pterigoides.
2	Punto de contacto ventral entre escamoso y jugal.
3	Punto medio de la escotadura ventral del foramen magno.
4	Punto de contacto antero-medial entre el endo-timpánico y el basiesfenoides
7	. Punto de contacto más lateral entre el ecto-timpánico y el proceso retroarticular de la cavidad glenoidea (=borde anterior ventral del MAE).

Mirounga leonina (Fig. II.5 D)

Landmark N°	Ubicación
1	Punto de contacto ventral entre Palatinos y Pterigoides.
2	Punto de contacto ventral entre escamoso y jugal.
3	Punto medio de la escotadura ventral del foramen magno.
7	Punto de contacto postero-lateral entre ecto- y endo-timpánico.
18	Punto de contacto antero-medial entre endo-timpánico y basioccipital.



Imágenes

Capítulo II

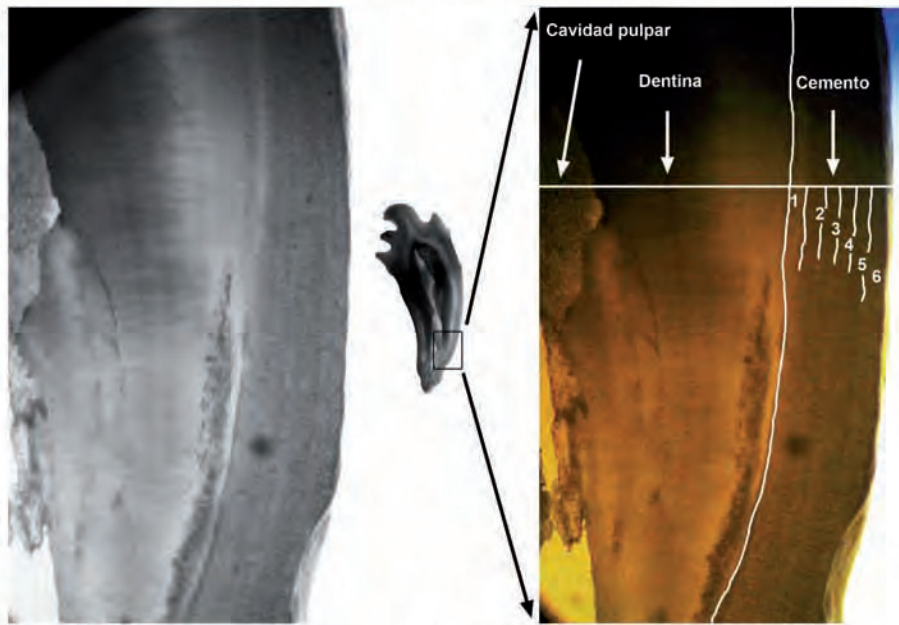
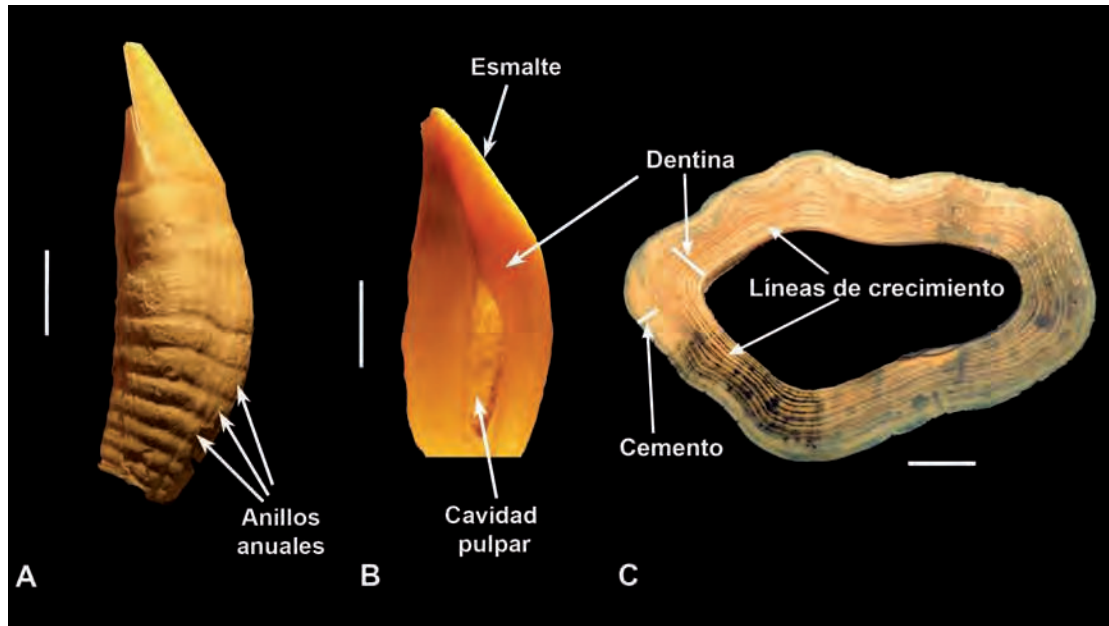


Fig. II.1. Determinación de edades absolutas. A- Canino superior de *Arctocephalus gazella*, por conteo de anillos anuales de crecimiento de la raíz, donde se pueden contabilizar 9 años. B- Corte sagital de canino superior de *Arctocephalus gazella*, evidenciando las líneas de crecimiento de la dentina (7 años). C- Corte transversal de canino superior de *Mirounga leonina*, mostrando principalmente las líneas de crecimiento de la dentina (9 años) y secundariamente las del cemento (10 años). D- Corte sagital de canino superior de *Lobodon carcinophagus*, donde se evidencian levemente las líneas de crecimiento de la dentina y de manera más evidente se observan las líneas del cemento.

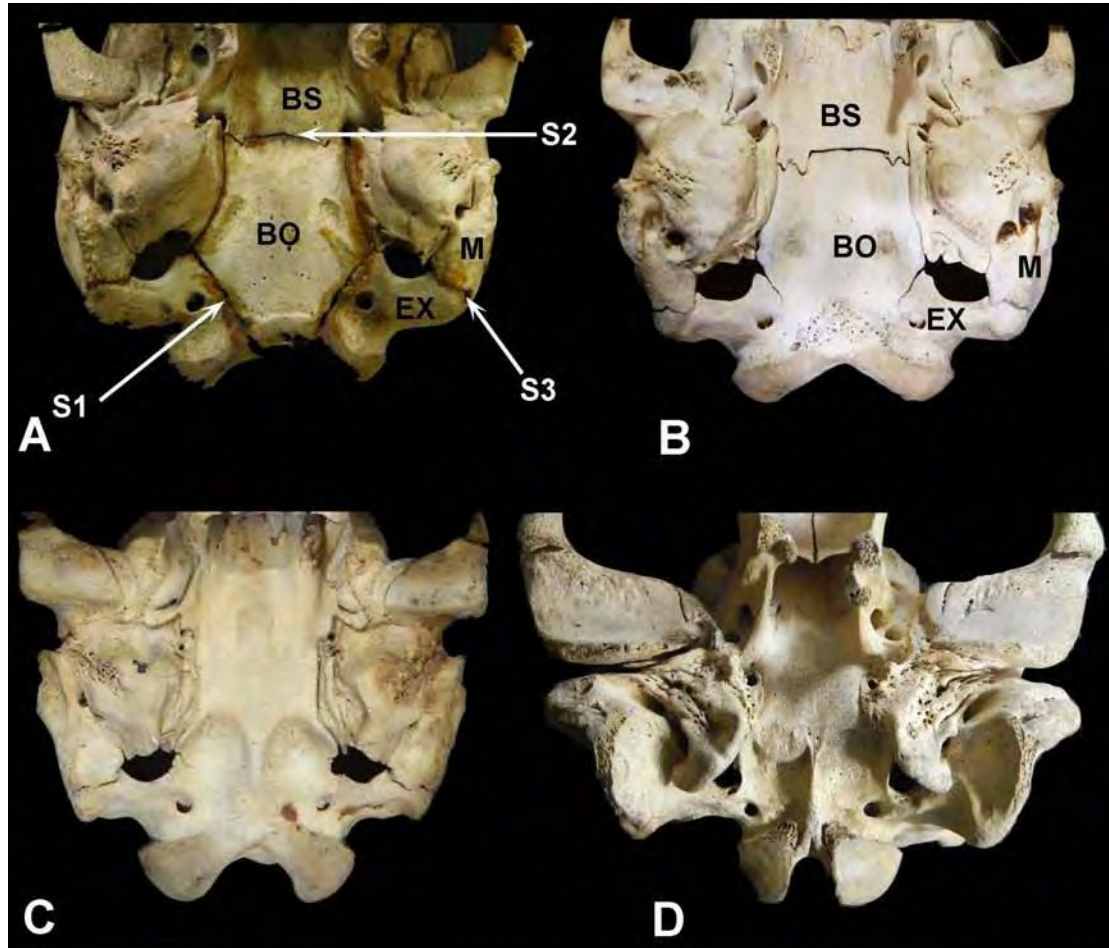


Fig.II.2. Determinación de clases de edades en Otariidae. A- Clase I: con las tres suturas (S1, S2 y S3) abiertas, B- Clase II: con la sutura S1 cerrada, C- Clase III: con la suturas S1 y S2 cerradas y D- Clase IV: con las tres suturas (S1, S2 y S3) cerradas. Abreviaturas; BO: basioccipital, BS: basiesfenoides, EX: exoccipital, M: mastoides, S1: sutura 1, S2: sutura 2.

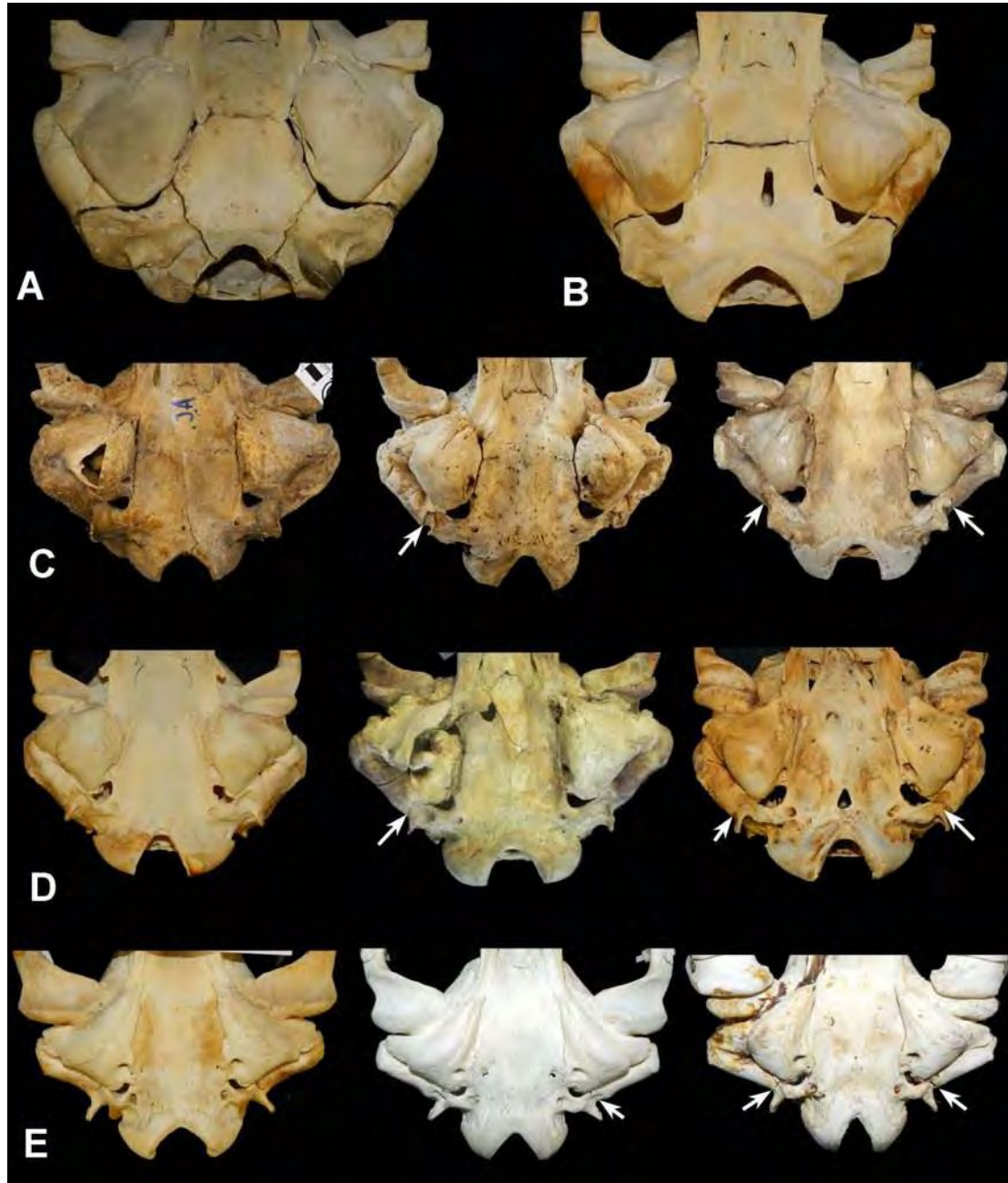


Fig.II.3. Determinación de clases de edades en Phocidae. A- Clase I: con las tres suturas (S1, S2 y S3) abiertas, B- Clase II: con la sutura S1 cerrada, C- Clase III en *Leptonychotes weddellii*, donde se presentan variaciones respecto a la S3, de manera que pueden estar ambas cerradas, una cerrada y una abierta o bien ambas abiertas. D- *Lobodon carcinophagus*, que también presenta variaciones en la S3, presentándose las tres variables antes mencionadas, y E- *Hydrurga leptonyx*, con las mismas variaciones, la flecha indica las suturas abiertas.

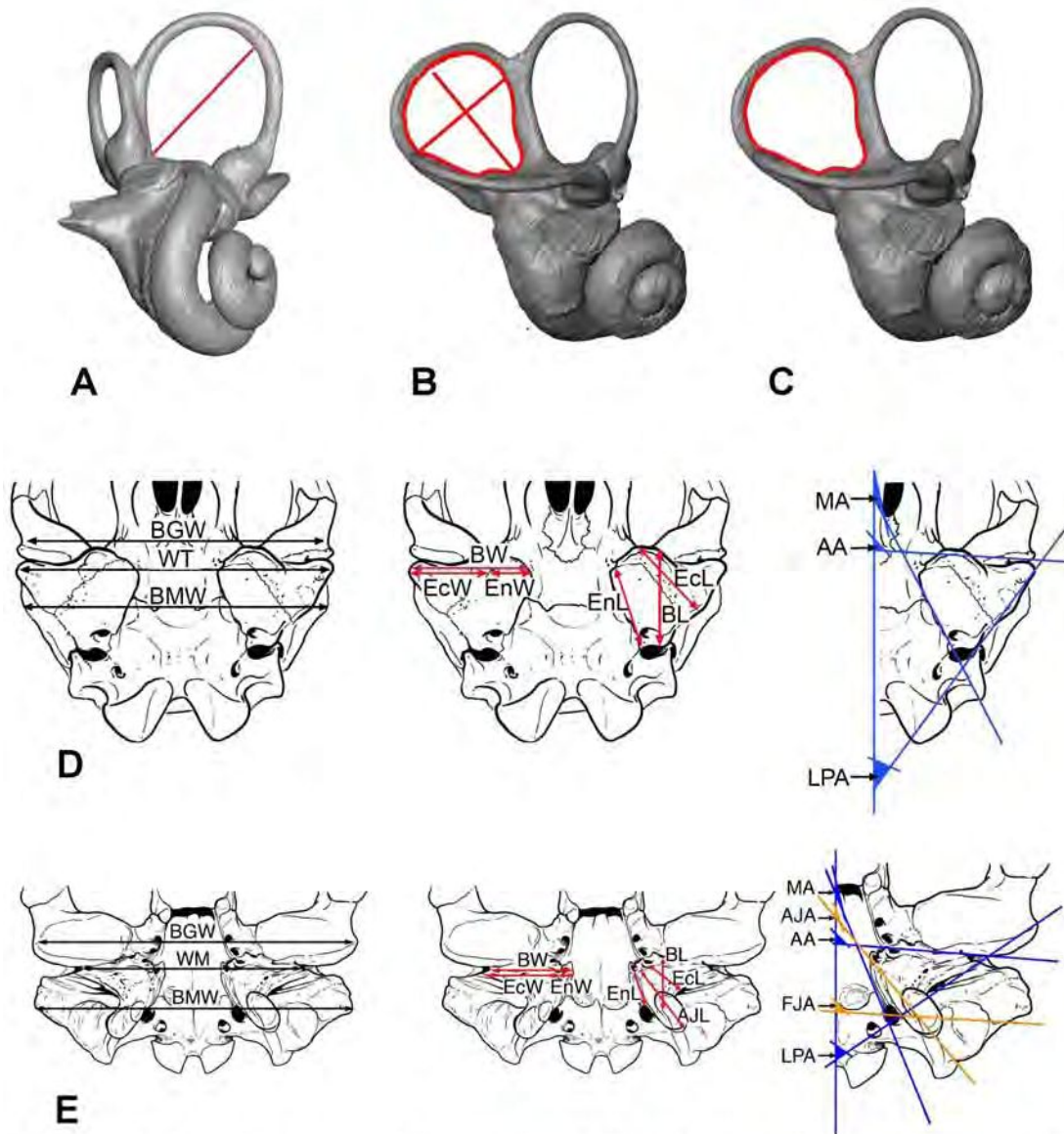


Fig.II.4. Medidas tomadas para análisis cuantitativos. A- Feret: distancia máxima entre dos puntos de una circunferencia. B- AR: relación de aspecto: relación entre el eje mayor y el eje menor de la circunferencia. C- Perímetro. D- medidas lineales y ángulos tomados para Phocidae y E- medidas lineales y ángulos tomados para Otariidae. AA: ángulo de la base anterior, AJA: ángulo de la apófisis jugular, AJL: largo de la apófisis yugular, BL: largo máximo de la bulla, BGW: ancho biglenoideo, BMW: ancho bimastoideo, BW: distancia entre el límite medial del endotimpánico, EcL: largo máximo del ectotimpánico, EcW: ancho del ectotimpánico, EnL: largo máximo del endotimpánico, EnW: ancho de endotimpánico, FJA: ángulo del foramen jugular, HFM: altura del foramen magno, LPA: ángulo de la base posterior, MA: ángulo de la base medial, WBM: distancia entre los extremos laterales de los ectotimpánicos, WFJ: el diámetro máximo de la AJ, WT: ancho entre tubérculos.

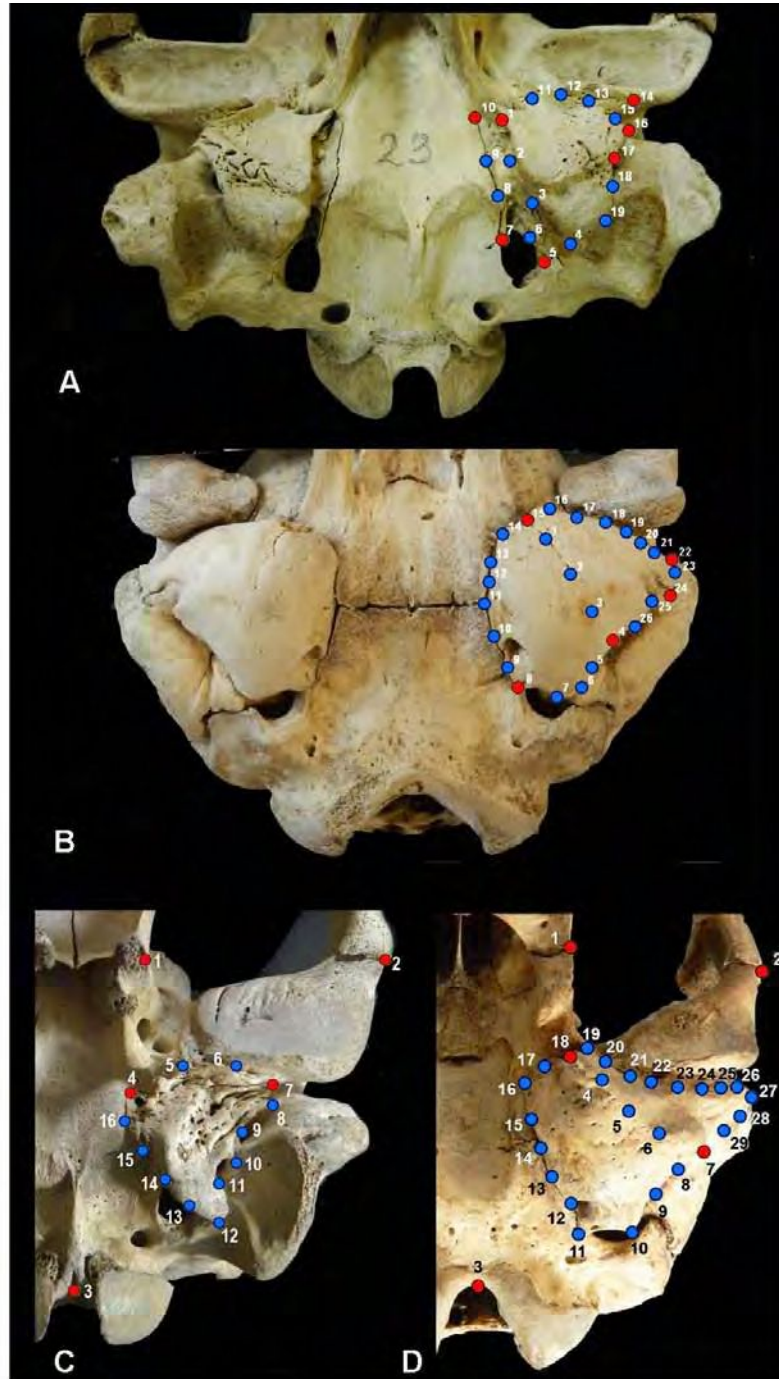
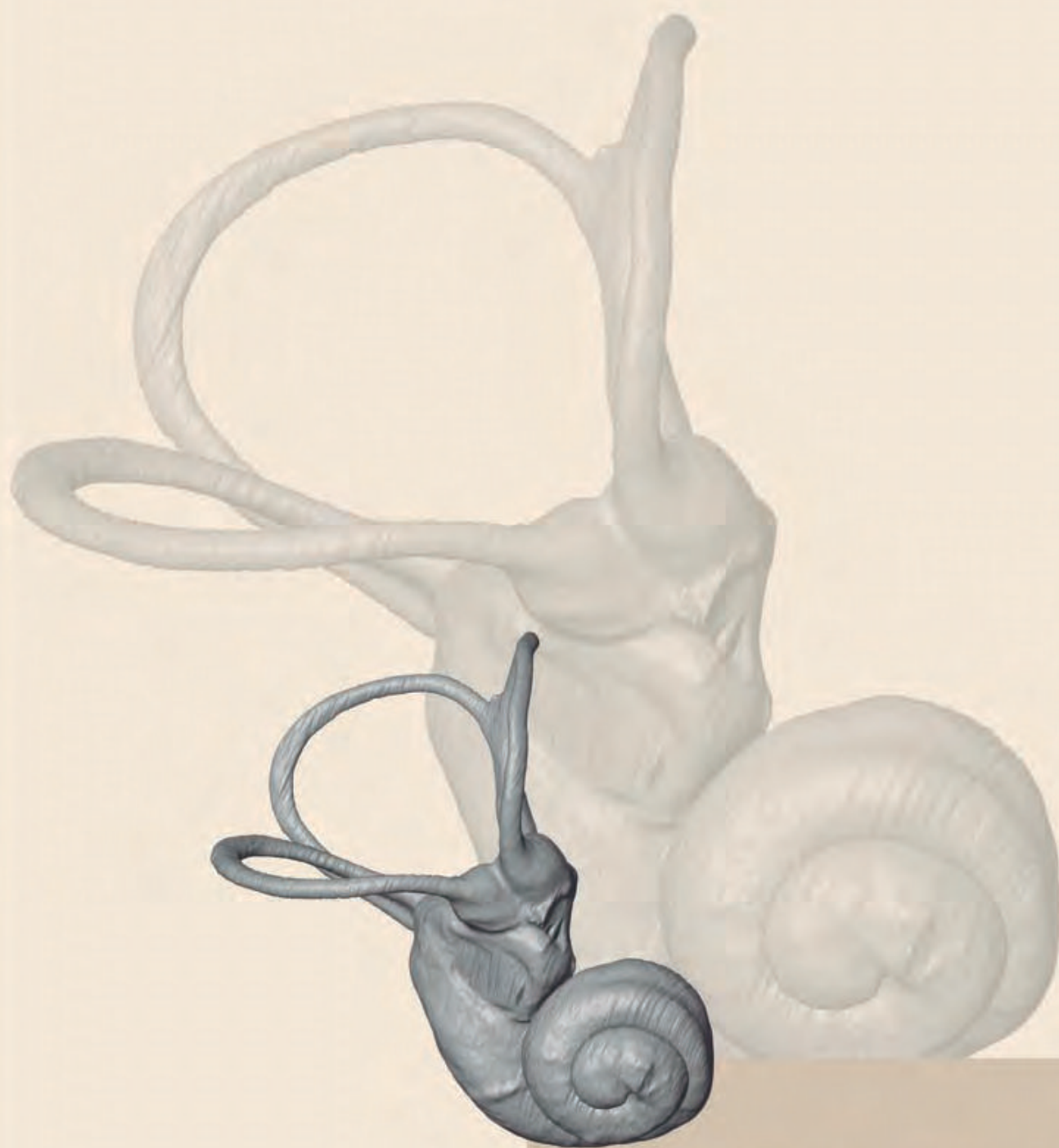


Fig.II.5. Landmarks y semilandmarks tomados para análisis morfométricos para A- Otariidae, B- Phocidae, C- *Otaria byronia* (para el caso en que la especie se trató de manera aislada). D- *Mirounga leonina* (para el caso en que la especie se trató de manera aislada).



Oído Interno

Capítulo III



OÍDO INTERNO

III.1 Antecedentes

El oído interno, ubicado internamente en el hueso petroso, está constituido por el laberinto óseo que aloja al laberinto membranoso, y comprende dos sectores diferentes desde el punto de vista anátomo-funcional: el vestibular asociado al equilibrio y posición del animal en el espacio, y el coclear encargado de la audición (Sauvage *et al.* 2000). La parte vestibular está constituida por una serie de estructuras receptoras (dentro de canales, ampollas y sacos) que generan información acerca de la postura y los movimientos de la cabeza (y del cuerpo cuando afectan la postura de la cabeza), y la envían al sistema nervioso central (SNC). De forma equivalente, la función acústica del oído interno se cumple gracias a las estructuras sensitivas dispuestas a lo largo de la cóclea, que obviamente también envían su información al SNC. Los impulsos vestibulares y cocleares, generados independientemente, se conjugan en el nervio craneano estatoacústico (VIII), que es el que descarga la información en el SNC. Desde hace años, se han llevado a cabo estudios de la morfología del oído interno en distintos grupos de mamíferos (e.g. Hyrtl 1845; Spoor 1995; Macrini *et al.* 2010; Alloing-Seguir *et al.* 2013; Billet *et al.* 2015; y bibliografía allí citada) y se han postulado inferencias preliminares acerca de su valor en interpretaciones ecomorfológicas, asociadas a diferencias anatómicas (e.g. Schmelzle *et al.* 2007; Solnsteva 2010; Jeffery *et al.* 2008; Spoor *et al.* 2002), locomotoras (e.g. Silcox 2009; Malinzak *et al.* 2012; Spoor *et al.* 2003, 2007a), o sistemático-taxonómicas y ontogenéticas (Jeffery y Spoor 2006; Spoor *et al.* 1994, 1995, 1998, 2007b; Sánchez-Villagra y Schmelzle 2007; Solntseva 2009, 2010, 2011; Walker *et al.* 2003, 2004; Silcox *et al.* 2009), e inclusive a cuestiones evolutivas y filogenéticas (Macrini *et al.* 2010; Benoit *et al.* 2014; Fleischer 2013; Spoor *et al.* 2002). Particularmente en los pinnípedos, el oído interno ha sido estudiado en algunas especies del Hemisferio Norte los órganos del sistema vestibular fueron tratados con mayor detalle en su estructura histológica pero solo con algunas interpretaciones ecológicas (Solnsteva 2007).

El petroso se describió en varias especies de mamíferos (ver Wible 2010; Ladavèze *et al.* 2008; Luo 1989; Luo y Eastman 1995; Luo Marsh 1996) y ha sido utilizado como fuente de caracteres en estudios filogenéticos en pinnípedos, ya que provee caracteres que permiten diferenciar a las tres familias (e.g. grado de separación del



meato acústico interno) (Wyss 1987). Sin embargo, hasta el momento no hay descripciones detalladas de las especies australes.

III.2 Material examinado:

Se utilizaron un total de 131 petrosos de pinnípedos (79 de fócidos, 50 de otáridos y 2 de odobénidos) de ejemplares de las siguientes especies: 30 ejemplares de *Mirounga leonina*, 7 de *Hydrurga leptonyx*, 11 de *Leptonychotes weddellii*, 15 de *Lobodon carcinophagus*, y 2 de *Ommatophoca rossii*, 15 de *Otaria byronia*, 18 de *Arctocephalus australis*, 12 de *A. tropicalis*, 5 de *A. gazella* (Hemisferio Sur); a los que se adicionaron ejemplares de especies del Hemisferio Norte: 1 de *Mirounga angustirostris*, 3 de *Cystophora cristata*, y 9 del género *Phoca*, 1 de *Halichoerus gripus*, y 2 de *Odobenus rosmarus*. El análisis del petroso incluyó la observación directa del material óseo, tanto de petrosos completos, como de fragmentos, y se lo estudió a través de TACs, microCTs, y de desgastes seriados, lo cual permitió su descripción tanto externa como interna.

III.3 Descripción anatómica del oído interno

III.3.1 El hueso petroso

III.3.1.1 Petroso en Otariidae

A. Petroso en *Otaria byronia* (Figs.III.1, 2)

La descripción se basa en la caracterización hecha por Wible (2010), y se siguen además las descripciones de McIntyre (1972), Wible (1990). Además, se utiliza la terminología anatómica de la Nomina Anatómica Veterinaria (2012) y la de Gray (1852).

Es posible observar seis caras, de las cuales solo cuatro son libres (debido a que las otras dos presentan una fuerte fusión con otros huesos del cráneo): *Facies cerebellaris partis petrosae* (FC) (dorsal); *Facies ventralis partis petrosae* (FV) (ventral o timpánica); *Facies medialis partis petrosae* (FM) (medial); *Facies lateralis partis petrosae* (FL) (lateral); *Facies occipitalis partis petrosae* (FO) (posterior, o mastoidea); y *Facies rostralis partis petrosae* (FR) (anterior).

En esta especie el eje mayor del petroso presenta una orientación oblicua respecto del plano sagital, ubicado en sentido ántero-medial a póstero-lateral. Está fuertemente fusionado a la parte escamosa y lateral del cráneo, ya desde los primeros estadios



post-natales, con lo cual la observación de su cara ventral y lateral es complicada. Para la descripción, se utilizó un petroso de un estadio fetal pre-natal en el cual aún no se ha fusionado al resto del cráneo, lo que facilitó su observación y posterior comparación con las TACs tomadas a ejemplares de mayor edad.

Anatomía externa:

Facies cerebellaris partis petrosae (dorsal)

La cara dorsal es simple, ya que presenta pocos accidentes:

- *Porus acusticus internus* (PAI) del *meatus acusticus internus* (MAI): es la abertura de dicho meato y por el pasan las ramas de los nervios facial (VII) e intermediario, la rama vestibular y la rama coclear del nervio estatoacústico (VIII), y la arteria del laberinto. Esta abertura, si bien se describe en la cara dorsal, presenta más propiamente una orientación medial, pero al estar por sobre la línea media del petroso se lo describe en esta cara; tanto la parte más externa del meato, como la parte medial, no presentan división alguna; de igual forma, en el fondo del meato, el cual es profundo, tampoco es posible observar una cresta falciforme o transversa (Crt), que lo divide (Gaupp y Semon 1908).
- *Fossa subarcuata* (FS): en esta especie es una leve depresión que está respaldada en su parte dorso-lateral por la eminencia arqueada (Figs.III.1 C,D,E; III.2).
- *Crista partis petrosae* (cresta petrosa) (CP): se encuentra entre el *meatus acusticus internus* y la *Fossa subarcuata*, y está representada por una pequeña elevación que es parte de la comisura suprafacial (CsF) que forma el techo del meato (Fig.III.1 C,D,E).
- Eminencia arqueada (EAR): es la elevación más notoria de la parte dorsal, rodea a la *Fossa subarcuata* en su parte dorso-lateral y es recorrida internamente por el canal semicircular anterior o superior (Figs.III.1.C,D,E; III.2)
- Proceso del *Tegmen tympani* (Ptg): para comprender la complejidad de esta estructura es necesario una breve descripción, ya que su observación es dificultosa. Originalmente, el *tegmen tympani* fue descrito como un elemento que forma el techo de la cavidad timpánica, que se continúa posteriormente con la cresta parótica (Crp) de la parte canalicular; por otro lado, forma la parte medial del receso epitimpánico, y en su conexión con la parte lateral del petroso, forma la comisura suprafacial (CsF) (que forma el piso donde descansan el ganglio geniculado y el ganglio petroso mayor), y el lado timpánico del tegmen se proyecta en las “alas epitimpánicas” (epw) (De Beer 1937; Stark 1967). Sin embargo, otros autores definen al *tegmen tympani* como una



protrusión craneal de la cresta parótica (Gaupp 1900; Voit 1909; Van Kampen 1905). En esta especie, gran parte de las estructuras nombradas se reconocen, inclusive en la parte más anterior se observan dos puntas que podrían ser equivalentes a las alas epitimpánicas (epitimpanic wing) descritas por Wible 2010 (Fig.III.1). Comisura suprafacial (CsF): descrita anteriormente, como parte del *tegmen tympani*, y como su nombre lo indica está por encima del paso del nervio facial (VII), es decir que está formando parte del techo del meato acústico interno (Figs.III.1; III. 2)

- *Fossa cerebellaris posterior* (FCeP) o petro-mastoidea: en la parte más posterior de esta cara, existe una segunda depresión que contacta con el mastoide, está más desarrollada en los adultos y se extiende posteriormente formando un “ala” que denominaremos “ala petro-mastoidea” (APtM) que se suelda completamente al mastoide; a su vez, en su contorno látero-posterior está bordeada por un “surco petro-mastoideo” (SPtM) (Figs.III.1; III. 2).

Facies ventralis partis petrosae (ventral o timpánica)

La cara ventral es un poco más compleja que las otras, y ha sido dividida a su vez en *Pars cochlearis* (PCo) anterior y *Pars canalicularis* (PCa) posterior.

En la *Pars cochlearis*, se observan las siguientes estructuras características:

- *Promontorium* o promontorio (Pr): es de superficie lisa y suave, aloja a la cóclea y tiene una proyección papilar en su margen posterior ó “papila posterior del promontorio” (PpP), anteriormente se aprecian las dos puntas que fueron descritas para la cara dorsal, las “alas epitimpánicas” (epw), y hacia su contorno medial una tercer punta (Fig.III.1).
- *Apertura externa del canaliculo cochleae* o abertura del canal coclear (Acc): es una excavación por debajo de la proyección papilar, por la que pasan ramas del nervio facial (VII); se puede observar en la superficie la primera vuelta de la cóclea (Fig.III.1 B,D)
- *Canaliculo cochleae*, o acueducto o canaliculo coclear (Cc): es un pequeño orificio y corresponde a la abertura del canal óseo que contiene al conducto endolinfático.
- *Sulcus sigmoideus sinus* ó surco sigmoideo (Ssg): es la división entre la *pars canalicularis* y *cochlearis*, este surco recorre ventralmente al petroso en sentido, ántero-lateral a póstero-medial, y sobre él se ubican una serie de forámenes (Fig.III.1 A,B).



- Foramen del *Canalis facialis* o *Aqueducto de Falopio* o foramen facial (Fcf): se origina en meato acústico interno y termina en el Foramen stylomastoideo del petroso (FSM), y da paso a una rama del nervio facial (VII) (Fig.III.1 A).
- *Fenestra vestibuli* o foramen oval o vestibular (Fv): está separada del foramen anterior (Fcf) por la *cresta interfenestralis* (Crl) (Fig.III.1 A).
- *Recessus epitympanicus* (Re): concavidad a continuación de la *fenestra ovalis* (Fov) (Fig.III.1 A).

Por otro lado en la *pars canalicularis* se identifican:

- *Tegmen tympani*: una fina pared del petroso donde se excava el *recessus epitympanicus* (Re) (Fig.III.1 A).
- *Crista parótica* (Crp): que bordea la parte lateral de la parte canalicular (Fig.III.1 A).
- Abertura del foramen estilomastoideo del petroso (FSM): ubicado en su parte más posterior, que da paso a parte del nervio facial (VII) y a la vena estilomastoidea que atraviesan juntos el oído interno (Fig.III.1).
- Existen además una serie de perforaciones que probablemente den paso a ramas del nervio facial (VII), en su entrada por el foramen facial (Fcf).

La cara ventral es de hecho la más compleja y la menos visible en los otáridos, y solamente puede observarse en una reconstrucción a partir de una tomografía.

Facies medialis partis petrosae (medial)

Esta cara limita con el basioccipital (Bocc), está conformada por un reborde, el “*margo medialis*” (Mm), que delimita las caras ventral y dorsal del petroso. En esta vista es posible también identificar con claridad las estructuras que mencionamos anteriormente, tanto para la cara dorsal como para la cara ventral. Particularmente el reborde medial presenta al menos un par de puntas, que se desarrollan más en los ejemplares adultos (Fig.III.2 C,E).

Por otro lado se observa la apertura externa del *Aqueductus vestibuli* (aAqV), que es una depresión en los neonatos y en los adultos es un pequeño foramen ya conformado, pero que se aloja en el fondo de una depresión la “depresión del acueducto” (DAq) (Fig.III.2E).

Es posible observar también desde esta cara el *meatus acusticus internus*, que es ovalado y de orientación ántero-medial, la apertura externa del *canaliculo cochleae* (apertura coclear), un foramen vascular, y la primera parte de *recessus epitympanicus*. En esta cara hay una depresión a la salida de la *apertura del Aqueducto Vestibuli* en neonatos, pero que en adultos se cierra formando una estría que posteriormente



termina en contacto con el mastoides. Dorsalmente, se aprecia la eminencia arqueada.

Facies lateralis partis petrosae (lateral)

Esta cara limita con el escamoso y el mastoides, es sólo visible en los estadios fetales cuando aún no está soldado al resto del cráneo. Sobre esta parte se observan: el foramen facial (nervio VII) en su parte coclear, que es visible también desde otras caras (dorsal, lateral y ventral); el *promontorium*, ventral, con su papila posterior y proceso del tegmen (Ptg); dorsalmente, la cresta petrosa, la *fossa subarcuata*, la eminencia arqueada, y la fosa cerebelaris posterior o petro-mastoidea; posteriormente, su contacto con el mastoides; y anteriormente, su *ápex partis petrosae* (app) o ápice del petroso (Fig.III.1E).

Facies occipitalis partis petrosae (posterior, o mastoidea)

Esta cara solo es visible en estadios prematuros, cuando aún el hueso no se ha soldado, lo que permite observar un área plana, de sección cuadrangular, de superficie porosa, y que no presenta ningún accidente. En los adultos se fusiona completamente al mastoides (Fig.III.1).

Facies rostralis partis petrosae (anterior)

Esta cara limita con el basiesfenoides (Bsf) y se caracteriza por su terminación angulosa, que se denomina *ápex partis petrosae* (app), y puede presentar uno o dos puntas (epitympanic wing), que ya fueron mencionadas en las descripciones anteriores. En su borde lateral presenta una excavación que corresponde a la entrada de las ramas del nervio facial y del proceso del *tegmen tympani* (TgT) (Fig.III. 2).

En síntesis, esta especie se caracteriza por una fosa subarcuata levemente marcada, una eminencia arqueada baja y ancha, un poro acústico de ubicación medial y sin septo.

Arctocephalus australis

Facies cerebelaris partis petrosae (dorsal)

En vista general es más irregular en su contorno y en su superficie que el de *Ot. byronia*; en esta cara se aprecian:

- *Porus acusticus internus* (PAI): abertura de posición más dorsal que en *Ot. byronia* donde era más medial, y tiene un pliegue a nivel de la entrada del poro “pliegue del



poro” o septo incipiente (Pp); y más interiormente presenta una *cresta transversa* (Crt) que nace de la parte ventral del poro; en el fondo del meato es posible observar, por un lado, la placa cribosa (PICr) y por otro, una serie de orificios que están separados, por lo que probablemente sea la cresta transversa o falciforme, en un *foramen acusticum superius* y un *foramen acusticum inferius* (Gaupp 1908).

- *Fossa subarcuata*: es oval y marcadamente más profunda que en *Ot. byronia*, (Fig.III.3 A,B,D).
- *Crista partis petrosae*: es levemente más angulosa que en *Ot. byronia*.
- Eminencia arqueada: está muy bien desarrollada, y bordea por la parte posterior y superior a la *fossa subarcuata*.
- Las puntas anteriores de esta cara son bien marcadas y angulosas.
- Proceso del *tegmen tympani*: es también anguloso en su parte anterior, y angosto.
- *Fosa cerebellaris anterior* (FCeA): es una depresión que no se observó en *Otaria byronia*; está bordeada anteriormente por una cresta que se levanta del borde lateral en su contacto con el escamoso, y medialmente está bordeada por la *crista partis petrosae*, o bien comisura suprafacial (Fig.III.3D).
- La *apertuta del aqueducto vestibular* es muy pequeña.
- *Fosa cerebellaris medialis* (PCeM): está ubicada por detrás de la última punta del borde medial del petroso, y por delante de la cresta del ala petro-mastoidea (CrPt), que tiene un gran desarrollo y es bien angulosa (a diferencia de *Otaria byronia* que no la posee). La parte anterior de esta cresta se contacta con la eminencia arqueada formando un vértice entre ambas, y posteriormente se hace cada vez más baja hasta perderse en la *fosa cerebellaris posterior* (Fig.III.3D).
- *Fosa cerebellaris posterior*, o petro-mastoidea: es más corta que en *Ot. byronia*, y el surco que bordea el ala petro-mastoidea es profundo y de recorrido semicircular. (Fig.III.3D).

Facies ventralis partis petrosae (ventral o timpánica)

Esta parte ha sido observada en las reconstrucciones 3D realizadas a partir de TACs. Se puede apreciar que es una cara cóncava y presenta ambas regiones, coclear y canalicular, bien definidas.

- *Promontorium*: no es tan alargado longitudinalmente como el de *Ot. byronia* y es de contorno cuadrangular, su papila posterior está desarrollada pero en menor medida.



- *Sulcus sigmoideo*: está apenas excavado; la *fenestra vestibuli* (ventana oval) es pequeña.
- *Cresta interfenestralis* (CrI): es levemente más corta que en *Ot. byronia*.

El fondo del MAI y la abertura del *canalículo coclear* son amplios (Fig.III.3F).

Facies medialis partis petrosae (medial)

Esta cara, además del vértice transverso (*margo medialis*), tiene un surco medial (SuM) que le otorga al petroso un aspecto de doble capa; este surco genera un ala inferior o ventral (av), y un ala superior o dorsal (ad). Esta característica lo diferencia claramente de las otras dos especies estudiadas de *Arctocephalus*. En la base del PAI, se evidencia una plataforma “plataforma del poro” (PtP), que se extiende medialmente a modo de repisa y es de forma triangular. Se observa una pequeña apertura que corresponde a la del *aqueducto vestibular*, que se ubica en la *fosa cerebellaris medialis* bajo la cresta del ala petro-mastoidea (CrPt) (Fig.III.3 A,D).

Facies lateralis partis petrosae (lateral)

Presenta una serie de estructuras que la recorren longitudinalmente, un foramen más anterior que es el foramen del nervio facial (VII), y en la parte más posterior, bordeando el ala petro-mastoidea, se encuentra el surco del ala, que ya fue descrito para la cara dorsal (Fig.III.3A).

Facies occipitalis partis petrosae (posterior)

No es posible su descripción debido al grado de suturación que posee con el mastoideo, y en una reconstrucción del hueso sobre una TAC, los límites y forma de esta cara son sumamente difíciles de determinar (Fig.III.3D).

Facies rostralis partis petrosae (anterior)

Presenta, a diferencia de *Ot. byronia*, un aspecto más irregular por la presencia de más puntas y éstas a su vez más angulosas, en algunos ejemplares se observan pequeñas prolongaciones que dan a la superficie anterior un aspecto espinoso (Fig.III.3B).

En síntesis: esta especie se diferencia por la presencia de una fosa subarcuata oval más profunda, una eminencia arqueada baja y ancha, un surco medial, cuatro puntas bien marcadas, la presencia de plataforma en la entrada del PAI, tres fosas



cerebularis (anterior, media y posterior), y una cresta petro-mastoidea bien desarrollada.

Arctocephalus tropicalis

Facies cerebularis partis petrosae (dorsal)

Es muy similar a la descrita para *A. australis*, sobre todo en su contorno, con las mismas puntas, y una superficie semejante. Sin embargo, respecto de *A. australis* vemos que:

- PAI: es de posición más dorsal y también presenta plataforma en su base; el MAI presenta tabicación por una cresta transversa a partir de la mitad y hacia el fondo del meato (Fig.III.4E), donde se aprecia la placa cribosa por un lado, y una serie de orificios por el otro. Esta separación por la cresta transversa genera dos aberturas también, pero una de posición más lateral respecto de la otra. Existen además una serie de forámenes más pequeños en el fondo del MAI (Fig.III.4).
- *Fossa subarcuata*: presenta una morfología más redondeada, no tan oval, (Fig.III.4B).
- Eminencia arqueada: es más isodiamétrica, más elevada y más corta, esta estructura permite diferenciar ambas especies (Fig.III.4B).
- *Fosa cerebularis anterior*: más superficial.
- Cresta del ala petro-mastoidea: es más redondeada (Fig.III.4C)
- *Fosa cerebularis medialis*: también está menos desarrollada (Fig.III.4C,D).
- *Fosa cerebularis posterior*: es pequeña y el ala petro-mastoidea es más corta, pero con el surco del ala semejante (Fig.III.4C).

De esta manera, con la morfología de la parte dorsal del petroso se pueden identificar las especies claramente.

Facies ventralis partis petrosae (ventral o timpánica)

También reconstruida a partir de TACs, es cóncava y no presenta mayores diferencias con la de *A. australis*; sin embargo, el promontorio no es tan globoso, es de contorno levemente romboidal, y su ápice posterior está poco marcado; el *sulcus* está más excavado y se asemeja al de *Ot. byronia*, no es posible observar la ventana oval, el *recessus epitympánico* es más grande, la cresta inter-fenestralis está bien desarrollada (puente inter-fenestralis) y la abertura del *canaliculo coclear* es más pequeña, respecto de *A. australis* (Fig.III.4F).



Facies medialis partis petrosae (medial)

Presenta un reborde muy aplanado (*Margo medialis*) y hasta “filoso”, conformando una lámina, “lámina medial del petroso” (Lme), a diferencia de *A. australis*, que en lugar de lámina medial presenta un surco medial. El PAI tiene su abertura con orientación dorsal en los juveniles, o bien lateral en los adultos (a diferencia de *A. australis*, donde siempre la orientación es dorsal). Puede presentar o no plataforma en la base del poro acústico interno (PtP) (Fig.III.4B).

Facies lateralis partis petrosae (lateral)

Presenta un surco que la rodea de manera similar a lo que sucede en *A. australis*, está levemente excavado en su parte más anterior y es más profundo en su parte posterior, y bordea en parte al ala petro-mastoidea.

Facies occipitalis partis petrosae (posterior)

Presenta la misma conformación que se describió en *A. australis*.

Facies rostralis partis petrosae (anterior)

Posee un *ápex petrosae* suave y menos espinas e irregularidades que en *A. australis*. Si bien puede tener puntas, ellas son más romas (Fig.III.4).

Arctocephalus gazella

Facies cerebellaris partis petrosae (dorsal)

Sigue el patrón general que parece propio del género, pero:

- Presenta las puntas anteriores, mientras que las mediales están ausentes.
- PAI: es de orientación bien medial, como sucede en *Ot. byronia* y de contorno oval, parte del poro acústico se divide incompletamente desde su base, en el fondo del MAI se ven tabicaciones que dejan por un lado la placa cribosa y por el otro una serie de orificios principales, de la misma manera que en *A. tropicalis* (Fig.III.5).
- *Fossa subarcuata*: es de forma similar a la de *A. australis*, pero no se involucra tanto dentro del petroso y por lo tanto no forma una bolsa en su interior (Fig.III.5C, D, E).
- Eminencia arqueada: también es similar a la de *A. australis*, pero de pared más gruesa, y de contorno más cuadrangular (Fig.III.5C, D, E).
- *Fosas cerebellaris anterior y medialis*: están poco desarrolladas, respecto a las otras dos especies descritas del mismo género (Fig.III.5A, B).



- Cresta del ala petro-mastoidea: está tan desarrollada como en las otras dos especies de *Arctocephalus* estudiadas, pero en este caso es levemente más baja y más roma (Fig.III.5B).
- *Fosa cerebellaris posterior*, o petro-mastoidea: es de buen desarrollo. (Fig.III.5A)
- El petroso en su totalidad es más bajo y curvado, casi montándose sobre el mastoidees y sobre el techo de la bulla.

Facies ventralis partis petrosae (ventral o timpánica)

También es cóncava, y las características básicas de las otras especies de *Arctocephalus* estudiadas se mantienen, aunque su forma general es más parecida a la de *Ot. byronia* (Fig.III.5F).

- *Promontorium*: es redondeado, presenta papila posterior.
- *Sulcus sigmoideo*: está bien desarrollado, como en el caso de *Ot. byronia*.
- La *Fenestra vestibuli*, la abertura coclear, también es similar a la de *Ot. byronia* y diferente a la de *A. australis* y *A. tropicalis*.

Facies medialis partis petrosae (medial)

El margo, o reborde medial, no presenta surco, ni se extiende en una lámina lateral, solamente es un reborde como el descrito para *Ot. byronia*; la base del poro acústico (PAI) sobresale en un pico, y su orientación es intermedia, ya que no es tan dorsal como en *A. australis*, ni tan lateral como en *Ot. byronia* (Fig.III.5C).

Facies lateralis partis petrosae (lateral)

Es muy difícil su observación completa, por la íntima relación que tiene con el tentorio (Te), que la deja poco visible; sin embargo sí se aprecia el surco lateral, que se continua con el surco que bordea al ala petro-mastoidea. La parte más anterior del surco está en íntimo contacto con el tentorio, relación que no se observó en las otras especies (Fig.III.5 A, B)

Facies occipitalis partis petrosae (posterior)

Con la misma configuración que las especies mencionadas anteriormente.

Facies rostralis partis petrosae (anterior)

Presenta un borde redondeado, más suavizado que en *A. tropicalis* y *A. australis*, y por tanto más similar al de *Ot. byronia*. Con pocas puntas y no tan angulosas (Fig.III.5A., B).



III.3.1.2 Petroso en Phocidae

En este grupo el petroso también adquiere una posición general oblicua respecto al plano sagital del cráneo, orientado de forma ventro-ántero-medial a dorso-pósterolateral, y son identificables las seis caras que se describieron para Otariidae.

Mirounga leonina

Facies cerebellaris partis petrosae (dorsal)

Dada la oblicuidad tomada por el petroso en el plano dorso-ventral, la cara dorsal adquiere una leve curvatura haciéndose cóncava, a diferencia de los otáridos en los que era convexa; es posible observar una serie de niveles o escalones en los que se ubican las diferentes estructuras:

- *Promontorium*: es dorsalmente globoso con un único ápice anterior en su contorno, es de superficie suave y lisa, con leves ondulaciones longitudinales. Esta estructura se ubica en un primer nivel (el más ventral) (Fig.III.6 A, B, C).
- PAI: es de posición bien dorsal y de sección circular, con una depresión curva que lo precede en la entrada “depresión curva” (Dcp), que es también de posición dorsal. Una parte del MAI está oculta por debajo del promontorio y su fondo no es tan profundo como en las especies de otáridos descritas, y se presentan dos orificios, uno que abre a nivel vestibular a través de una placa cribosa, y el otro que abre a nivel de la cóclea. Probablemente esta estructura, entre los dos orificios se corresponda con la cresta falciforme, que divide la entrada de los nervios vestibular y coclear dentro del petroso. Esta estructura se ubica en el primer nivel junto con el promontorio. El hecho de que en esta especie, el PAI presenta una posición aún más dorsal que en los otáridos (e incluso más lateral que en las especies de dicha familia), arrastró consigo en cierta forma, a la comisura suprafacial hacia el lado lateral del petroso, reduciéndola de manera que no es posible observarla (Fig.III.6B).
- *Fossa subarcuata* o “búrsula” (BR): está profundamente excavada en el petroso, adquiriendo la forma de una bolsa, que consta de una entrada, o cuello estrecho (CuB), y un cuerpo globoso (CpoB), que se aprecian en las TACs (ver laberinto óseo, III.3.2.2). Si bien debe ser homóloga de la *fossa subarcuata* de los otáridos, debido a su forma, proporciones y dimensiones, se propone denominarla “búrsula” en adelante. Esta estructura se ubica en un nivel más dorsal al promontorio (Fig.III.6 A, B).



- Eminencia arqueada: está poco desarrollada respecto a los otros fócidos y a la búrsula en sí; la eminencia arqueada se encuentra en un nivel más dorsal respecto de la búrsula y del promontorio (Fig.III.6 A, C)
- *Fosa cerebellaris posterior*, o petro-mastoidea: (FCeP) es corta en comparación a la longitud del petroso y en comparación con los otáridos; está bien fusionada al mastoide ya desde los estadios más tempranos que hemos estudiado. Respecto de las demás estructuras, es de posición más ventral que la eminencia arqueada, que es la parte más elevada (o superior) de la cara dorsal del petroso (Fig.III.6D).

Facies ventralis partis petrosae (ventral o timpánica)

Limita con el techo de la cavidad timpánica, y se identifican claramente:

- *Promontorium*: globoso y con papila posterior.
- *Abertura del canal coclear*: es amplia y curvada, con una gran concavidad que la precede.
- *Fenestra vestibuli*: (Fv), es de gran tamaño respecto a cualquiera de las otras especies de pinnípedos estudiadas.
- *Foramen styломastoideum* (FSM): que probablemente también sea atravesado por el nervio facial (VII).
- *Recessus epitympánico*: se observa al lado de la *fenestra vestibuli*, y entre ambos se aprecia un posible pequeño proceso del *tegmen tympani*, debido a que también está reducido, por el mismo motivo que está reducida la comisura suprafacial, por la orientación misma del PAI, más dorsal. Se ha descrito esta sección del petroso en estadios tempranos para especies de fócidos como *M. leonina* y *Le. weddellii*, donde se lo observó débilmente desarrollado (Kummer y NeiB 1957; Fawcett 1918).
- Tres ápices lo bordean por el margen posterior, uno bien medial (entre la cara medial propiamente dicha y la abertura del canal coclear), uno central (entre la abertura coclear y la ventana oval), y un tercero, lateral (entre la ventana oval y la cara lateral) (Fig.III.6 E).

Facies medialis partis petrosae (medial)

Esta cara limita con el basioccipital, en este caso la cara medial es diferente a la de los otáridos, debido a que el PAI presenta una posición completamente dorsal, en vez de ser dorso-medial. Hay una serie de forámenes de los cuales uno, que es de posición



anterior, sea probablemente neuro-vascular, y atraviesa el petroso de lado a lado sin vincularse a ninguna estructura del laberinto interno, posteriormente a éste, existe otro foramen que corresponde a la apertura del *aqueducto vestibular* (Fig.III.6 C, D).

La cara medial en términos generales es convexa y de superficie irregular, dejando al acueducto vestibular en un plano posterior y medial.

Facies lateralis partis petrosae (lateral)

Esta cara es aledaña al escamoso, pero sin fusionarse a él en los estadios más juveniles, aunque sí al mastoides en su parte posterior. No ha sido observado el petroso aislado debido a esa fusión temprana. En esta cara, sobre el petroso se observa claramente la entrada del foramen del nervio facial (VII) (Fig.III.6 C).

Facies occipitalis partis petrosae (posterior)

En su parte más lateral limita con el mastoides, al cual está totalmente fusionado, mientras que medialmente está libre dejando visible una marcada concavidad posterior, “concavidad posterior del petroso” (CpP), la cual limita con parte del basioccipital (Fig.III.6 A, D, F).

Facies rostralis partis petrosae (anterior)

Limita con el basiesfenoides, está conformada por un solo *ápex partis petrosae*, o ápice del *promontorium*, el cual puede ser anguloso o redondeado (Fig.III.6 A, B, C).

Leptonychotes weddellii

Facies cerebellaris partis petrosae (dorsal)

De la misma manera que ocurre en *M. leonina*, el petroso presenta estructuras en diferentes niveles lo que le otorga una conformación escalonada.

- Posee una parte anterior (correspondiente a la parte dorsal del *promontorium*) que es baja, debido a que la cóclea se hace más ventral en comparación con la de *M. leonina*. Anteriormente, no posee puntas y la superficie es suave y lisa, pero con la presencia de surcos profundos que penetran en el PAI; la superficie



en general es levemente cóncava. Esta parte descripta es la más ventral de la cara en general (Fig.III.7).

- PAI: es de ubicación dorso-lateral y no está solapado dorsalmente por el promontorio (como ocurría en *M. leonina*); el fondo del MAI tiene dos aberturas, las que presentan sendas placas cribosas, probablemente esta separación entre ambas aberturas se corresponda también como ocurría en *M. leonina*, con la cresta transversa o falciforme. A diferencia de lo que ocurre en *M. leonina*, el MAI está ubicado en una posición más dorsal respecto del promontorio. En cuanto a la comisura suprafacial, también está ausente, en esta cara debido a la ubicación tan dorsal de poro acústico (Fig.III.7 A, C, D).
- Abertura o cuello de la búrsula: es ovalada y más pequeña que en *M. leonina*, y posee algunos surcos u ornamentaciones laterales; es de posición dorsal y posterior al MAI (Fig.III.7 A, F).
- Eminencia arqueada: está muy desarrollada, y bien marcada, en un nivel más dorsal que la abertura de la búrsula (Fig.III.7 A, B, D, F).
- Ala petro-mastoidea: es de desarrollo moderado, con un surco medial que la recorre hasta su parte más posterior, y puede estar en el mismo plano que la eminencia arqueada, o en un plano inferior a ella (Fig.III.7D).
- Alero: es una estructura en forma de repisa, ubicado en una posición más lateral, que probablemente corresponda al proceso del *tegmen tympani*, o bien a la comisura suprafacial es de forma rectangular, y por debajo de él se encuentra el foramen del nervio facial (VII), que es más dorsal que en la especie anterior, en la que era lateral (Fig.III.7 C).
- Las ornamentaciones y plegamientos que puedan presentar estos petrosos se van adquiriendo en el transcurso del desarrollo, y aunque los cambios entre juveniles y adultos son pocos, en los más jóvenes es posible apreciar que la estructura en general es más simple respecto al escalonamiento que se observa en los ejemplares adultos (Fig.III.7 A, F).

Facies ventralis partis petrosae (ventral o timpánica)

También limita con el techo de la bulla timpánica y es aquí donde se aprecia la parte más voluminosa del promontorio; la abertura coclear es amplia y la *fenestra vestibuli* está menos desarrollada que en *M. leonina*; no se evidencian claramente los tres ápices ventrales descriptos para dicha especie.



Facies medialis partis petrosae (medial)

Limita con el basioccipital, es una cara angulosa, y el foramen anterior neuro-vascular nombrado en *M. leonina* está sumido en una depresión en forma de embudo y es de ubicación más posterior respecto a dicha especie. Un segundo foramen, de posición más posterior al foramen neuro-vascular, corresponde (al igual que en *M. leonina*) al *aqueducto vestibular* y está ubicado además en una posición más dorsal (Fig.III.7 B, E).

Facies lateralis partis petrosae (lateral)

Está firmemente unida al escamoso y al mastoides, y no presenta accidentes relevantes, en tanto el foramen del nervio facial (VII), que en *M. leonina* se ubica sobre esta cara, en esta especie se hace más dorsal y desemboca debajo del alero pasando a formar parte de la cara dorsal, como describimos anteriormente.

Facies occipitalis partis petrosae (posterior)

Presenta la misma constitución que en *M. leonina*.

Facies rostralis partis petrosae (anterior)

Limita con el basiesfenoides, es redondeada, y ventralmente posee una espina anterior (Fig.III.7 D, E, F).

Lobodon carcinophagus

El petroso tiene una posición similar al de las especies anteriores, pero su eje antero-posterior es levemente más paralelo al plano sagital del cráneo.

Facies cerebellaris partis petrosae (dorsal)

En esta especie existe una serie de niveles en cada uno de los cuales se encuentra una estructura diferente, al igual que lo que ocurre tanto en *M. leonina*, como en *Le. weddellii* y presenta una concavidad más marcada.

- *Promontorium*: es plano, puede tener una punta suave o no tenerla, y es de contorno circular; como ocurre en *Le. weddellii* es el nivel más ventral de la cara dorsal (Fig.III.8 C).
- PAI: es de posición dorsal y doble (al igual que en *Le. weddellii*), con placas cribosas en el fondo. También es dorsal al promontorio. No existe sobre esta cara la comisura suprafacial (Fig.III.8 B, D, E, F).



- Abertura o cuello de la búrula: puede ser tanto de sección circular como ovalada, también es dorsal y posterior al PAI (Fig.III.8 B, E).
- Eminencia arqueada: es la más desarrollada entre todas las especies analizadas; tal es así que además genera una prominencia a modo de tubérculo, el tubérculo de la eminencia (Tub), y que está recorrido por un profundo surco que lo atraviesa en sentido longitudinal que será el “surco de la eminencia” (Se) (Fig.III.8 B, C).
- Ala petro-mastoidea: se desarrolla en una posición más dorsal aún que el tubérculo de la eminencia (Fig.III.8 C).
- Alero: de la misma forma que ocurre en *Le. weddelli*, también se forma el alero dorsal que solapa al foramen del nervio facial (VII), (probablemente corresponda a la comisura suprafacial ubicada en la cara dorsal como ya fue mencionado en *Le. weddellii*) y además hace de techo a una parte del MAI (Fig.III.8 B, C, E, F).
- También, ocurre como en *Le. weddelli*, los ejemplares más jóvenes no presentan tanta complejidad en las estructuras descriptas.

***Facies ventralis partis petrosae* (ventral o timpánica)**

Se aprecia una abertura, la del canal coclear, que es amplia, aún más que en las demás especies descriptas, un promontorio ventral voluminoso y sin los tres ápices descriptos para *M. leonina*, solo se identifica el ápice posterior; el área más ventral del petroso está muy separada del resto del hueso y la ventana oval es de tamaño moderado a grande.

***Facies medialis partis petrosae* (medial)**

Se pueden ver tanto el foramen neuro-vascular, como el acueducto del vestíbulo, pero ambos están poco desarrollados en comparación con las especies anteriores, inclusive el primero puede estar ausente.

- Esta cara puede presentar un surco medial, que la recorre desde la parte media hacia la parte posterior (Fig.III.8 C).

***Facies lateralis partis petrosae* (lateral)**

En los adultos no se puede observar ninguna estructura llamativa, pero sí en un ejemplar neonato (en el que aún el petroso no estaba fusionado al resto del cráneo), que presenta una lámina lateral, la cual en estadíos más avanzados se apoyará sobre es escamoso.



Facies occipitalis partis petrosae (posterior)

Es idéntica a la de las especies anteriormente descritas.

Facies rostralis partis petrosae (anterior)

- Es angulosa, y deprimida, más aún que en las especies anteriormente descritas (Fig.III.8 B).

Hydrurga leptonyx

Facies cerebellaris partis petrosae (dorsal)

Presenta la misma disposición escalonada que en *Le. weddellii* y *Lo. carcinophagus*, y la forma general de *Le. weddellii*.

- La primera parte del petroso es aplanada y muy similar en superficie y contorno a la de *Le. weddellii*, pero con leves ondulaciones.
- PAI: está bien dorsal y se encuentra en el mismo plano que el *promontorium*, es un foramen de gran tamaño y septado al igual que en las otras especies y no presenta tampoco comisura suprafacial (Fig.III.9 A).
- Abertura, o cuello, de la búrsula: está ubicada en un nivel más dorsal que las otras estructuras y es ovalada, con una posición más anterior, una característica llamativa de esta estructura es que en los adultos está prácticamente cerrada, formando una arruga de la búrsula (ArBu). (Fig.III.9 A)
- Eminencia arqueada: presenta un desarrollo considerable, similar al de *Le. weddellii* (Fig.III.9).
- *Fosa cerebellaris posterior*, o petro-mastoidea: es larga y se hace más dorsal conforme va avanzando hacia la parte posterior; en el límite entre la eminencia arqueada y el ala petro-mastoidea existe un vértice bien definido que marca el final de una (eminencia arqueada) y el comienzo de la otra (ala petro-mastoidea) (Fig.III.9).
- Además, en esta cara presenta el alero del foramen del nervio facial (VII) (Fig.III.9 A).

***Facies ventralis partis petrosae (ventral o timpánica)***

No posee diferencias respecto de *Le. weddelli* o *Lo. carcinophagus*, el promontorio ventral, la abertura coclear grande, y la ventana oval un poco más pequeña que la de *Lo. carcinophagus*.

Facies medialis partis petrosae (medial)

Presenta la misma conformación que *Le. weddellii*, con el foramen neuro-vascular en una zona más anterior y ubicado en una depresión, y el acueducto del vestíbulo en una posición más posterior y dorsal (Fig.III.9 B).

Facies lateralis partis petrosae (lateral)

No tiene estructuras destacables, solo el pasaje del conducto que lleva el nervio facial (VII).

Facies occipitalis partis petrosae (posterior)

Presenta siempre la misma conformación que los anteriormente descritos (Fig.III.9).

Facies rostralis partis petrosae (anterior)

Es redondeada, baja, y no se destacan ni puntas, ni apófisis (Fig.III.9 A).

Ommatophoca rossii***Facies cerebellaris partis petrosae (dorsal)***

Es diferente al resto de las especies, sin embargo presenta el típico escalonamiento de estructuras, pero en general es más compacto.

- *Promontorium*: es plano y anguloso en esta cara.
- PAI: es dorsal, pequeño y bien profundo, ubicado en un nivel más ventral respecto del promontorio, está sumido en una depresión como ocurría en *M. leonina* y es doble como en el resto de las especies descritas. Presenta un surco que sale del MAI y llega hasta la cara medial. Tampoco presenta comisura suprafacial (Fig.III.10).
- Abertura de la búrsula: es de sección circular y más dorsal que el promontorio, similar a la de *M. leonina*.
- Existe una segunda protuberancia además del promontorio, que seguramente se corresponda con la *crista petrosa*, e inmediatamente adyacente a ésta, se encuentra la abertura de la búrsula (Fig.III.10).



- Eminencia arqueada: es de desarrollo similar a la de *M. leonina*, o aún más baja (Fig.III.10 A, C).
- Fosa cerebelaris posterior, o petro-mastoidea: está levemente desarrollada y en una posición dorsal a la eminencia arqueada (Fig.III.10 D).

Facies ventralis partis petrosae (ventral o timpánica)

Tiene las mismas características de *Le. weddellii*, *H. leptonyx* y *Lo. carcinophagus* con respecto a la ausencia de las tres puntas y la ventana oval es moderada; por otro lado la abertura coclear es muy amplia.

Facies medialis partis petrosae (medial)

La *abertura del aqueducto del vestíbulo* es el único foramen que se aprecia en la reconstrucción de la TAC, está ubicado en una depresión, y no tiene ningún ápice medial (Fig.III.10 C, D).

Facies lateralis partis petrosae (lateral)

No tiene estructuras destacables, más que el pasaje del conducto que lleva el nervio facial (VII).

Facies occipitalis partis petrosae (posterior)

Presenta la misma conformación que en las otras especies descritas.

Facies rostralis partis petrosae (anterior)

Es muy particular, está representada por una afilada espina en forma de pico, la espina rostral (EsR), que la distingue del resto de los fócidos. Un poco más posteriormente, el petroso se hace voluminoso abruptamente (Fig.III.10).

III.3.2 El laberinto óseo (*Labyrinthus osseus*)

III.3.2.1 Laberinto óseo en Otariidae

Otaria byronia

Presenta también una orientación en dirección ventro-antero-medial a dorso-postero-lateral acorde con la del petroso, y son identificables claramente la mayoría de las estructuras donde se aloja el laberinto membranoso.

Cochlea

La cóclea (Co), tiene dos vueltas y media, con una base ancha, un canal coclear con su primera vuelta separada de las restantes, y una cúpula redondeada; es de



ubicación antero-ventral con respecto al resto del laberinto (vestíbulo y canales), y se ubica dentro del promontorio del petroso. La cóclea está levemente dirigida hacia su parte lateral (Figs.III.11 A; 12 A).

Vestibulum

Es una estructura alargada y se identifican seis caras:

Cara lateral: es convexa, pero presenta una concavidad justo donde se encuentra la *fenestra vestibuli* (Fv) (donde apoya la platina o base del estribo) y también el orificio anterior con la *ampulla ossea lateral* (Aol) (Figs.III.11 A; 12 A).

Cara superior o dorsal: contiene el orificio de la *ampulla osseae anterior* (Aoa) del *canalis semicircularis anterior* (CSA) y el orificio de la *crus osseum commune* (Coc), o pilar óseo común entre los *canalis semicircularis anterior* (CSA) y *posterior* (CSP) (Figs.III.11 A; 12 A).

Cara posterior: aloja al orificio de la *ampulla osseae posterior* (Aop) del *canalis semicircularis posterior* (CSP) (Figs.III.11 A; 12 A).

Cara medial: es convexa, y es el lugar donde se identifica el meato auditivo interno (MAI), que da paso a las ramas vestibular y coclear del nervio estatoacústico (VIII) (Figs.III.11 A; 12 A).

Cara anterior: donde contacta con la cóclea (Figs.III.11 A; 12 A).

Cara inferior: con la ventana redonda. La primera vuelta de la cóclea presenta una leve curvatura en su contacto con el vestíbulo (Figs.III.11 A; 12 A).

Canalis semicircularis ossei

Los canales semicirculares son de fino calibre, midiendo entre de 0,2 a 0,5 mm de diámetro. Se asientan posterior y dorsalmente al vestíbulo.

Los tres canales entre sí adquieren la típica angularidad en los tres planos funcionales del espacio, el *canalis semicircularis horizontalis* (CSH), está levemente curvado en su recorrido; los tres presentan prácticamente el mismo perímetro, pero el *canalis semicircularis anterior* es levemente mayor (Figs.III.11 A; 12 A).

La *crus osseum commune* (Coc): o pilar óseo común entre los *canalis semicircularis anterior* (CSA) y *posterior* (CSP), es larga y delgada. Las *ampullae osseae* son leves dilataciones (Figs.III.11 A; 12 A).



Arctocephalus australis

Cochlea

La cóclea (Co), tiene dos vueltas y media, con una base ancha, y una cúpula redondeada, es de ubicación antero-ventral con respecto al resto del laberinto (vestíbulo y canales). En esta especie también está levemente dirigida lateralmente, pero es un poco más baja (Figs.III.11 B; 12 B).

Vestíbulo

Es una estructura alargada y un poco más pequeña proporcionalmente que el de *Otaria byronia*, pero muy semejante; y se identifican seis caras:

Cara lateral: es también convexa, y presenta una concavidad justo donde se encuentra la *fenestra vestibuli* (Fv) y el orificio anterior de la *ampulla ossea lateral* (Aol) (Figs.III.11 B; 12 B).

Cara superior o dorsal: contiene el orificio de la *ampulla osseae anterior* (Aoa), del *canalis semicircularis anterior* (CSA) y el orificio de la *crus osseum commune* (Coc), o pilar óseo común entre los *canalis semicircularis anterior* (CSA) y *posterior* (CSP) (Figs.III.11 B; 12 B).

Cara posterior: aloja el orificio de la *ampulla osseae posterior* (Aop) del *canalis semicircularis posterior* (CSP) (Figs.III.11 B; 12 B).

Cara medial: es convexa, y da lugar a la entrada del meato auditivo interno (MAI) (Figs.III.11 B; 12 B).

Cara anterior: contacta con la cóclea (Figs.III.11 B; 12 B).

Cara inferior: con la presencia de la ventana redonda, la primera vuelta de la cóclea presenta una curva más sinuosa en su contacto con el vestíbulo, que como lo hace en *Otaria byronia* (Figs.III.11 B; 12 B).

Canalis semicircularis ossei

Los canales semicirculares presentan la misma disposición que en las demás especies, son de fino calibre, pero levemente más gruesos que los de *Otaria byronia*.

En *A. australis*, el *canalis semicircularis anterior* (CSA) es el que presenta una leve curvatura en el plano de su recorrido, los tres canales presentan prácticamente el mismo perímetro, pero el *canalis semicircularis horizontalis* es el más grande. La forma general de los canales es más circular que la de *O. byronia*, donde son más ovalados (Figs.III.11 B; 12 B).



La *crus commune* del *canalis semicircularis anterior* y *posterior* es corta y gruesa en comparación a la de *Otaria byronia* (Figs.III.11 B; 12 B).

Las *ampullas* son más globosas que las observadas en *Otaria byronia* (Figs.III.11 B; 12 B).

Arctocephalus tropicalis

Cochlea

La cóclea (Co) tiene dos vueltas y media, con una base ancha, y una cúpula redondeada; es de ubicación antero-ventral, con respecto al resto del laberinto (vestíbulo y canales). En esta especie también está levemente dirigida lateralmente, aunque en este caso es un poco más alta que la de *A. australis*.

Vestíbulum

Es una estructura alargada, y un poco más pequeña y gruesa que la de *Otaria byronia*. y más corto aún que el de *A. australis*; se identifican seis caras:

Cara lateral: es convexa, y también presenta la concavidad donde se encuentra la *fenestra vestibuli* (Fv) y el orificio de la *ampulla ossea lateral* (Aol) (Figs.III.11 C; 12 C).

Cara superior o dorsal: contiene el orificio de la *ampulla osseae anterior* (Aoa), del *canalis semicircularis anterior* (CSA) y el orificio de la *crus osseum commune* (Coc) (Figs.III.11 C; 12 C).

Cara posterior: aloja al orificio de la *ampulla osseae posterior* (Aop) del *canalis semicircularis posterior* (CSP) (Figs.III.11 C; 12 C).

Cara medial: convexa, y da lugar a la entrada del meato auditivo interno (MAI) (Figs.III.11 C; 12 C).

Cara anterior: contacta con la cóclea (Figs.III.11 C; 12 C).

Cara inferior: con la ventana redonda; la primera vuelta de la cóclea presenta también una curva más sinuosa en su contacto con el vestíbulo, que como lo hace en *Otaria byronia* (Figs.III.11 C; 12 C).

Canalis semicircularis ossei

Están ubicados posteriores y dorsales al vestíbulo, de la misma manera que en las especies anteriores; son de muy delgado calibre, entre 0,2 y 0,5 mm de diámetro,



aunque son levemente más gruesos que los de *Otaria byronia* y que los de *A. australis* (Figs.III.11 C; 12 C).

Los tres canales de esta especie tienen igual recorrido, sin torcerse marcadamente en su plano, a diferencia de las especies anteriores, en las cuales el *canalis semicircularis anterior* (CSA) se curvaba lateralmente en *A. australis* y en *Otaria byronia*. Los perímetros de los tres canales son prácticamente los mismos, aunque el *canalis semicircularis horizontalis* es levemente mayor, y la forma del recorrido es más circular en comparación con los de *Otaria byronia*, que son más ovalados (Figs.III.11 C; 12 C).

La *crus commune* de los *canalis semicircularis anterior* y *posterior* es aún más corta y gruesa que la de *A. australis*. Las *ampullas* son más globosas que las de *A. australis* (Figs.III.11 C; 12 C).

Arctocephalus gazella

No se pudieron observar en una reconstrucción en 3D, pero sí se pudo analizar mediante las imágenes transversales obtenidas a partir de microCT, lo cual fue interesante para poder inferir que la morfología básica coincide con las demás especies de *Arctocephalus* analizadas y que además el canal semicircular horizontal tendría un gran desarrollo, aún más que en el resto de las especies de la familia. El diámetro de los mismos, sería similar al de dichas especies, y la primera vuelta de la cóclea estaría más elongada respecto de las demás especies (Fig.III.24)

III.3.2.2 Laberinto óseo en Phocidae

Mirounga leonina

El laberinto óseo presenta una orientación en dirección ventro-antero-medial a dorso-postero-lateral, coincidente con la orientación del petroso; son identificables claramente la mayoría de las estructuras que alojan al laberinto membranoso.

Cochlea

De la cóclea (Co), la parte más conspicua corresponde a la sección espiralada, con una espira basal y una media vuelta restante que se ubica por delante de la primera, con una cúpula no del todo marcada; que es de ubicación antero-ventral con respecto al resto del laberinto (vestíbulo y canales) y está contenida en el promontorio del petroso. Presenta un segmento rectilíneo que contacta con el vestíbulo, en esta parte se encuentra la ventana redonda, pero que en material examinado fue difícil de



identificar. Sin embargo, fue posible identificar el acueducto coclear que se comunica con el espacio subaracnoideo (Figs.III.13 A; 14).

Vestíbulo

La cóclea se comunica con el vestíbulo (VST), y si bien conserva un patrón similar al de otros mamíferos, podemos apreciar que es de forma un poco más irregular y alargado; en él se identifican seis caras (Figs.III.13 A; 14):

Cara lateral: es convexa, con la ventana oval sobre la cual apoya la platina del estribo; también están aquí el orificio anterior y el posterior del canal horizontal (Figs.III.13 A; 14).

Cara superior o dorsal: contiene el orificio del canal semicircular anterior, y el orificio del pilar común entre los canales semicirculares anterior y posterior (Figs.III.13 A; 14).

Cara posterior: aloja al orificio posterior del canal semicircular posterior (Figs.III.13 A; 14).

Cara medial: convexa, y es el lugar donde se identifica el meato auditivo interno (MAI), que da paso a las ramas vestibular y coclear del nervio estatoacústico (VIII), que fueron observados sobre material blando de la disección de la cabeza (Figs.III.13 A; 14).

Cara anterior: contacta con la cóclea (Figs.III.13 A; 14).

Cara inferior: con la presencia de la ventana redonda (Figs.III.13 A; 14).

Canalis semicircularis ossei

Son de grueso calibre, respecto a los otáridos, llegando a medir dos milímetros de diámetro. En cuanto a su orientación, se asientan posterior y ligeramente dorsales al vestíbulo; en una vista dorsal de ambos laberintos, presentan una leve diferencia en la angularidad típica entre sí, tal como es descrita para otros mamíferos (e.g. quirópteros, cánidos, félidos, marsupiales, o el hombre o inclusive en la familia Otariidae antes descrita). En términos generales se orientan en los tres planos ortogonales del espacio, además, los canales horizontales de ambos oídos se encuentran en el mismo plano, encontrándose su parte anterior orientada levemente hacia la parte dorsal, cuando el animal tiene la mirada hacia adelante, y siendo paralelos al piso cuando el animal mira hacia abajo. Por otro lado, los canales anterior y posterior están perpendiculares al horizontal, y cada canal anterior es paralelo al canal posterior del oído opuesto, formando así pares funcionales, como ocurre en el resto de los mamíferos (Sauvage 2000). Esto fue posible observarlo en esta familia,



donde las reconstrucciones fueron obtenidas de los cráneos completos siendo posible de esta manera reconstruir ambos oídos, lo cual no fue posible para los otáridos debido a que las microtomografías se le realizaron sólo a oídos aislados, por razones obvias de tamaños de cada tomógrafo.

Esta situación se ve levemente diferente en *M. leonina*, donde los canales horizontales están un poco más inclinados de lo normal, orientados hacia la parte dorsal del cráneo, generando una angularidad levemente diferente. Con respecto a los tamaños, el horizontal es el más pequeño y el anterior es el más grande de los tres. El pilar que comparte el canal anterior con el posterior, es largo y las ampollas se identifican con poca definición debido seguramente a la baja resolución de las TACs (Figs.III.13 A; 14).

Fosa subarcuata, “búrsula”

En carnívoros terrestres, el canal semicircular anterior rodea la fosa cerebelar (o subarcuata), la cual aloja al paraflóculo del cerebelo. En esta especie, el paraflóculo se hunde en el petroso, a nivel del área circunscripta por el canal semicircular anterior, hasta quedar rodeado por los tres canales; de esta manera, el paraflóculo dentro de esta cavidad queda comunicado por medio de un pedúnculo al resto del cerebelo (Figs.III.13 A; 15). De esta manera, la cavidad ósea que aloja al paraflóculo es la búrsula.(ver p. 68)

La búrsula en *M. leonina* presenta una morfología muy particular, posee una proyección o digitación (Dig), que se extiende a través del canal horizontal, otras tres proyecciones (o digitaciones de la búrsula) anterior, dorsal y posterior que forman entre sí un triángulo y se ubican en la zona más profunda o más lateral de la fosa, y una quinta proyección, de ubicación posterior. Los canales y el vestíbulo pueden presentar conexiones a la cavidad de la búrsula, que no son claras debido a la baja resolución de las TACs, pero sin embargo es clara la gran proximidad entre la búrsula y los canales semicirculares (Figs.III.13 A; 15, 20).

Histología del paraflóculo del cerebelo

Para comprobar la presencia de tejido nervioso en el interior de la búrsula fue necesaria la disección de una cabeza completa de un cachorro lactante, que fue cortada sagitalmente para poder acceder desde el interior de la cavidad encefálica, para poder encontrar el área del cerebelo próxima al petroso.



El tejido nervioso contenido en la fosa fue estudiado con las técnicas histológicas de rutina (hematoxilina-eosina) y fue determinado como el típico del cerebelo, con una corteza con sus diferentes capas: la granulosa, la de células piriformes (que contiene los cuerpos neuronales), y la molecular (sobre la que se extienden los axones de las células mencionadas anteriormente). Además, se observó una capa granulosa externa, que es característica de individuos juveniles, junto con células de la glía. La capa granulosa es irregular en espesor, con lugares donde está muy desarrollada y otros donde casi no lo está. También se observó una médula típica del cerebelo, y tanto la médula como la corteza se encontraron altamente vascularizadas.

La búrsula presenta una morfología característica y está bien desarrollada en todas las clases de edad de ambos sexos. Su análisis, a través de TACs y también de restos de petrosos fragmentados, indica que muestra volúmenes similares en todos los estadios de ambos sexos, menos en los neonatos, en quienes el volumen es aproximadamente de la mitad.

Resultados morfométricos

Para esta especie se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para tres medidas de los canales: perímetro, Feret, y diámetro (ver Capítulo II), con el fin de indagar acerca de cómo este tipo de valores se manifiesta en estudios de dimorfismo y/o clases de edad. Sin embargo, tanto la cantidad absoluta de valores (siete ejemplares), como la diversidad (una especie) deben ser substancialmente mejorados y será motivo de ulteriores estudios.

Los valores obtenidos en el ACP para la especie en cuestión, muestran un claro dimorfismo sexual en adultos a nivel del laberinto óseo, y un incremental agrupamiento por edades y sexos, que expone claramente la diferencia de tamaños/clases, siendo los machos los de mayores tamaños absolutos mientras que las hembras son las de tamaños menores (junto con el ejemplar macho de Clase I). El neonato es el ejemplar que presenta los valores más pequeños y quedó aislado del resto en el gráfico (Grafico III.1).

Leptonychotes weddellii

La orientación del laberinto en esta especie también tiene una dirección ventro-antero-medial a dorso-postero-lateral, coincidiendo con la orientación del petroso (como en *M. leonina*).



Cochlea

También involucra una espiral de aproximadamente dos vueltas, de ubicación antero-ventral con respecto al resto del laberinto (vestíbulo y canales), dentro del promontorio del petroso (que es más ventral que en *M. leonina*) y tampoco presenta una cúpula bien definida. No presenta un segmento rectilíneo marcado que contacte con el vestíbulo, como ocurría en *M. leonina*; sobre esta cara está presente la ventana redonda, y fue posible identificar el acueducto coclear que se comunica con el espacio subaracnoideo (Figs.III.13 B; 16 A, B).

Vestíbulo

La cóclea se comunica con el vestíbulo, que es un poco menos alargado que el de *M. leonina*; las seis caras no presentan diferencias respecto a la especie anterior:

Cara lateral: es convexa, con la ventana oval, y el orificio anterior y el posterior del canal horizontal (Figs.III.13 B; 16 A, B).

Cara superior o dorsal: contiene el orificio anterior del canal semicircular anterior, y el orificio del pilar común entre los canales semicirculares anterior y posterior (Figs.III.13 B; 16 A, B).

Cara posterior: aloja al orificio posterior del canal semicircular posterior.

Cara medial: es convexa.

Cara anterior: contacta con la cóclea.

Cara inferior: con la ventana redonda.

Canalis semicircularis ossei

Son de grueso calibre, aunque menores que los de *M. leonina*, llegando a medir un milímetro de diámetro. En cuanto a su orientación, se asientan posterior y ligeramente dorsales al vestíbulo; los horizontales de ambos oídos están levemente desplazados dorsalmente, y los anteriores y posteriores con la misma disposición que en *M. leonina*. En cuanto a los tamaños, aquí también es el canal semicircular anterior el mayor y el horizontal el menor.

El pilar que comparte el canal anterior con el posterior es largo, y las ampollas se identifican vagamente, debido con seguridad a la resolución de las TACs.

La búrula es bastante más grande que la de *M. leonina*, carece de una digitación anterior, y las tres digitaciones laterales (del fondo de la búrula) no están tan marcadas. Sin embargo, la digitación que se desarrolla rodeada por el canal horizontal



está más desarrollada que en las otras especies de fócidos analizadas; de todas formas, esta última digitación también varía entre los individuos de la misma especie (Figs.III.13 B; 16 C, D).

Lobodon carcinophagus

El laberinto tiene la misma orientación que en las anteriores especies.

Cochlea

También está conformada por una espiral de aproximadamente de vueltas, de ubicación antero-ventral, con respecto al resto del laberinto (vestíbulo y canales), y se ubica dentro del promontorio del petroso, que en apariencia es el de mayor tamaño (respecto del vestíbulo) (Figs.III.13 B; 17 A, B, C).

Vestíbulo

El vestíbulo es corto, tanto en relación a los canales semicirculares como en comparación con el resto de las especies de fócidos. En una reconstrucción 3D obtenida de un microCT, es posible observar que está levemente girado lateralmente.

Cara lateral: es convexa, con la ventana oval en la que, gracias a la alta resolución de una microCT, es posible identificar con precisión su ubicación y el orificio de la ampolla del canal horizontal (Figs.III.13 C; 17 A).

Cara superior o dorsal: que contiene el orificio de la ampolla del canal semicircular anterior, y el orificio del pilar común entre los canales semicirculares anterior y posterior.

Cara posterior: con el orificio de la ampolla del canal semicircular posterior.

Cara medial: convexa, y se aprecia el acueducto del vestíbulo de fino calibre.

Cara anterior: contacta con la cóclea.

Cara inferior: presenta la ventana redonda.

Canalis semicircularis ossei

Son de calibre grueso, la orientación y angularidad entre ellos es la misma que en *M. leonina* y *Le. weddellii*, y en cuanto al recorrido de su perímetro, también el mayor es el anterior, seguido por el posterior, y en tercer lugar el horizontal.



Las ampollas no se aprecian en una TAC, pero en un microCT (de mayor resolución) lo hacen claramente (las de los canales horizontal y anterior), al igual que el diámetro de los canales (Figs.III.13 C; 17 A, B, C).

La búrsula es voluminosa, pero deprimida dorso-ventralmente; además, presenta una gran concavidad medial, que genera una digitación dorsal, y una digitación asociada al canal horizontal (como en las anteriores especies) (Figs.III.13 C; 17 D, E)

Hydrurga leptonyx

Comparte la orientación del laberinto con las anteriores especies.

Cochlea

También está conformada por una espiral de aproximadamente dos vueltas, de ubicación antero-ventral con respecto al resto del laberinto (vestíbulo y canales), y se ubica dentro del promontorio del petroso (Figs.III.13 D; 18 A, B, C).

Vestíbulo

Es más estilizado que en las especies anteriores; las seis caras no presentan diferencias respecto a la especie anterior.

Canalis semicircularis ossei

Son de calibre grueso, aunque menores que los de *M. leonina*; en cuanto a su perímetro, son mayores en relación a las otras especies, y entre ellos, el canal anterior es el de mayor tamaño y el posterior es igual a él o menor, mientras que el horizontal es el más pequeño (Figs.III.13 D; 18 A, B, C).

La búrsula es una de las proporcionalmente más grandes junto con la de *Le. weddelli* y *Lo. carcinophagus*; es un poco más deprimida dorso-ventralmente, y las digitaciones más desarrolladas son la horizontal y la posterior, en tanto que el fondo de la bolsa es bien redondeado (Figs.III.13 D; 18 D, E, F).

Ommatophoca rossii

Es quizás el laberinto más diferente de los observados, aunque su ubicación y orientación es igual a la de las demás especies.



Cochlea

Está conformada por una espiral de dos vueltas, de ubicación antero-ventral con respecto al resto del laberinto, y dentro del promontorio del petroso. (Figs.III.13 E; 19 A, B).

Vestíbulo

El vestíbulo es más globoso que en las especies anteriores y, de hecho, es el más pequeño; las seis caras no presentan mayores diferencias respecto a las demás especies:

Cara lateral: es convexa, allí se encuentra la ventana oval y también el orificio anterior y el posterior del canal horizontal (Figs.III.13 E; 19 A, B).

Cara superior o dorsal: que contiene el orificio anterior del canal semicircular anterior, y el orificio del pilar común entre los canales semicirculares anterior y posterior.

Cara posterior: aloja al orificio posterior del canal semicircular posterior.

Cara medial: convexa.

Cara anterior: donde contacta con la cóclea.

Cara inferior: presenta la ventana redonda.

Canalis semicircularis ossei

Los canales mantienen la relación de angularidad como en las demás especies de fócidos, pero son conspicuos en esta especie ya que son los más pequeños (en relación al laberinto en general y en comparación con las otras especies), y los más gruesos; en cuanto al perímetro, el horizontal es el más pequeño y el anterior el más grande, siendo el posterior el de tamaño intermedio (Figs.III.13 E; 19 A, B).

La búrsula es redondeada y pequeña, similar a la de *M. leonina*, y presenta una leve digitación anterior y una horizontal (Figs.III.13 E; 19 C, D).

III.3.3 Anatomía interna en sección del petroso y laberinto óseo

Anatomía interna en sección

Para la descripción externa en su totalidad del petroso y del laberinto óseo fue necesaria la observación de los petrosos a través de tomografías y microtomografías. Además para su evaluación más precisa se practicaron



desgastes seriados de materiales incluidos en polímeros y disecciones de material fresco, para poder definir apropiadamente los recorridos, entradas y salidas de nervios y vasos, e intentar relacionarlos (conjuntamente con los cortes tomográficos) en las diferentes especies.

Para una mejor y detallada comparación se han tomado puntos homólogos de referencia del petroso y del laberinto óseo en las diferentes especies, a nivel de los cuales se eligió cada corte transversal y sobre ellos se han reconocido las diferentes estructuras internas.

Los cortes transversales elegidos por la información acerca de diferencias visibles entre especies fueron seis para los otáridos y cinco para los fócidos, y estuvieron a nivel de:

Para los otáridos:

- 1- A nivel del surco del nervio nervio facial (VII).
- 2- A nivel de la primera vuelta de la cóclea y entrada del MAI.
- 3- A nivel de la zona media del MAI y de la cóclea.
- 4- A nivel del la FS y de la eminencia arqueada.
- 5- A nivel vestibular.
- 6- A nivel canalicular.

Para los fócidos:

1. A nivel coclear.
2. A nivel del inicio del MAI.
3. A nivel del inicio de la búrsula.
4. A nivel vestibular-canalicular.
5. A nivel búrsulo-canalicular, o de la búrsula.

III.3.3.1. Anatomía interna en Otariidae

Otaria byronia

- 1- En la región más anterior, puede observarse el petroso dividido en dos partes, una medial (Pm) y una lateral (Pl), separadas por el espacio que deja el surco del nervio petroso, también hay parte del tentorio (Te) (Fig.III.21 A, B).



- 2- A nivel de la primera vuelta de la cóclea ya se evidencia la primera parte del MAI, sobre el lado medial y el lateral y la comisura suprafacial-(Figs.III.21 B, C; 22 A, B, C).
- 3- En un corte más posterior se aprecia la cóclea completa, la cual consta de dos vueltas y media, y en su parte dorsal, atraviesa de lado a lado el MAI, por el cual pasan los nervios facial (VII), el cual sólo atraviesa el oído interno y la salida del nervio estatoacústico (VIII) ; se puede ver que el MAI de esta especie no está septado en ninguna parte de su recorrido (Fig.III.21 D, E). A este nivel se pueden observar las siguientes partes de la cóclea (Co), el modíolo o columella (Mod), la lámina espiral ósea (Leo), la lámina de los contornos (LCon), el tabique espiral (Te), la criba espiroidea (Cresp), o tracto espiral perforado (ver glosario), la cúpula (Cu), y la cavidad del ganglio espiral, o conducto de Rossental (CRo) (Fig.III.22 B, C).
- 4- La FS es una leve depresión y la eminencia arqueada no está muy desarrollada; en su interior se observa claramente el recorrido del canal semicircular anterior o superior (Figs.III.21 F; 22 E).
- 5- Posteriormente, se aprecia la parte vestibular y la última vuelta de la cóclea con la ventana oval, y dorsalmente comienza a esbozarse la fosa subarcuata. Más posteriormente, se hace evidente la zona vestibular, en la cual pueden identificarse el lugar de ubicación del sáculo (Sac) y del utrículo (Utr), con la parte más profunda de la fosa subarcuata, y la eminencia arqueada, y ya se hacen evidentes los canales semicirculares, posterior y lateral (Figs.III.21 F, G; 22 E).
- 6- La zona canalicular propiamente dicha es la última, donde solo se observan los canales posterior y horizontal (Figs.III.21 I; 22 F).

Arctocephalus australis

- 1- En la parte más anterior se observa internamente que el *sulcus* o el surco del nervio facial (VII), no queda dividido como en *Otaria byronia*, y si bien es un surco profundo, dorsalmente está cerrado por la misma pared del petroso, que se denomina comisura suprafacial (CsF), la que está por encima del pasaje del MAI (Fig.III.23 A).
- 2- A nivel de la primera vuelta de la cóclea, el MAI se observa de posición medial y el surco del nervio facial de posición lateral; la pared medial muestra el surco lateral con las dos láminas o alas (la endo-timpánica o ventral-av- y la dorsal -ad-) (Fig.III.23 B, C).



- 3- La cóclea presenta dos vueltas y media, y en el mismo plano además se observa el fondo del MAI, que está septado y presenta una prominencia en forma de papila que se corresponde con la cresta transversa, o falciforme, que se describió anteriormente, evidenciando la separación en una parte superior y una inferior). Por otro lado, se observa el surco de la cara medial que es más profundo. En la cóclea también se observa la columella y la lámina espiral ósea (Fig.III.23 C, D).
- 4- La ventana oval coincide con la primera vuelta de la cóclea, el canal superior y la primera pared de la fosa subarcuata (Fig.III.23 E).
- 5- En esta especie la FS es más profunda y se observa claramente el recorrido del canal semicircular anterior por su parte dorsal; más posteriormente se observa la profunda FS, de morfología similar a las de los fócidos (ver más adelante) (Fig.III.23 E, F).
- 6- La zona canalicular es semejante a la de *Otaria byronia*, pero en este caso los canales semicirculares son levemente más gruesos (Fig.III.23 H).

Arctocephalus tropicalis

En los cortes transversales del petroso de esta especie, se puede apreciar que:

- 1- La parte más anterior, posee el *sulcus* cerrado tanto dorsalmente como ventralmente y la comisura suprafacial es gruesa; a diferencia de las especies anteriores, en esta sección se observa sobre el margen lateral un canal que probablemente sea el del nervio facial (VII), que en vista externa es muy estrecho (Fig.III.24 A).
- 2- La cóclea se encuentra en el mismo plano que la FS, la eminencia arqueada con su canal anterior, es decir que en esta especie, el MAI, la cóclea, el receso epitimpánico, la eminencia arqueada y la FS están en un mismo plano, y de hecho los canales semicirculares están más adelantados respecto a lo observado en las especies anteriores. Como consecuencia de este adelantamiento, en las secciones 2, 3 y 4 se aprecian las mismas estructuras (Fig.III.24 B, C).
- 3- Más posteriormente se observan el receso epitimpánico, el fondo del MAI (el que es irregular, pero no está septado como en *A. australis*), y la ventana oval. En el margen lateral se observa la fosa cerebelaris anterior con el canal horizontal que la atraviesa (Fig.III.24 C, D).
- 4- En esta sección se observa la última parte de la FS, la eminencia arqueada, canales posterior y horizontal, y el vestíbulo (Fig.III.24 D).



- 5- La parte vestibular, más la última vuelta de la cóclea, el MAI, y la FS (Fig.III.24 E).
- 6- La zona canalicular sin otra particularidad (Fig.III.24 F).

Arctocephalus gazella

- 1- El surco es cerrado e irregular, y la comisura suprafacial es la más amplia de todas las observadas para las especies estudiadas de la familia (Fig.III.25 A).
- 2- El MAI es recto y está septado, la primera vuelta de la cóclea está por debajo de él y el receso epitimpánico es de sección cuadrangular (Fig.III.25 B).
- 3- Más posteriormente se aprecia que la cóclea tiene sus láminas óseas y la columella, bien definidas; el MAI, el canal semicircular anterior, la FS y la eminencia arqueada, están todas en un mismo plano, y sobre la cara medial, el margen medial se observa recto, a diferencia de lo que ocurre en *A. australis* donde es bilaminar con un surco en el medio, o como en *A. tropicalis* donde es una lámina única (Fig.III.25 C, D).
- 4- La ventana oval se observa junto con la primera vuelta de la cóclea, que en esta especie es larga; además la FS, la eminencia arqueada y los canales semicirculares (Fig.III.25 E).
- 5- La zona vestibular es levemente más pequeña que en las especies anteriores (Fig.III.25 F).
- 6- La zona canalicular muestra solamente los canales de la misma manera que en *A. tropicalis* y que en *Otaria byronia* (Fig.III.25 G).

III.3.3.2. Anatomía interna en Phocidae

En los fócidos se realizó el mismo mecanismo de descripción tanto externa como interna, para poder evaluar de manera comparada las estructuras en puntos homólogos tanto del petroso como del propio laberinto óseo.

Mirounga leonina

- 1- La parte coclear, a nivel de la primera vuelta de la cóclea (o ápice coclear), descansa sobre una fina lámina que se proyecta del canal carotideo de la bulla timpánica que se denomina lámina lateral del *canalis caroticus* (CCLE) (ver Capítulo IV). En este corte de TAC se observa un receso epitimpánico, que es de sección



cuadrangular, donde se alojan los huesecillos del oído medio, que son de gran tamaño (Fig.III.26 A).

2- A nivel del inicio del MAI, que coincide en este plano con el foramen estilomastoideo (FSM), por donde pasa el nervio facial (VII). El caracol sigue sobre la lámina lateral del *canalis caroticus*, generando una concavidad hacia la parte ventral, y por lo tanto también lo hace la lámina lateral del canal carotideo (CCLE) (Fig.III.26 B).

3- A nivel del inicio de la búrula (de su abertura), se observa que se profundiza en el interior del petroso y se mantiene conectada con el espacio encefálico por una primera constricción, o cuello de la búrula (CuB), y luego se hace bilobulada; también se aprecia a este nivel la parte final del MAI. En esta sección la zona medial del petroso recién comienza a retraerse. En la parte ventral se observa la abertura coclear (Fig.III.26 C).

4- A nivel de la zona vestibular-canalicular, es donde la búrula adquiere su máximo desarrollo, se identifican sus proyecciones o digitaciones, y se hace evidente el retroceso de la cara medial del petroso. En toda su extensión el petroso descansa sobre la lámina lateral del canal carotideo (Fig.III.26 D)

5- Se puede diferenciar una zona bursular-canalicular, donde finaliza la búrula junto con los canales semicirculares (Fig.III.26 D, F).

Leptonychotes weddellii

- 1- El primer corte, a nivel de la primera vuelta de la cóclea, muestra que en esta especie ella también se ubica dorsal respecto del techo de la bulla, y su ápice lateral se observa dorso-ventralmente más bajo. En su parte lateral se ubica el receso epitimpánico, que es de contorno irregular, y el ápice medial que comienza en una posición más posterior respecto a la de *M. leonina* (Fig.III.27 A).
- 2- En esta sección se observa el inicio del MAI, y la cóclea presenta una vuelta que se proyecta más ventralmente en el petroso; la sección coincide con el FSM, al igual que en *M. leonina*. En esta especie y a este nivel aún no se observa la búrula (Fig.III.27 B).
- 3- Aquí comienza la búrula, su cuello se profundiza dentro del petroso, y adquiere forma sacular en vez de bilobulada como ocurre en *M. leonina* (Fig.III.27 C, D).



- 4- La zona vestibular-canalicular, con una gran expresión de la búrula; la cara medial del petroso se mantiene tan desarrollada como en secciones anteriores o inclusive más, a diferencia de *M. leonina*, donde se resume (Fig.III.27 E).
- 5- La zona bursular-canalicular, muestra que el enorme desarrollo de la búrula que incluso sobrepasa a los canales semicirculares, quedando el fondo de la bolsa muy por detrás de ellos (Fig.III.27 F).

Lobodon carcinophagus

- 1- El ápice de la cóclea comienza de la misma forma que en las otras especies, dorsal al techo de la bulla timpánica, pero a diferencia de las especies anteriores, la base del petroso es triangular, y su cara medial es más angulosa respecto a las demás especies (Fig.III.28 A).
- 2- El MAI coincide con el comienzo de la búrula, que sale en una posición más central en la base del petroso (Fig.III.28 B).
- 3- La búrula comienza casi bilobulada, y el ápice de la cara medial empieza a retraerse. Se observa el FSM (Fig.III.28 C, D).
- 4- La parte vestibular-canalicular, está representada por un vestíbulo alargado, y una búrula muy desarrollada y bastante compleja. En este caso, la búrula y los canales semicirculares terminan juntos, por lo que no se evidencia una zona bursular que vaya más allá de ellos (sección 5), es decir, más posterior como sucede en *Le. weddellii* (Fig.III.28 E, F).

Hydrurga leptonyx

- 1- La primera vuelta de la cóclea comienza a nivel de la primer parte del MAI, la cóclea es bien dorsal y ventralmente es más cóncavo que *Le. weddellii* (Fig.III.29 A).
- 2- El MAI no coincide con la entrada del FSM, que lo hace más posteriormente; el borde de la cara medial del petroso es muy pronunciada al igual que en *Le. weddellii* (Fig.III.29 B).
- 3- La búrula es sacular en su primera parte y es también más anterior que en *M. leonina*; el petroso sigue el mismo desarrollo medial que en *Le. weddellii* (Fig.III.29 E, F).
- 4- La parte vestibular-canalicular, es similar a la de *Le. weddelli*.



- 5- A diferencia de *Lo. carcinophagus*, aquí sí se desarrolla una zona bursular más allá de los canales semicirculares, de la misma forma que en *Le. weddelli* (Fig.III.29 F).

Ommatophoca rossii

- 1- La primera parte muestra que la zona coclear comienza mucho más adelantada que en el resto de las especies (Fig.III.30 A).
- 2- En una segunda sección no se observa; prolongación medial, ni dorsal, sino más bien ventral ya que sobrepasa el techo de la cavidad timpánica, aquí se encuentran la mayoría de las estructuras mencionadas para las demás especies ya que se pueden observar: el inicio del MAI, que abre en una posición ligeramente más medial que las especies anteriores, cóclea, canales semicirculares, zona anterior de la bursula que coincide en su comienzo con el FSM (Fig.III.30 B).
- 3- Parte del comienzo del vestíbulo (Fig.III.30 C).
- 4- Se encuentra el mayor desarrollo de la bursula y los canales semicirculares, con la última vuelta de la cóclea y vestíbulo (Fig.III.31 D).
- 5- A este nivel está la concavidad ventral del petroso abriendo en una amplia abertura coclear, y última parte del vestíbulo. Los canales semicirculares se extienden un poco más allá del vestíbulo y la bursula termina junto con los canales o levemente más atrás. Cabe aclarar que la zona canalicular y vestibular son sumamente pequeñas en comparación con las especies anteriormente analizadas (Fig.III.30 E, F).

Con el objeto de unificar todas las descripciones y comparaciones realizadas, se proponen a modo de ejemplo las reconstrucciones de los petrosos de dos especies diferentes (*M. leonina* y *Le. weddellii*), que muestran tanto la parte del petroso, como de su interior y el laberinto óseo (Figs.III 31; 32).

III.3.4. Consideraciones generales

El petroso en ambas familias, es un hueso relativamente simple, con una clara diferenciación de seis caras, o *facies*, de las cuales las más interesantes en cuanto a la información que de ellas se deriva son la dorsal, ventral y medial. Ellas son las más



visibles (las demás tienen diferentes grados de fusión con otros huesos de la región) y las que además comparten una comunidad de los accidentes que presentan; mientras que la cara lateral y anterior, presentan pocas diferencias entre las diferentes especies, y la posterior raramente es visible, y cuando lo es, no tiene estructuras relevantes.

De la cara dorsal:

En los otáridos, son caras normalmente convexas; son particularmente características para cada especie, la *fossa subarcuata*, siendo la menos desarrollada en *Otaria byronia*, en segundo lugar en *A. gazella*, y las más desarrolladas están en *A. tropicalis* y *A. australis*. De la misma manera, y asociada al desarrollo de la *fossa subarcuata*, está la eminencia arqueada, la cual es atravesada por el canal semicircular anterior o superior, y que es quien le otorga la pared dorsal a la FS, que obviamente está más desarrollada conforme más desarrollada sea la *fossa subarcuata*; así, la eminencia arqueada más desarrollada es la de *A. australis* y *A. tropicalis*, luego en *A. gazella*, y la menor de todas está en *Otaria byronia*. En los otáridos es evidente la presencia de la comisura suprafacial.

El proceso del *tegmen tympani* está bien desarrollado en *Otaria byronia*.

La fosa cerebelaris posterior, o petro-mastoidea, es la más constante y tiene diferente desarrollo en las diferentes especies, siendo la más elongada la de *Otaria byronia*, mientras que en las especies de *Arctocephalus* estudiadas es más corta y redondeada.

Con respecto a las fosas cerebelaris anterior y medial, las más conspicuas son las del género *Arctocephalus*, y en particular están más desarrolladas en *A. australis*, en menor medida en *A. tropicalis*, y la menor en *A. gazella*.

En los fócidos las caras son cóncavas y con las estructuras escalonadas en diferentes niveles; con la presencia de fosas subarcuatas muy profundas (en forma de saco o bolsa) que denominamos búrsulas; y, el MAI es de ubicación dorsal a lateral. Dentro de los fócidos australes, la búrsula más desarrollada es la de *Lo. carcinophagus*, si bien la vista externa del petroso no permite apreciar su real volumen interior, las tomografías revelaron el tamaño de cada una de estas bolsas; concomitantemente, la eminencia arqueada es la mayor de todas con la formación de excrecencias. Las búrsulas de *Le. weddelli* e *H. leptonyx* se extienden muy posteriormente respecto de aquellas de las demás especies y son de tamaño menor, y



las más pequeñas son las de *M. leonina* y *Om. rossii*. En esta familia por la posición que adquiere el PAI, la comisura suprafacial no se desarrolla, al menos no en la forma que ocurre en los otáridos.

De la cara ventral:

En los otáridos lo más distintivo para tener en cuenta es la forma del *promontorium*, que varía desde más ovalado (*Otaria byronia*) a más cuadrangular (*A. australis*) y, además, el desarrollo del *sulcus sigmoideo*, donde su forma general cóncava se mantiene en todas las especies, con su punto de inflexión en la zona de división entre la parte coclear y la canalicular.

Por su lado, los fócidos no presentan una clara diferenciación entre zona vestibular y canalicular, y esta cara presenta una amplia fenestra vestibular y una amplia abertura coclear. Todos los promontorios son semejantemente globosos en su parte ventral.

De la cara medial:

En los otáridos el poro acústico PAI, es de diferente orientación en las distintas especies, es más lateral en *Otaria byronia* y *A. gazella* y más dorsal en *A. australis* y *A. tropicalis*; por otra parte, la plataforma del poro está presente y bien definida en *A. australis*, menos en *A. gazella* y *A. tropicalis*, y ausente en *Otaria byronia*. Otro accidente variable para destacar es si existe un surco lateral (*A. australis*), una lámina lateral (*A. tropicalis*), o un esbozo de vértice (*A. gazella* y *Otaria byronia*). Finalmente, las placas cribosas están en el fondo del MAI y no se ven a simple vista.

En los fócidos el PAI es siempre bien dorsal y el MAI presenta una placa cribosa bien superficial. La parte medial es bastante constante en su morfología en las diferentes especies.

De la cara anterior:

Podemos destacar que en los otáridos, la más irregular es la de *A. australis*, en tanto que las de *A. tropicalis*, *A. gazella* y *Otaria byronia* son las más conservadoras, o simples.



En principio, en las especies estudiadas del género *Arctocephalus* se hay un buen desarrollo de la *fossa subarcuata* y de la eminencia arqueada, a diferencia de *Otaria byronia*; sin embargo, *Otaria byronia* comparte la estructura de la cara anterior y la orientación del poro acústico con *A. gazella*.

En los fócidos, las más redondeadas y aplanadas son las de *Le. weddelli*, *Lo. carcinophagus*, y *H. leptonyx*, y las más globosas y con un ápice anterior en *Om. rossi* y *M. leonina*.

De esta manera, los petrosos muestran caracteres particulares para cada especie, teniendo así potencial valor diagnóstico. Las más destacables son:

Para los otáridos

La forma y tamaño de la eminencia arqueada,

La forma y tamaño de la *fossa subarcuata*,

La forma y orientación del *porus acústicus internus*,

La presencia, o no, de lámina o surco lateral en la cara medial,

La forma del *promontorium*,

Presencia y morfología de la cresta del ala del petroso sobre la cara medial.

Para los fócidos

La forma y tamaño de la eminencia arqueada,

Forma del promontorio dorsal,

La morfología interna de las búrsulas.

La morfología del cuello de las búrsulas.

Respecto a la anatomía interna y laberinto

Los otáridos poseen los canales semicirculares óseos más finos en comparación con los fócidos, de la misma manera que son más amplios en cuanto a su perímetro y más estilizados, siendo el caso extremo el de *Otaria byronia*. Las especies de *Arctocephalus*, son las que presentaron los canales de perímetro más circular y más



gruesos, con las ampollas óseas más globosas. El canal más grande es el CSH. Las cócleas se mantienen constantes.

Los fócidos, por su parte, poseen los canales más gruesos y perímetros más pequeños, con el caso extremo de *O. rossii*, con una variación o gradiente de tamaño, desde los canales más amplios en *H. leptonyx* y *L. carcinophagus*, con variantes de tamaños intermedios (*Le. weddelli* y *M. leonina*). Una característica llamativa de los fócidos es el gran desarrollo y variedad morfológica de las búrsulas, que podrían describirse con una morfología propia para cada especie.

III.3.5. Generalidades del oído interno en Odobenidae:

Se pudo observar a través de una TAC, que posee características intermedias entre las familias descritas anteriormente, en términos generales podemos resumir que (Fig.III.33):

- Posee la conformación del MAI típica para los otáridos con una comisura suprafacial bien definida.
- El PAI es de ubicación medial como en los otáridos, pero presenta abertura aparentemente doble como en los fócidos, la cual fue observada a partir de TACs.
- Los canales semicirculares, se aprecian en las tomografías, lo que indica que son levemente más gruesos que en los otáridos, en los que solamente se pueden observar a través de microtomografías, por el pequeño diámetro de los canales.
- Presentan una búrsula de tamaño pequeño, similar a la de *Arctocephalus australis*.
- La abertura coclear es grande.
- El receso epitimpánico está bien desarrollado, casi como el de los fócidos.



Imágenes

Capítulo III



Abreviaturas del Capítulo III

aAqV: *apertura externa del Aqueductus vestibuli*

Ac: Apice central de la parte ventral y posterior del petroso

Acc: *Apertura externa del canalículo cochleae* o abertura del canal coclear

ad: Ala dorsal del surco medial

Al: Apice lateral de la parte ventral y posterior del petroso

Am: Apice medial de la parte ventral y posterior del petroso

Aoa: *ampulla ossea anterior*

Aol: Ampulla ossea lateral

Aop: *ampulla osseae posterior*

app: *ápex partis petrosae*

APtM: ala petromastoidea

AqV: *Aqueductus vestibuli*

ArBu: arruga de la búrsula

av: Ala ventral del surco medial del petroso

Bo: bulbo olfatorio

BR: Búrsula

BT: bulla timpánica

CC: *canalis caroticus*

Cc: *Canalículo cochleae* o acueducto o canalículo coclear

CCLE: lamina lateral del *canalis caroticus*

Ce: cerebelo

Co: cóclea

Coc: *crus osseum commune* o pilar óseo común

CP: *Crista partis petrosae* o cresta petrosa

CpoB: cuerpo globoso de la bursula

CpP: concavidad posterior del petroso



Cresp: Criba espiroidea

Crl: *cresta interfenestralis*

CRo: conducto de Rossental, aloja al ganglio espiral

Crp: *Crista parótica*

CrPt: Cresta del ala petro-mastoidea

Crt: *cresta transversa* o falciforme o papila

CSA: *canalis semicircularis anterior*

CsF: Comisura suprafacial

CSH: *canalis semicircularis horizontalis*

CSP: *canalis semicircularis lateralis posterior*

Cu: cúpula

CuB: Cuello de la bursula

DAq: Depresión del acueducto

Dig: Digitación de la búrsula

Dpc: depresión curva

EAR: Eminencia arqueada

EcT: ectotimpánico

EnT: entotimpánico

Epw: "epitimpanic wing" o alas epitimpánicas

Esc: escamoso

EsR: espina rostral

F.lon: fisura longitudinal

FC: *Facies cerebellaris partis petrosae* o cara dorsal del petroso

FCeA: Fossa cerebellaris anterior

FCeM: Fossa cerebellaris media

FCeP: *Fossa cerebellaris posterior* o petro-mastoidea

Fcf: *Canalis facialis*

Ff: Foramen facial



FL: *Facies lateralis partis petrosae* o cara lateral del petroso

Flo: flóculo

FM: *Facies medialis partis petrosae* o cara medial del petroso

FMAI: Fondo del meato acústico interno

Fn-v: Foramen neuro-vascular

FO: *Facies occipitalis partis petrosae* o cara posterior o mastoidea

Fov: *fenestra ovalis*.

FR: *Facies rostralis partis petrosae* o cara anterior del petroso

FS: *Fossa subarcuata*

FSM: *Foramen stylomastoideo* del petroso

FV: *Facies ventralis partis petrosae* o cara ventral o timpánica,

Fv: *Fenestra vestibuli*

Gesp: Cavidad del ganglio espiral

LaCon: Lámina de los contornos

Leo: Lámina espiral ósea

Lme: lámina medial del petroso

Lo: laberinto óseo

MAI: *Meatus acusticus internus* o meato acústico interno

Me: médula

Mm: *margo medialis*

Mod: Modiolo

MsT: mastoides

Nop: nervio óptico

PAI: *Porus acusticus internus* o poro acústico interno

PCa: *Pars canalicularis*

PCo: *Pars cochlearis*

Pfon: Papila del fondo del meato acústico interno

PI: Parte lateral del petroso



- PICr:** placa cribosa
- PM:** Parte medial del petroso
- PNO:** pasaje de nervios oculomotores
- Pp:** Pliegue del poro
- PpP:** papila posterior del promontorio
- PR:** *Promontorium* o promontorio
- PRoss:** protuberancia de Ross
- PT:** petroso
- Ptg:** *Proceso del Tegmen tympani*
- PtP:** Plataforma del poro
- Qop:** quiasma óptico
- Re:** *Recessus epitimánico*
- Sac:** Sáculo
- Se:** surco de la eminencia
- SPtM:** surco petro-mastoideo
- Ssg:** *sulcus sigmoid sinus* ó surco sigmoideo
- St:** stapes o estribo
- SuM:** surco medial
- Te:** Tabique espiral:
- Ten:** Tentorio
- Tr.ol:** tracto olfatorio
- Tr.op:** tracto óptico
- Tub:** tubérculo de la eminencia
- Utr:** Utrículo
- VST:** vestíbulo
- Vtr:** vértice transverso

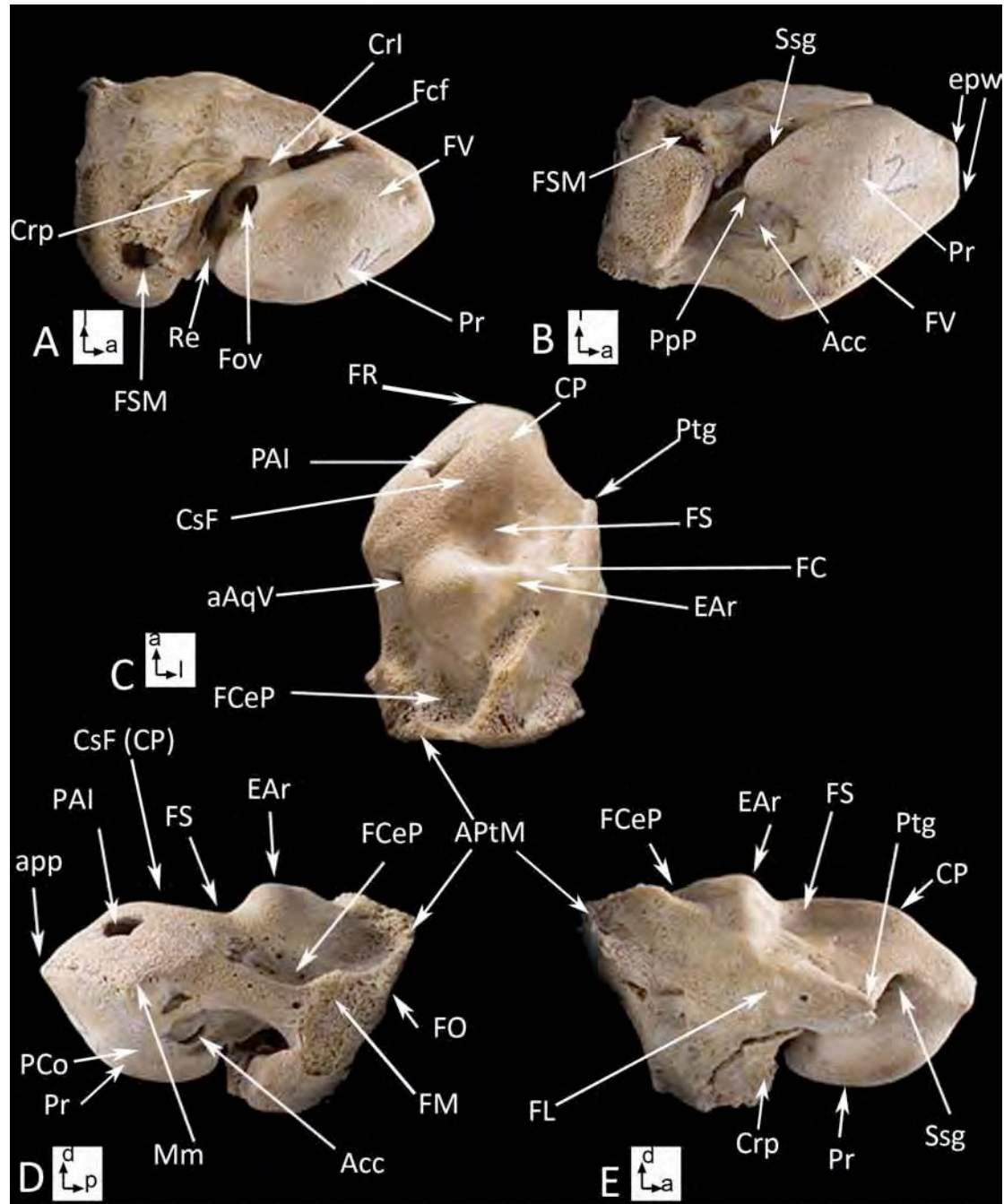


Fig. III.1. *Otaria byronia*, petroso derecho aislado de un neonato, mostrando todas sus caras. A- cara ventro-lateral, B- cara ventro medial, C- cara dorsal, D- cara medial, E- cara lateral. a: anterior, d: dorsal, l: lateral, p: posterior

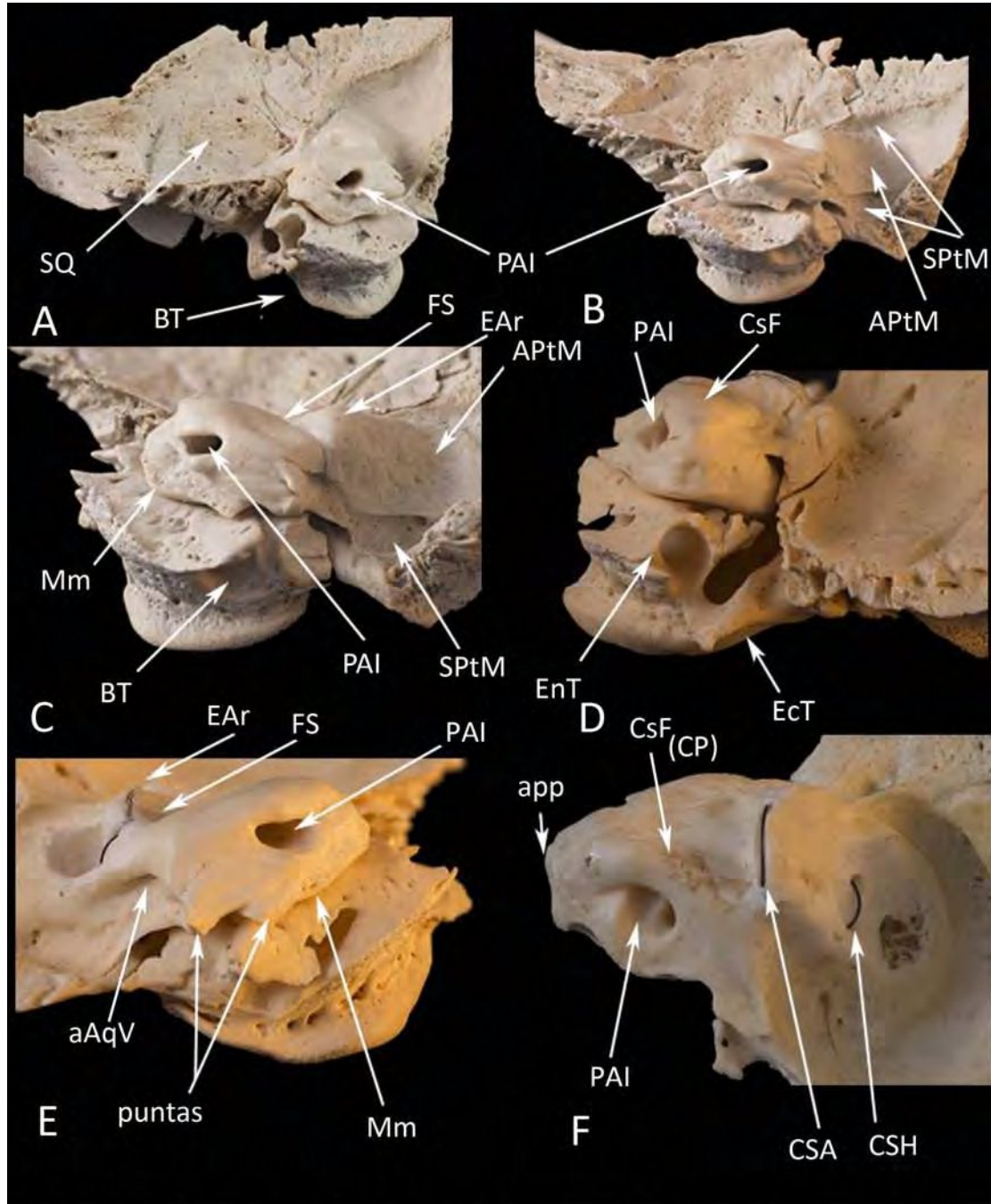


Fig. III.2. *Otaria byronia*, regiones temporales de ejemplares adultos. A- vista anterior, C- vista antero-medial, D y E detalles de la vista anterior, F y G petrosos desgastados en su parte dorsal, mostrando el paso de los canales semicirculares del oído interno evidenciándolos a través del pasaje de hilos.

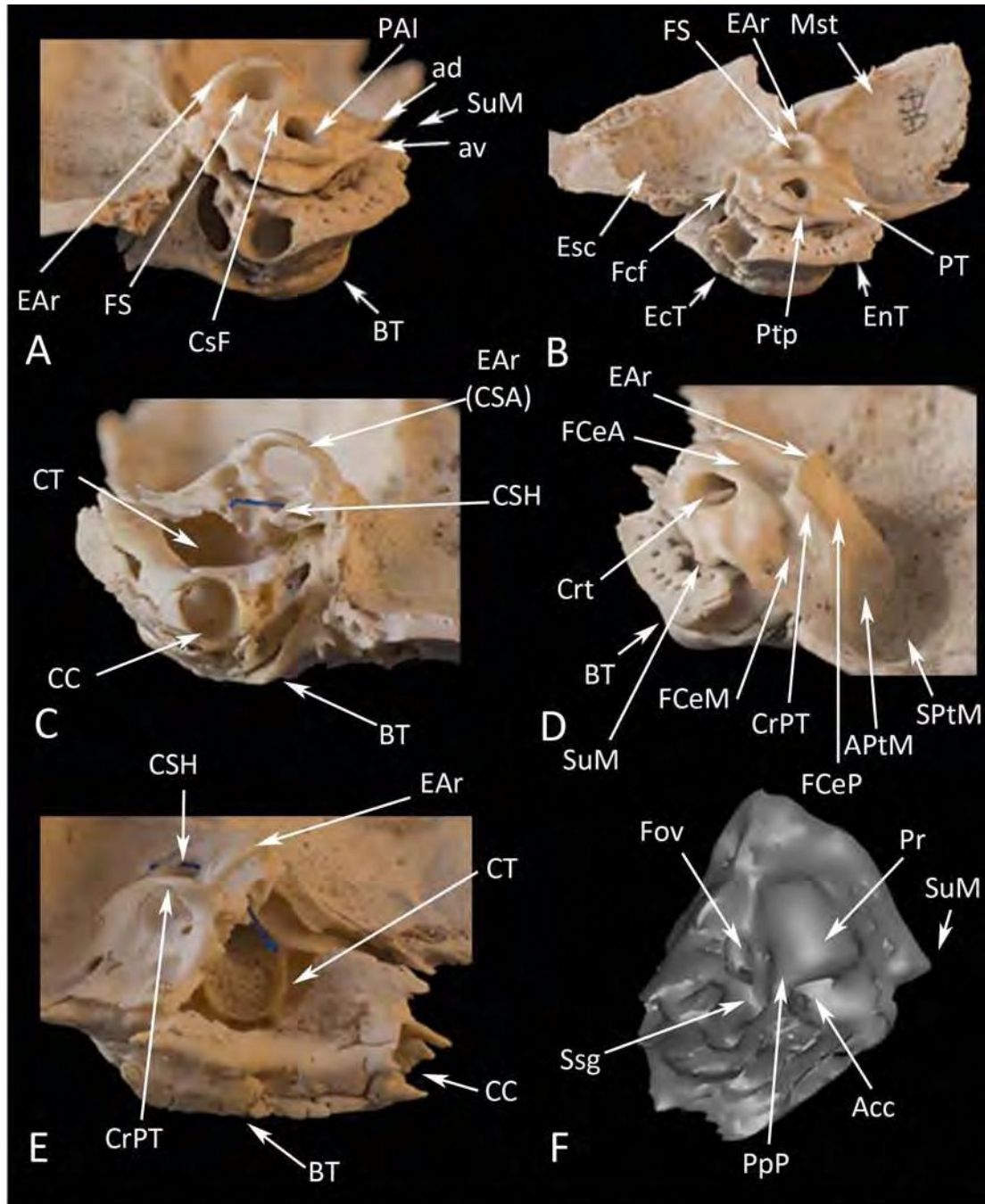


Fig.III.3. *Arctocephalus australis*, regiones temporales. A. región temporal derecha vista anterior de un ejemplar adulto, B- vista antero-medial de una región temporal derecha de un ejemplar adulto, C y E- petroso fragmentado y pulido dejando en evidencia los canales semicirculares del oído interno, y la eminencia arqueada, (vistas anterior y medial respectivamente de un petroso izquierdo), D- cara medial del petroso, F- reconstrucción en 3D de un petroso derecho mostrando las estructuras ventrales.

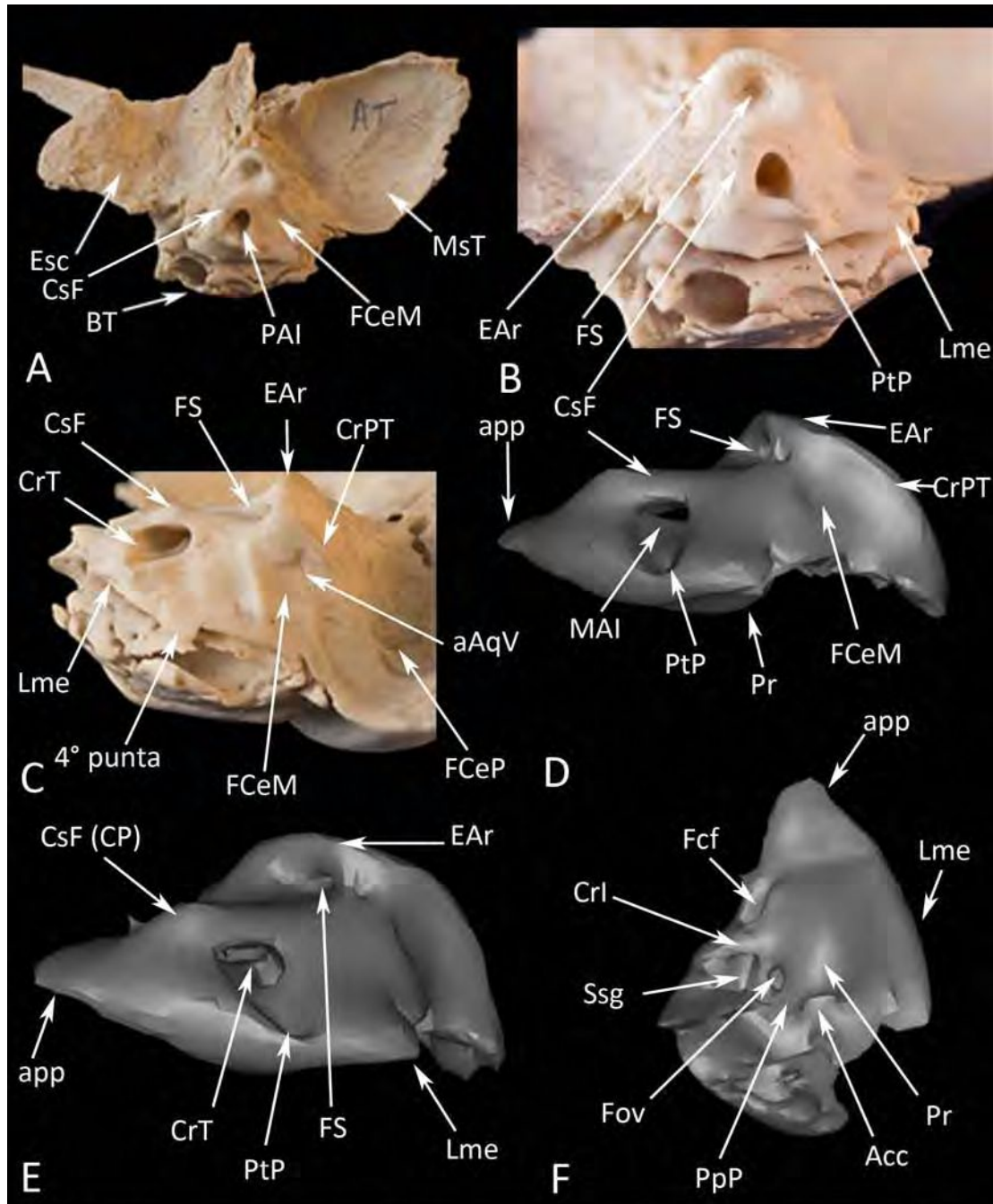


Fig.III.4. *Arctocephalus tropicalis*, regiones temporales y petrosos A- región temporal de un ejemplar adulto, B- detalle de la cara anterior, C- detalle de la cara medial, D- reconstrucción en 3d de un petroso aislado en vista medial, E- la misma reconstrucción con detalle del MAI, F- vista central de la misma reconstrucción.

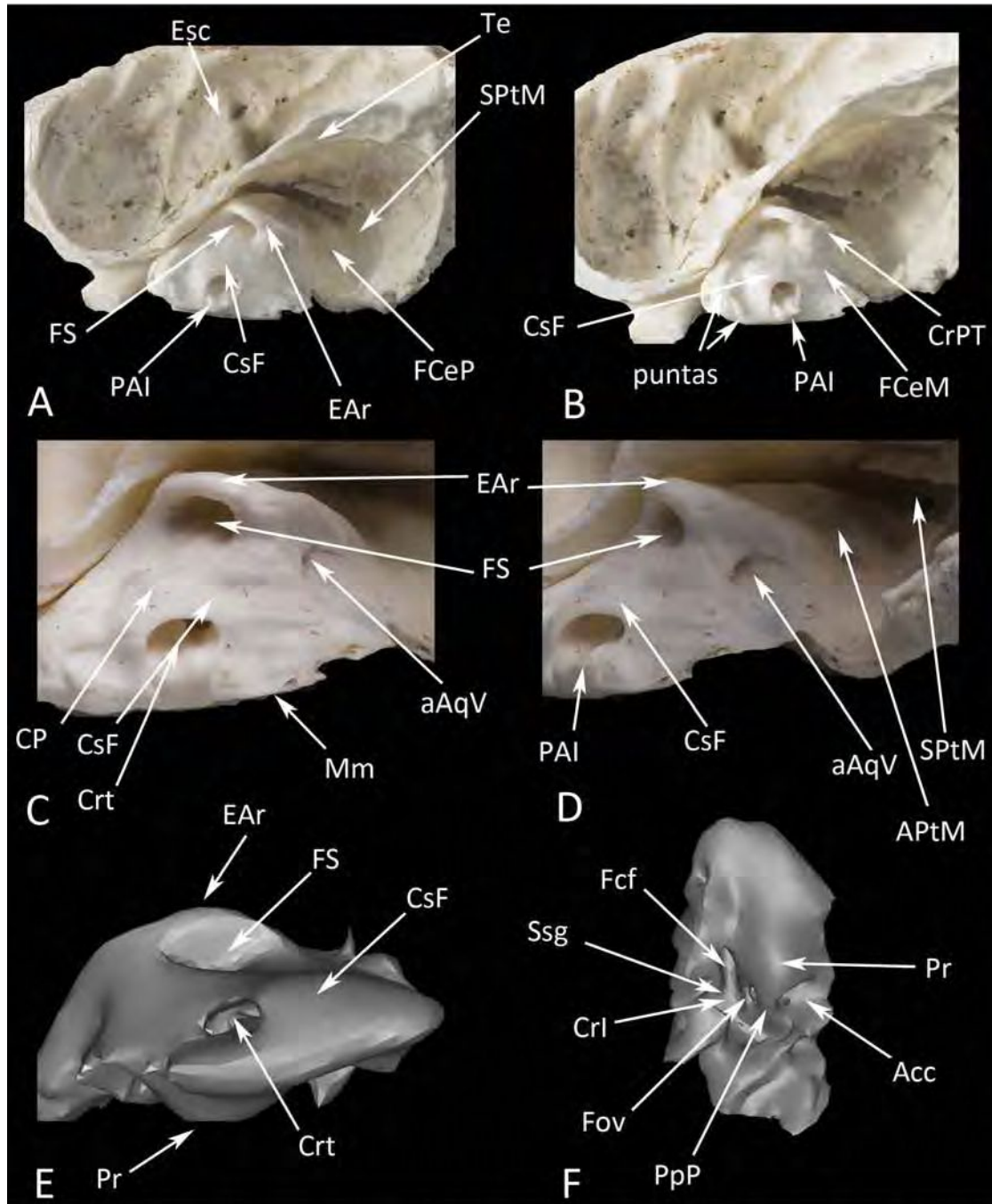


Fig.III.5. *Arctocephalus gazella*, regiones temporales y petrosos de ejemplares adultos. A- vista anterior de region temporal derecha, B- vista antero-medial de la misma region, C- cara anterior del petroso, D- cara medial del petroso, E- reconstrucción en 3D del petroso izquierdo en vista antero-medial y F- vista del mismo 3D en vista ventral.

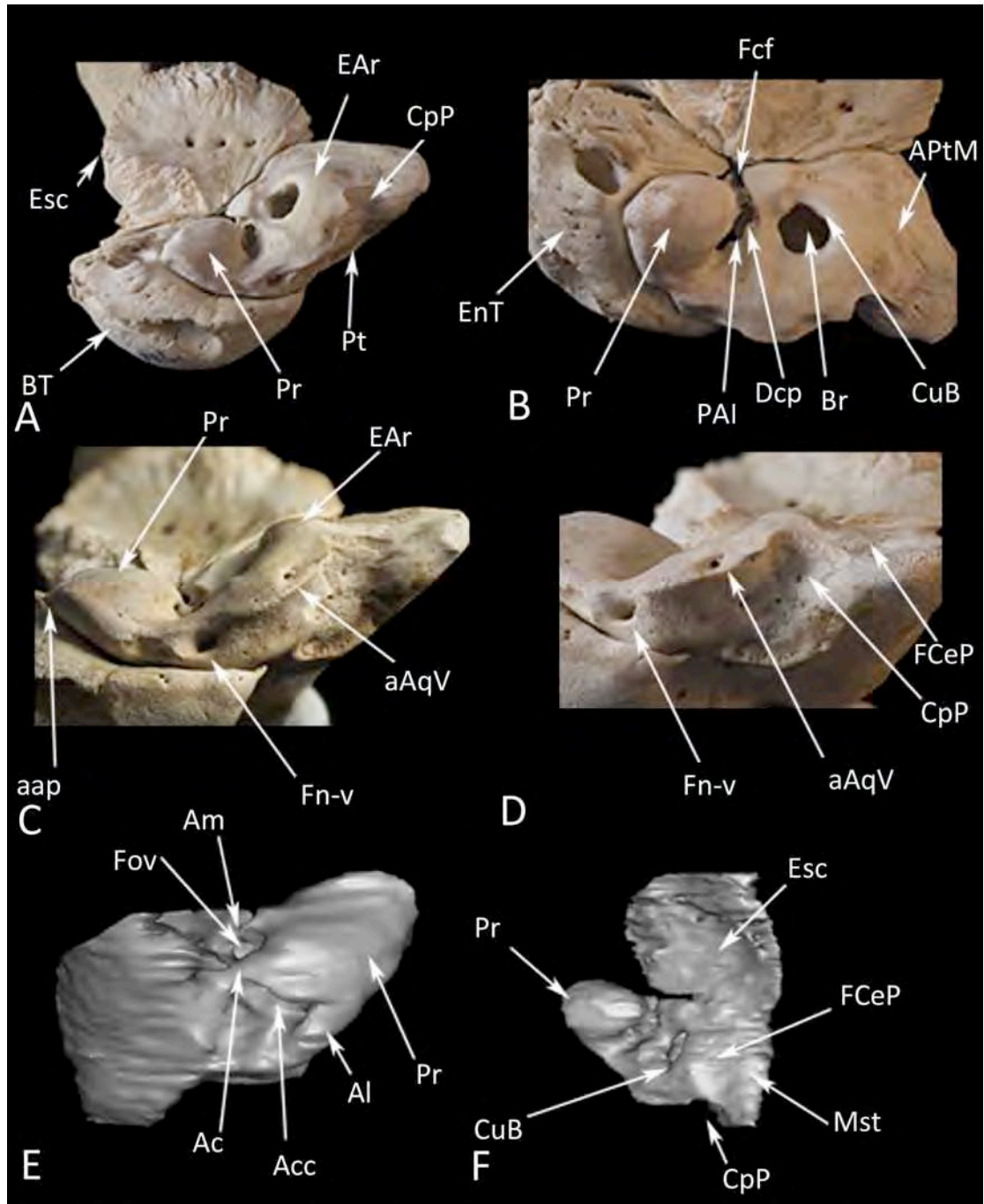


Fig.III.6. *Mirounga leonina*, regiones temporales y petrosos. A- vista general de la región temporal derecha, B- vista de la cara dorsal del petroso, C- cara medial del petroso, D- detalle de la cara medial, E-F- reconstrucción 3D de ambas regiones temporales (ventral y dorsal respectivamente).

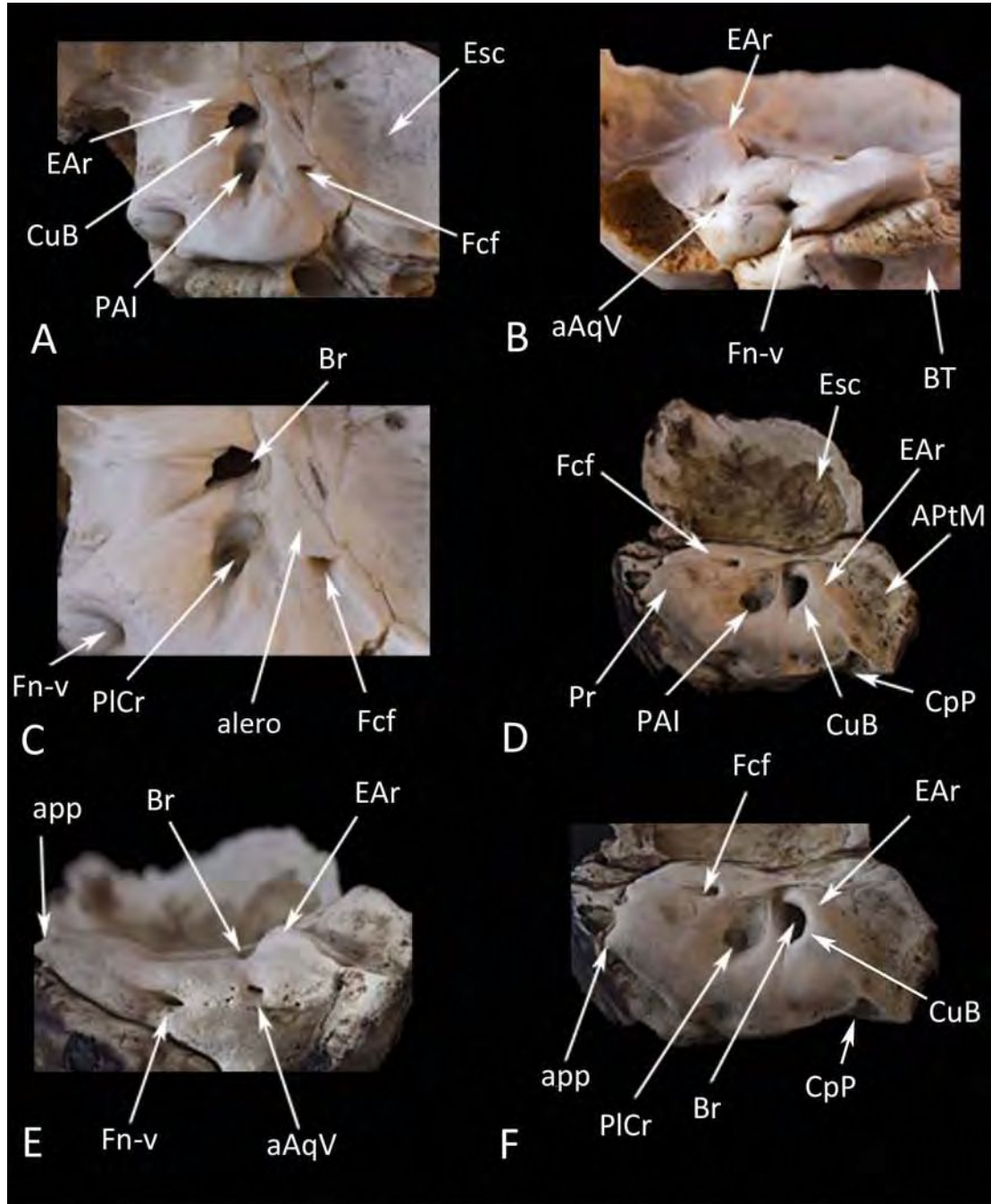


Fig.III.7. *Leptonychotes weddellii*. Regiones temporales y petrosos. A- cara dorsal del petroso de un ejemplar adulto, B- cara medial del petroso, C- detalle del PAI, D- región temporal de un juvenil, E- cara medial del petroso de un juvenil, F- detalle de su cara dorsal.

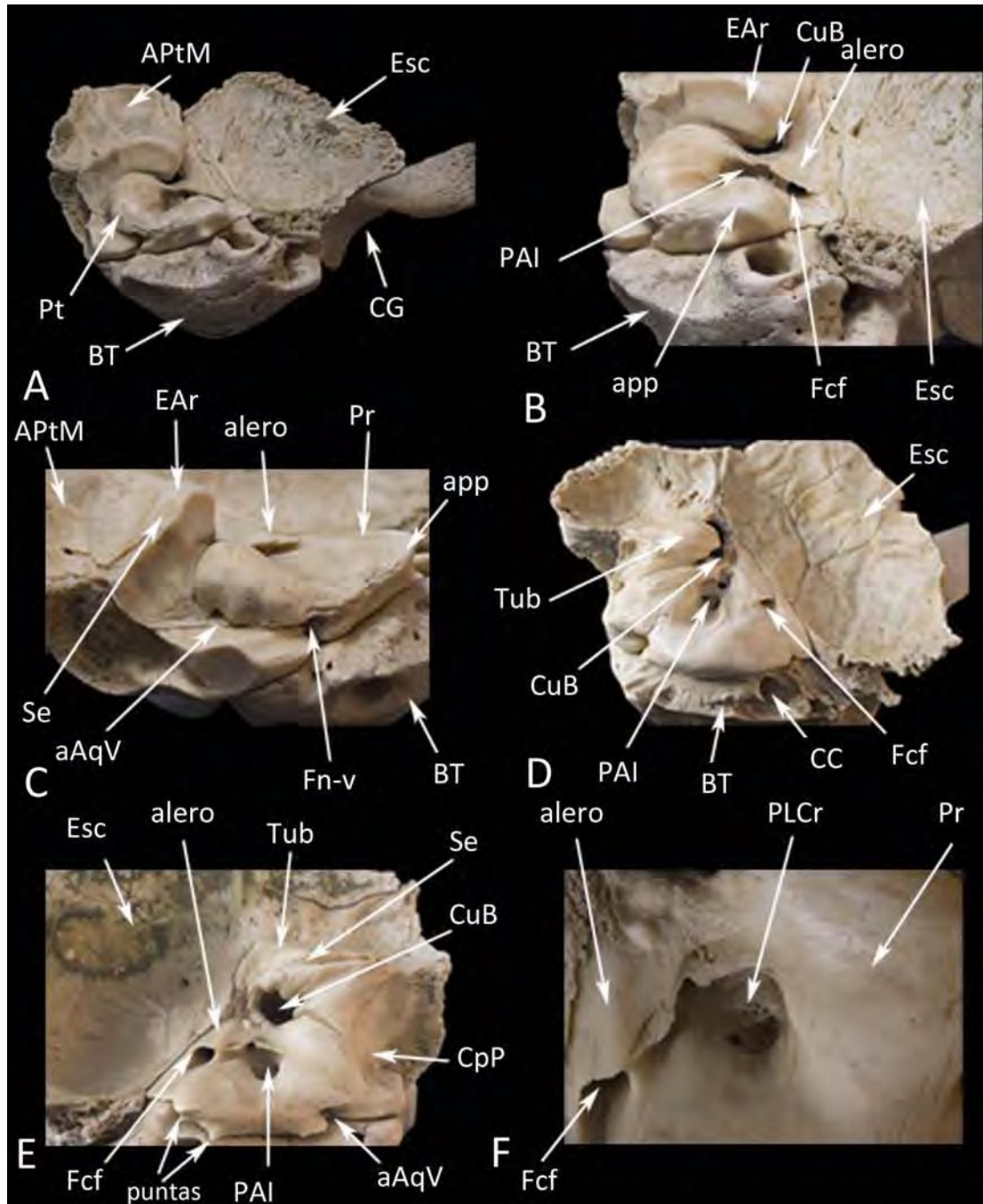


Fig.III.8. *Lobodon carcinophagus*. Regiones temporales y petrosos. A- región temporal izquierda aislada de un ejemplar adulto, en vista antero-medial, B- vista de la cara anterior y dorsal del petroso de un adulto, mostrando el escalonamiento de las estructuras, C- vista medial de un petroso de un ejemplar juvenil, D- vista de la cara dorsal del petroso de un ejemplar subadulto o juvenil, E- vista de la cara dorsal de un petroso de un ejemplar neonato mostrando el escalonamiento de las estructuras observado en los adultos aquí no es tan marcado aún y F- detalle de la placa cribosa del PAI.

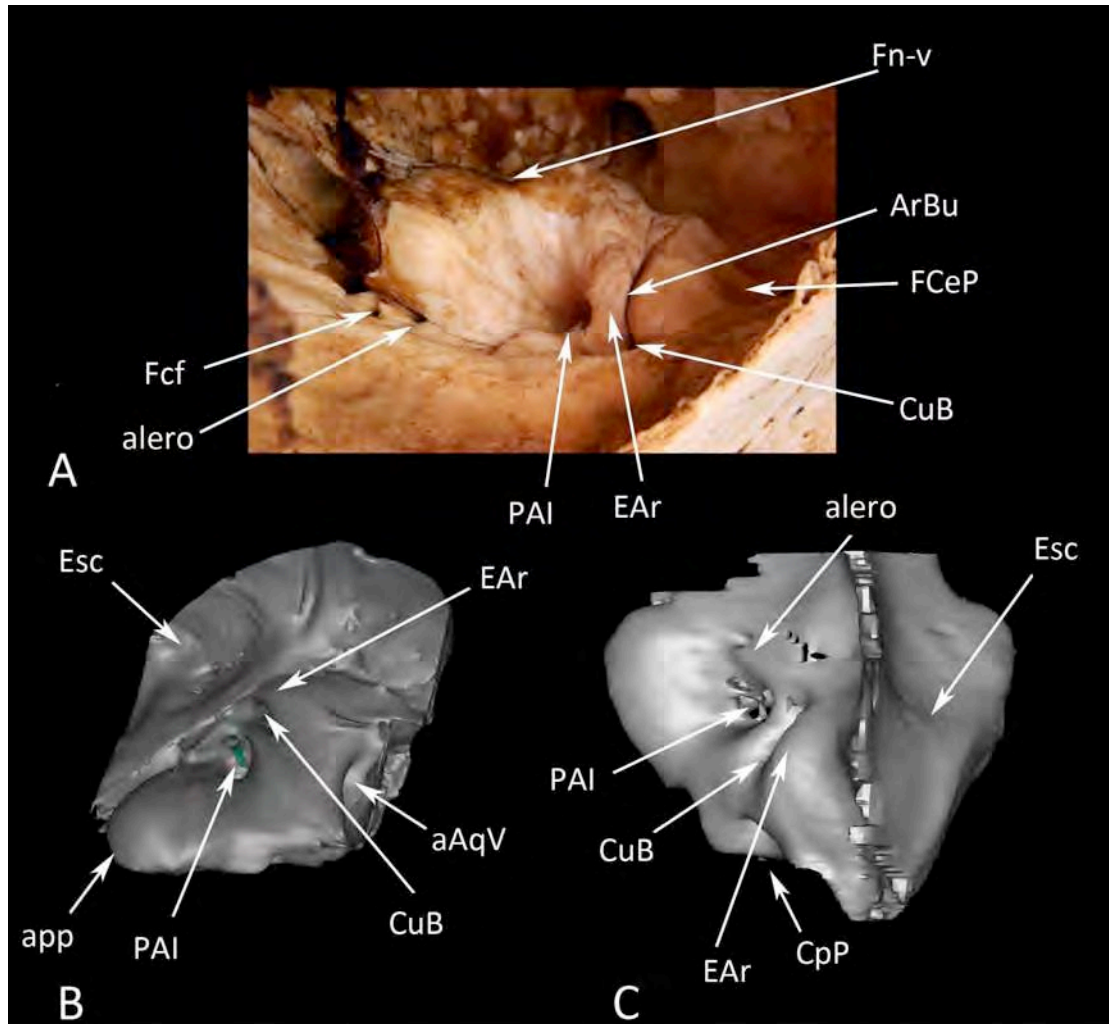


Fig.III.9. *Hydrurga leptonyx*. Región temporal y petroso. A- Región temporal izquierda unida al cráneo en vista dorsal, B- reconstrucción 3D de petroso derecho en vista medial, C- misma reconstrucción en vista dorsal.

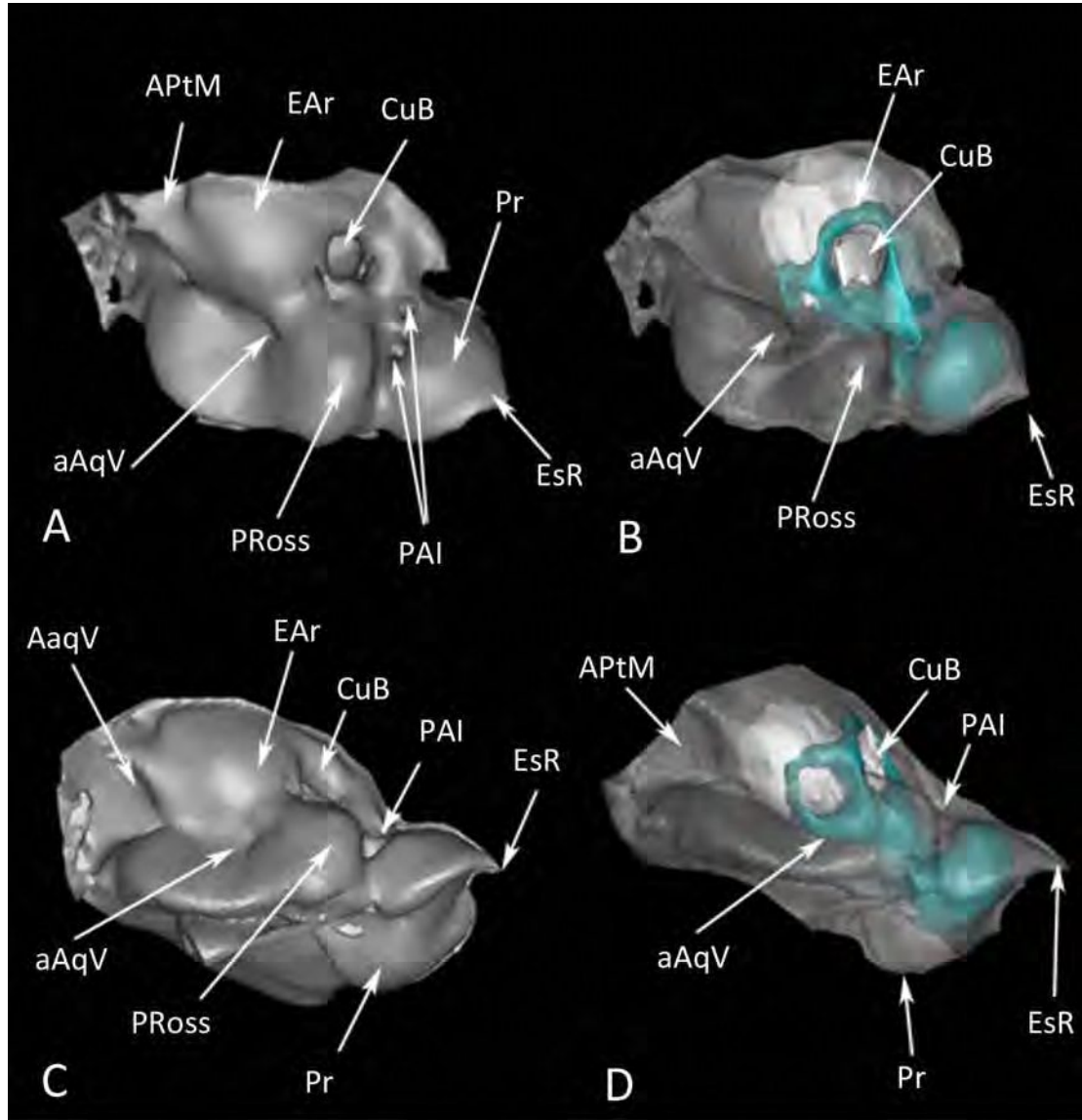


Fig.III.10. *Ommatophoca rossii*. Petroso reconstruido a partir de TACs, y aislado para su descripción. A- vista medial del petroso, B- vista medial del mismo pero con transparencia mostrando además parte de la estructura interna, C. vista dorsal del petroso y D- vista dorsal pero con transparencia.

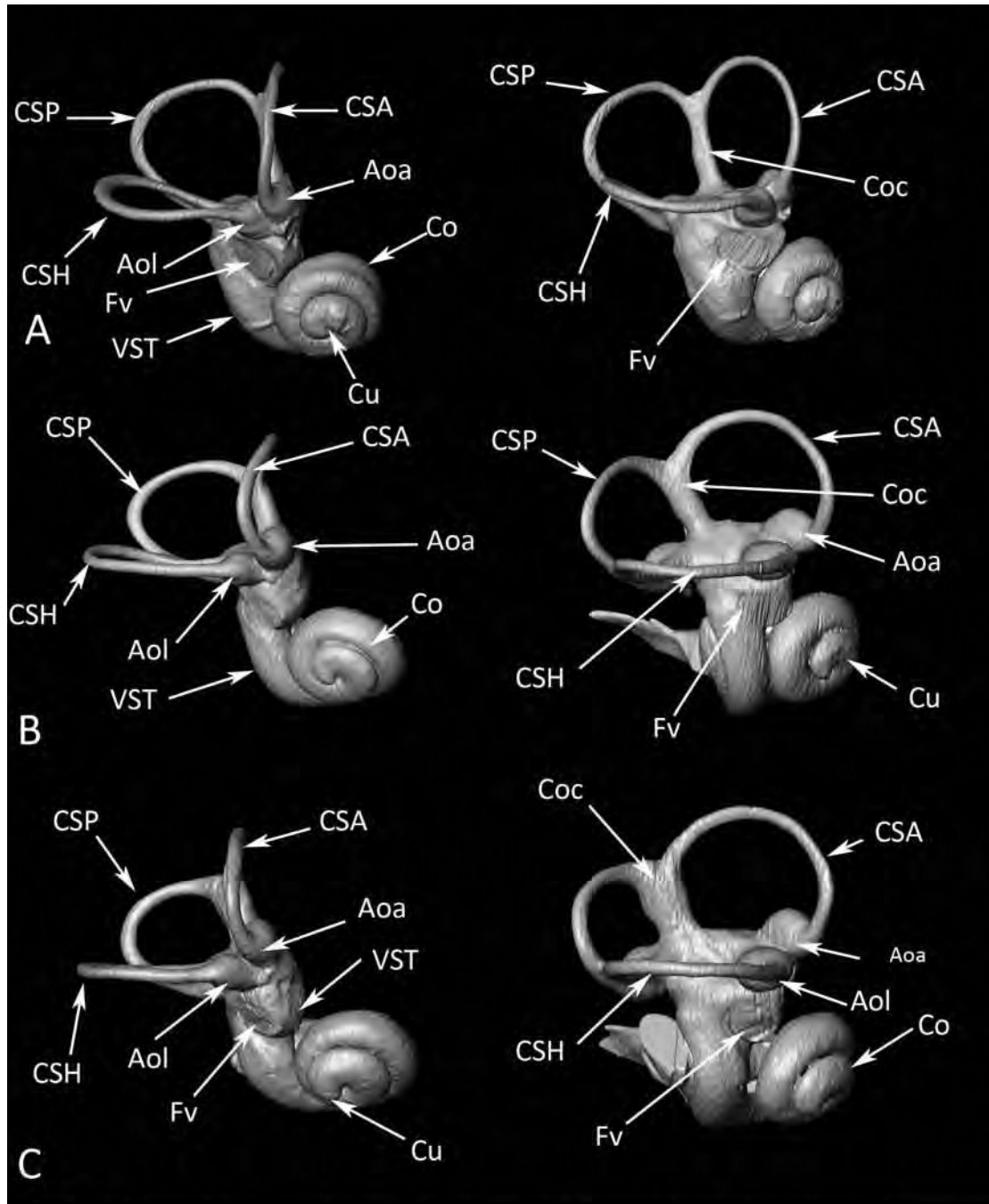


Fig.III.11. Otáridos. Laberintos óseos reconstruidos a partir de microCT, mostrando las estructuras principales. A- *Otaria byronia*, B- *Arctocephalus australis*, C- *Arctocephalus tropicalis*.

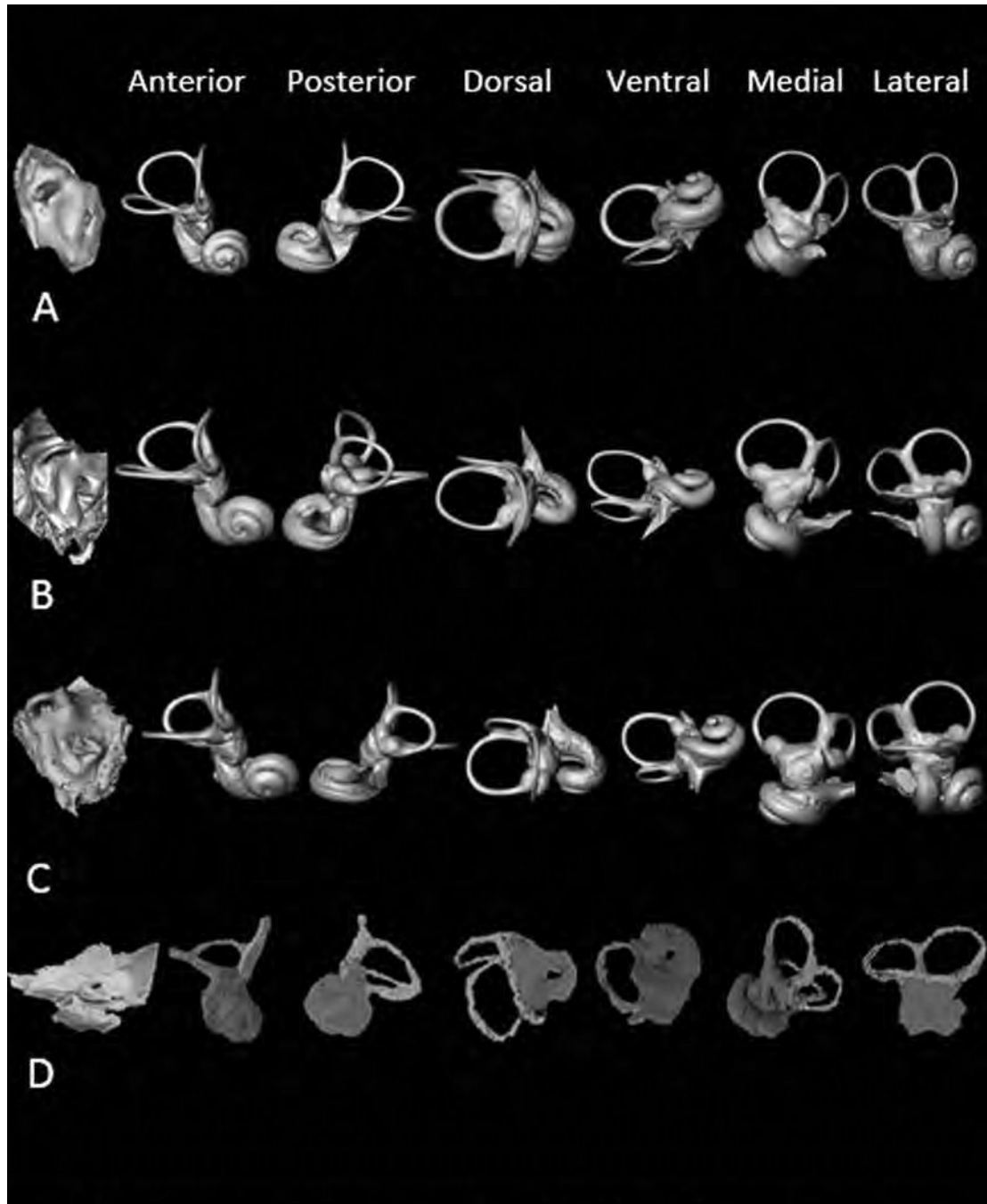


Fig.III.12. Otáridos, mostrando los laberintos óseos en 3D, en sus diferentes caras comparando tres especies, con sus petrosos correspondientes. A- *Otaria byronia*, B- *Arctocephalus australis*, C- *Arctocephalus tropicalis* (todos ellos reconstruidos a partir de microCT) y D- *Otaria byronia* reconstruido a partir de la técnica de desgaste.

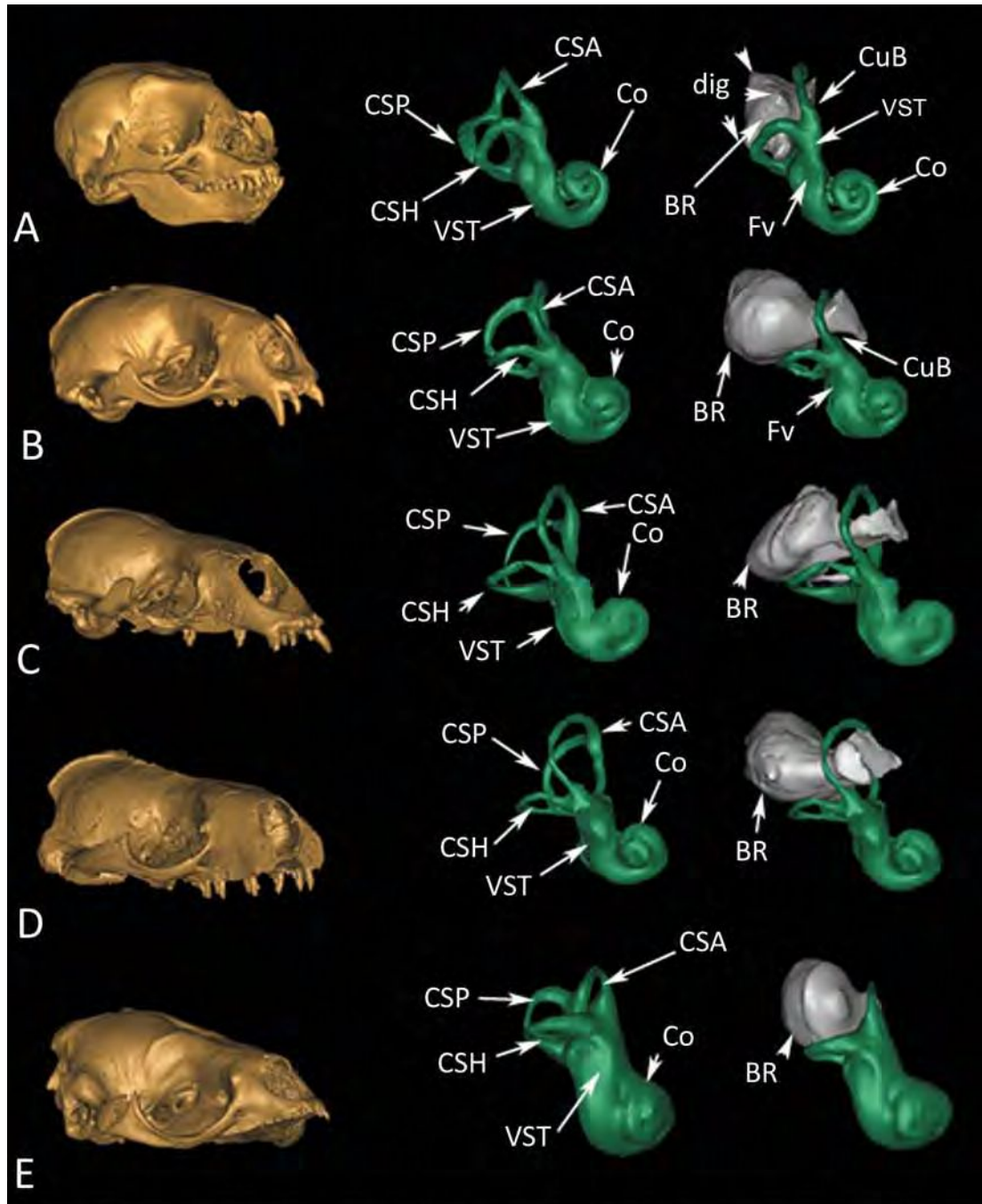


Fig.III.13. Fócidos, mostrando los laberintos óseos en 3D, con sus búrsulas en sus diferentes caras comparando las cuatro especies, con sus cráneos correspondientes. A- *Mirounga leonina*, B- *Leptonychotes weddellii*, C- *Lobodon carcinophagus*, D- *Hydrurga leptonyx*, y E- *Ommatophoca rossii*. Los cráneos indican la orientación de sus respectivos laberintos.

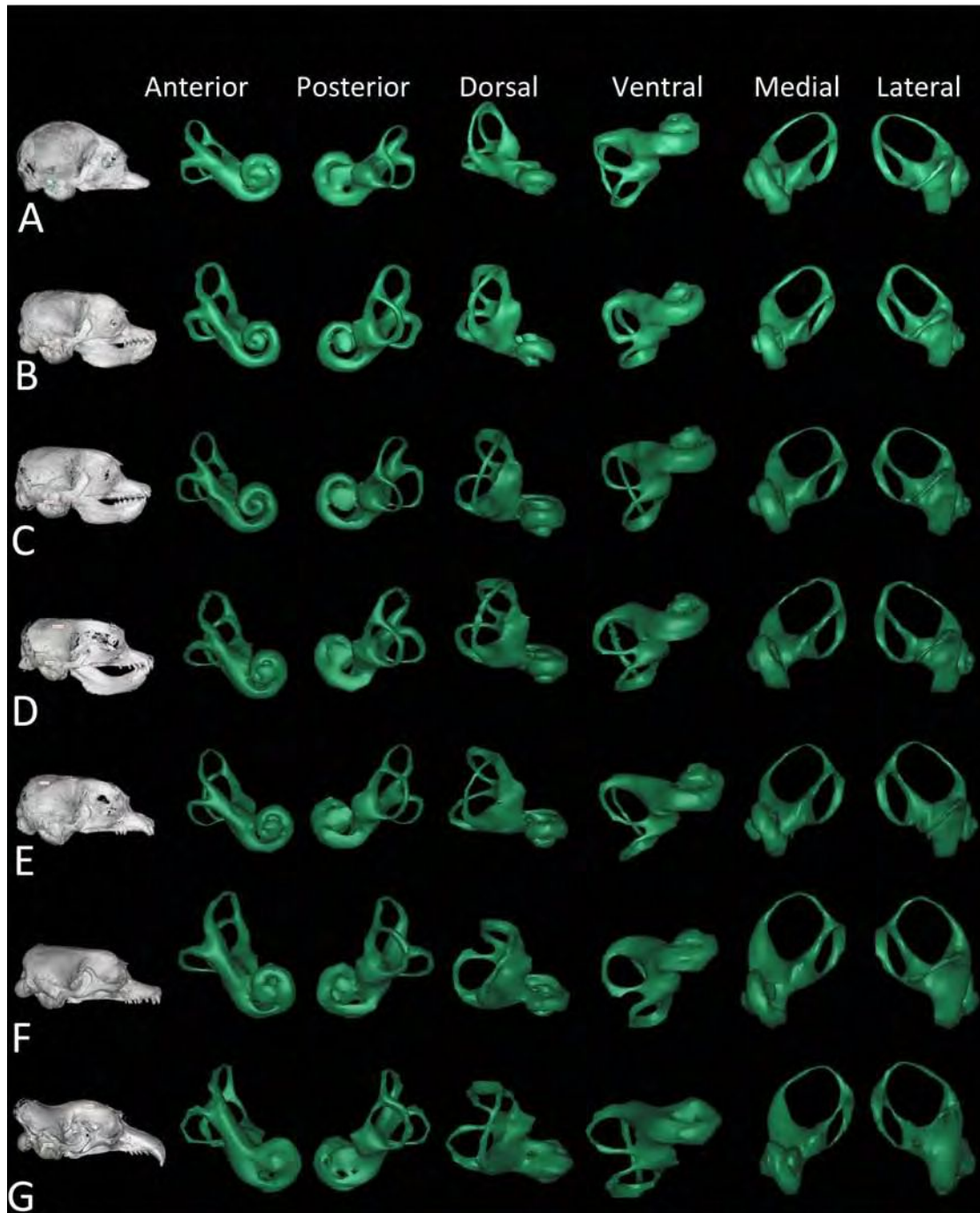


Fig.III.14. *Mirounga leonina*. Laberintos óseos comparados, a partir de reconstrucciones 3D de A- neonato, B- hembra CI, C- macho CI, D- hembra CII, E-macho CII, F- hembra CIII, F- macho CIII.

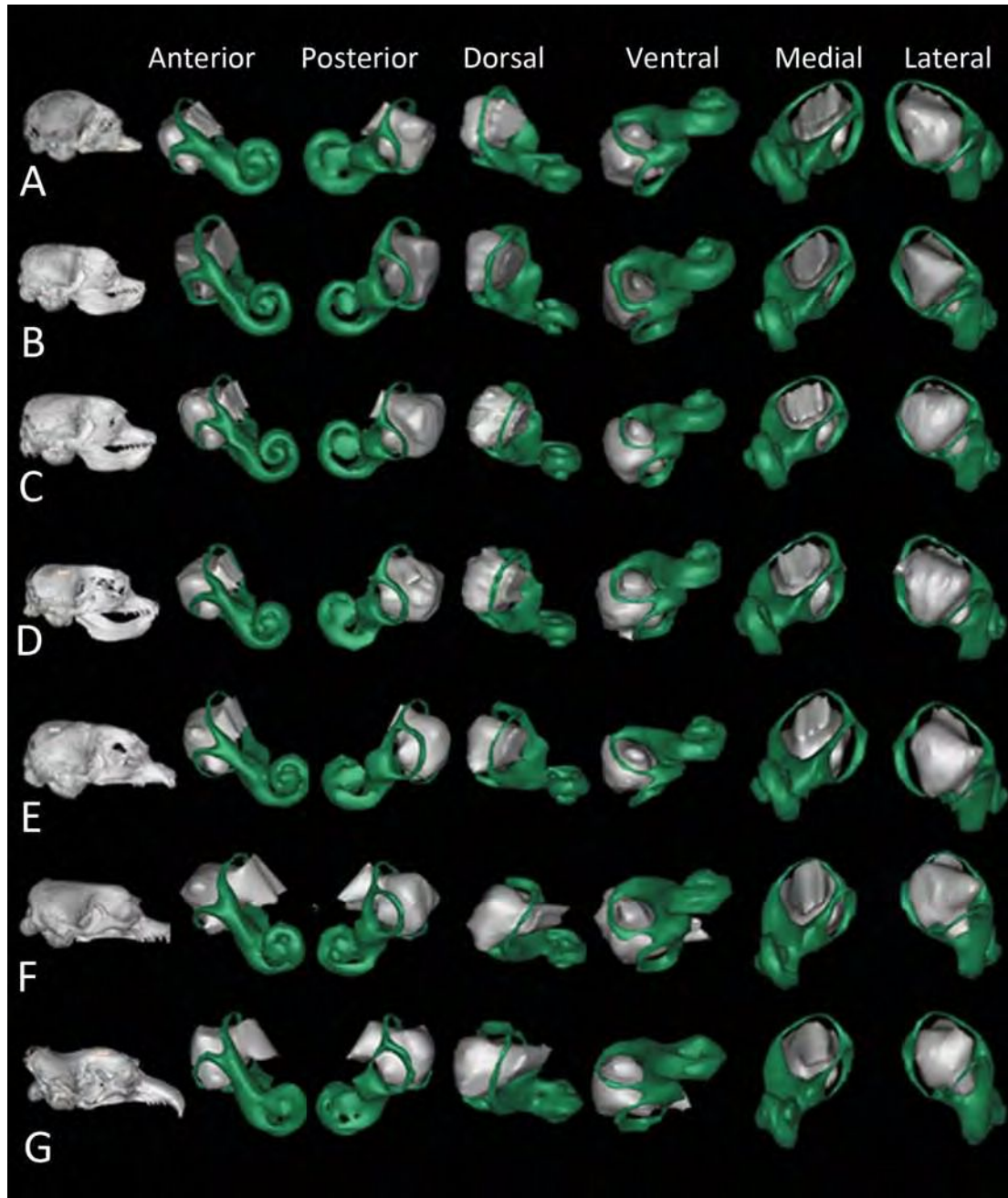


Fig.III.15. *Mirounga leonina*. Laberintos óseos comparados con sus búrsulas a partir de reconstrucciones 3D de A- neonato, B- hembra C1, C- macho C1, D- hembra C2, E-macho C2, F- hembra C3, F- macho C3.

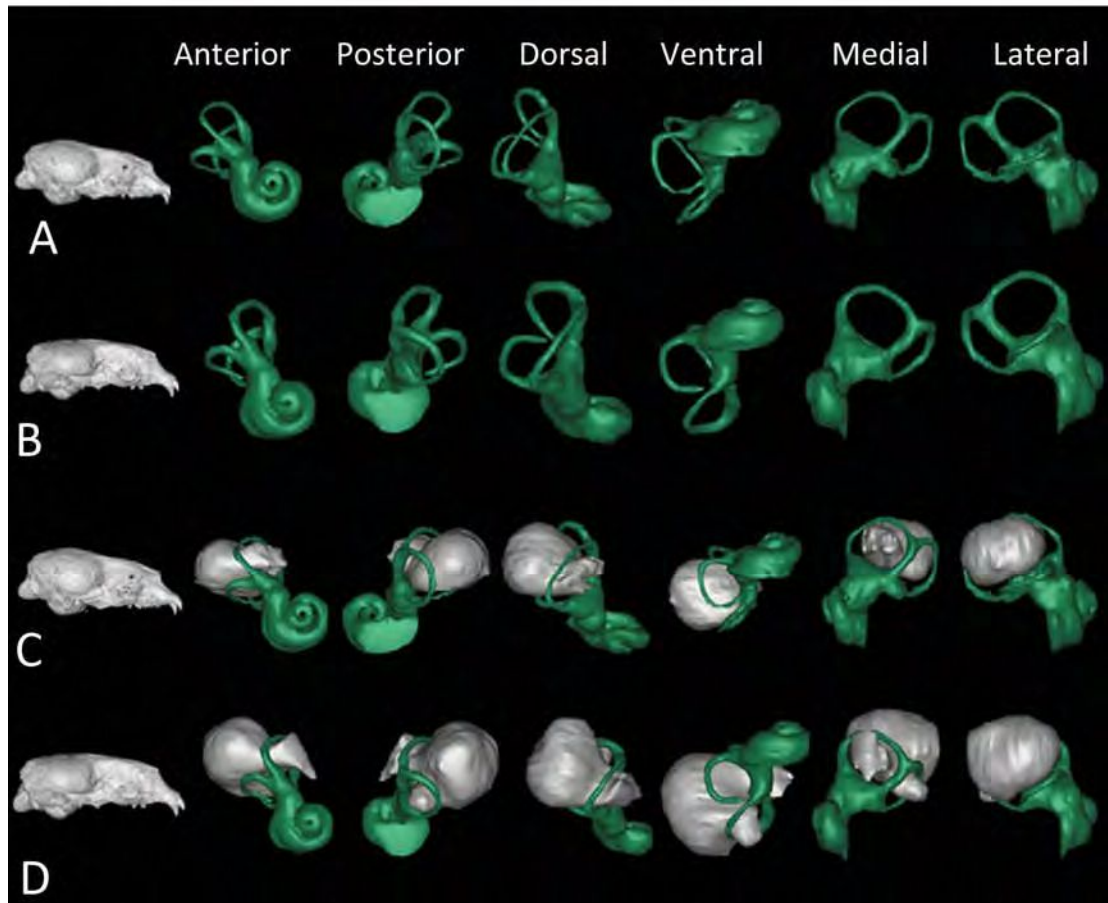


Fig.III.16. *Leptonychotes weddellii*. Laberintos óseos. A y B- laberintos aislados comparando sus caras en A y C- ejemplar CII ; B y D- ejemplar CIII. C y D- laberintos óseos comparados con sus búrsulas.

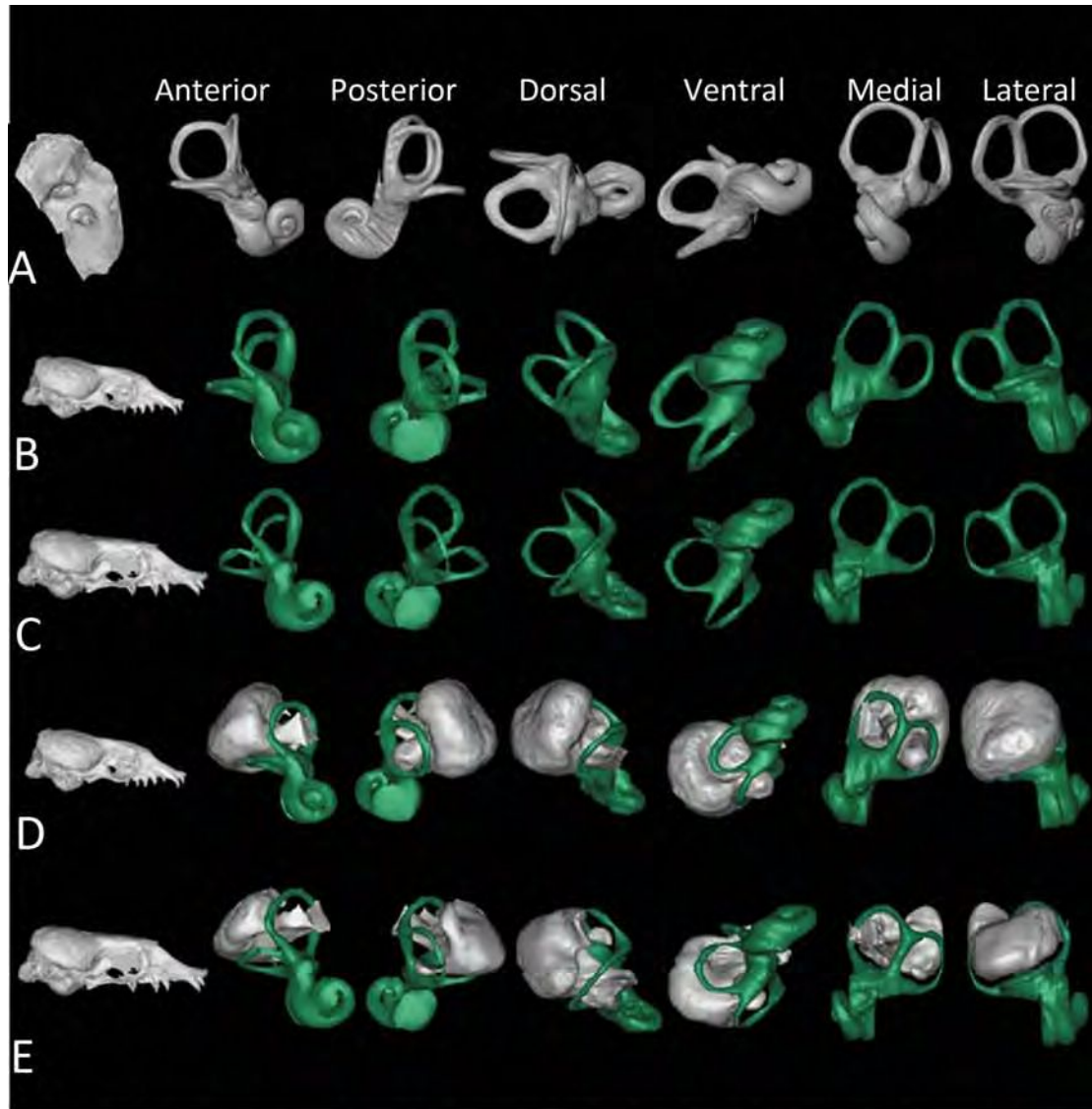


Fig.III.17. *Lobodon carcinophagus*. Laberintos óseos. A – reconstrucción en 3D a partir de una microtomografía de un ejemplar neonato, B- reconstrucción 3D de un laberinto de un ejemplar CII, y C de un ejemplar CIII. D y E: son las reconstrucciones respectivas de los ejemplares antes mencionados (B y C), con sus bursas.

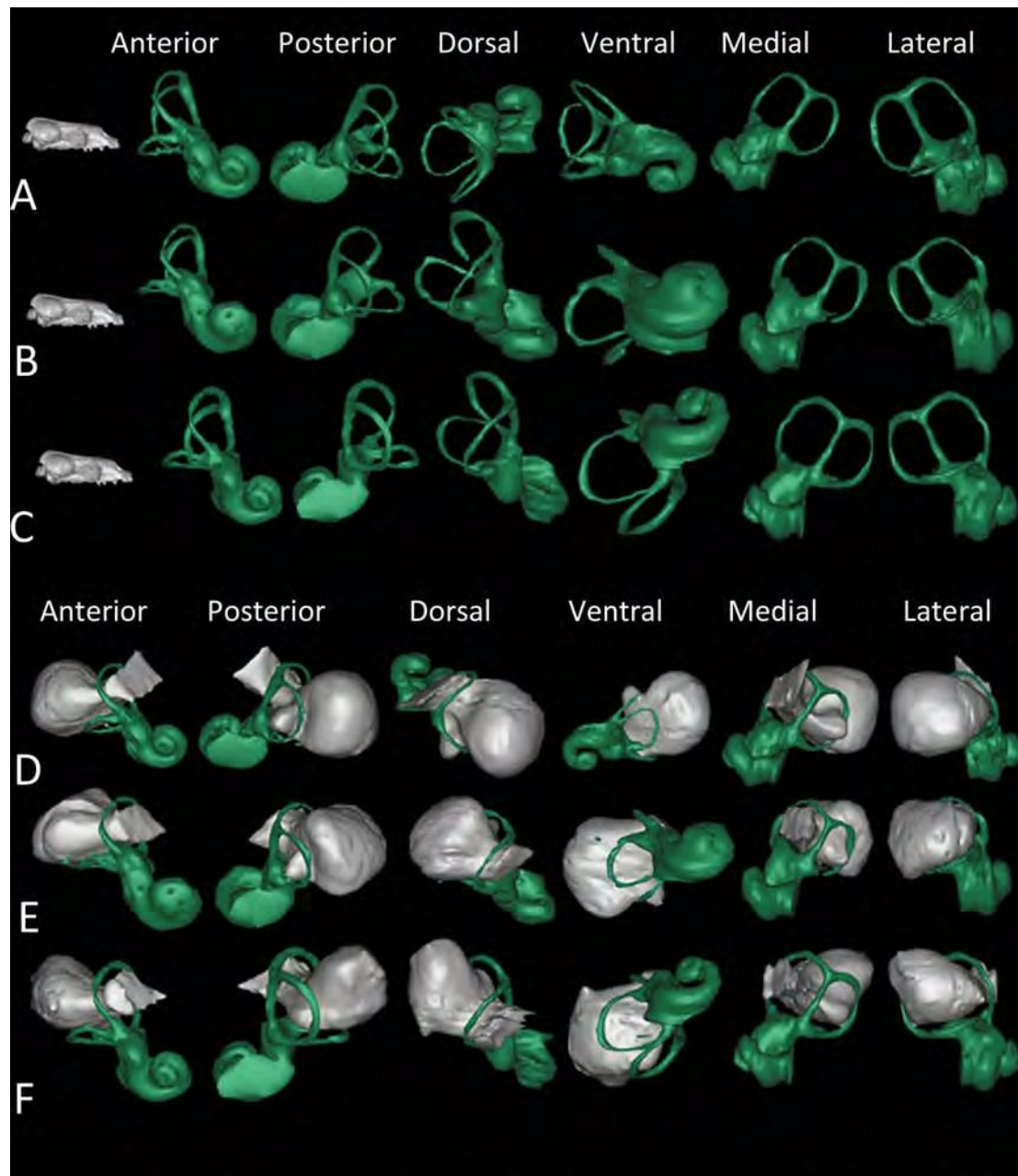


Fig.III.18. *Hydrurga leptonyx*. Laberintos óseos. Reconstrucciones en 3D. A- Ejemplar CI; B- CII y C-III. D,E y F- los mismos ejemplares antes mencionados, respectivamente, con sus búrsulas correspondientes. Nótese el tamaño de la búrsula, que implica espacio extra para su representación gráfica.

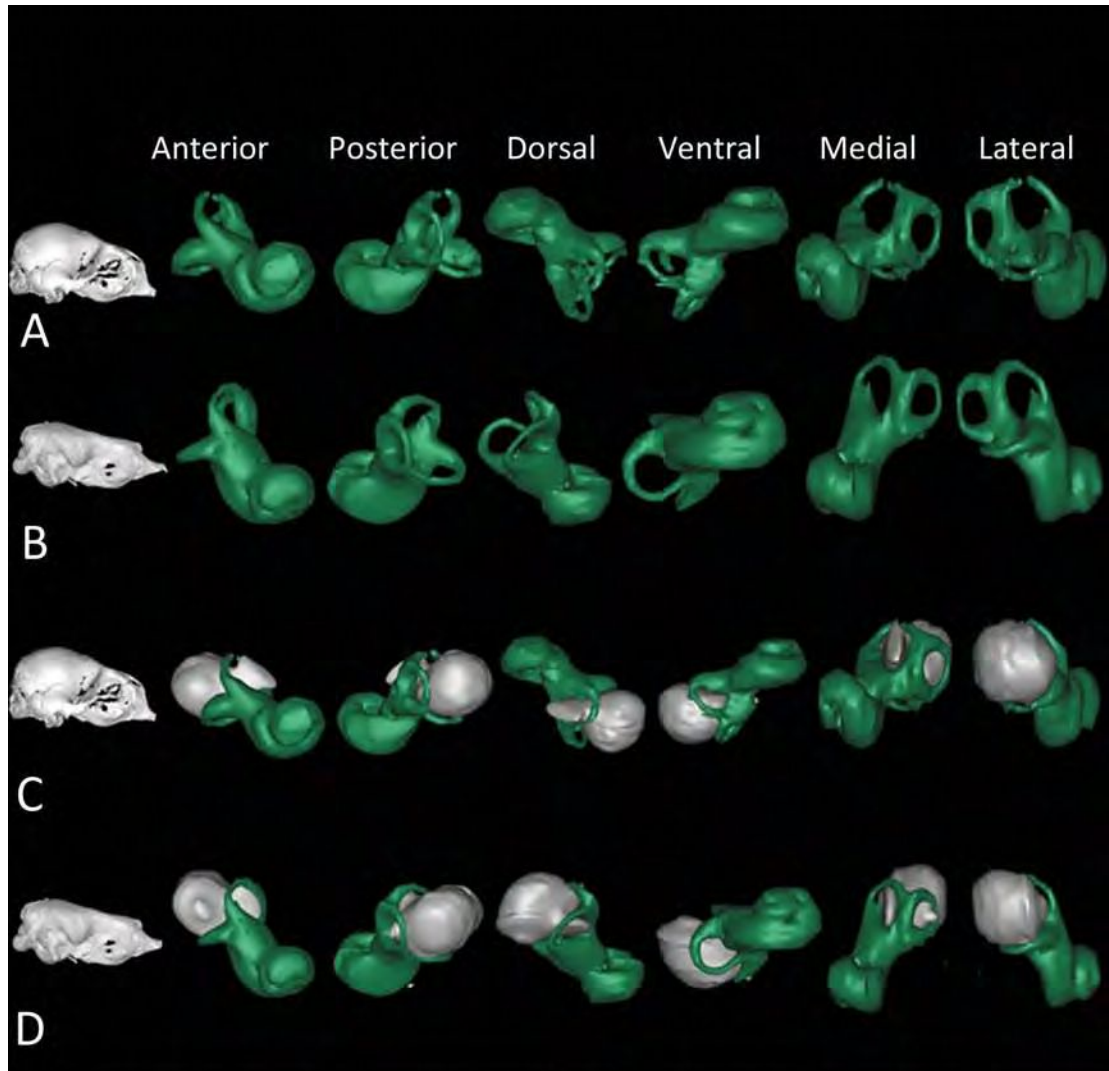


Fig.III.19. *Ommatophoca rossii*. Laberintos óseos. Reconstrucciones en 3D, A- ejemplar nonato, B- ejemplar adulto, C y D- los mismos ejemplares, con sus correspondientes búrsulas.

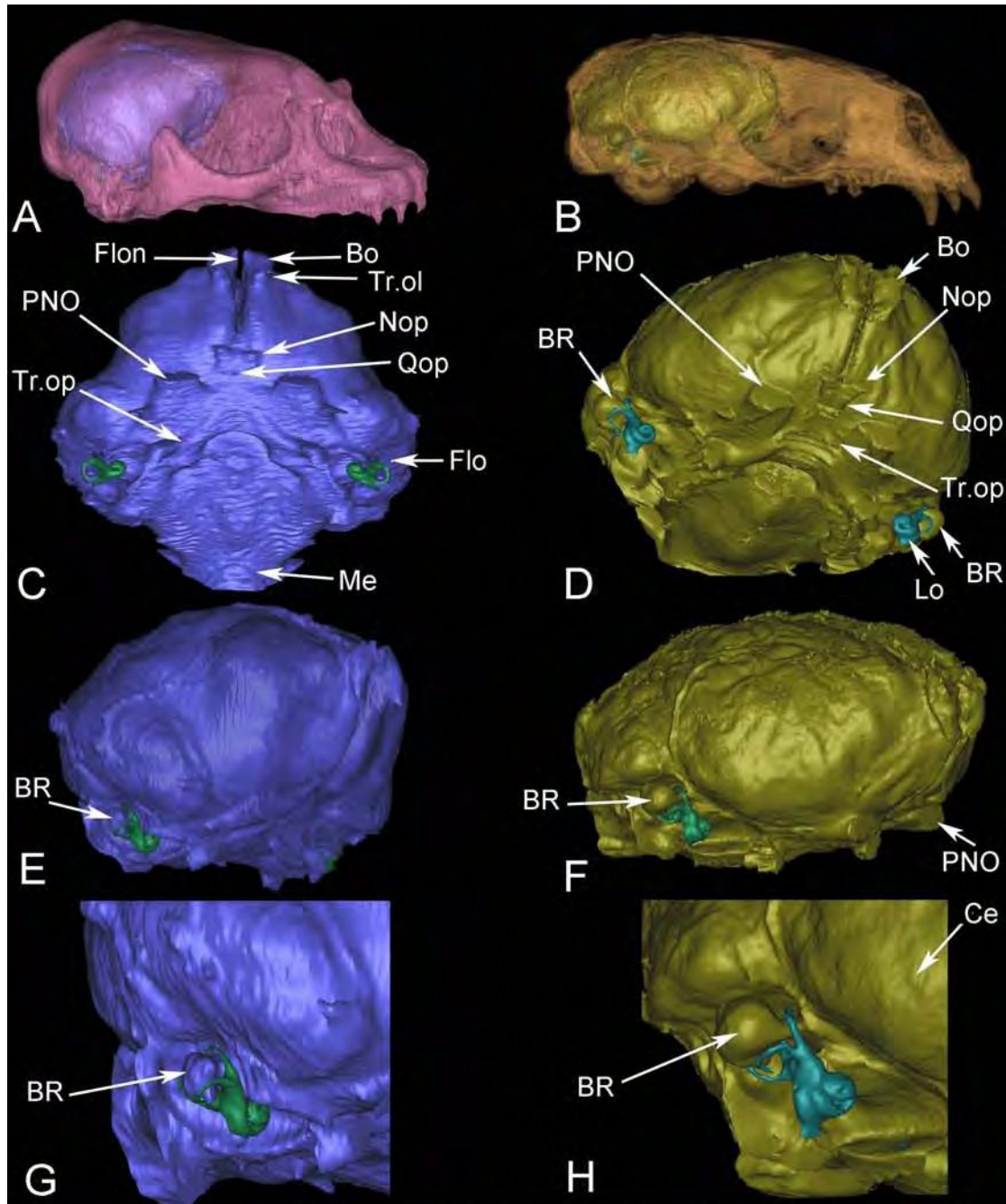


Fig.III.20. *M. leonina*, *L. weddellii*. Reconstrucciones en 3D de cavidades encefálicas sobre TACs. A- vista lateral de cráneo de *M. leonina* en transparencia que muestra la cavidad encefálica, B- vista lateral de cráneo de *L. weddellii*, en transparencia que muestra la cavidad encefálica. C- vista ventral de la reconstrucción del volumen encefálico de *M. leonina*, D- vista antero-ventral de la reconstrucción del volumen encefálico en *L. weddellii*, E- vista lateral en *M. leonina*, F- vista lateral en *L. weddellii*, G- detalle de la cavidad de la bursula y de la cavidad del laberinto óseo en *M. leonina*, H- detalle de la cavidad de la bursula y de la cavidad del laberinto óseo en *L. weddellii*.

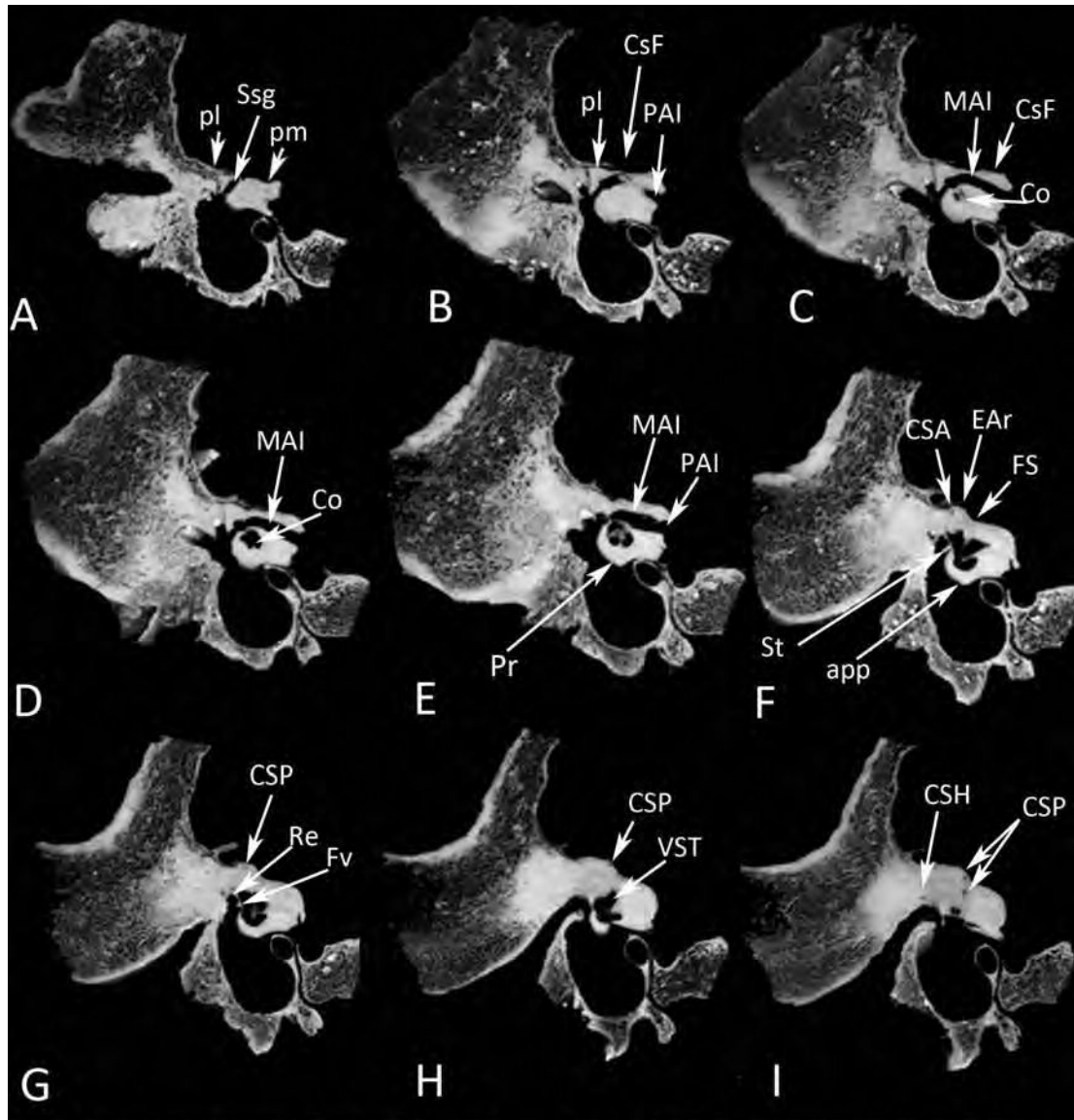


Fig.III.21. *Otaria byronia*. Desgastes seriados mostrando las principales estructuras del interior del petroso, desde A- region más anterior del petroso, hasta la parte más posetrior I.

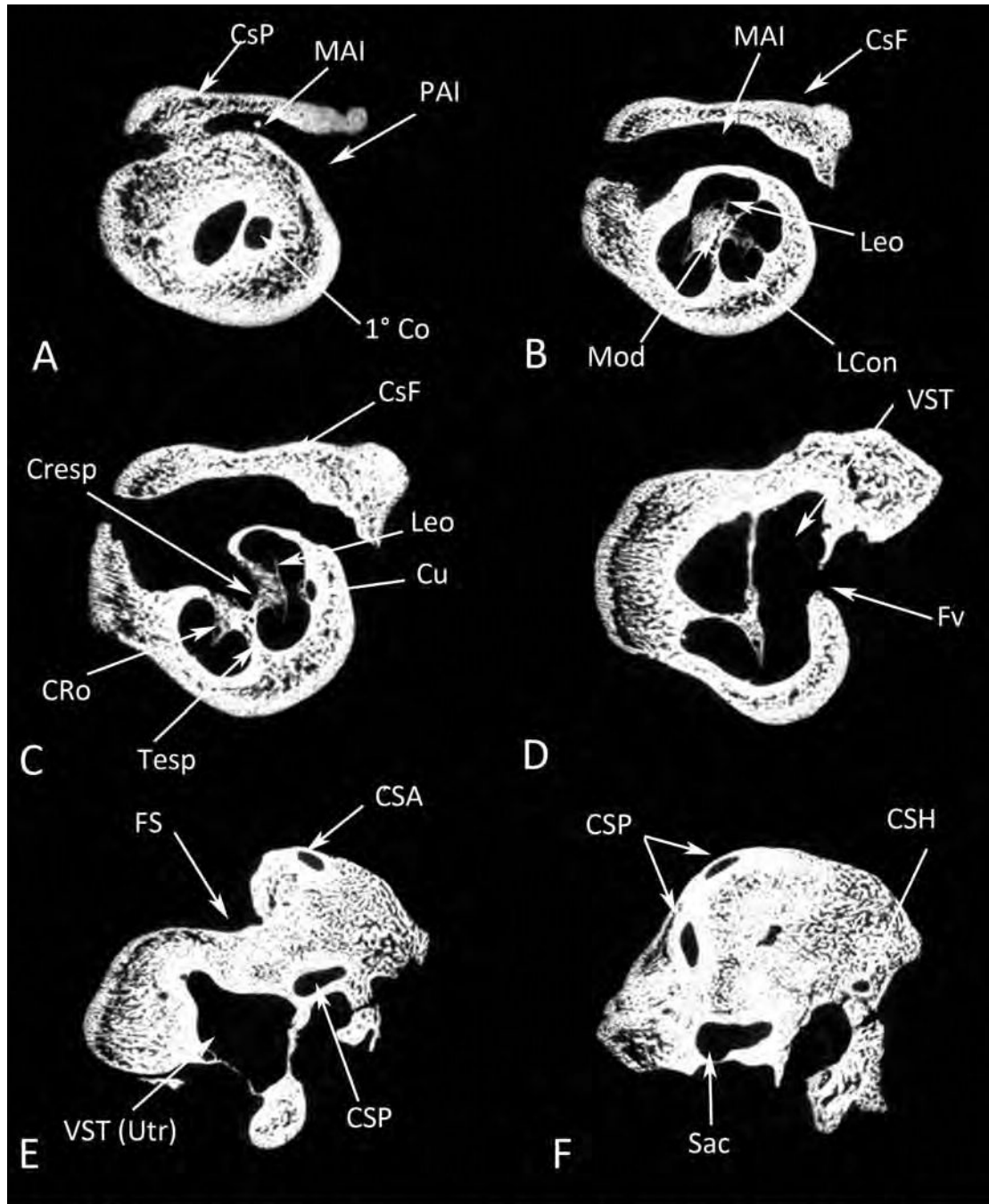


Fig.III.22. *Otaria byronia*. Microtomografías mostrando las principales estructuras del interior del petroso. A- parte más anterior del petroso hasta F la parte más posterior.

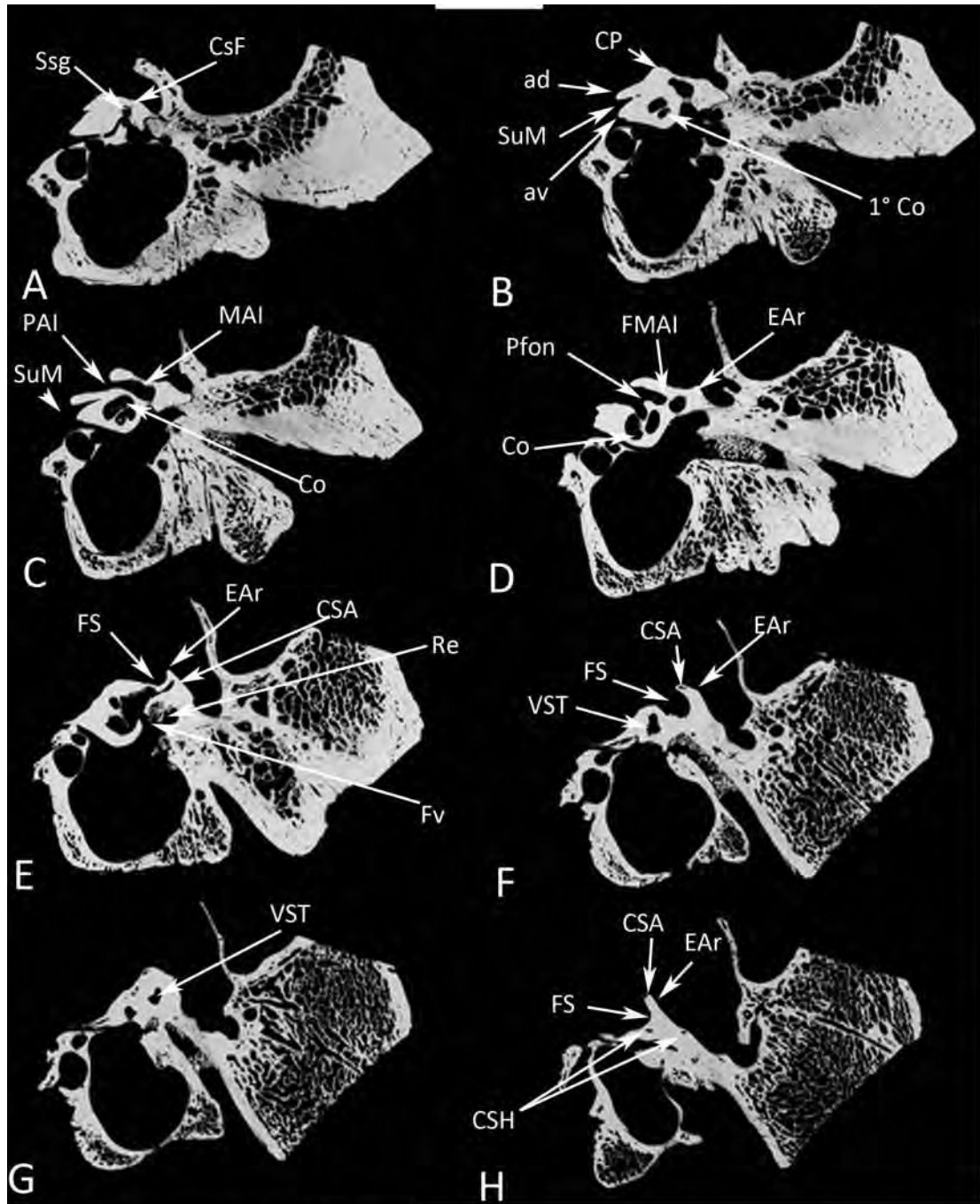


Fig.III.23. *Arctocephalus australis*. Microtomografías mostrando las principales estructuras del interior del petroso. A- parte más anterior del petroso hasta H la parte más posterior.

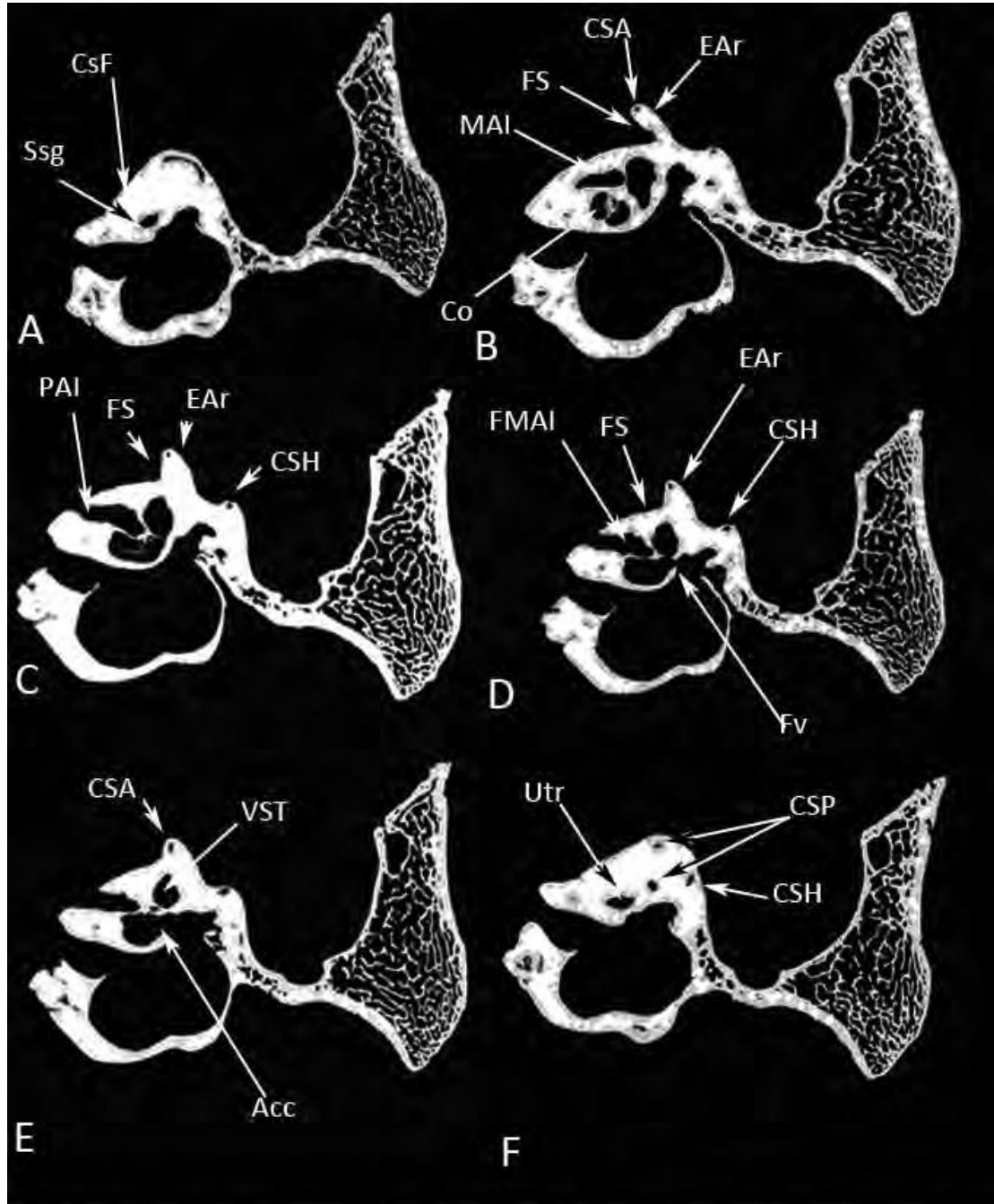


Fig.III.24. *Arctocephalus tropicalis*. Microtomografías mostrando las principales estructuras del interior del petroso. A parte más anterior del petroso en cortes secuenciados hasta F la parte más posterior.

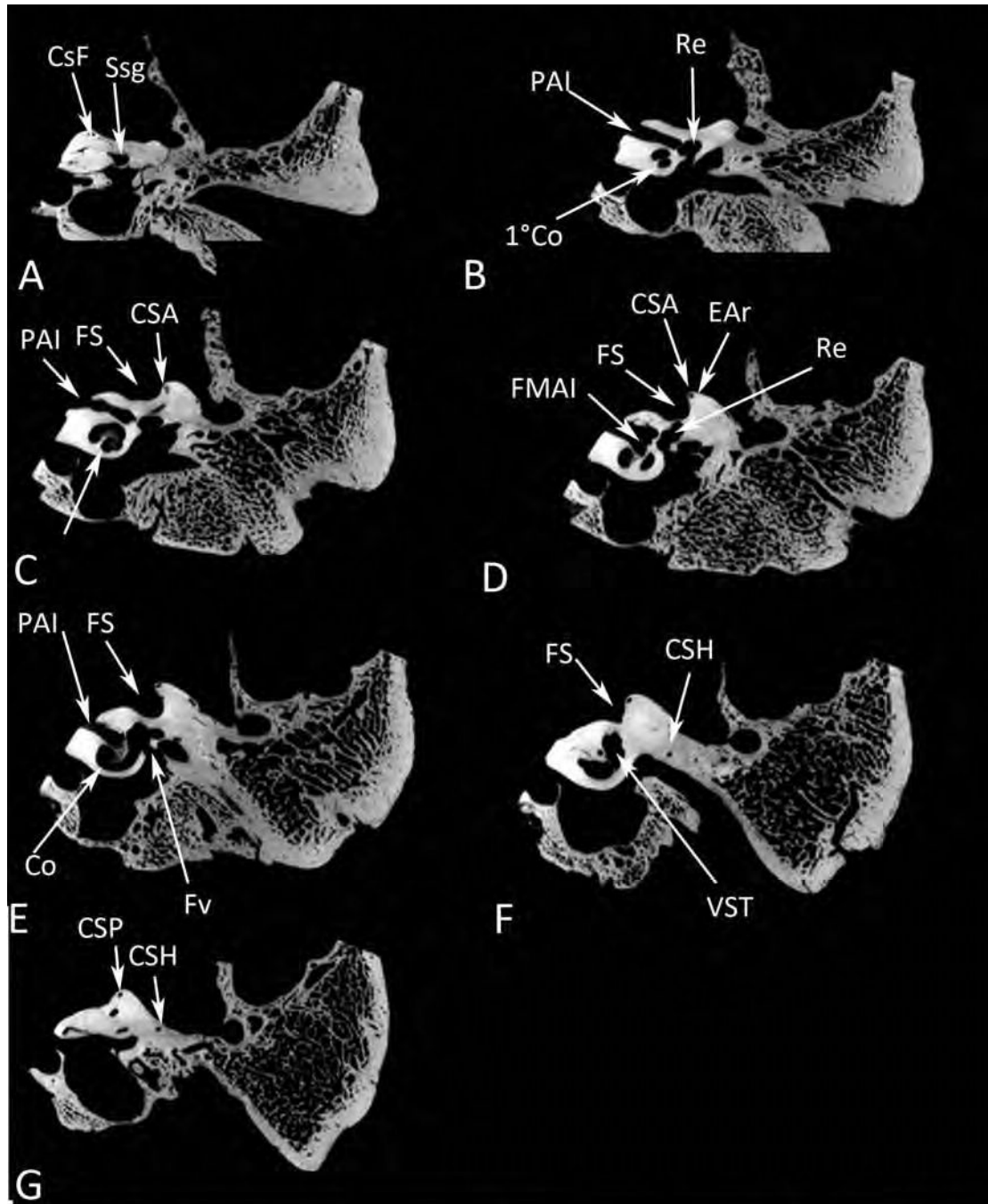


Fig.III.25. *Arctocephalus gazella*. Microtomografías mostrando las principales estructuras del interior del petroso. A- parte más anterior del petroso hasta G la parte más posterior del mismo.

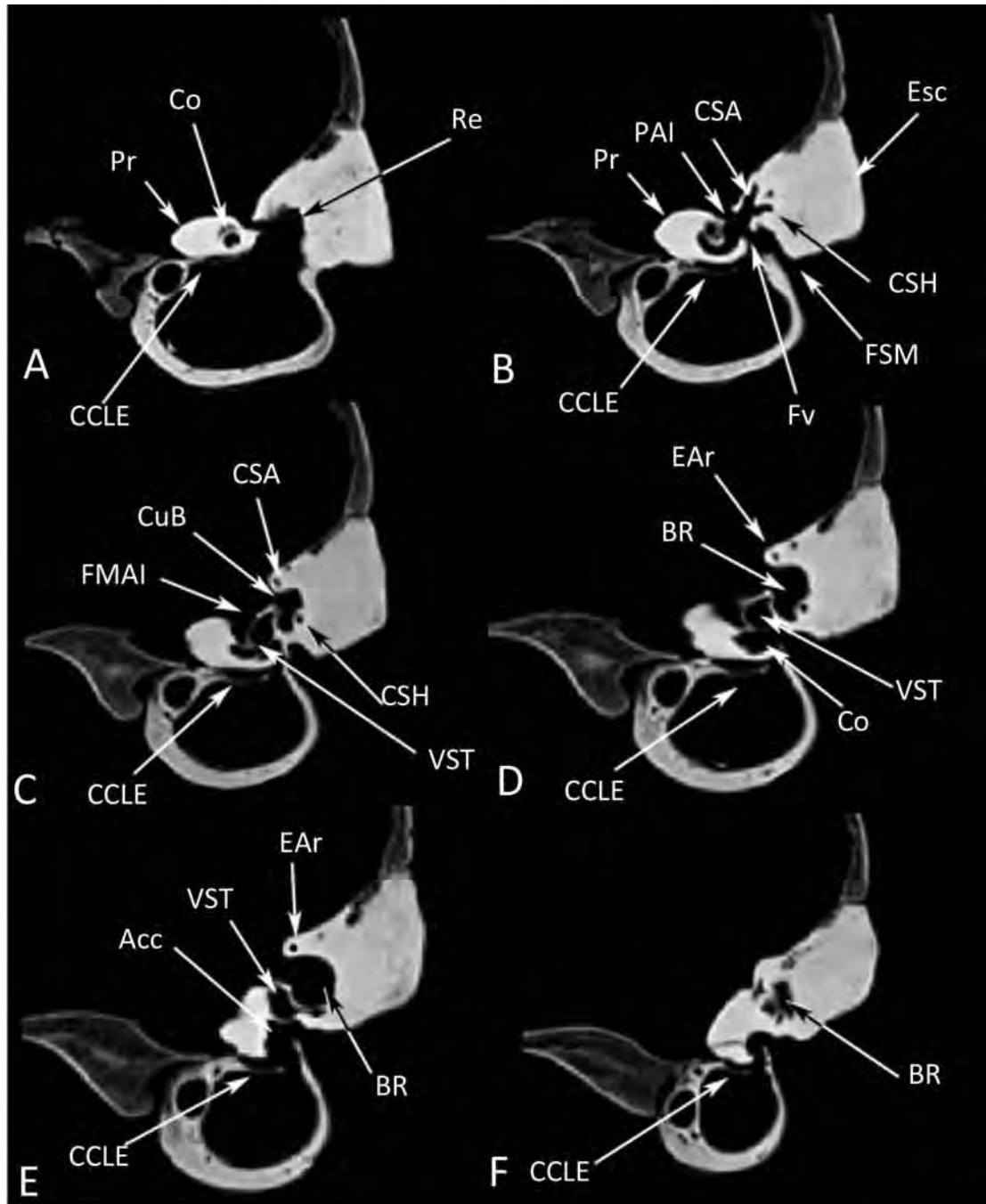


Fig.III.26. *Mirounga leonina*. Tomografías mostrando las principales estructuras del interior del petroso. A parte más anterior del petroso, en secuencia hasta la parte más posterior F.

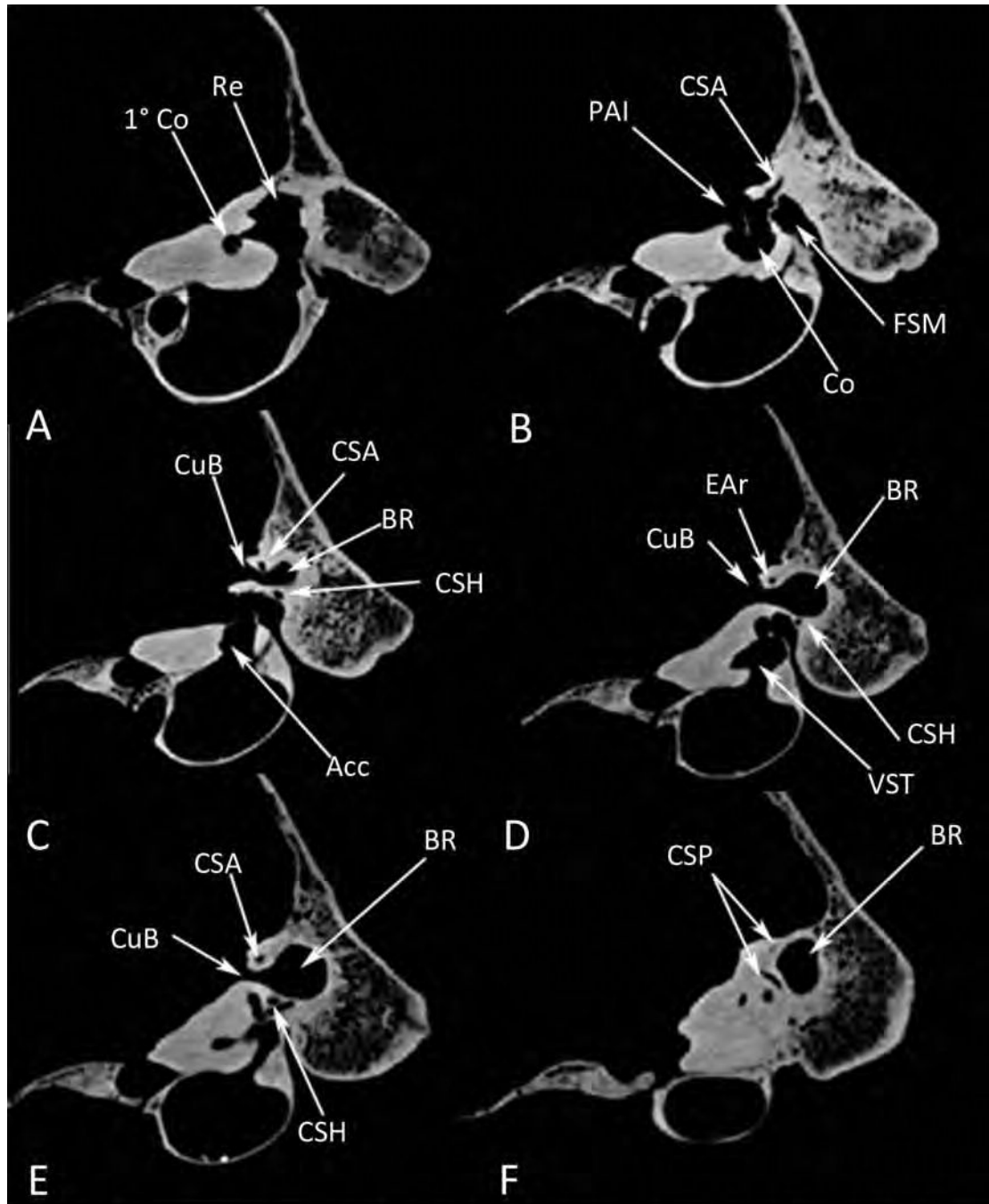


Fig.III.27. *Leptonychotes weddellii*. Tomografías mostrando las principales estructuras del interior del petroso.

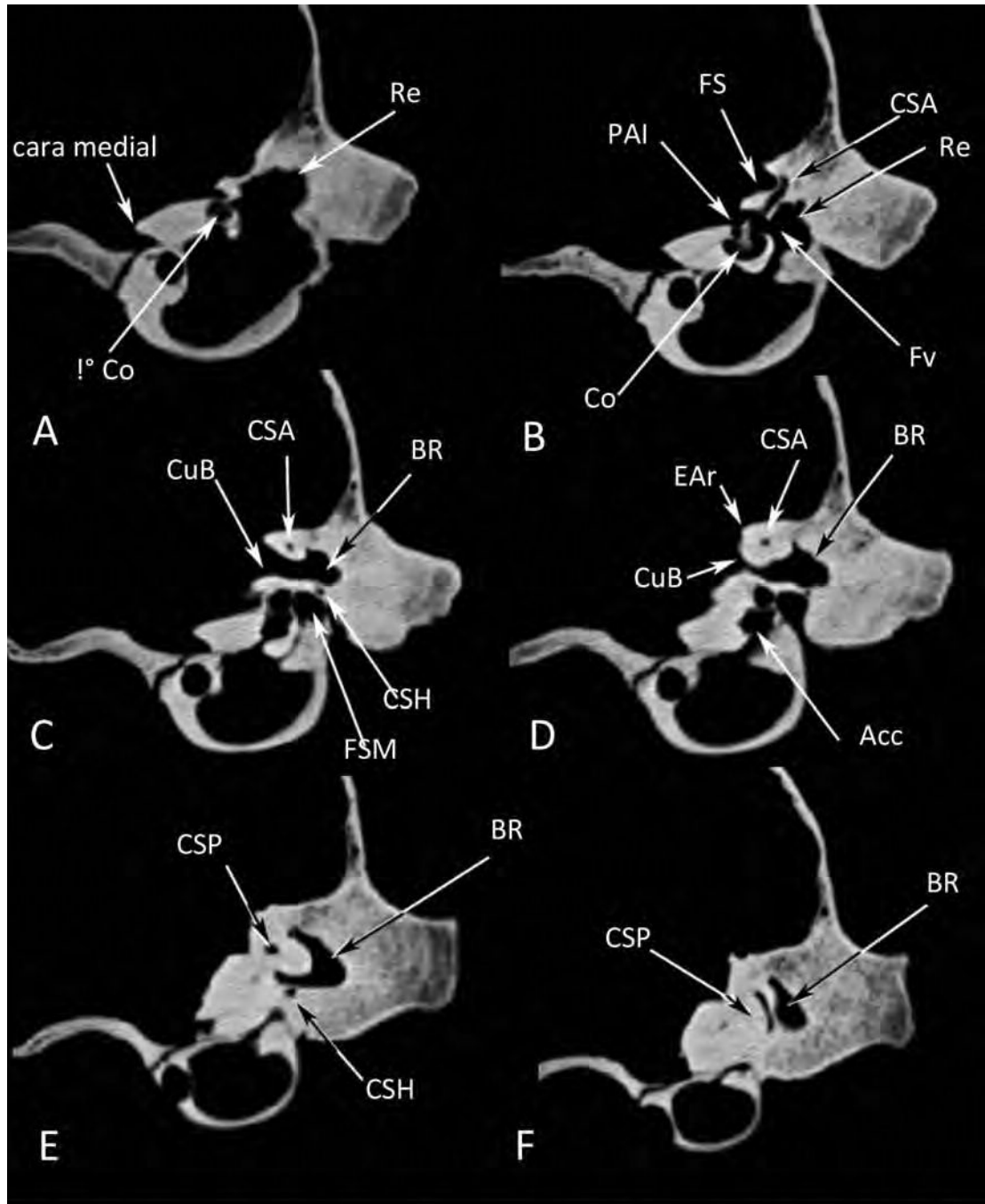


Fig.III.28. *Lobodon carcinophagus*. Tomografías mostrando las principales estructuras del interior del petroso. A- parte más anterior del petroso, en serie secuenciada hasta F- su parte más posterior.

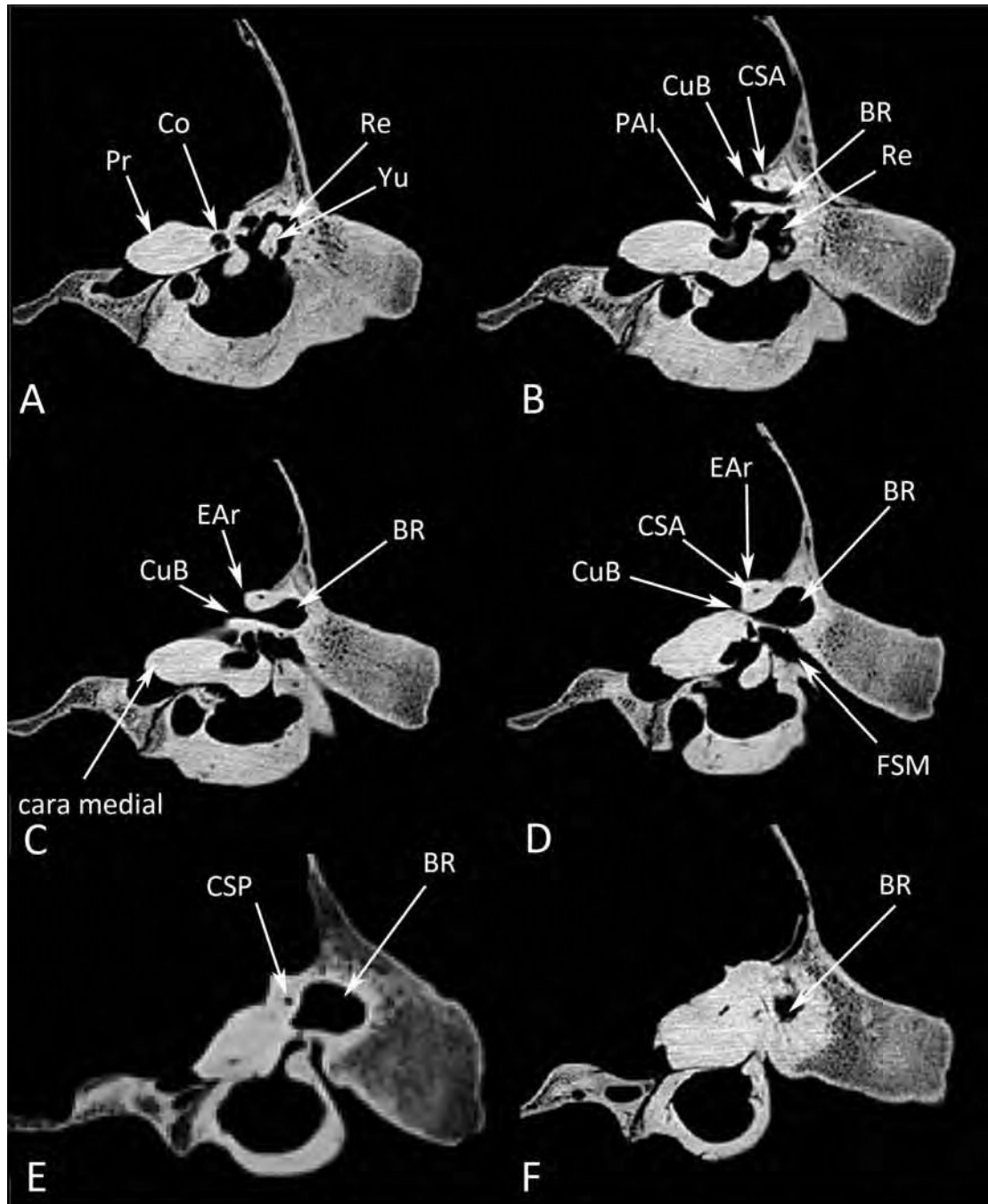


Fig.III.29. *Hydrurga leptonyx*. Tomografías mostrando las principales estructuras del interior del petroso. A- parte más anterior del petroso en serie hasta la parte más posterior F.

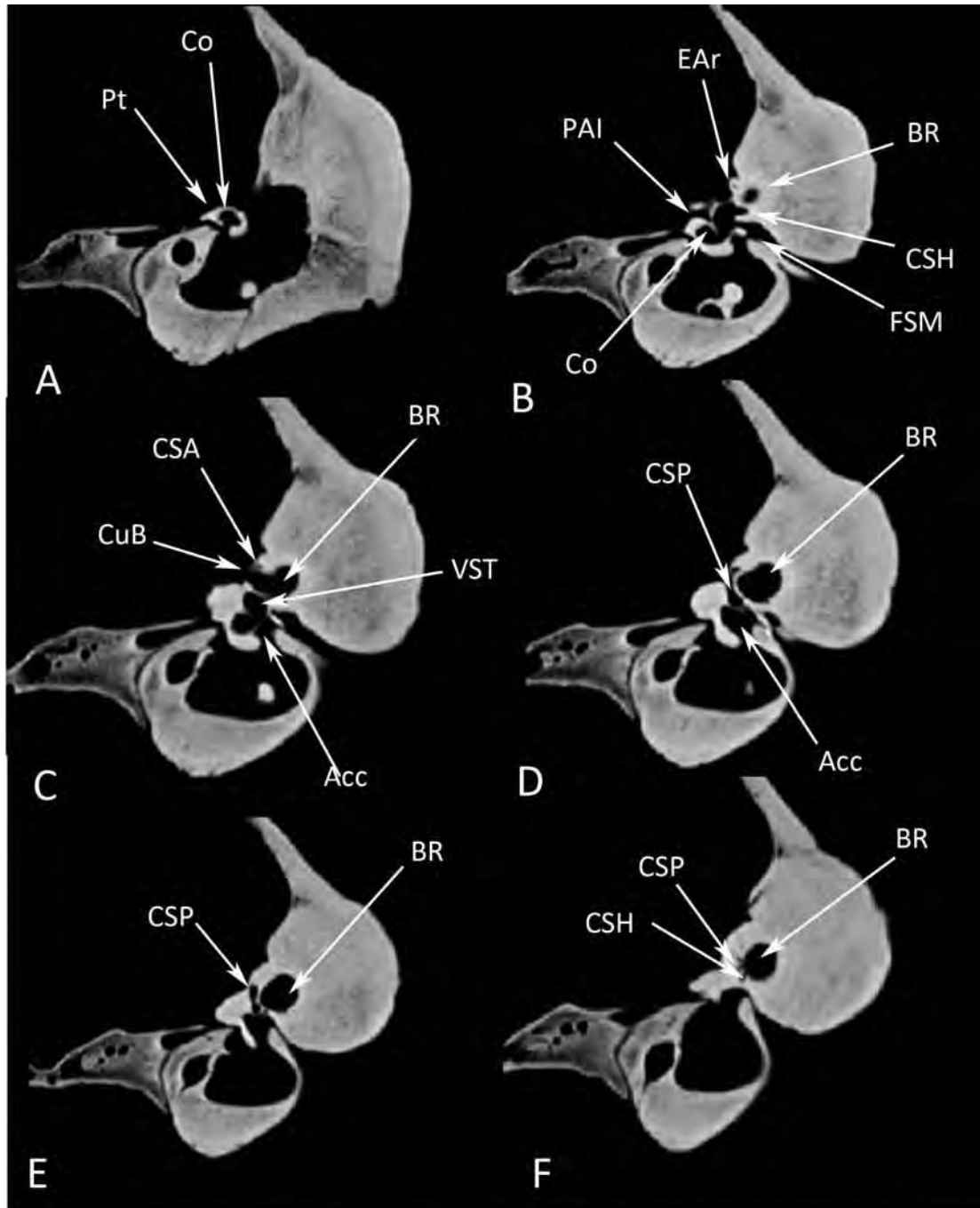


Fig.III.30. *Ommatophoca rossii*. Tomografías mostrando las principales estructuras del interior del petroso. A parte más anterior del petroso en secuencias hasta F- zonal ás posterior.

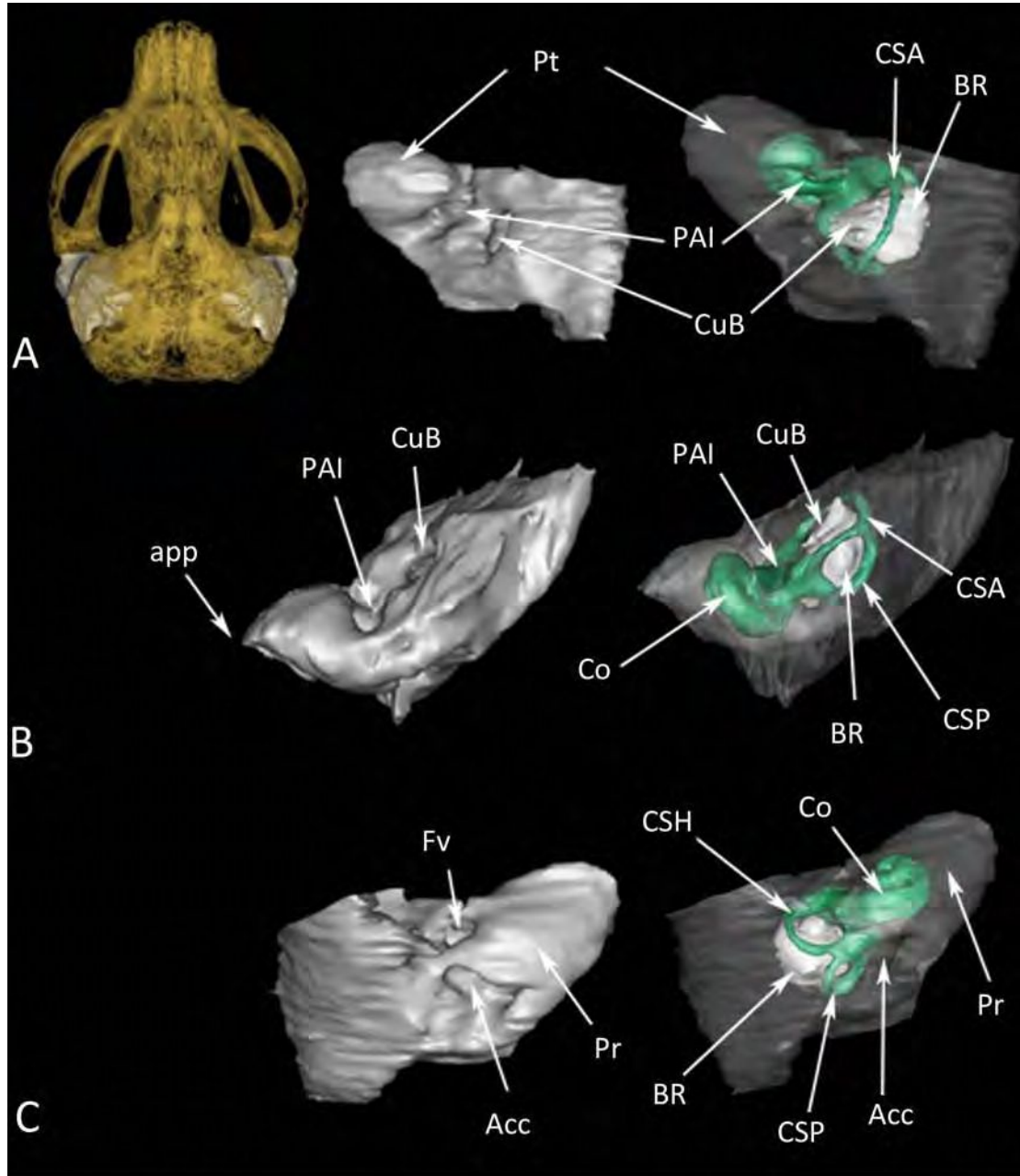


Fig.III.31. *Mirounga leonina*. Reconstrucción 3D de petroso y laberinto óseo. En vista A- dorsal, B- medial y C- ventral.

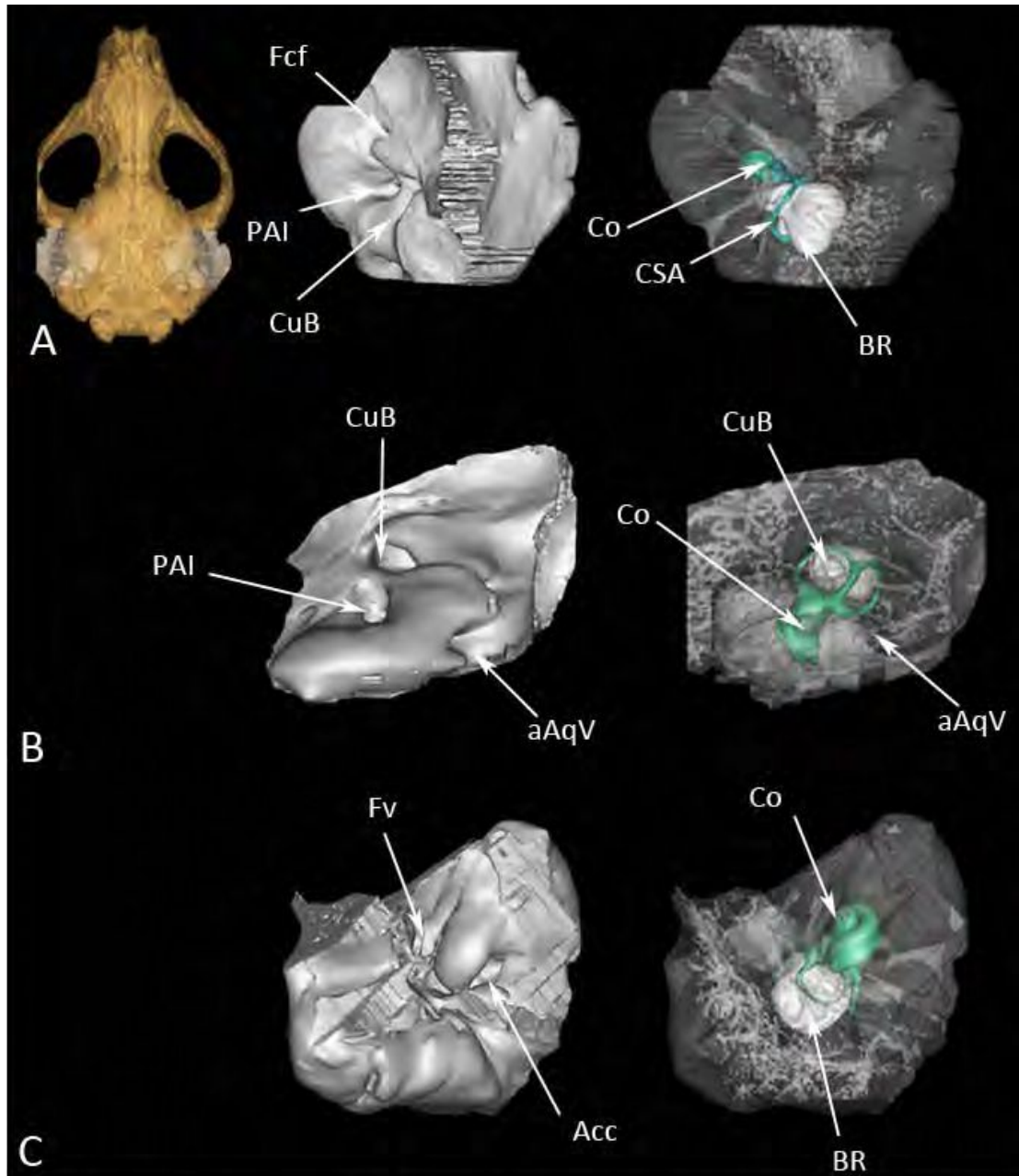


Fig.III.32. *Leptonychotes weddellii*. Reconstrucción 3D de petroso y laberinto óseo. En vista A- dorsal, B- medial y C- ventral.

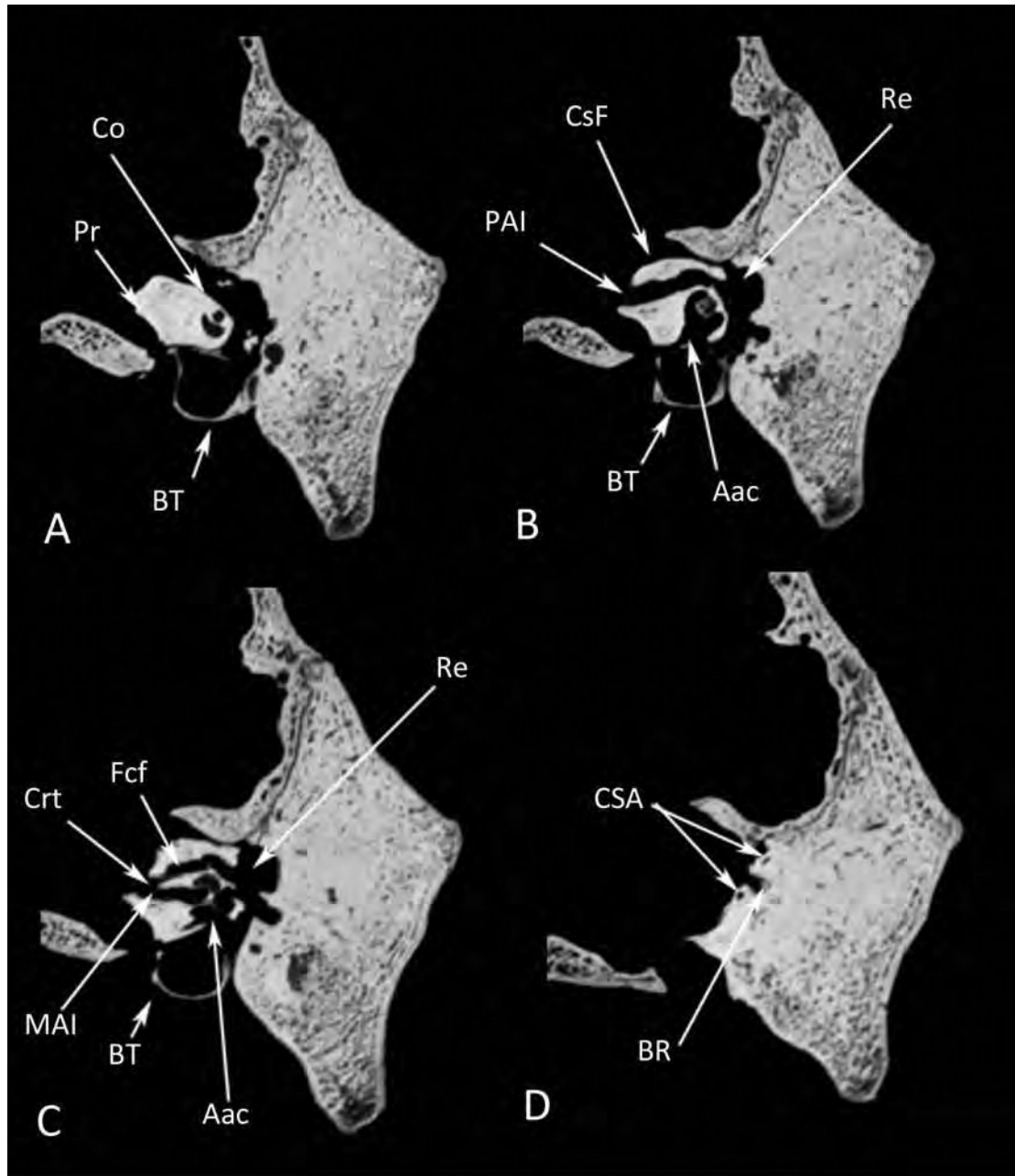


Fig.III.33. *Odobenus rosmarus*. Tomografías mostrando las principales estructuras del interior del petroso. A- parte más anterior del petroso hasta la parte más posterior D.

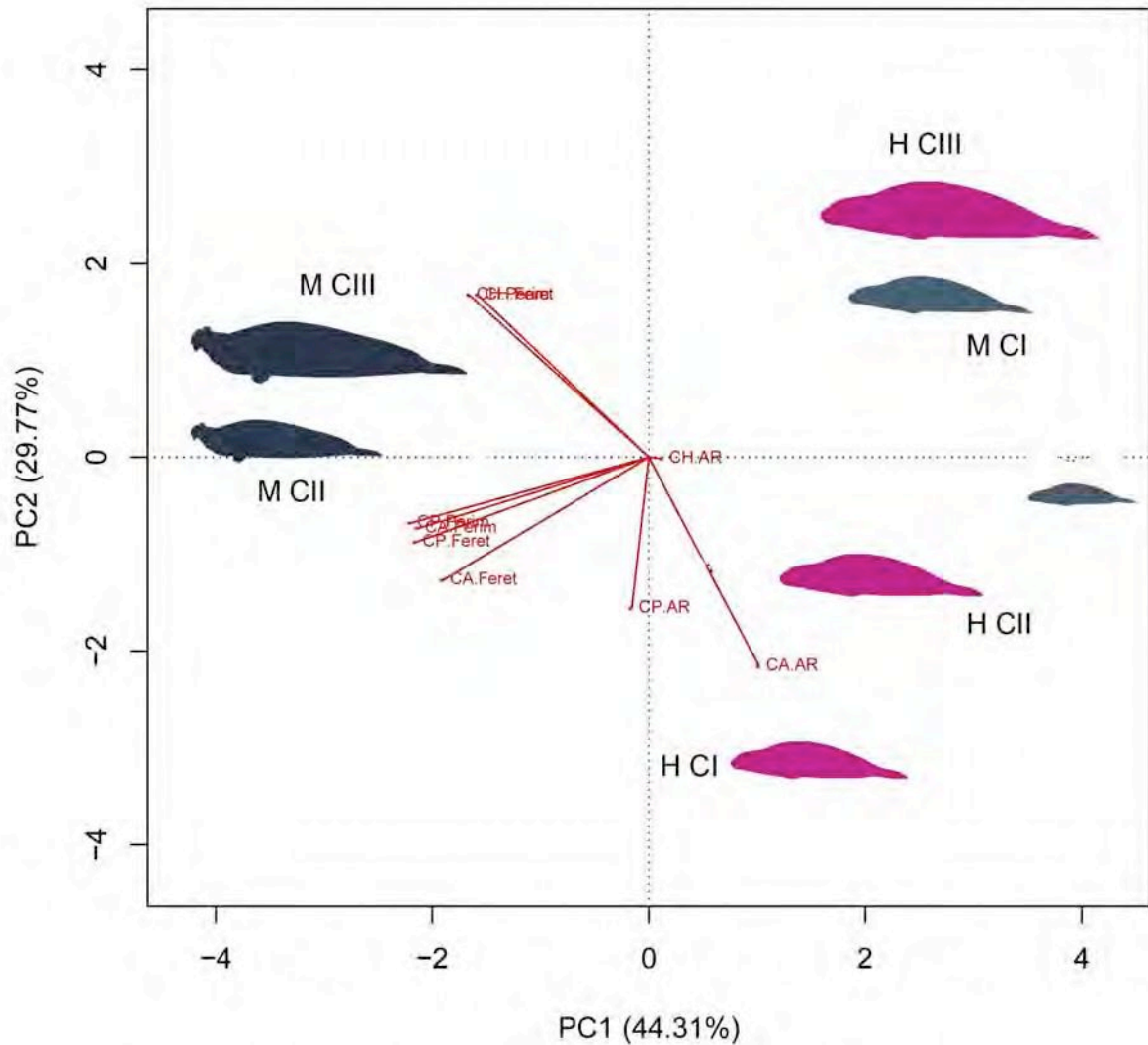
ACP de laberinto óseo de *Mirounga leonina*

Gráfico.III.1: *Mirounga leonina*. ACP de las medidas tomadas para los canales semicirculares del laberinto óseo; en el cual el primer componente principal explica el 44,31% de la variación y el segundo componente explica el 29,77%. se observa una distribución que agrupa por un lado, a los machos CII y CIII, por otro lado hembras CIII y macho CI, las hembras CI y CII se mantienen relativamente juntas, mientras que el neonato está aislado del resto. Las siluetas, indican la posición de los ejemplares de las diferentes clases de edad y diferentes sexos.



Oído Medio

Capítulo IV



OÍDO MEDIO

IV.I Antecedentes

Esta región auditiva ha sido utilizada, en su conjunto, en la sistemática de géneros y especies de mamíferos, particularmente en carnívoros, como por ejemplo en los trabajos de Pocock (1921, 1922, 1929), Wible (1990), Macrini *et al.* (2010), Solntseva (2006), Arnaudo *et al.* (2014). Algunos consistieron principalmente en descripciones comparativas, estructura por estructura, sin considerar la región auditiva completa de cada grupo (e.g. Thenius 1949; Hough 1952; Ginsburg 1966; Beaumont 1968; Hunt 1974; Ivanoff 2001).

Además se han realizado estudios sobre evolución, embriología, morfología descriptiva y comparada (Doran 1879) de los huesecillos del oído medio y vinculados a la función auditiva (e.g. Mohl 1964, Terhune y Ronald 1971, 1972; Shusterman *et al.* 1972, Shusterman 1974). También existen publicaciones en relación con aspectos ecológicos de diferentes grupos y con énfasis en especies marinas (eg. Solntseva 1972; 1973 a, b, 1975, 1987a; Hyrtl 1848).

Flower (1869) realizó una contribución relevante que permitió dividir a los Carnívora en tres grandes grupos: Arctoidea, Aeluroidea y Cynoidea a base de un carácter del oído medio, más precisamente, la presencia y extensión del *septum bullae*. En los mamíferos acuáticos, fue estudiado por Wyss (1987, 1988), Ivanoff (2001), Solntseva (2013) entre otros.

En los pinnípedos, y en relación con su adaptación a la vida acuática, hay modificaciones en el oído medio que se asocian en particular con las altas presiones que deben resistir durante las inmersiones a grandes profundidades (e.g. acortamiento y reforzamiento de los huesecillos del oído medio; ver King 1964; Poulter 1966; Mohl 1967, 1968; Solntseva 1973a, 1975).

Entre los pinnípedos sólo ha sido descrito el oído medio de taxones de abolengo holártico (e.g. *Eumetopias jubatus*, *Callorhinus ursinus* -Otariidae-, *Phoca vitulina* y *Pusa caspica* -Phocidae véase Solntseva (1972, 1973a, b, c, 1975, 1987) y Marsh (2001)), sin embargo no se han realizado inferencias ecomorfológicas a partir de estas descripciones. Solntseva (1973 a, b, 1975) observó que en las especies descritas se aprecia un engrosamiento y acortamiento del brazo corto del martillo (y también de su brazo largo) como respuesta común a la vida acuática, pero que difieren en la morfología y el desarrollo proporcional de cada huesecillo, en la extensión de la membrana timpánica, y en el desarrollo y forma de la bulla (Solntseva 2007). También



se han realizado algunos estudios fisiológicos (eg. Mohl 1967, 1968) y de audiometría (Kastak y Schusterman 1998; Schusterman 1981) en *Mirounga angustirostris* (Phocidae, Carnivora).

IV.2 Material examinado

Se utilizaron, para el estudio descriptivo, y morfométrico un total de 1386 ejemplares (546 fócidos, 827 otáridos y 13 odobénidos) (véase Apéndice I para mayor detalle): 117 ejemplares de *Mirounga leonina*, 48 de *Hydrurga leptonyx*, 75 *Leptonychotes weddellii*, 49 *Lobodon carcinophagus*, y 7 *Ommatophoca rossii*. Adicionalmente también se estudiaron ejemplares de especies del Hemisferio Norte 3 ejemplares de *Mirounga angustirostris*, 49 de *Cystophora cristata*, 36 de *Erignathus barbatus*, 28 de *Halichoerus gripus*, 17 de *Monachus monachus*, 8 de *Monachus schwuislandii*, 19 de *Monachus tropicalis*, 21 de *Pagophilus groenlandicus*, 3 de *Phoca caspica*, 6 de *P. fasciata*, 19 de *P. hispida*, 41 de *P. vitulina*, 242 de *Otaria byronia*, 278 de *Arctocephalus australis*, 110 de *A. gazella*, 88 de *A. tropicalis*, 43 de *Zalophus californianus*, 12 de *Phocarcos hookeri*, 5 de *Neophoca cinerea*, 21 de *Eumetopias jubatus*, 18 de *Callorhynchus ursinus*, 9 de *A. pusillus*, 1 de *A. forsteri* y 13 de *Odobenus rosmarus*.

El análisis de la región del oído medio incluyó la observación directa del material óseo, tanto de cráneos completos como de fragmentos. Además se realizaron observaciones a través de TACs, de microCTs y de desgastes seriados, y sus correspondientes análisis de morfometría geométrica y tradicional (véase Capítulo 2).

Con respecto a los huesecillos del oído medio, se analizaron un total de 30 aislados que se describieron sobre la base de observación directa y bajo lupa. Además, se realizaron reconstrucciones sobre TACs de alta resolución de aquellos huesecillos que se conservaron dentro de la cavidad del oído medio en los cráneos estudiados. Adicionalmente, se realizó una disección de un oído medio que conservaba el material blando, permitiendo efectuar descripciones anatómicas de los músculos y de las articulaciones entre los huesecillos. Se pudo completar su descripción en la totalidad de los taxones contemplados en el proyecto de Tesis Doctoral, y se los comparó con los huesecillos de especies del Hemisferio Norte.

Para la descripción de detalle se tomó como modelo a *Mirounga leonina* por ser la especie más estudiada y por contar con la muestra más numerosa, y luego se realizaron las comparaciones correspondientes con el resto de las especies de la familia; se aplicó el mismo procedimiento para los otáridos utilizando como modelo a *Ot. byronia*.



IV.3 Descripción anatómica del oído medio

IV.3.1 Bulla y cavidad timpánica

IV.3.1.1 Bulla y cavidad timpánica en Otariidae

A) *Otaria byronia*

Morfología externa

La forma general del contorno de la bulla es subtriangular, aunque con variaciones en machos y hembras y en las diferentes clases de edad. La superficie es irregular y rugosa, con desarrollo diferencial del ectotimpánico (EcT) vinculado al sexo y al estadio ontogenético.

Siempre el EcT es de mayor superficie que el endotimpánico (EnT), como en otros otáridos, y en contraposición a lo observado en *M. leonina* y otros fócidos (Loza *et al.* 2015). La sutura entre ambos huesos está bien definida en las primeras clases de edad, mientras que en las subsiguientes queda enmascarada por el crecimiento del EcT sobre ella.

Forámenes

Los siguientes forámenes, conductos y pasajes (característicos de la mayoría de los Arctoidea) fueron reconocidos (Figs. IV.1, IV.2)

-*Meatus acusticus externus* (MAE): de posición lateral, comunica la cavidad del oído medio con el exterior, es de tamaño moderado a simple vista y con respecto al resto de los forámenes y observándolo en el contexto del cráneo, pero tanto en relación al largo cóndilo-basal (LCB), o al ancho mastoideo (AMA), o al ancho biglenoideo (AMB), es el foramen de mayor tamaño. Es relativamente más grande en machos que en hembras. Es relativamente más grande que el de las especies estudiadas de *Arctocephalus*. Es de posición lateral, de contorno esencialmente circular, ubicado entre la cavidad glenoidea y el *prosessus mastoideus* (PM), pero desplazado medialmente, no forma una estructura tubular como en *M. leonina*. Se pueden apreciar ciertas diferencias en las distintas clases de edades (e.g. largo y ancho) (Fig. IV.1).

-*Sulcus tubae auditivae* (STA): o Foramen externo del tubo de Eustaquio *sensu* Pocock (1916), es la abertura anterior ósea de la cavidad del oído medio que se continua con la trompa de Eustaquio. En otros carnívoros (e.g. prociónidos, hiénidos, úrsidos) se lo denomina “*abertura anterior del tubo auditivo*” (véase Ivanoff 2001), es pequeño respecto al resto de los forámenes, y suele ser uno de los de menor diámetro. Es relativamente más



pequeño en los machos (en relación al LCB, el AMA y el AMB), y el de las especies estudiadas de *Arctocephalus* es más pequeño aún.

-Foramen anterior del *canalis caroticus* (CCAF) o *foramen lacerum*: se encuentra por detrás del aliesfenoides, da paso a una rama de la carótida interna. En algunos grupos (e.g. primates) este foramen es llamado “foramen lacerado medio”. En esta especie se abre superficialmente en la base del cráneo, es observable en vista palatal, está siempre bien desarrollado y en las hembras es más grande que en los machos.

-Foramen posterior del *canalis caroticus* (CCPF): es una abertura posterior sobre el entotimpánico por donde pasa la carótida. En muchos trabajos, este foramen no es identificado como tal ya que en algunos otros mamíferos abre en un vestíbulo común con el *foramen jugulare* (FJ), por lo que se lo incluye junto a este. En esta especie, es de contorno definidamente rasgado; en las hembras es proporcionalmente más grande que en los machos.

-*Foramen jugulare* (FJ): ubicado entre la *bulla timpanica* (BT) y el hueso occipital da lugar al paso de los nervios glosofaríngeo (IX), vago (X), accesorio (XI), y la vena yugular interna; En algunos textos se lo menciona como “foramen lacerado posterior” para carnívoros terrestres (e.g. cánidos, úrsidos, prociónidos). El eje mayor de este foramen es casi perpendicular al plano sagital (formando un ángulo con este plano que varía entre los 90° y los 110°); está ubicado entre la *bulla timpanica* y el hueso occipital. En *Ot. byronia*, es proporcionalmente menor que en *Arctocephalus*, en las hembras es menor que en los machos. Su posición es semejante a la que se aprecia en otros géneros de otáridos (e.g. *Eumetopias* y *Phocarctos*) y en los Phocidae, y es diferente a la de otros otáridos (e.g. *Arctocephalus*, *Neophoca*, *Callorhinus* y *Zalophus*) en quienes se dispone paralelo al plano sagital.

-*Foramen stylomastoideum* (FSM): ubicado póstero-látero-dorsalmente a la *bulla timpanica*, y posterior al *meatus acusticus externus*, entre la *bulla timpanica* y el proceso mastoideo; por él pasan el nervio facial (VII) y la vena estilomastoidea (que atraviesa el oído interno); está siempre presente, pero es uno de los forámenes proporcionalmente más pequeños e inclusive es menor en los machos que en las hembras.

-*Foramen post-glenoideum* (FPG): se encuentra inmediatamente por detrás del ángulo póstero-medial de la cavidad glenoidea, por delante de la *bulla timpanica*, y a través de él pasa la vena yugular externa; es uno de los menores y es de ubicación posterior al ángulo póstero-medial de la cavidad glenoidea y anterior a la *bulla timpanica*. En la mayor parte de los ejemplares está muy reducido o ausente, sin embargo, es mayor en hembras que en machos, y normalmente es mayor que el homólogo en *Arctocephalus*.



-Foramen "A" (F"A"): se encuentra ubicado látero-posteriormente al *foramen stylomastoideum*; puede estar separado de él y ser evidente, estar unido, o ser solamente una depresión ciega (curiosamente está obliterado en la mayoría de los juveniles). A diferencia de lo que sucede con los demás forámenes, es proporcionalmente mayor en los machos que en las hembras.

-*Foramen hypoglossis* (FHp): da paso al nervio hipogloso (XII), por su ubicación cercana a los cóndilos occipitales, es llamado también "foramen condilar"; es bien evidente en la mayoría de los ejemplares, aunque en algunos se asocia al FJ.

-*Foramen ovale* (FOv): ubicado sobre el aliesfenoides, da paso a la rama mandibular del nervio trigémino (V_3).

Apófisis

A pesar de ser una *bulla timpanica* de forma variable y de superficie tortuosa, se puede apreciar un modelo generalizado. El accidente más grande y evidente es la *apofisis jugulare* (AJ), claramente identificable desde los primeros estadios post-natales, de dirección ántero-medial a póstero-lateral. Sin embargo, su estructura no se ajusta a una verdadera "apófisis", sino más bien a una cresta baja anteriormente (y de perfil redondeado), y más alta posteriormente (con un perfil más agudo y hasta proyectado sobre el EnT) (Figs. IV.1, IV. 2). Si se estudia en detalle, esta "apófisis" se puede dividir en dos secciones que podemos describir como crestas (o porciones) de la "*apofisis jugulare*", una anterior (AJa) que es similar en ambos sexos y de menor tamaño, y otra posterior (AJp), que varía con el sexo y la edad del ejemplar. Esta AJp es muy variable y llega a convertirse en una proyección, que denominaremos "Oto-tubérculo" (Otb) que es la porción más notoria de la superficie de la *bulla timpanica*. La AJp no solo crece en largo y ancho, sino también en altura, en las sucesivas clases de edad, y en especial en los machos (Figs. IV. 1, IV. 2 , IV. 3).

Rodeando al foramen anterior del *canalis caroticus* (CCAF) y aplicada sobre la base de la región occipital hay una lámina del EnT, proyectada como una apófisis anterior del *canalis caroticus* (AACC). Posteriormente, existe otra apófisis en el mismo foramen posterior del *canalis caroticus* (APCC), es menor que la anterior, está soldada a la base del cráneo y es tapada por el el EcT, esta apófisis puede estar ausente.

Rodeando ventralmente al STA, la apófisis de Eustaquio (AE), es de forma variable, desde saliente y espinosa, a plano-triangular, inclusive bifurcada y elongada.



Recorriendo el ancho de la cavidad glenoidea (CG), la apófisis posglenoidea (APG) es alargada transversalmente pero puede tener una disposición más restringida y desarrollarse solo en la parte media.

También puede existir una apófisis estilomastoidea (ASM), bordeando el foramen estilomastoideo (FSM).

Finalmente, el *processus mastoideus* (PM), es grande, con ornamentaciones y crestas que varían con la edad y el sexo, y los *processus paraoccipitalis* (Ppo) que son muy pequeños o ausentes (quizás estén fusionados al PM, perdiendo su independencia y generando una estructura densa y compleja).

Clases de edad y dimorfismo sexual

Variaciones en la *bulla* y cavidad timpánica en las clases de edad (Fig. IV.3)

-Variación en el tamaño relativo del EcT y EnT: en los primeros estadios (CI; ver Capítulo II), este hueso tiene forma de herradura ya que su extremo lateral no está completo y presenta la menor extensión (relativa al EnT); y se ubica como “sobremontado” (en vista ventral) en la parte más lateral del EnT; no presenta ornamentaciones ni estrías. El MAE no está cerrado por su cara ventral. En clases posteriores en la ontogenia (CII en adelante), observamos que progresivamente el EcT crece sobre el EnT, comienzan a observarse leves estrías en sentido transversal sobre la superficie al mismo tiempo que crece lateralmente formando la cara ventral del MAE. En ejemplares de más edad (CIII y CIV) el EcT se extiende (tanto en sentido medial como posterior) y cubre en gran parte al EnT ventralmente, dejando solo visible una muy pequeña región. La vista externa es inversa a la que describimos para el EcT, ya que en las clases III y IV, el EnT se va haciendo cada vez menos visible, debido al solapamiento ventral del EcT.

-Variación en el desarrollo de la AJ: esta apófisis es una leve ondulación medial del EcT en la CI, para luego crecer progresivamente en todas direcciones en la CII, CIII y en hembras CIV, hasta alcanzar su máxima complejidad y tamaño en los machos CIV. Suele presentar variaciones de forma, pero siempre con morfologías exageradas.

-Variación en el desarrollo del MAE: está abierto ventralmente, sin terminar de cerrarse lateralmente. Se observa una abertura proporcionalmente amplia en la CI; en clases más posteriores, esta abertura ya no se observa. Su base se estrecha como consecuencia del crecimiento lateral del EcT y cierra el MAE ventralmente.



-Variación en el desarrollo del PM: en la CI y CII puede no ser muy evidente; en la CIII y hembras CIV es claramente visible y hasta puede igualar el límite externo de la CG (en los machos CIV lo sobrepasa). En machos CIV el PM es grande con ornamentaciones y crestas.

Clases de edad definidas a base de la morfología de la *bulla timpanica*

La estructura de las *bullas timpanicas* permite definir cuatro morfologías diferentes que coinciden con las edades absolutas conocidas para los ejemplares más completos. Esto permite definir cuatro clases de edad sobre la base de la *bulla timpanica* aislada:

CI (neonatos lactantes): corresponde a ejemplares neonatos y de pocas semanas de vida (aún lactantes), en quienes el EcT tiene forma de herradura, ya que aún no está totalmente osificado lateralmente y no cierra la base del meato acústico externo.

CII (juveniles): corresponde a ejemplares sexualmente no maduros de hasta tres años de edad, con el EcT cerrado lateralmente, la *bulla* presenta contorno suave y cuadrangular. Puede haber un desarrollo incipiente de la APG, la AE y de la parte posterior de la AJ (AJp).

CIII (subadultos): individuos sexualmente maduros con *bullas* timpánicas sub-trianguulares y de superficie irregular, con crestas y procesos que se hacen notorios y sobresalientes más marcados en los machos en comparación con las hembras.

CIV (adultos): presentan el mayor tamaño de apófisis, especialmente de la AJ y el *prosessus mastoideus*, poseen la mayor cantidad de estrías sobre el EcT, y el EnT. Puede presentar una estría longitudinal medial sobre la sutura con la base del cráneo.

Las diferencias entre las hembras de la CIII y la CIV no son evidentes, por lo que su inclusión en una u otra clase se basó, siempre que fue posible, en: 1, su edad absoluta obtenida mediante el conteo de líneas de crecimiento en cortes de piezas dentarias (ver Loza *et al.* 2011); 2, el grado de cierre de las suturas de la base del cráneo (ver Capítulo. II).

Dimorfismo sexual en la *bulla* y cavidad timpánica (Fig. IV.3)

El dimorfismo en la morfología externa de la región timpánica-basiscranial es evidente a partir de las clases CIII y CIV. Las diferencias se aprecian en la dirección y forma que adquiere la AJ durante su crecimiento que se hace bien posterior y angulosa en las hembras y en los machos el oto-tubérculo, es de mayor tamaño, globoso a redondeado y



con una dirección de crecimiento definidamente lateral. Además, los machos CIV tienen mayor desarrollo de todas las apófisis y del PM. El tamaño relativo del EcT alcanza la mayor asimetría respecto del EnT (en los machos CIV), ya que casi lo cubre por completo, en especial en su parte posterior que queda oculta debajo de la AJ (Fig. IV.3).

Morfología interna

Desde el punto de vista anatómico y funcional, el oído medio puede ser diferenciado en tres partes bien definidas: los anexos mastoideos o *annexae mastoidae*, la cavidad timpánica o *cavum tympani* (CT) y el tubo de Eustaquio (TE) o *Tuba pharyngotympanica* (Thomassin, 2008). A su vez la parte ósea está conformada, por la *pars petrosa* (Ppet) la *pars tympanica* (Ptym) y la *pars esquamosa* (Pesq) que en conjunto contribuyen tanto al oído medio como al oído externo e interno. En esta especie las tres *pars* son claramente identificables y poseen un desarrollo similar y además es posible observar una *pars mastoidea* (Pmst), que se diferencia de la *pars petrosa* por la densidad ósea, y de la *pars escamosa* por una sutura nítida (Fig. IV.4).

Particularmente, en la *pars timpánica*, que está constituida por EnT y EcT como en los fócidos, se observa la mayor proporción del EcT (extendido en toda la *pars* inclusive por sobre el EnT), haciendo dificultosa la observación de la verdadera sutura (Figs. IV.4, IV.5, IV.6).

El EnT tiene una bifurcación anterior y una posterior, es proporcionalmente pequeño y de paredes finas, en la zona media se estrecha y genera una cresta medial entotimpánica (Crent) que se orienta ventralmente. A esta altura, en la vista interna (sobre una tomografía) se aprecia una cresta medial ectotimpánica (Crect) que se le une (Fig. IV.4).

El EcT es el hueso que más accidentes tiene y que más cambios muestra entre edades y sexo. Es relativamente pequeño y en forma de herradura en la CI y crece en todas direcciones cubriendo al EnT casi por completo. Además, en las vistas internas se verifica que también crece como una lámina y se extiende sobre la parte ventral de la *pars mastoidea* y colabora en la formación del *processus mastoideus*. En resumen, el EcT crece progresivamente en dirección anterior y forma las apófisis posglenoidea y de Eustaquio, en dirección medial sobre el EnT, en dirección lateral sobre el mastoideos (fusionándose a él) y en dirección posterior formando el oto-tubérculo (Figs. IV.2, IV.3, IV.4).



En general y como veremos más adelante, la cavidad timpánica es proporcionalmente pequeña comparada con la de *M. leonina* y la de los fócidos en general.

Se describen a continuación las seis caras que delimitan el *cavum tympani* de la *bulla tympanica* (Figs. IV.4, IV.5). En ésta especie, las paredes de la cavidad son homólogas a los de los fócidos (ver más adelante).

Paries Tegmentalis o Techo (Ptgm): en su parte anterior está formada por la cara ventral del petroso, con un *recessus epitimpanicus* (Re) muy pequeño; no existe una proyección lateral del *canalis caroticus*, denominada lámina lateral del *canalis caroticus* (CCLE), tan desarrollada como ocurre en los fócidos. Posteriormente, se completa el techo por el mismo EcT y parte del EnT (Fig. IV.6). El petroso pasa a formar parte de este techo, resultando así no ser homólogo a lo descrito para otros mamíferos (Gray 1858).

Paries jugularis o Piso (Pjug): no hay *recessus hipotympanicus* (Rh), está formada solo por el piso de la cavidad que es el EcT, no presenta ninguna estructura particular.

Paries labyrinthica o Pared medial: en algunos mamíferos se reconocen las siguientes estructuras: *fenestra ovalis*, *fenestra rotunda* y *promontorio*. Gray (1858) además describe un acueducto de Falopio. El petroso, se encuentra ubicado de manera oblicua (ántero-medial y póstero-lateral) respecto al plano sagital, la *paries labyrinthica* forma parte del límite dorso-medial del *cavum tympani* (CT) (en la parte anterior) y del dorso-lateral (en la parte posterior). Esta *paries* se completa medialmente por la pared lateral del *canalis caroticus* (CC). Por lo tanto esta pared medial tampoco es homóloga a la del resto de los mamíferos que tienen esa configuración, por lo que se propone denominarla, en este grupo, "*Paries entotimpánica*" (Pent).

Paries mastoideus o Pared posterior (Pma): no tiene celdas mastoideas en ningún estadio ontogenético.

Paries carotica o Pared anterior: está delimitada por una Trompa de Eustaquio ósea o *tuba pharyngotympanica*, que es alargada transversalmente, y no por el foramen anterior del canal carotideo, por lo tanto se propone que esta pared, pase a llamarse *Paries de Eustaquio* (PEtq).

Paries membranaceus o Pared lateral (Pmb): delimitada por un MAE, de calibre moderado en todas las edades y sexos, donde solo se observa su elongación coincidente con el crecimiento craneano. El MAE se orienta desde el *cavum tympani* (antero-medial), lateralmente terminando en un poro acústico póstero-lateral (Fig. IV.5).



A partir de los resultados expuestos, los siguientes términos serán utilizados de aquí en adelante para esta familia:

Paries tegmentalis o Petrosa (Ptgm): correspondiente a la pared dorsal de la *bulla timpanica*.

Paries entotimpanica (Pent): correspondiente a la pared medial (llamada laberíntica en otros grupos).

Paries de Eustaquio (PEtq): correspondiente a la pared anterior (llamada carótica en otros grupos).

Paries membranacea (Pmb), *Paries mastoidea* (Pma) y *Paries jugulares* (Pjug): que mantienen sus nombres por ser homólogas.

Cabe destacar que en esta especie hay dimorfismo sexual en el trayecto del MAE, en machos tiene un recorrido curvo con su parte cóncava ventral, y en las hembras se dirige recto hacia la parte dorsal (Fig. IV.7).

La cavidad en general posee un volumen moderado respecto a la de los Phocidae, la pared de la *bulla* es proporcionalmente fina, más allá de las grandes apófisis que desarrolla. En una secuencia ántero-posterior es observable un buen desarrollo anterior y medial, haciéndose cada vez más pequeña a medida que se avanza hacia la parte posterior (Fig. IV.6).

Análisis morfogeométrico

Se utilizaron un total de 197 ejemplares pertenecientes a las siguientes clases de edad: CI:12, CII:22, CIII:38, CIV:125; que a su vez corresponden a 87 hembras y 110 machos.

- Se realizó un análisis de componentes principales (ACP), en el cual el primer componente principal explica un 59% de la variación y el segundo componente principal un 7% de la variación total. En la nube de puntos se observaron diversos agrupamientos de especímenes, con solapamientos marcados; en cuanto a la edad, existe una agrupación por clases de edad entre la CII y CIII, con un leve solapamiento, mientras que para el sexo, también se diferencian dos agrupamientos, pero con mayor grado de solapamiento (Gráfico IV.1).

Las grillas de deformación ubicadas en los extremos del gráfico, muestran la variación entre la forma promedio y la forma extrema, estas formas ubicadas en



los extremos del primer componente principal, muestran un cambio morfológico que se evidencia por la expansión del EcT, sobre el EnT, además se observa en el primer componente principal una marcada compresión de la región media-posterior de la bulla timpánica, mientras que el segundo componente principal se observa una compresión de la parte posterior de la bulla. (Grafico IV.1)

- Se evaluaron estadísticamente las distintas morfologías usando Procrustes ANOVA (Adams y Otárola- Castillo 2013), para poder evidenciar las diferencias morfológicas entre sexos y entre las diferentes clases de edad. Los resultados arrojaron diferencias estadísticas significativas tanto para el sexo como para la edad ($p < 0,05$). La interacción también fue significativa ($p < 0,05$), indicando un efecto combinado de factores (sexo y clases de edad) en la morfología.
- Además se evaluaron los patrones alométricos, primero tomando en cuenta todos los individuos y posteriormente se analizaron tomando en cuenta el sexo y las clases de edad. Los patrones alométricos, fueron analizados por medio de una regresión múltiple de la forma versus el tamaño (log. tamaño del centroide), dando una alometría total significativa ($p < 0,01$). Las trayectorias alométricas de machos y hembras fueron significativamente diferentes ($p < 0,05$), mostrando un patrón alométrico diferente, es decir que la tasa de cambio de forma a medida que cambia el tamaño es diferente en machos y hembras (Berge y Penin 2004: Mitteroecker *et al.* 2004) (Gráfico IV. 2). Cuando se analizaron las diferentes clases de edad, se observaron diferencias estadísticamente significativas, entre las trayectorias de las clases de edad CIII y CIV, y en relación a otras. Las clases más jóvenes CI y CII, son significativamente diferentes entre si y comparadas con las clases CIII y CIV.

A. *Arctocephalus australis*

La bulla timpánica en esta especie presenta un contorno más cuadrangular respecto del observado en *Ot. byronia* y está estrellado lateralmente, la superficie es lisa en general. El EnT es un poco más liso en comparación con el EcT, que presenta una sola estría lateral o bien varias leves (Figs. IV.8A, IV.9).

A diferencia de lo que observamos en *Ot. byronia* el EcT no cubre al EnT por completo, sino que lo hace parcialmente dejando una porción rectangular visible.

En algunos ejemplares se observan láminas de crecimiento del EcT sobre el EnT, mostrando que su crecimiento es progresivo y se da por superposición de capas de hueso.



Forámenes

Todos los forámenes se encuentran bien desarrollados menos el FA y FPG, el FJ presenta un ángulo de unos 180° respecto al plano sagital del cráneo, condición observada en el todas las especies del género, a diferencia de *Otaria byronia* (Figs. IV.8A, IV.9).

Apófisis

La más llamativa es la AJ, que presenta buen desarrollo, su lóbulo anterior puede formar un ángulo con su vértice dirigido a la zona palatal mientras que el lóbulo posterior se desarrolla como una suave cresta redondeada; también puede presentar tuberosidades. La APG es laminar y alargada transversalmente, la AE es triangular y se une a la APG, la AACC está presente en los adultos, la APCC en general no se desarrolla. El PM se encuentra bien desarrollado, pero sus extremos laterales están al mismo nivel que los extremos laterales de las cavidades glenoideas; este proceso presenta crestas y lobulaciones de menos desarrollo que en *Otaria byronia*; también se diferencian los procesos paraoccipitales (Fig. IV.8A).

Morfología externa y clases de edad

Se pueden reconocer tres clases morfológicas bien definidas; la CI con el EnT en herradura; en la CII no se evidencian grandes cambios más allá de que el EnT es visible principalmente en su parte posterior debido al crecimiento paulatino del EcT sobre él. En la CIII se observa ya la extensión casi definitiva del EcT sobre el Ent. En estos casos, a veces se observa que se genera una apófisis continua entre la APG, la AE, más la parte anterior de la AJ (Fig. IV.9).

Morfología en machos y hembras

El dimorfismo se hace visible sólo en la CIII con el mayor desarrollo en los machos de las apófisis de esta región (Fig. IV.9D,E).

Morfología interna

Esta especie presenta las cuatro *pars* diferenciadas al igual que en *Otaria byronia*, siendo la *pars timpánica* la que se desarrolla más respecto de las demás especies de *Arctocephalus* estudiadas. El EnT es visible internamente a lo largo de todo su recorrido y no está enmascarado por el EcT, que si bien se monta sobre él en los estadios más adultos, lo deja siempre visible, al menos parcialmente. Así como sucede en *Otaria byronia*, el EnT presenta una cresta medial que adquiere su máximo desarrollo (en sentido antero-posterior) en la parte media de la bulla (Fig. IV.10).



En cuanto al EcT no parece crecer sobre el mastoides como lo hace en *Ot. byronia*, es de paredes gruesas, la cresta de la AJ, está levemente desarrollada aún en los machos. El canal carotídeo es de los más grandes dentro de los otáridos estudiados. En general la cavidad es proporcionalmente mayor que la de *Ot. byronia* (Figs.IV.10, IV.11).

Las *paries* que delimitan la cavidad son:

Paries Tegmentalis o Petrosa (techo): formada en su parte anterior por la cara ventral del petroso, con un *recessus epitympanicus* muy pequeño, y un posible *recessus cupularis* excavado por sobre él; existe una leve proyección lateral del *canalis caroticus* en la parte más anterior de la cavidad en la que parece descansar la primera parte del petroso. Posteriormente, el EnTse involucra más aún con el techo de la cavidad (Figs. IV.11, 12).

Paries jugularis (Piso): hay un pequeño *recessus hypotympanicus*, está formada solo por el piso de la cavidad (que es EcT) y no presenta ninguna estructura particular. Aquí no se observa desarrollo de la cresta de la AJ.

Paries entotympanica (Pared medial): está formada por la pared lateral del *canalis caroticus* como sucede en *Ot. byronia*.

Paries mastoidea (Pared posterior): no tiene celdas mastoideas en ningún estadio ontogenético.

Paries de Eustaquio (Pared anterior): está delimitada por la abertura de la Trompa de Eustaquio ósea, o *tuba pharyngotympanica*, que es alargada transversalmente. En este caso el canal carotídeo termina en forma conjunta con la tuba auditiva (Fig. IV.11).

Paries membranaceus (Pared lateral): delimitada por el MAE de calibre moderado en todas las edades y sexos, donde solo se observa su elongación coincidente con el crecimiento craneano. Este MAE presenta un calibre moderado y sin constricción aparente (Fig. IV.11).

Existe un dimorfismo evidente en la anatomía interna de la bulla dado por la forma del recorrido del MAE, que es más curvo en machos y más recto en las hembras (Fig. IV.13).

En cuanto a la cavidad, en general la pared es más gruesa y el espacio interno más pequeño en las hembras, las proporciones de las *pars*, del EcT y EnTse mantienen casi constantes (Fig. IV.12).



Análisis morfogeométricos

Se utilizaron un total de 200 ejemplares pertenecientes a las siguientes clases de edad: CI:0, CII:103, CIII:97; que a su vez corresponden a 76 hembras, 117 machos y 7 indeterminados.

- Se realizó un análisis de componentes principales (ACP), en el cual el primer componente principal explica un 23% de la variación y el segundo componente principal un 12% de la variación total, en la nube de puntos se observaron diversos agrupamientos de especímenes, con solapamientos marcados (Grafico IV.3). Las grillas de deformación ubicadas en los extremos del gráfico, muestran la variación entre la forma promedio y la forma extrema. Estas formas ubicadas en los extremos del primer componente principal, muestran un cambio morfológico que se evidencia por la expansión del EcT sobre el EnT, aunque no tan marcado como ocurría en *Otaria byronia*. En cuanto a la edad, existe una agrupación por clases de edad entre la CII y CIII, con un solapamiento entre ellas, mientras que para el sexo, no se diferencian dos agrupamientos y el grado de solapamiento es mayor (Grafico IV.3)
- Se evaluaron estadísticamente las distintas morfologías usando Procrustes ANOVA (Adams y Otárola- Castillo 2013), para poder evidenciar las diferencias morfológicas entre sexos y entre las diferentes clases de edad. Los resultados arrojaron diferencias estadísticas significativas para hembras, machos e indeterminados, pero sobre todo es altamente significativa en cuanto a las clases de edad ($p < 0,05$). Sin embargo a pesar de estos resultados los mismos pueden ser especulativos ya que pueden ser un efecto del desbalanceo de la muestra, y por la presencia de individuos indeterminados.
- Además se evaluaron los patrones alométricos, primero tomando en cuenta todos los individuos y posteriormente se analizaron tomando en cuenta el sexo y las clases de edad. Los patrones alométricos dieron una alometría total significativa. Las trayectorias alométricas de machos y hembras fueron significativamente diferentes, mostrando un patrón alométrico diferente, es decir que la tasa de cambio de forma a medida que cambia el tamaño es diferente en machos y hembras; Cuando se analizaron las diferentes clases de edad, se observaron diferencias estadísticamente significativas, entre las trayectorias de las clases de edad CII y CIII (Gráfico IV.4).



C- *Arctocephalus tropicalis*

La bulla presenta contorno subrectangular ya que es más ancha que larga, la superficie es rugosa sobre el Ent, el EcT es liso y globoso en la mayor parte de los ejemplares. Esta especie presenta la particularidad de que el EnT queda completamente cubierto por el EcT (comienza a cubrirlo por la parte media y luego por los extremos hasta solaparlo totalmente). Este desarrollo se observa desde los estadios más tempranos, cuando es posible observar el depósito paulatino de las capas de crecimiento. El EcT puede presentar una estría marcada por debajo del meato denominada “estría del meato” (EsMe) (Fig. IV.8B).

Forámenes

Se pueden apreciar todos los forámenes como en las especies de otáridos ya descritas, salvo el FSM que no se desarrolla (Fig. IV.8B).

Apófisis

La AJ es pequeña y su cresta es de poco desarrollo, la APG y AE están siempre desarrolladas y pueden unirse entre ellas, dando un aspecto redondeado (Figs. IV.8B, IV.14).

Morfología y clases de edad

Se observan los mismos patrones de crecimiento que para las especies de otáridos anteriormente descritas (Fig. IV.14).

Morfología externa en machos y en hembras

El dimorfismo se ve reflejado en las clases de edad más avanzadas, en los machos que el EcT alcanza su máximo desarrollo y solapa al EnT, mientras que en las hembras esto no sucede (Fig. IV.14C,D).

Morfología interna

Las cuatro *pars* están presentes, pero en este caso la *pars* escamosa es la que menor desarrollo presenta entre las especies estudiadas de *Arctocephalus*, observándose una lámina apoyada sobre el hueso mastoides (Fig. IV.15A).

La sutura endo-ectotimpánico no presenta mayor diferencia respecto a las demás especies de otáridos, aunque es más difícil observar la sutura debido al crecimiento masivo del EcT sobre el EnT (Fig. IV.15B).



Las *paries* se visualizan sin dificultad (Figs. IV.15, IV.16, IV.17), la parte más anterior del petroso forma parte de la pared medial, junto con la cara más lateral del canal carotídeo (Figs. IV.15, IV.16).

Paries tegmentalis o *Petrosa*: está formada también (como en las otras especies) por la parte ventral del petroso y sobre él se excava el receso epitimpánico de pequeño tamaño, por encima del cual se aprecia el receso *cupularis* (Fig. IV.15).

Paries jugularis: está representada por el EcT de gran tamaño y de espesor considerable.

Paries entotympanica: está formada por la pared lateral del canal carotideo y por parte del petroso igual que en las especies ya descritas.

Paries de Eustaquio: de morfología similar a las especies anteriores descritas.

Paries membranaceus: es la parte donde se ubica la membrana del tímpano, en este caso es mucho más recta que las especies anteriormente descritas y no presenta ningún tipo de constricción. En vista antero-posterior es levemente curvada (Fig. IV.16B).

Con respecto a la cavidad, en general es más amplia que en las especies ya descritas. Presenta una lámina que define una “segunda cavidad” (o digitación ciega posteriormente), que se inicia en la mitad del recorrido en vista ántero-posterior y corre hasta el final de la cavidad dándole el cierre en su parte más dorsal (Figs. IV.15, IV.18).

Análisis morfogeométrico

Se utilizaron un total de 81 ejemplares pertenecientes a las siguientes clases de edad: CI:0, CII:23, CIII:58; que a su vez corresponden a 21 hembras, 54 machos y 6 indeterminados.

- En el análisis de componentes principales (ACP), el primer componente principal explica un 24% de la variación y el segundo componente principal un 14% de la variación total, en la nube de puntos se observaron diversos agrupamientos de especímenes, con solapamientos marcados (Grafico IV.5). Las grillas de deformación ubicadas en los extremos del gráfico, muestran la variación entre la forma promedio y la forma extrema, estas formas ubicadas en los extremos del primer componente principal, muestran un cambio morfológico que se evidencia por la expansión del EcT sobre el EnT, de manera similar a *A. australis*. En cuanto a la edad, existe una agrupación por clases de edad entre la



CII y CIII, con un solapamiento entre ellas, mientras que para el sexo, no se diferencian dos agrupamientos y el grado de solapamiento es mayor, pero se observa un extremo de machos adultos bien diferenciados (Gráfico IV.5).

- Los resultados de ANOVA arrojaron diferencias estadísticas significativas para hembras, machos e indeterminados. Sin embargo a pesar de estos resultados los mismos podrían llegar a ser especulativos ya que también pueden ser un efecto del desbalanceo de la muestra.
- Las trayectorias alométricas entre machos y hembras fueron similares, mostrando un patrón alométrico similar, es decir que la tasa de cambio de forma a medida que cambia el tamaño es similar en machos y hembras; Cuando se analizaron las diferentes clases de edad, tampoco se observaron diferencias estadísticamente significativas, entre las trayectorias de las clases de edad CII y CIII (Gráfico IV.6)

D- *Arctocephalus gazella*

La bulla de esta especie presenta contorno subtriangular, la superficie del EnT es rugosa, y la del EcT puede ser lisa o rugosa; en el caso de que sea rugosa presenta estrías pequeñas. Si es liso, presenta una buena diferenciación de la AJ en un lóbulo anterior triangular con un vértice hacia la zona medial y un lóbulo posterior con una cresta de contorno normalmente triangular con su vértice hacia la zona posterior. A su vez esta cresta puede ser triangular, o presentar lobulillos que pueden estar independientes o fusionarse a la ASM otorgándole un reborde al FSM (Figs. IV.8C, IV.19).

El EnT es visible en su parte más anterior y en su parte más posterior ya que la zona media está oculta por el crecimiento del EcT sobre él, que solo crece en la zona media por superposición de capas (Fig. IV.8C).

En una vista general de la región ótica, la bulla pareciera encontrarse en una depresión.

Los PM son bien pronunciados, más que en *A. australis*, los procesos paraoccipitales (Ppo) se distinguen de los PM. Suelen sobrepasar el borde lateral de la CG.

Morfología externa y clases de edad

Presentan las mismas diferencias y patrones de crecimiento que los descritos para *A. australis* y *A. tropicalis* (Fig. IV.19).



Morfología externa en machos y hembras

El dimorfismo, al igual que en *A. australis* y *A. tropicalis*, se observa sólo en los individuos más adultos, siendo las bullas timpánicas de las hembras más pequeñas y de contornos más suavizados (Fig. IV.19C, D).

Morfología interna

En cuanto a las *pars*, también se observan las mencionadas para *las spp.* anteriormente descritas (Fig. IV.20A).

La sutura endo-ectotimpánico es visible también, el EnT presenta, aunque menos desarrollada, la apófisis del EnT, pero en este caso no se bifurca (Fig. IV.21).

Las *paries* se conservan de manera similar a lo observado para *Ot. byronia* (Figs. IV.21, IV.22).

Paries tegmentalis ó Petrosa: con receso epitimpánico pequeño, la parte del petroso donde se aloja la cóclea crea una convexidad hacia abajo que le da al techo de la bulla un aspecto abombado (Figs. IV. 20, IV.21).

Paries jugularies: no existe el *recessus hypotimpanicus* y al igual que en las otras especies está conformada por el lado cóncavo de la bulla.

Paries entotympanica: está formada en parte por la pared medial del *canalis caroticus* y en parte por la porción más medial del petroso a la altura del MAE y de la cóclea (Figs. IV.20, IV.21).

Paries mastoideus: no presenta celdas mastoideas.

Paries de Eustaquio: delimitada también por la trompa de Eustaquio ósea y por la abertura anterior del *canalis caroticus*, que no muestran mayores diferencias respecto de *O. byronia* (Figs. IV.21, IV.22).

Paries membranaceus: está representada por la abertura más proximal del MAE, que es recto en vista ventral y curvo en vista ántero-posterior. Presenta la misma orientación que se observó en las hembras de *Ot. byronia* (Figs. IV.21B,C, IV.22).

En cuanto a la cavidad en general, es más pequeña en volumen que en *Ot. byronia*, y muy similar a *A. australis*, con las paredes un poco más gruesas. En esta especie la cavidad es más pequeña en su parte anterior, a diferencia de las otras especies, y es de forma irregular (Fig. IV.23).



Análisis morfogeométricos

Se utilizaron un total de 37 ejemplares pertenecientes a las siguientes clases de edad: CI:0, CII:4, CIII:33; que a su vez corresponden a 2 hembras y 35 machos

- El ACP, muestra que el primer componente principal explica un 25% de la variación y el segundo componente principal un 12% de la variación total, en la nube de puntos se observaron agrupamientos de especímenes, con solapamientos muy marcados (Grafico IV.7). Las grillas de deformación muestran un cambio morfológico que se evidencia por la expansión del EcT sobre el EnT, de manera similar a *A. australis* y *A. tropicalis*. En cuanto a la edad, existe una leve agrupación de la clase II, mientras que para el sexo, no se diferencian dos agrupamientos seguramente esto se debe a la poca cantidad de hembras presentes en el análisis (Grafico IV.7).
- El ANOVA no se realizó, por contar con una muestra sumamente desbalanceada en cuanto a sexos y edades.
- Las trayectorias alométricas entre machos y hembras no dieron significativas, mostrando un patrón alométrico similar, es decir que la tasa de cambio de forma a medida que cambia el tamaño es similar en machos y hembras; Cuando se analizaron las diferentes clases de edad, tampoco se observaron diferencias estadísticamente significativas, entre las trayectorias de las clases de edad CII y CIII (Gráfico IV.8)

E. Bulla y cavidad timpánica en otras especies de otáridos del mundo

Con respecto al resto de las especies de otáridos, en general las especies de la subfamilia Arctocephalinae presentan menor desarrollo de apófisis y tubérculos. Así, los ejemplares de *Callorhynchus* tienen una morfología un poco más tortuosa que la de las especies estudiadas de *Arctocephalus*, pareciéndose en cierta forma a *Ot. byronia* donde tanto el EcT como el EnT son tortuosos y corrugados. En *Callorhynchus ursinus* sucede que, a diferencia de la mayoría de las especies de otáridos, la AJ está bien desarrollada desde estadios tempranos del desarrollo, sin el crecimiento de la cresta de la AJ, pero con la relación EcT - EnT similar a la de los juveniles de las otras especies de otáridos, y adquiriendo su forma definitiva en los adultos (Fig. IV.24).

En cuanto a los Otariinae, son los que presentan las bullas timpánicas de formas más grotescas y aberrantes, siendo las de *Otaria* y *Phocarctos* las más notorias; en este último caso, un oto-tubérculo bien desarrollado (Fig. IV.25).



Por su parte, *Zalophus* presenta menos estriaciones en el EcT, y su oto-tubérculo es similar al de *Ot. byronia*.

Con respecto al dimorfismo sexual y diferencias ontogenéticas, el patrón observado en los análisis es similar a los ya descritos para las especies australes, de la misma manera que la tendencia seguida de las apófisis y forámenes presentes.

A diferencia de lo que sucede en los Phocidae (ver más adelante), donde la presencia, ausencia, cantidad y disposición de algunos forámenes puede emplearse para diferenciar las dos subfamilias en que se dividen, en los Otariidae no se observan grandes diferencias en la morfología de esta zona en las subfamilias, más allá del mayor tamaño, la forma del contorno y la orientación general del FJ de los Otariinae respecto de los Arctocephalinae (Figs. IV.24, IV.25).

Análisis morfogeométrico

El análisis que incluyó a las especies australes en forma conjunta, fue realizado sólo con ejemplares de clases adultas es decir: *Otaria byronia*: 163 ejemplares, *A australis*: 97 ejemplares, *A tropicalis*: 58 ejemplares y *A. gazella*: 33 ejemplares, sumando un total de 351 para el análisis.

El resultado del análisis de componentes principales (ACP) que incluyó a dichas especies australes descritas previamente, mostró que el primer componente principal explica el 29% de la variación y que el segundo componente principal explica un 9,9% de la misma, sumando un total de 35,9 % de la variación, en este gráfico las nubes de puntos, no muestran una diferenciación clara entre las especies, aunque si se observa una diferenciación de los ejemplares más grandes de *Ot. byronia* y un solapamiento de los estadios más juveniles de dicha especie con los del género *Arctocephalus* (Gráfico IV.9).

No sólo fue posible analizar a los otáridos australes, motivo de la Tesis, sino que fueron incluidos todos los géneros y más del 90% del resto de las especies: *Eumetopias jubatus*: 21 ejemplares, *Neophoca cinerea*: 5 ejemplares, *Callorhinus ursinus*: 19 ejemplares, *Zalophus* : 30 ejemplares, *Phocarctos hookeri*: 10 ejemplares, *A. pusillus*: 9 ejemplares *A. forsteri*: 3 y *A.galapagoensis*: 3 sumando un total de 451 ejemplares juntos con las especies australes.

En cuanto al ACP que se le realizó a estas especies mencionadas de la familia, no mostró agrupamientos entre las dos subfamilias ni tampoco entre las diferentes especies, sino que todas se distribuyen de manera homogénea, con mucho solapamiento entre ellas el primer



componente principal explica el 31% de la variación y el segundo componente principal un 9% de la misma. (Gráficos IV.10)

F. Características de Otariidae

Las bullas timpánicas son más irregulares y aberrantes que las observadas en los fócidos. Las distintas clases de edad y sexos pueden diferenciarse gracias a que existe una clara manifestación del crecimiento de apófisis y procesos, que originan morfologías distintivas. Por ejemplo, en las especies de Otariinae pueden identificarse hasta cuatro clases de edad principalmente ligadas al desarrollo de la AJ (Fig. IV.25).

Las aberturas del *canalis caroticus* son de tamaño moderado, con respecto a los otros forámenes de esta zona del cráneo, y son relativamente menores respecto de las homólogas de los fócidos. El MAE en *Ot. byronia* es relativamente pequeño con respecto a las dimensiones del cráneo, pero es uno de los mayores con respecto al resto de los forámenes, es de mayor diámetro en machos que en hembras, alargándose proporcionalmente respecto al ancho del cráneo en los machos de la CIV. Probablemente estas diferencias se correlacionan con las trayectorias ontogenéticas propias de cada sexo. En las especies estudiadas del género *Arctocephalus*, el MAE es relativamente más grande, y el trayecto interno varía desde recto a muy curvado, como que se observa en machos adultos de *Ot. byronia*, probablemente ligado al desarrollo masivo de la región mastoidea (Fig. IV.7, IV.13).

El FSM es pequeño y, en general, de desarrollo similar al del MAE. El STA es otro de los forámenes de menor tamaño relativo, en especial en los machos de *Ot. byronia*, a su vez tanto el STA como el FSM son menores que los de los Phocidae. Finalmente, el FPG también es un foramen pequeño, pero siempre presente, a diferencia de lo observado en los fócidos donde en general está muy reducido o ausente. La homología del FA es dudosa, en tanto podría corresponder al foramen vagal, o representar una desviación del FSM (ya que en todos los ejemplares el F^oA se encuentra asociado al FSM) al igual que en los fócidos.

Una de las características más llamativas es el crecimiento multidireccional del EcT, en *Ot. byronia*, que desde la CI a la CIV se hace progresivamente más importante en relación con el Ent, a quien llega prácticamente a cubrir; e inclusive crece sobre el mastoide. El desarrollo extraordinario del EcT es característico de los Otáridos, en tanto en los fócidos el Ent es el preponderante.



La apófisis más evidente y característica de *Otaria byronia* es la *apófisis jugulare*, con la formación del oto-tubérculo redondeado, apófisis que se insinúa en las CI y CII, pero que se define en la CIII de las especies estudiadas del género *Arctocephalus* y alcanza su máximo tamaño en la CIV de *Otaria byronia* (en particular en los machos). En otras especies de otáridos existe una proyección homóloga al oto-tubérculo, pero tiene forma de dígito dirigido posteriormente (eg. *Phocarctos hookeri*), o forma de triángulo invertido (e.g. *Eumetopias jubatus*), o bien de contorno cuadrangular (e.g. *Zalophus californianus*). A pesar de que estas morfologías mencionadas tienen variaciones leves dentro de cada especie (eg. *P. hookeri*, *E. jubatus.*, *Z. californianus*), en *Ot. byronia* esta apófisis y el oto-tubérculo crecen en diferentes direcciones adoptando orientaciones y morfologías variadas (Fig. IV.25). Sobre esta misma apófisis se puede verificar el alto grado de dimorfismo de *Ot. byronia* en la CIV, que a su vez es la zona que más cambia ontogenéticamente. En el análisis de ACP, es posible apreciar cómo cambian los contornos de las bullas desde la CI hasta la CIV. En particular, el gran tamaño que adquiere en los machos de la CIV, podría estar vinculado a proveer el anclaje a una parte de la fuerte musculatura del cuello (Figs. IV.2, IV.3).

De esta manera, a modo de resumen, se puede definir que los Arctocephalinae tienen una AJ en cresta y los Otariinae en Oto-tubérculo con diferentes grados de desarrollo.

Además de las *pars* típicas que se observan en esta familia (e.g. petrosa, timpánica y escamosa), puede apreciarse la *pars mastoidea* que interviene en la formación de la región del oído medio, siendo más evidente en *Ot. byronia* (Figs. IV.4, IV.6). Si bien las *paries* se identifican de la misma manera que en fócidos, la diferencia más notoria sucede en la *paries entotimpánica* (o medial) que está formada en parte por el petroso y en parte por la parte lateral del canal carotídeo.

La anatomía interna de la región timpánica no muestra grandes diferencias entre sexos y clases de edad, sin embargo, el volumen de la bulla es pequeño si se compara con el de la bulla timpánica de los fócidos. La bulla no muestra que el espesor se incremente en las sucesivas clases de edad (como ocurre en algunos de los Phocidae); inclusive en las TACs se aprecian las paredes de los ejemplares adultos sumamente delgadas (a diferencia de *Mirounga leonina* y *Lobodon carcinophagus* o *Leptonychotes weddellii*) o bien como en *H. leptonyx* y *Om. rossii* que presentan una pared gruesa desde los primeros estadios del desarrollo. Si bien pueden existir diferencias entre las especies (*Ot. byronia*, *A. gazella* y *A. australis* son quienes presentan una pared relativamente más gruesa en comparación con *A. tropicalis*) de cualquier manera todas presentan desarrollo similar. Con respecto a la cavidad, *A. tropicalis* es la especie que presenta una cavidad secundaria por



el desarrollo de un tabique desde el lado lateral -"lámina ósea"- que separa parcialmente la cavidad en esta parte (Fig. IV.18).

En el caso de *Otaria byronia*, la bulla no crece en espesor sino que aumentan las ornamentaciones externas desde la CI a la CIV.

Finalmente, así como Loza *et al.* (2015) caracterizaron la región timpánico-basicraneana de *Mirounga leonina* y la compararon con otros Phocidae, aquí caracterizamos la de *Otaria byronia* y la comparamos con otros Otariidae. Claramente se observa que tanto *Mirounga leonina*, como *Otaria byronia* son buenos modelos morfológicos de sus correspondientes familias, ya que la morfología típica propia de cada familia se puede encontrar en la anatomía de sus regiones timpánico-basicraneanas y que algunas observaciones anatómicas pueden correlacionarse con aspectos ecológicos.

Resultados de morfometría lineal

Para evaluar las relaciones entre los grandes grupos se realizó un ACP, de medidas lineales, que incluyó a los ejemplares estudiados en las tres familias de pinnípedos. Por un lado se analizaron los Otariidae y Odobenidae en conjunto, por contar con un gran grupo de medidas homólogas debido a su morfología semejante (ver más adelante). Por otro lado, se analizaron las tres familias juntas, pero solo tomando en cuenta una parte de las medidas lineales tomadas, aquellas que fueron comunes a todas (ver más adelante, Phocidae). Los análisis mostraron que para el caso del ACP de Otariidae más Odobenidae, el primer componente principal explicó un 48,6% de la variación, mientras que el segundo componente explicó un 9,64%, sumando un total de 58,24%. No sólo se observa una clara separación de los ejemplares de Otariidae vs. Odobenidae, sino que además también se agrupan las dos subfamilias de Otariidae (Otariinae y Arctocephalinae) en nubes independientes, de una manera más clara que lo que mostraron los análisis de morfometría geométrica anteriormente expuestos (Gráfico IV.11).

Sin embargo, cuando se analizaron por géneros y por especies de otáridos junto con odobenidos (Gráfico VI.12 A,B), la superposición de las nubes es tal que no permite diferenciar cada taxón claramente.



IV.3.1.2 Bulla y cavidad timpánica en Phocidae

A. *Mirounga leonina*

Morfología externa de la región timpánica

El elefante marino del sur presenta una bulla que puede ser considerada típica para un Phocidae. El crecimiento en espesor de la pared de la bulla coincide con el crecimiento anual (por lo tanto es posible estimar con precisión la edad de los ejemplares) y enmascara las suturas entre la bulla, el hueso petroso, el mastoideo y el escamoso. Sólo en algunos ejemplares de clase I (CI) pueden identificarse límites entre huesos en una reconstrucción a partir de una TAC, pero en los ejemplares de las otras clases de edad es imposible hacerlo con certeza.

Los siguientes forámenes, conductos y pasajes (característicos de la mayoría de los Arctoidea) fueron reconocidos (Figs. IV.26, IV.27):

-*Meatus acusticus externus* (MAE), es la abertura de mayor tamaño, de posición lateral, comunica la cavidad del oído medio con el exterior, y es de sección básicamente circular en machos, a ovalada en hembras.

-*Sulcus tubae auditivae* (STA), o Foramen externo del tubo de Eustaquio está bien desarrollado y es de sección generalmente ovalada.

-*Foramen anterior del canalis caroticus* (CCAF), o *foramen lacerum*. En esta especie el CCAF no abre superficialmente a la base del cráneo como en los Otariidae, por lo que no es visible en vista ventral.

-*Foramen posterior del canalis caroticus* (CCPF), es de contorno definidamente circular, y es el de mayor tamaño de todos. Es importante destacar que su abertura es bien posterior.

-*Foramen jugulare* (FJ): ubicado, al igual que en otáridos, entre la *bulla timpánica* y el hueso occipital da lugar al paso de los nervios glossofaríngeo (IX), vago (X), accesorio (XI), y la vena yugular interna; en esta especie su eje mayor es perpendicular al plano sagital.

Foramen stylomastoideum (FSM): ubicado póstero-látero-dorsalmente a la bulla, y posterior al *meatus acusticus externus*, entre la bulla timpánica y el proceso mastoideo, está siempre bien desarrollado en ambos sexos y en las diferentes clases de edad.

-*Foramen post-glenoideum* (FPG): se encuentra inmediatamente por detrás del ángulo pósteromedial de la cavidad glenoidea, por delante de la bulla timpánica, y suele estar reducido.



-*Foramen "A"*: se encuentra ubicado látero-posteriormente al *foramen estilomastoideum*, aunque no se encuentra presente en todos los ejemplares. Cuando está presente, puede estar separado del FSM y bien formado, o estar unido a él, o solamente estar representado por una depresión ciega.

-*Foramen hypoglossis* (FHp): es de sección bien circular y está reducido respecto al de los otáridos.

-*Foramen ovale* (FOv): ubicado sobre el aliesfenoides, da paso a la rama mandibular del nervio trigémino (V_3).

Los forámenes y aberturas más constantes en la región son: el *meatus acusticus externus*, el foramen del *canalis caroticus posterior*, el *jugulare*, el *hypoglossis* (reducido respecto de los Otariidae), el *stylomastoideum* y el *postglenoideum* (reducido o ausente), y un foramen de homología dudosa F"A".

Sobre la bulla timpánica se observa una pequeña crista anterior (JAa) en el Ect, que se extiende por su tercio anterior, y una crista posterior (JAp) que se extiende paralelamente a lo largo de la sutura entre el EcT y el Ent. Probablemente estas dos estructuras se correspondan a la "apófisis jugular" de los Otariidae; bajo este supuesto, podemos describirlas como dos crestas (porciones) de la "apófisis jugular" (JA), una anterior (JAa) y otra posterior (JAp) (Fig. IV.26).

Puede observarse también una apófisis postglenoidea del timpánico (APG), o proceso timpánico, de poco desarrollo, que bordea posteriormente al FPG y que es perpendicular al plano sagital. Esta apófisis no debe confundirse con el *processus retroarticularis* (PR) de la cavidad glenoidea (CG), ya que este último rodea la cavidad glenoidea y la APG es propia del Ect. También se observa una apófisis adyacente a la abertura anterior del tubo de Eustaquio (AE). El EcT desarrolla un tubérculo lateral (EcTT), que es más anguloso en machos adultos que en las hembras (Fig. IV.26).

Además, se observa que tanto la región mastoidea con el *processus mastoideo*, (PM) como la región paraoccipital con el *processus paraoccipitalis* (PPO) se desarrollan bien en los ejemplares machos y hembras de la CIII y algunos machos de la CII.

Morfología externa y clases de edad

Llamativamente los neonatos (IAA 01-14, LAMAMA ML024, LAMAMA ML026), entendidos como aquellos individuos recién nacidos y de hasta 3 semanas de vida, no mostraron diferencias morfológicas significativas con los individuos de la CI y por tanto fueron considerados parte de esta clase de edad.



Externamente, en las clases CI y CII, no se observan apófisis desarrolladas en la región timpánica sino sólo zonas con rugosidad pronunciada. Sin embargo, en la CIII se observan claramente las apófisis AE, y el proceso anterior de la AJ (con un desarrollo ya incipiente a partir de la CII) (Fig. IV.28).

La AJ es la que presenta trayectoria morfológica diferente en machos y hembras; en la CI no se ha observado el EcTT, que está bien desarrollado en las clases CII y CIII, se observa que su crecimiento va acompañado de un alargamiento progresivo del MAE.

Durante la ontogenia, la cavidad glenoidea aparenta retrasarse de forma tal que se extiende más sobre la pared más anterior de la bulla timpánica, evento que parece producirse por hiper morfosis (a partir de la CII) del proceso retroarticular, que toma una posición más vertical y provee un respaldo más fuerte al cóndilo mandibular (Fig. IV.28).

Morfología externa en machos y hembras

En la clase I ambos sexos presentan morfologías similares, más allá de que los machos tienen tamaños levemente mayores; el dimorfismo sexual comienza a hacerse evidente a partir de la CII.

Como es de esperar para una especie claramente dimórfica, ya en la clase III las diferencias morfológicas comienzan a ser evidentes, particularmente la diferencia en tamaño es muy acentuada. Las hembras presentan la superficie del Ent francamente globosa, y los machos más aplanada (Fig. IV.28); en cuanto al Ect, los machos presentan rugosidades muy marcadas, que se acentúan en los ejemplares de mayor edad.

El contorno estricto de la bulla timpánica se mantiene bastante constante entre las hembras de las tres clases de edad, en cambio en los machos la angularidad que define su contorno se modifica desde la CI a la CIII, además el EcTT presenta un ápice anguloso en los machos y redondeado en las hembras de la clase III.

La angularidad (referida al cambio del ángulo formado entre la base anterior de la bulla y el plano sagital del cráneo) se hace cada vez menor en machos, quedando la AJ en una posición casi perpendicular al plano sagital; mientras que en las hembras dicha angularidad se mantiene en valores mayores a 90° (valores cercanos a los de los juveniles).

Sumario:

En una visión generalizada de la región ótica, se puede decir que para *M. leonina* el proceso mastoideo (PM) y el tubérculo lateral del ectotimpánico (EcTT) presentan un desarrollo similar, y a su vez el EcTT (que sobrepasa el límite lateral del PM) y el PM



nunca sobrepasan el límite lateral de la cavidad glenoidea y, como dijimos anteriormente, la bulla se involucra en su primer tercio con la cavidad glenoidea (Fig. IV.28).

Morfología interna de la bulla

Desde el punto de vista anatómico y funcional, el oído medio de esta especie, se diferencian tres *pars* (*pars petrosa*, *pars tympanica*, y *pars escamosa*), y poseen un desarrollo similar, la *pars mastoidea* que se identificó en los otáridos como una parte diferente aquí conforma una única paquiostosis con la *pars escamosa* (Fig. IV.29A).

La sutura entre el EnT y el EcT, es visible en los primeros estadios en secciones transversales de las TACs, observándose que presenta un recorrido irregular (Figs. IV.29B, IV.30, IV.31).

Siguiendo a Gray (1858), se describen a continuación las seis caras limitantes de la bulla timpánica y su *cavum tympani* (Figs. IV.30, IV.31).

(i) *paries tegmentalis* (techo), a diferencia de otros mamíferos el techo de la cavidad timpánica en esta especie está conformado tanto por la pared ventral del petroso y posiblemente un área pequeña que representa el *tegmen tympani* (donde se excava el *recessus epitympanicus*, conspicuo y hemiesférico) que aloja al yunque y el martillo (ambos de gran tamaño) (Figs. IV.29, IV.31A), como por una fina capa de hueso laminar que se proyecta desde el borde lateral del *canalis caroticus* que tapiza ventralmente al petroso; y parcialmente su cara ventro-lateral (visible en la parte más craneal de la bulla). Ambas partes separan el *cavum tympani* de la base del cráneo. La lámina lateral del *canalis caroticus* (CCLE) (un canal de gran desarrollo que recorre el interior del EnT en sentido ántero-dorsal a póstero-ventral) se prolonga ántero-posteriormente en la zona media, formando el tercio craneal y medial del techo, mientras que debido al contorno triangular de la bulla (que se acuña posteriormente), en la región posterior (o caudal) forma todo el techo, sin intervención del petroso (Figs. IV.27, IV.29, IV.30, IV.31). Por tal motivo, no podemos decir que el techo de la cavidad en esta especie sea homólogo al de los otáridos, ni al de los demás fócidos australes, ni al de la mayoría de los mamíferos, por lo que se propone denominarlo como "*Paries petrosa-laminar*" (Ppla).

(ii) *paries jugularis* (piso), se extiende por debajo del nivel de la pared inferior del MAE, en su región anterior se excava el *recessus hipotympanicus* justo por debajo del MAE y al mismo nivel que el *recessus epitympanicus*, el resto de la superficie es suavemente cóncava y lisa.



(iii) *paries entotympanica* (pared medial), en ella se reconocen, en algunos mamíferos, las siguientes estructuras: *fenestra ovalis*, *fenestra rotunda* y *promontorio*. Gray (1858) describe, además, un acueducto de Falopio que no ha sido observado en *M. leonina*. Debido al enorme tamaño relativo del petroso, y a que se encuentra ubicado de manera oblicua (ántero-medial y póstero-lateral) respecto a la base del cráneo, la *paries entotympanica* forma parte del límite dorsomedial del *cavum tympani* (en la parte anterior) y del dorso-lateral (en la parte posterior). Esta *paries* se completa medialmente por la pared lateral del *canalis caroticus*. Por lo tanto ésta pared medial tampoco es homóloga a la del resto de los mamíferos que tienen esa configuración, por lo que se propone denominarla, *paries endotimpánica* y no *p. labyrinthica* como en ellos (Figs. IV.30, IV.31).

(iv) *paries mastoidea* (pared posterior), contacta con las *annexae mastoidae* que se encuentran poco desarrolladas en la CI, pero que en la CIII se evidencian bien, sobre todo en los machos. Esto puede deberse a que las *annexae mastoidae* comienzan a formarse parcialmente durante la vida fetal, pero la mayoría lo hacen después del nacimiento (e.g. *Homo*, ver Tran Ba Huy 2011).

(v) *paries Eustaquio* (pared anterior), circunscribe la abertura ósea anterior de la trompa de Eustaquio o *tuba pharyngotympanica*, tanto en los ejemplares adultos como en los juveniles. Esta *paries* es llamada *carotica* en otros grupos por la abertura anterior del canal carotideo, pero en este caso el canal presenta su abertura muy posterior al tubo de Eustaquio, por lo que también se propone denominarla, en este taxón, "*paries de Eustaquio*", ya que la abertura de dicho canal es la que representa el límite anterior de la cavidad timpánica (Fig. IV.30)

(vi) *paries membranaceus* (pared externa), define el *meato acusticus externus* (perteneciente al oído externo) que disminuye proporcionalmente su calibre y se alarga durante la ontogenia. El *meatus acusticus externus* se dirige desde *cavum tympani* hacia el exterior en sentido póstero-ventral. No se describe la membrana timpánica debido a la naturaleza del material examinado, aunque si es posible marcar su posición estimada de acuerdo a las improntas de su anclaje (Fig. IV.30).

En un recorrido antero-posterior del cráneo, se observa que la bulla presenta un volumen más amplio en su parte más anterior, respecto de la parte más posterior, donde es más pequeño (Fig. IV.31).



Análisis morfogeométrico

Se utilizaron un total de 86 ejemplares pertenecientes a las siguientes clases de edad: CI:33, CII:8, CIII:44; que a su vez corresponden a 41 hembras y 45 machos

- Se realizó un análisis de componentes principales (ACP), en el cual el primer componente principal explica un 66,8% de la variación y el segundo componente principal un 6,4% de la variación total, en la nube de puntos se observaron agrupamientos de especímenes; en cuanto a la edad, existe una agrupación por clases de edad entre la CII y CIII, con un solapamiento más marcado entre la CI y CII, mientras que para el sexo, también se diferencian dos agrupamientos, en general los machos y las hembras se ubican en los extremos del gráfico (Gráfico IV.13).

Las grillas de deformación ubicadas en los extremos del primer componente principal, muestran un cambio morfológico que se evidencia por la expansión del EnT, sobre el EcT, de manera opuesta a los que se observó en los análisis para la familia Otariidae además se observa en el primer componente principal una marcada compresión de la región latero-posterior de la bulla timpánica, mientras que el segundo componente principal se observa una compresión de la parte anterior de la bulla. (Gráfico IV.13)

Una evaluación estadística fue realizada con procrustes ANOVA con permutación que revelan diferencias en forma significativa entre las distintas clases de edad, pero el término de interacción fue marginalmente no significativo. (Gráfico IV.13)

El análisis de alometría multivariada mostró una alometría significativa (como en el análisis de regresión multivariada) de la forma sobre el tamaño (tamaño del centroide) (p -value <0.01) machos y hembras tienen aproximadamente las mismas trayectorias paralelas, mostrando un patrón de alometría común (Berge and Penin, 2004; Mitteroecker, et al. 2004). Cuando se tomó en cuenta la forma respecto de la edad, hubo diferencias en los patrones de las trayectorias ontogenéticas, así se encontró que los patrones de alometría en la CI, son claramente diferentes comparados con los de las clases CII y CIII (Gráfico IV.14).



B. *Leptonychotes weddellii*

Morfología externa de la región timpánica

La morfología de la bulla es similar a la de *M. leonina*, pero presenta algunas particularidades como su contorno triangular, no se observa el desarrollo notorio de crestas ni apófisis, y la superficie en general es lisa tanto a nivel del EnT como del EcT.

El EcT es casi plano, en su parte más anterior, mientras que en su parte más posterior este hueso presenta dos lóbulos: el EcTT de posición más anterior y lateral (que adquiere un contorno principalmente cuadrangular), y el otro lóbulo que es más posterior respecto al EcTT y está formado por parte de la AJ. En medio de ambos queda definido un surco o depresión llamado “depresión de Weddell” (DpW) que cual finaliza, en la parte latero-posterior de la bulla en el “ombligo del ectotimpánico” (OmEcT), que bordea ventralmente al FSM (Figs. IV.32A, IV.34).

Por otro lado, el EnT es liso y globoso, y en general es de mayor tamaño que el EcT, aunque esta condición es variable.

La sutura endo-ectotimpánico es escamosa, al igual que la de *M. leonina*, pero a diferencia de ésta sigue un patrón más lineal; en los individuos más juveniles, es común observar varias líneas suturales (Fig. IV.32A).

Con respecto a los forámenes, conductos y pasajes, *L. weddellii* no presenta mayores variaciones respecto a *M. leonina*. El MAE es bien circular en todos los ejemplares observados y el CCAF abre en la base del cráneo en la mayoría de los ejemplares observados, por lo tanto es visible, a diferencia del resto de las especies de fócidos, aunque es estrecho (Figs. IV.32A).

El CCPF, se encuentra bien desarrollado como en *M. leonina* pero a diferencia de esa especie, en *L. weddellii* la abertura tiene una orientación medial, y es de contorno ovalado (Fig. IV.32A).

El FJ es ovalado, o semicircular y su eje mayor está orientado en sentido transversal al plano sagital, en algunos especímenes se hace circular.

El STA está siempre bien desarrollado. No se ha observado el FPG, y el FSM puede estar reducido o ausente; finalmente el F”A” está presente en la mayoría de los grupos.



Apófisis

La más conspicua es la APG, que se separa de la bulla y puede involucrarse con la CG, la forma de ésta apófisis es bastante conservadora siendo plano triangular con una espina desarrollada. La EA también es muy conspicua y se desarrolla pegada a la base del cráneo (Fig. IV.32A).

La CCAF es la apófisis de la abertura del *canalis caroticus* anterior, es claramente una estructura independiente a la AE.

La AJ, está menos desarrollada que en *M. leonina*, y como mencionamos antes, forma un lóbulo que puede ser confundido con el desarrollo del EcTT.

Resumiendo, el EcT presenta dos lóbulos que corresponden al EcTT (el anterior) y a la AJ, (el posterior), en medio de ellos queda un surco, o depresión, la "depresión de Wedell" que finaliza posteriormente en el ombligo del EcT.

El EcTT del ectotimpánico iguala al límite externo de la cavidad glenoidea, pero no supera el PM (Figs. IV.32A, IV.34).

Morfología externa y clases de edad.

El EnT puede presentar dos situaciones: estar más desarrollado que el EcT en los primeros estadios que en los adultos (situación inversa a la observada en *M. leonina*) o bien puede tener un desarrollo similar al del EcT, ésta es la situación más frecuente (Fig. IV.34).

El EcTT, se desarrolla en los estadios juveniles y adultos (CII y CIII), pero no en los cachorros (CI).

La bulla timpánica, no se involucra en ningún estadio con la CG a diferencia de lo observado en *M. leonina*.

Morfología externa en machos y hembras

No existen diferencias notables entre ambos sexos a nivel de la morfología externa de la bulla timpánica a excepción de una diferencia en el desarrollo del EcTT más evidente en los machos y no tan evidente en las hembras en las que el EcI parece más plano aún que en los machos (Fig. IV.34).

Morfología interna

Las observaciones que siguen fueron realizadas sobre TACs y regiones auditivas aisladas.



La cavidad de la bulla es muy amplia, tanto como la de *M. leonina*. Respecto a las tres *pars* principales son más conspicuas la *pars* escamosa y la timpánica, siendo la *pars* petrosa la menos desarrollada de las tres (Fig. IV.35A).

La sutura endo-ectotimpánico es visible en los cortes transversales de la bulla, mostrando el tamaño similar de ambos huesos. El MAE muestra una pequeña constricción en su parte más medial (Fig. IV.35B).

En cuanto a las seis *paries* tradicionales que se describieron para *M leonina*, se observa que:

Paries tegmentalis o *Petrosa*, es de gran desarrollo y presenta la misma ubicación y orientación que en *M. leonina*, pero la lámina lateral del *canalis caroticus* no está bien desarrollada, constituyéndose como una leve prolongación. El receso epitimpánico es redondeado en su parte más dorsal, aunque puede formar un ápice, o hacerse cadrangular en alguna porción de su recorrido (Figs. IV.35, IV.36)

Paries jugularies, el receso hipotimpánico se encuentra bien desarrollado, aunque no tanto como el de *M. leonina*, pero más que en el resto de los Phocidae (Fig. IV.35C).

Paries entotimpanica: como ocurre en *M. leonina*, está conformada sobre todo por la pared lateral del canal carotídeo, y aunque la lámina lateral del *canalis caroticus* es una leve insinuación, está siempre en contacto con la base del petroso (Fig. IV.35)

Paries mastoidea, presenta poco desarrollo de las celdas mastoideas.

Paries de Eustaquio: el tubo de Eustaquio presenta un desarrollo equivalente al de *M. leonina*, aunque en los estadios adultos sigue siendo corta y ancha, a diferencia de lo que observamos en la ontogenia de *M. leonina* (donde en los adultos se alargaba y angostaba) (Fig. IV.36).

Paries membranacea: si bien los restos estudiados de esta especie tampoco conservaban la membrana del tímpano, es posible inferir que ella se ubica en el fondo del MAE, que presenta una constitución casi recta similar a la de *Mirounga leonina*. Existe sin embargo una pequeña constricción en la base del canal, en la zona donde estaría ubicada la membrana timpánica.

El canal carotideo en vista lateral, presenta una orientación póstero-ventral a ántero-dorsal, con un recorrido similar al de *Mirounga leonina*, pero es un poco más curvo, formando una concavidad en su parte dorsal (Fig. IV.36).

El tubo de Eustaquio es corto y grueso de manera similar al de los estadios juveniles y al de las hembras de *M. leonina* (Fig. IV.36). El MAE y el tubo de Eustaquio están en un nivel



más dorsal que el del canal carotídeo, a diferencia de *M. leonina* donde los tres están en un mismo plano.

En un recorrido en sentido ántero-posterior, la cavidad muestra en toda su extensión un mayor volumen en general a diferencia de *M. leonina* (Fig. IV.37).

Análisis morfogeométricos

Se utilizaron un total de 68 ejemplares pertenecientes a las siguientes clases de edad: CI:5, CII:26, CIII:37; que a su vez corresponden a 9 hembras, 5 machos y 56 indeterminados

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP), en el cual el primer componente principal explica un 37% de la variación y el segundo componente principal un 10% de la variación total. La morfología de la bulla en los extremos del componente 1, tanto positivo como negativo, (que abarca el 26% de la variación morfológica total) muestra que el cambio está dado por una expansión del EnT. Sin embargo no es posible atribuir esta variación a una diferencia entre sexos y/o edades debido a que hay muchos ejemplares indeterminados en la muestra (Gráfico IV.15).

En cuanto al ANOVA, no se ha realizado, debido a la gran cantidad de ejemplares sin sexo determinado, y al gran desbalanceo entre las clases de edad, pudiendo dar de esta manera resultados poco confiables.

La alometría dio significativa, observándose un cambio en la forma a medida que aumenta el tamaño ($p \text{ value} < 0.05$), pero no hay una significancia en cuanto a sexo y edad, la cual es marginalmente no significativa (Gráfico IV.16).

C. *Lobodon carcinophagus*

Morfología externa

El contorno de la bulla es triangular y de superficie lisa, el EcT presenta, al igual que en *L. weddellii*, un EcTT aunque no tan desarrollado, el cual es en su parte más externa ancho y redondeado (a veces termina en un vértice). El EcT es bilobulado y presenta un ombligo sobre el FSM.

El EcT es mayor que el EnT en los adultos, a diferencia de lo observado en *L. weddellii*. Llamativamente, presenta un surco longitudinal o “arruga” que recorre el canal carotideo, denominado “estría carotídea” (EsCa), (Fig. IV.32B).



La sutura EcT-EnT varía, en algunos ejemplares es más recta y recorre la bulla en diagonal, y en otros puede describir una línea curva. La bulla no se involucra con la CG.

Se reconocieron los siguientes forámenes, conductos y pasajes:

El mejor desarrollado, además del evidente MAE, es el CCPF, pero no tanto como en *M. leonina* y en *L. weddellii*. La abertura del canal es póstero-medial pero lo hace de manera oblicua al plano sagital de cráneo, aunque es mínima la diferencia con *L. weddellii* (cuyo eje de abertura es más paralelo al plano sagital del cráneo) (Fig. IV.32B).

El CCAF, no es visible desde la base del cráneo. Con respecto a una visión general de la región ótica, los tubérculos laterales del ectotimpánico (EcTT) no superan la cavidad glenoidea (CG), ni el proceso mastoideo, en esta especie es en donde menos desarrollados se encuentran dichos tubérculos (Fig. IV.32B).

Apófisis

La más desarrollada es la APG, en esta especie adquiere su máxima expresión e inclusive se separa del contorno de la bulla. La AE, también es grande y la AJ no presenta un tamaño relevante, salvo el leve desarrollo del lóbulo del ectotimpánico (Fig. IV.32B).

Morfología y clases de edad

La característica más evidente en algunos ejemplares de la CI es el mayor desarrollo del EnT, y a medida que crecen, el EcT es el que adquiere mayor importancia (Fig. IV.38), aunque en la mayoría de ellos EcT y EnT son semejantes.

Morfología externa en machos y hembras

No existen diferencias entre los sexos (Fig. IV.38).

Morfología interna

La cavidad en general no es tan amplia como la de *M. leonina* o *L. weddellii*, aunque las paredes de la propia bulla si están bien desarrolladas.

Las *pars* más desarrolladas son la timpánica y la escamosa (Fig. IV.39A).

En una TAC la sutura entre el EcT y EnT es visible en algún tramo de su recorrido, en concordancia con lo observado externamente, y se aprecia que el EcT está más desarrollado que el EnT (Fig. IV.39B).

El MAE presenta una sección transversal amplia y una constricción (CMAE) más marcada que la de las especies anteriores; dicha constricción se aprecia en el corte



transversal del cráneo, mientras que en vista ventral presenta doble curvatura (Figs. IV.39, IV.40).

Las *paries* presentan básicamente la misma constitución que en *L. weddellii*, con mínimas diferencias.

Paries tegmentalis o petrosa: con el receso epitimpánico bien desarrollado pero en este caso (y a diferencia de las otras especies) es de contorno cuadrangular en su parte anterior, e irregular en su parte más posterior. La lámina del canal carotídeo no se desarrolla tanto como en *M. leonina*, y tamaño es comparable con el de *L. weddellii*, aunque de sección redondeada (Fig. IV.39, IV.40).

Paries entotimpanica: está conformada primariamente por la pared lateral del canal carotídeo, en toda su extensión.

Paries jugulares: con un receso hipotimpánico menor que el de *M. leonina*.

Paries de Eustaquio: con un tubo de Eustaquio corto y grueso aún en los estadios adultos (como sucede en *L. weddellii*) (Fig. IV.40).

Paries mastoidea: sin celdas

Paries membranácea: se ubicaría en la base del MAE, que es curvo, a diferencia de las especies anteriores (Fig. IV.40).

En vista ventral el canal carotídeo presenta un recorrido más sinuoso que el de las especies anteriores. El MAE, es corto con respecto al de *M. leonina* y *L. weddellii*, presenta un recorrido irregular en forma de "S" (si es observado en vista ventral), a diferencia de las otras dos especies ya descritas, en las que el MAE es recto o levemente curvo (Fig. IV.40). El canal carotídeo, el meato y el tubo de Eustaquio, están en el mismo plano.

En general la cavidad timpánica es más pequeña que la de *L. weddellii*, pero más amplia que la de *M. leonina*; en un recorrido ántero-posterior es de forma similar a la de *L. weddellii* (Fig. IV.41).

Análisis morfométricos

Se utilizaron un total de 50 ejemplares pertenecientes a las siguientes clases de edad: CI:0, CII:24, CIII:26; que a su vez corresponden a 10 hembras, 3 machos y 37 indeterminados

En los resultados del análisis de componentes principales, se observó, que el primer componente explica el 26% de la variación y el segundo componente un 16%,



(sumando por lo tanto un total de la variación de 42 %), los extremos de las grillas de deformación muestran el cambio de la morfología del EcT, el cual crece más en relación al EnT, pero estas diferencias no se pueden atribuir a cambios entre sexos o edades (Gráfico IV.17).

El ANOVA no fue realizado por el mismo motivo que que en la especie anterior, al contar con gran cantidad de individuos indeterminados y el desbalanceo entre las clases de edad.

La alometría general dio significativa, ($p < 0.05$), pero tampoco se puede relacionar a los sexos o edades, probablemente por el bajo número de individuos sexados que contiene la muestra (Gráfico IV.18).

D. Bulla y cavidad timpánica en *Hydrurga leptonyx*

Morfología externa

El contorno de la bulla es quizás el rasgo más llamativo, ya que es el más triangular y más anguloso de todas las especies estudiadas; la bulla tiene una superficie generalmente lisa y es de aspecto compacto (Figs. IV.33A, IV.42).

El EcT puede ser bilobulado como en *L. weddellii* y *L. carcinophagus*, o bien puede ser recto.

El EcT forma, en su lado sutural con el EnT, un vértice generando una especie de “pirámide”, presenta un ombligo débilmente marcado. En términos generales se observa un patrón donde el EcT es algo mayor que el EnT (situación similar a la observada en *L. carcinophagus*) (Figs. IV.33A, IV.42)

La bulla timpánica se vincula en su tercio anterior con la CG.

Se reconocieron los siguientes forámenes, conductos y pasajes:

El CCFP, es el más llamativo de todos ya que toma una posición ventral a diferencia de todos los demás que son de desembocadura posterior como en *M. leonina*, o medial como en *L. weddellii* y *L. carcinophagus*. El FPG está reducido y es de posición medial a la CG.

El STA, parece terminar en un tubo que se forma por la prolongación del EcT y del EnT.

El FJ está poco desarrollado respecto de los de las demás especies mientras que el FSM se encuentra bien desarrollado y en su desembocadura se observa un surco (surco del estilomastoideo) sobre el hueso mastoides (Fig. IV.33A).



En una vista general de la región ótica, los tubérculos laterales del ectotimpánico (EcTT) no igualan ni superan la cavidad glenoidea (CG), ni el proceso mastoideo (PM) como en *L. carcinophagus* (Fig. IV.42).

Apófisis

Solo se desarrolla la apófisis del STA y algunas veces la APG, que es estilizada y hasta laminar.

Morfología en las distintas clases de edad

No presentan variaciones notables en las diferentes edades, las paredes de la bullas son gruesas desde los primeros estadios, a diferencia de lo observado en *M. leonina* (Fig. IV.42).

Morfología en machos y hembras

No presentan diferencias claras o sencillas de reconocer.

Morfología interna

Es la especie de Phocidae que presenta una cavidad proporcionalmente menos desarrollada que las otras especies de la familia y la que tiene la pared de la bulla más gruesa.

De las tres *pars*, la más desarrollada es la *pars* timpánica, seguida de la *pars* escamosa (Fig. IV.43A).

El MAE presenta una constricción que se aprecia en sección transversal del cráneo al igual que en *L. carcinophagus*. Pero a diferencia de las demás especies aquí descritas, el MAE presenta una protuberancia que delimita el receso hipotimpánico del gran meato, generando (el mismo EcT) un hueso de forma laminar denominado “Lámina interior del EcT” (LiEcT) (Fig. IV.43). El MAE, es corto y de grueso calibre en todos los estadios.

Paries tegmentalis ó petrosa: presenta un receso epitimpánico redondeado y bien desarrollado (al igual que *M. leonina*), no posee lámina lateral del *canalis caroticus*, salvo un pequeño apéndice (como ocurre en *L. weddellii* y *L. carcinophagus*) (Fig. IV.44).

Paries entotimpanica: está conformada, en toda su extensión, principalmente por la pared lateral del canal carotideo (Fig. IV.44).

Paries jugularies: con un receso hipotimpánico de poco desarrollo (Fig. IV.44).



Paries de Eustaquio: cuya terminación es bien anterior, mucho más que en las especies descritas anteriormente (Figs. IV.44, IV.45).

Paries mastoidea: es semejante a las demás especies (Fig. IV.44).

Paries membranacea: es la única especie en la que pudo observarse la membrana del tímpano en su ubicación gracias a la disección de una cabeza fresca. Se presenta en el fondo del MAE, en contacto íntimo con el manubrio del martillo, y recubiertos ambos por una gruesa membrana. La constitución macroscópica de la membrana fue observada parcialmente debido a la íntima relación con el resto de la cavidad y con el martillo, y su parcial deterioro. El lugar donde se ubica en el meato es levemente curvado (Fig. IV.45A).

El canal carotideo presenta un recorrido sigmoide y cóncavo medialmente en el plano horizontal y vertical (Figs. IV.44B, IV.45B, C).

Ambos canales (MAE y TE) están en diferentes planos a diferencia de las especies anteriores. El TE es muy largo y angosto a diferencia de lo observado en *L. weddellii* y *L. carcinophagus*, y como ocurre en los estadios adultos de *M. leonina* (Fig. IV.45B).

En cuanto a la cavidad en general es pequeña en comparación con las especies descritas anteriormente, seguramente por el desarrollo masivo de la pared de la bulla que es mayor en su parte media y anterior, que en su parte posterior (Fig. IV.46).

Análisis morfogeométricos

Se utilizaron un total de 51 ejemplares pertenecientes a las siguientes clases de edad: CI:0, CII:15, CIII:36; que a su vez corresponden a 7 hembras, 5 machos y 39 indeterminados.

Los resultados del análisis de componentes principales, mostraron que el primer componente principal explica un 20% de la variación y el segundo componente principal un 15 % (sumando un total de 35% de la variación total); de la misma manera que en las especies anteriormente descritas, la morfología de la bulla en los extremos tanto positivos como negativos del primer componente principal, muestran el cambio del EcT, el cual tiende a agrandarse, pero no se puede definir si estas diferencias morfológicas se deben a cambios ontogenéticos o sexuales (Gráfico IV.19).

El ANOVA, no se realizó por los mismos motivos que en las especies anteriores.

La alometría dio significativa, ($p < 0.05$), cambia el tamaño y cambia la forma o bien cambia la morfología a medida que crece. Pero no se discriminó si esas diferencias corresponden a diferencias entre sexos o edades (Gráfico IV.20).



E. *Ommatophoca rossii*

Morfología externa

Su contorno es triangular y anguloso, y se asemeja al de *H. leptonyx*, pero el EcT presenta una constricción lateral, su borde anterior presenta una concavidad (a diferencia de todas las demás especies de pinnípedos estudiadas). El EcTT es el más conspicuo entre los fócidos, dándole a la bulla un aspecto muy particular, la superficie es lisa y compacta. La superficie del EnT es porosa, a veces con rugosidades, en la desembocadura del TE (STA) se forma un tubo (Figs. IV.33, IV.47). La sutura EcT-EnT es recta en su parte anterior y curva posteriormente y forma una especie de vértice similar al observado en *Hydrurga leptonyx*.

La bulla se involucra con la CG al igual que lo hace en *H. leptonyx* (Fig. IV.33B).

Se reconocieron los siguientes forámenes, conductos y pasajes:

El CCPF tiene su desembocadura dirigida hacia la parte posterior del cráneo, como en *M. leonina*, y su desarrollo es similar al de *L. carcinophagus* y *L. weddellii*; el CCAF desemboca internamente en el cráneo y el Fhp está muy reducido.

El FJ está muy reducido, quedando como una fisura; el STA está bien desarrollado y parece ser el de mayor tamaño de la familia; el FSM siempre está bien desarrollado y el FPG, reducido en tamaño, se ubica detrás del borde postero-medial de la cavidad glenoidea (Fig. IV.33B).

En una vista general de la región auditiva, los tubérculos laterales del ectotimpanico (EcTT) superan el límite lateral de la cavidad glenoidea (CG) pero no el del proceso mastoideo (PM), que es el más desarrollado de todas las especies de fócidos (Fig. IV.47).

Apófisis

La más llamativa es la AE, que se desprende del EcT, al igual que en *H. leptonyx*.

Morfología en las distintas clases de edad

No existen diferencias en los distintos estadios analizados, si bien fueron observados pocos ejemplares, no se observó ninguna diferencia clara más allá del aumento de tamaño de procesos y apófisis durante el desarrollo ontogenético (Fig. IV.47).

Morfología en machos y hembras

No se ha observado dimorfismo sexual (Fig. IV.47).



Morfología interna

La cavidad es chica en comparación con la de las otras especies, la pared de la bulla es gruesa, al igual que en *H. leptonyx*. Las *pars* más desarrolladas son la timpánica, que es la mayor de todos los pinnípedos examinados con TACs, y en segundo lugar la escamosa; en contraposición la petrosa es la más pequeña de todas las estudiadas (Fig. IV.48A).

En cuanto al MAE, es uno de los más extensos, presenta una constricción bien marcada, para luego abrirse de manera abrupta, de forma similar a lo observado en *L. carcinophagus* (Figs. IV.48B, IV.49).

Morfología de las *Paries*

Paries tegmentalis o petrosa: con un receso epitimánico redondeado y bien desarrollado, tanto o más que en *M. leonina*; la lámina lateral del *canalis caroticus* está pobremente desarrollada (Fig. IV.48C).

Paries jugularis: con receso hipotimpánico muy pequeño, se observa una finalámina interna del EcT (menos desarrollada que la de *H. leptonyx*) que limita la pequeña cavidad que consideramos como un receso hipotimpánico (Fig. IV.48C).

Paries entotimpanica: se encuentra en posición más anterior que en el resto de las especies de la familia, coincidente con el largo recorrido del canal carotideo (Fig. IV.49C).

Paries mastoideus no presenta celdas (Fig. IV.49).

Paries membranacea: ubicada en el fondo del MAE que presenta una fuerte constricción, que posiblemente corresponda al lugar donde está ubicada la membrana timpánica (Figs. IV.48B, IV.49C).

El recorrido del canal carotídeo es sigmoide sobre el plano horizontal, pero no corto y curvado lateralmente como en *H. leptonyx*, sino recto, largo y desemboca muy anteriormente, inclusive mucho más que el tubo de Eustaquio (Fig. IV.49).

El MAE y el TE están prácticamente al mismo nivel y el CC más dorsal.

En un recorrido transversal seriado de la cavidad se observa que su volumen es menor que el de *L. weddellii*, *L. carcinophagus* y *M. leonina*, y es similar al de *H. leptonyx*. La porción anterior es más amplia que la posterior, pero mantiene proporciones más similares durante toda su extensión a diferencia de lo observado en las demás especies (Fig. IV.50).



Análisis morfométricos

Para los análisis de esta especie se contó con un número de especímenes bajo (n=8).

Los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales, se observó que el primer componente principal explica el 53% de la variación y el segundo componente explica el 20% de la variación, dando un total de 73%, de la variabilidad total, este valor es llamativo, pero se explica por el bajo número de la muestra por lo que no se pueden sacar conclusiones válidas. Sin embargo, se observa en las grillas de deformación de los extremos del componente principal 1 que existe un cambio en la morfología de del EnTel cual crece de manera similar al de *L. weddellii* y *M. leonina*. La alometría no resultó significativa, posiblemente por el bajo n de la muestra (Gráficos IV.21, IV.22).

F. Especies del Hemisferio Norte

Con el fin de analizar los Phocidae en su conjunto y realizar comparaciones entre especies de Phocinae y Monachinae se estudiaron las regiones auditivas de cráneos de especies del hemisferio norte; las observaciones realizadas son las siguientes:

- 1- Los contornos de las bullas timpánicas en Phocinae tienden a ser más cuadrangulares a redondeados que en los Monachinae (Figs. IV.51, IV.52).
- 2- En cuanto a los forámenes, además de los ya mencionados y descritos para las especies australes (que se encuentran presentes con mayor o menor desarrollo en las diferentes especies), en los Phocidae el CCPF tiene la abertura orientada en distintas posiciones, medialmente (como se observa en *Lobodon*), o posteromedialmente (como en *Cystophora* y *Leptonychotes*), o ventral (como en *Hydrurga*), o posterior (como *Mirounga* y *Ommatophoca*). o inclusive puede hacerlo en una depresión u ombligo en la misma superficie del EnT (como en *P. fasciata* y *P. hispida*). El canal carotídeo es notablemente más corto en los Phocinae que en los Monachinae (Figs. IV.51, IV.52).
- 3- Es posible identificar en los Phocinae, un foramen medio propio, de tamaño variable, que se ubica en el centro del basioccipital, como en *Cystophora*, *Halichoerus*, *Erignathus* y *Phoca*. Además, los forámenes mediales adyacentes a la bulla pueden reunirse en una sola gran fisura que involucra seguramente al FJ y al CCPF unidos (*Halichoerus* y *Phoca*) (Figs. IV.51, IV.52).
- 4- El Fhp en los Phocinae es siempre de menor tamaño respecto a los homólogos de los Monachinae; además puede estar rodeado por una criba de pequeñas aberturas (Figs. IV.51, IV.52).



5- En cuanto a las apófisis, las más constantes en todas las especies de Phocinae son la AJ y la APG (bien desarrollada) (Figs. IV.51, IV.52).

6- El EcTT es una estructura obvia y bien definida en todas las especies de la familia, pero está particularmente más marcado en los Phocinae con morfologías variables características de cada especie (Figs. IV.51, IV.52).

7- El EcT y EnT generalmente son subiguales como se observa en *Phoca*. Sin embargo, en *Cystophora* y *Halichoerus* el EcT está más desarrollado que el EnT en los estadios juveniles, mientras que en los adultos el EnT es quien toma mayor importancia (como en *Mirounga sp.*). No es clara la presencia de dimorfismo sexual, excepto por el mayor desarrollo de los procesos del EcT en los machos adultos (como en *C. cristata*) (Figs. IV.51, IV.52).

8- En vista palatal, es posible observar en los Phocinae el petroso ya que sobresale por la parte posterior de la bulla timpánica (e.g. *Cystophora* y *Erignathus*) (Figs. IV.51, IV.52).

9- Las bullas no se involucran con la CG en ninguna de las especies de los Phocinae, de hecho hay una tendencia en *Halichoerus sp.*, en donde los estadios más juveniles tienen las bullas timpánicas más vinculadas a la CG, y en los estadios más adultos las bullas tienden a alejarse de la CG (situación inversa a la observada en *Mirounga leonina*) (Figs. IV.28, IV.51, IV.52).

10- Además de los Monachinae australes descritos al comienzo del Capítulo, existen tres especies de *Monachus* que se distribuyen en las zonas tropicales. Las bullas de los ejemplares de las especies de este género presentan una variedad de contornos, pero mantienen algunos patrones generales que son comparables con los de las especies australes (e.g. la forma triangular del contorno, la ubicación póstero-medial o posterior del CCPF, y el EcTT definido y que varía de forma cuadrangular a subcircular). Es interesante notar que en los estadios juveniles de ejemplares de este género poseen el foramen central del basioccipital y los forámenes accesorios del Fhp (al igual que los Phocinae, que los mantienen sin embargo durante toda la vida), mientras que los adultos no, presentando así las mismas características que el resto de los Monachinae (Figs. IV.51, IV.52).

11- En cuanto a *Mirounga angustirostris*, no se observaron diferencias con respecto a su especie hermana del hemisferio sur. Es de destacar que tanto los análisis de morfometría geométrica como las descripciones morfológicas internas y externas, mostraron estadísticamente que las hembras adultas de *M. angustirostris* presentan los



mismos parámetros que las de *M. leonina*. De la misma manera, los machos fueron estudiados en su morfología externa solamente y mostraron características similares a las de los machos de *M. leonina*.

Análisis morfogeométricos

Todos los 1386 ejemplares estudiados para esta Tesis fueron analizados de diferente manera analizando los resultados por especies (intraespecífico en especies australes vinculadas a la Tesis, e interespecífico), por subfamilias, por familias, por distribución, inclusive por profundidades y tiempo de buceo (ver Cap. VI).

Los resultados del ACP (realizados solo con estadios adultos de todas las especies de Phocidae) mostraron un agrupamiento consistente con las descripciones realizadas, en donde los ejemplares de la subfamilia Monachinae se agrupan en especies. Los Phocinae, más *L. weddelli* y *L. carcinophagus* se entremezclan por un lado, y por otro lo hacen *H. leptonyx* y *O. rossii*, mientras que los ejemplares de *Mirounga leonina* forman un grupo separado del resto (Gráfico IV.23), este análisis el primer componente principal explica el 26% de la variación y el segundo componente explica el 22% de la misma.

Si analizamos el caso de *Monachus*, se observa que este género es el que presenta la mayor variedad morfológica, solapándose parcialmente con *Lobodon* y *Leptonychotes* (Gráfico IV.23).

Cuando se analizan todos los ejemplares afiliados como Phocinae o Monachinae en conjunto, se observa que los de Phocinae se agrupan en un área más pequeña que la ocupada por los Monachinae y sus especies no se pueden individualizar claramente ya que están entremezcladas. Esto estaría indicando una menor variedad morfológica que la observada en los Monachinae (Gráfico IV.24).

En otro ACP donde se analizan la subfamilia Phocinae respecto de las especies de las Monachinae, se observa el claro agrupamiento de los Phocinae, o bien todos analizados por especies, en donde dentro de la subfamilia Phocinae es muy difícil la identificación de las especies de dicha familia, en contraposición a lo observado para Monachinae. (Gráficos IV.25, IV.26).



Características de la bulla en Phocidae

En general, poseen una bulla primariamente globosa y de contorno triangular, de superficie lisa, sin desarrollo marcado de apófisis y procesos. El EnT se encuentra más desarrollado o es de tamaño similar al del EcT situación inversa a la observada en Otariidae. La sutura entre ambos es escamosa y no siempre se puede apreciar (sobre todo en individuos de la CIII ya que se encuentra totalmente obliterada y solo queda una hilera de orificios vasculares que indican su posición aproximada). La región mastoidea desarrolla una paquiostosis muy evidente (Berta *et al.* 2006; King 1983; Wyss 1988). Con respecto a las apófisis y procesos hay una visible reducción; los forámenes más constantes y conspicuos son el *Meatus acústicus externus* (MAE), el Foramen del *canalis caroticus* anterior (CCAF), el Foramen del *canalis caroticus* posterior (CCPF), el *Foramen jugulare* (FJ), el *Foramen hipoglossus* (Fhp) y el *Foramen stilomastoideum* (FSM).

De las apófisis, solo se insinúa la Apófisis jugular (AJ), orientada en sentido oblicuo o casi transversal respecto al plano sagital, y pocas veces en los adultos de algunas especies la Apófisis externa del tubo de Eustaquio (AE) y la Apófisis posglenoidea (APG).

En términos generales las especies de Phocinae del Hemisferio Norte son más conservadoras respecto de la morfología de las bullas, sobre todo las del género *Phoca*, esto quedó claramente evidenciado en los resultados morfométricos.

La abertura del MAE, es grande en todas las especies y las clases de edad y en ambos sexos. Si bien la forma de su contorno puede variar entre machos y hembras en ejemplares CIII de *M. leonina* por ejemplo, esto puede estar asociado a diferencias en la trayectoria de crecimiento de cada sexo. Internamente su recorrido es variable, puede ser recto y de orientación ántero-lateral a póstero-medial (*e.g.* *M. leonina*, siendo más corto en los juveniles y más largo y angosto en los estadios adultos), o presentar una constricción (*e.g.* *L. weddellii*, Fig. IV.35) y ventralmente una pequeña curvatura, o bien un poco más acentuada como en *L. carcinophagus* donde la curvatura en vista ventral es más pronunciada también (Fig. IV.39), o como en *H. leptonyx* que presenta un desarrollo similar a *L. carcinophagus* pero más largo (Fig. IV.45). El caso extremo es el de *O. rossi*, donde el MAE presenta la constricción más pronunciada y es el de mayor desarrollo (Fig. IV.48). En todos los casos la orientación del MAE es similar a la de *M. leonina*.



En cuanto a la ubicación del MAE, puede estar en el mismo plano junto con el canal carotideo y el tubo de Eustaquio (*L. carcinophagus*, Fig. IV.40), o bien puede estar ubicado en diferente plano como ocurre en *L. weddellii* donde el MAE es dorsal, junto con el tubo de Eustaquio, y el canal carotideo es ventral respecto de los anteriores (Fig. IV.36), o una tercer variante es que puedan estar los tres en tres planos diferentes como en *H. leptonyx* (Fig. IV.45).

El STA es un foramen bien desarrollado en todas las especies, todos los estadios y en ambos sexos. En cuanto el tubo de Eustaquio (TE) propiamente dicho (analizado mediante TACs), es de mayor longitud en *H. leptonyx* y *O. rossi* (Figs. IV.45, IV.49), probablemente su desarrollo esté en relación con la extensión anterior de la bulla.

Tanto el CCAF como el CCPF se encuentran bien desarrollados en todas las especies; el CCAF en general no presenta abertura visible desde la base del cráneo salvo en algunos ejemplares de *L. weddellii*. El CCPF siempre está bien desarrollado en todas las especies. La ubicación de su abertura varía desde bien posterior (e.g. *M. leonina* o en *Om. rossi*), bien medial (e.g. *L. weddellii*), medio-posterior (e.g. *L. carcinophagus*), hasta una orientación ventral (e.g. *H. leptonyx*). En cuanto al canal carotideo puede ser corto y curvado (e.g. *M. leonina*, *L. weddellii*, *H. leptonyx* y *L. carcinophagus*) o bien puede ser elongado (e.g. *Om. rossi*). Este canal está asociado a la rama carotídea que lleva sangre al encéfalo y oídos.

El FPG está ausente (e.g. *L. weddellii*) o muy reducido en las otras especies, probablemente debido a la extensión del proceso post-glenoideo sobre la bulla timpánica. Debido a esto se considera posible que el drenaje cefálico yugular deba tomar otro recorrido para asegurar un retorno venoso eficiente.

El buen desarrollo de los forámenes se observa desde la CI en todas las especies, lo que estaría indicando una temprana adaptación anatómica y fisiológica de los individuos ya emancipados, que a su vez podría estar asociado con su corto período de lactancia y dependencia parental previos a su primera temporada de alimentación. En *M. leonina*, estos mismos forámenes son parcialmente más grandes en los machos y hembras CII, y en las hembras CIII, en contraste con los machos CIII en los que son aparentemente más pequeños.

Finalmente, la homología del FA es dudosa, ya que podría corresponder tanto al foramen vagal como representar una desviación del FSM, considerando que en todos los casos observados el FA se encuentra asociado al FSM.



Las observaciones sobre el tamaño relativo de los forámenes fueron hechas con respecto al largo craneano, en tanto que si se usa el ancho bimastróideo, o el ancho timpánico, como referencia, el resultado es ligeramente diferente. En todos los casos, los forámenes de los machos de *M. leonina* son relativamente menores que los de las hembras de la misma clase, esto parece estar asociado con la madurez sexual en esta especie dimórfica. El tamaño relativo de las hembras de *M. leonina*, es similar a los de *Om. rossi*, *L. weddellii* y *L. carcinophagus*, mientras que los de *H. leptonyx* son siempre de menor tamaño (ver Tabla IV.1).

El gran desarrollo de las apófisis y procesos, en los ejemplares de la CIII de *M. leonina* (e.g. PpO y PM), junto con la cresta lambdaoidea del cráneo, seguramente se asocia al anclaje de la musculatura del cuello y mandíbula. La AJ cambia su angularidad como consecuencia de la dirección de crecimiento que toma el EcT, que se hace cada vez más perpendicular al plano sagital.

La anatomía interna de la región auditiva no muestra grandes diferencias entre sexos o clases de edad; sin embargo, hay una aparente disminución en el volumen de la bulla, y un aumento en el largo y calibre de algunos pasajes en *M. leonina* (e.g. MAE, TE), pero que seguramente sea consecuencia del tipo de crecimiento craneano de la especie. Las mayores diferencias entre clases de edad se observan en el espesor de los huesos como consecuencia de la aposición de nuevas capas cada año.

Como ejemplo del desarrollo de las *pars* (petrosa, timpánica y escamosa) de la región auditiva podría utilizarse a *M. leonina* (Fig. IV.29). Como particularidades, la *pars* escamosa está más desarrollada en *L. weddellii* (Fig. IV.35), la *pars* timpánica está levemente más desarrollada en *L. carcinophagus* (Fig. IV.39), o bien mucho mayor en *H. leptonyx* y en *Om. rossii* (Figs. IV.43, IV.48).

En cuanto a las seis caras limitantes de la cavidad timpánica, se observó que en todas las especies estudiadas (incluyendo a *M. angustirostris* y otras especies del Hemisferio Norte) las paredes medial, dorsal (o techo) y anterior, no son homólogas a las descritas para otros mamíferos. En los fócidos la posición del petroso es decididamente de ubicación dorsal, de esta manera forma el techo de la caja timpánica y parte de la pared medial (llamada "laberíntica" por Gray 1858). Además, el canal carotideo pasa a formar parte de la cara medial (que a su vez está formado por el EnT). La pared anterior tiene su límite en el TE.

Por lo tanto, como se anticipó, podemos decir que al no ser homólogas las paredes son descritas aquí como *Paries tegmentalis* o petrosa (dorsal), *Paries entotimpanica* (medial), *Paries de Eustaquio* (anterior), en tanto que las tres restantes, *Paries jugular*,



Paries membranacea y *Paries mastoidea*, conservan su nombre ya que son homólogas a las de otros mamíferos.

En los neonatos de todas las especies se observó la misma morfología que la de los incluidos en la CI, hecho bastante llamativo ya que son animales de tamaños muy diferentes, los primeros son lactantes mientras que los otros han pasado ya una temporada alimentándose de forma independiente. La morfología dentro de la CI no mostró diferencias estadísticamente significativas, todos presentaron una bulla bien globosa, sin apófisis ni procesos desarrollados, con la sutura endo-ectotimpánica visible en algunos ejemplares, con hueso de constitución "esponjosa o porosa" y la pared de la bulla es de poco espesor. El aumento de espesor sucede por la depositación de capas anuales, en *M. leonina*, *L. weddellii* y *L. carcinophagus*, pero en *H. leptonyx* y en *Om. rossii* el grosor es prácticamente constante desde los estadios más tempranos. Los ejemplares que fueron analizados por medio de TACs, muestran una coincidencia entre las edades determinadas por el conteo de las líneas de crecimiento de la bulla y las edades absolutas determinadas a partir de cortes de las piezas dentarias.

Los ejemplares de la CII de *M. leonina*, muestran un desarrollo proporcionalmente menor del EcT y una superficie ósea más compacta que los ejemplares de la CI. Entre todos los ejemplares de la CII y las hembras de la CIII no hay grandes diferencias morfológicas en la bulla. También se observa que los individuos de la CII ya presentan la mayoría de las características de los de la CIII. Así, existe una clara diferencia morfológica entre los individuos de la CI por un lado, y los de la CII en conjunto con las hembras de la CIII por otro. Entre las más evidentes se encuentran la disminución en tamaño relativo del EcT (respecto al entotimpánico), la formación de rugosidades (y su crecimiento) en la superficie del Ect, la adquisición de un contorno de la bulla más triangular, y el crecimiento distal del proceso retroarticular (PR) de la cavidad glenoidea (CG), que se hace más posterior y vertical. A su vez, producto del crecimiento mesio-distal de la CG, esta termina apoyándose sobre la cara anterior de la bulla, comprimiéndola parcialmente, situación que llega a su máxima expresión en los machos de la CIII.

Las hembras de *M. leonina*, adquieren la forma y el tamaño definitivos de la bulla a edades más tempranas del desarrollo ontogenético, coincidiendo con una más temprana participación en la actividades reproductivas, en contraposición a los machos de la misma especie.

En el resto de las especies, estas diferencias en las proporciones del Ect y EnT, no son tan marcadas en las diferentes clases de edad o sexo, siendo ambos huesos de



desarrollo similar. Aunque sí es posible observar en *L. weddellii* un mayor desarrollo del EnT, mientras que en *L. carcinophagus* y en *H. leptonyx* el hueso más desarrollado es el EcT y en *Om. rossii* no se observan diferencias entre ambos huesos.

Ecología marina y morfometría geométrica

El ambiente marino es sumamente diverso, pero se han postulado principales biomas y y perfiles bioecológicos. En base a estas divisiones se han distribuido los pinnípedos en categorías de profundidad de buceo, basadas en sus profundidades promedio de buceo, en un intento de evaluar si las diferencias morfológicas observadas tienen una correspondencia ecológica (ver Tabla IV.2).

Perfil 1 (PI): este primer grupo se lo definió para animales que bucean hasta 50 metros de profundidad, y se eligió esta profundidad ya que es la zona donde efectivamente llega la luz. En este primer perfil se registraron los promedios de buceos de: *Otaria byronia* (hembras) (Wegner- Campagna, 1995), *Arctocephalus australis*, *A. gazella* (Gentry y Kooyman 2014) *A. tropicalis* (Bester 1987, Guinet, et al. 1994), *A. forsterii*, *A. galapagoensis* y *A. philipii* (Gentry y Kooyman 2014) y *Monachus* (Gazo, 2006). Téngase en cuenta que ninguna de las especies de fócidos australes pertenecen a este perfil. (Fig.IV.71).

Perfil 2 (PII): animales que bucean hasta los 100 o 120 metros (zona de compensación de dióxido de carbono), a este perfil corresponden los promedios de: *O. byronia* (machos) (Wegner- Campagna, 1995), *Zalophus* (Feldkamp 1983), *Neophoca*, *Phocarctos*, *Callorhynchus* (Gentry y Kooyman 2014), *P. vitulina* (Gjertz 2000 a), y *P. hispida* (Gjertz 2000a); *L. carcinophagus* (Costa y Crocker, 1996; Bengtson y Stewart 1992; Nordøy et al. 1995), *E. barbatus* (Kosygin 1971; Burns 1981; Gjertz 2000 b), *Halichoerus*, (Beck et al. 2003), *P. caspica* y *P. fasciata* (Fig.IV.71).

Perfil 3 (PIII): hasta los 200 metros de profuniad, donde ya la luz se extinguió. A este perfil corresponden los promedios de: *O. rossii*, (Blix y Nordoy 2007), e *Hydrurga leptonyx* (Kuhn et al. 2006) (Fig.IV.71).

Perfil 4 (PIV): hasta los 300 metros de profundidad, que corresponde a la isoterma de 10°C. En este perfil se ubica solo *L. weddellii* (Kooyman 1966, 1975, 1981a) (Fig.IV.71).

Perfil 5 (PV): hasta los 600 metros de profundidad. A este perfil corresponden las profundidades promedio de buceo de *M. leonina* (hembras y machos más jóvenes) (McIntyre, 2010), *M. aungustirostris* y *Cystophora cristata* (Fig.VI.1).



Perfil 6 (PVI): hasta los 2000 metros de profundidad, que corresponde con la isoterma de 4°C. En este perfil se ubican solo los machos adultos de *M. leonina* (McIntyre 2010) (Fig.IV.71).

También se consideraron categorías de tiempos de buceo máximo en cada especie:

Tiempo 1: hasta 10 minutos, la mayoría de los otáridos.

Tiempo 2: hasta 20 minutos, *P. hispida*, *Monachus*, *Halichoerus* y *Ommatophoca rossi* (Bengston y Stewart 1997), *Hydrurga* y *Lobodon*

Tiempo 3: hasta 40 minutos, *Cystophora*.

Tiempo 4: más de 1 hora, *M. leonina* (McIntyre 2010) y *L. weddellii* (Castellini *et al.* 1992)

Comparaciones y correlaciones entre los resultados morfométricos y las profundidades de buceo

Las profundidades de buceo fueron incluidas como variables en el análisis de componentes principales con el fin de visualizar cómo se distribuyen las morfologías respecto de los perfiles definidos como PII, PIII, PIV, PV, y PVI. Cabe destacar que si bien los ejemplares de *Mirounga leonina* presentan una diferencia en las profundidades de buceo de hembras y de machos, se tomará el mismo promedio para todos, que de igual forma supera los 600 metros. En este estudio se observa que el primer componente principal explica un 36% de la variación, mientras que el segundo componente principal explica un 25% sumando un total de 61% de la variación (Gráfico IV.31) Se observa un gradiente en el componente principal 1, hacia la derecha, de un aumento de profundidades de buceo, en este sentido los machos de *Mirounga leonina* (grupo de máxima profundidad), se encuentran en el extremo derecho del gráfico, separados del resto de las especies, mientras que *L. weddellii*, *L. carcinophagus*, y *Monachus* están en una misma nube de puntos, a pesar de que las tres especies pertenecen a diferentes perfiles (PIV, PII y PI respectivamente), y un tercer grupo es el conformado por *Hydrurga* y *Ommatophoca* quienes a su vez se agrupan en el perfil PIII (Gráfico IV.31). De esta manera, aparentemente las morfologías de las bullas (sus contornos) no tienen una clara relación con las profundidades de buceo.



Comparaciones y correlaciones entre los resultados morfométricos y los tiempos de buceo

De la misma manera, también se incluyeron los tiempos de buceo promedio para cada especie, quedando los que soportan más tiempo bajo el agua del lado derecho sobre el primer componente principal (Gráfico IV.32)

Resultados de Análisis de Morfometría lineal

Para esta familia, se analizaron todas las especies de la misma manera que se hizo para Otariidae. Los ACP mostraron una buena separación entre Phocinae y Monachinae, levemente más difusa para géneros y para especies. El ACP muestra que el primer componente principal explica el 69,54% de la variación y que el segundo componente muestra el 12,56 %, sumando un total de 82.1%. Aún así, la separación es visualmente similar a la obtenida por morfometría geométrica (Gráficos IV.27, IV.28).

Para un análisis de las tres familias en conjunto, el ACP (utilizando solamente las medidas lineales que les eran comunes a las tres familias), el primer componente principal explica un 84,76% de la variación y el segundo componente un 8,93%, sumando un total de 93,49 % de la variación total. Se puede apreciar una evidente de separación de las nubes que congregan a los ejemplares de las tres familias, que inclusive mantienen la separación por subfamilias (Gráfico IV.29).

F. Odobenidae

Las bullas en de los ejemplares de esta familia son de contorno cuadrangular irregular, de superficie bien rugosa y porosa, las apófisis que se destacan son pocas, a pesar de su marcada irregularidad, pueden presentar a su vez estrías transversales u oblicuas; posteriormente emerge una apófisis semejante a la AJ pero es poco pronunciada (Fig. IV.53A). El EcT está más desarrollado que el EnT, como ocurre en los otáridos, y una característica llamativa, es que en esta familia el EcT, siempre está más desarrollado que el EnT, desde los estadios más jóvenes, esta proporción en el desarrollo entre ambos huesos no cambia a lo largo de su vida.



Forámenes

Los forámenes se mantienen como en los otáridos, el FA se desarrolla en algunos ejemplares, presenta un buen desarrollo del Fhp y el FSM está poco desarrollado (Fig. IV.53A).

Apófisis

El PM es el más desarrollado entre todos los pinnípedos en relación con la CG y la bulla, extendiéndose lateralmente y sobrepasando a ambas. No se observa ototubérculo, la AJ está poco desarrollada, tampoco presentan un tubérculo lateral del EcT; las AE y APG se unen en una misma lámina “apófisis larga” (ALg) (Fig. IV.53A).

No existe dimorfismo sexual evidente, ni diferencias notorias en las distintas clases de edad, a diferencia de lo que se observó en las otras dos familias (Fig. IV.54).

Morfología interna

La morfología interna fue observada en dos especímenes de distintas edades y mostró grandes diferencias respecto de las otras dos familias; aunque la estructura general es similar a la de los otáridos, en cuanto a la presencia de las cuatro *pars*, donde la más desarrollada es la parte mastoidea (Fig. IV.53B).

Paries tegmentalis ó Petrosa: en la parte anterior el techo de la cavidad está formado por las *pars* timpánica, escamosa, y mastoidea . El receso epitimpánico es grande como en los fócidos. En la parte más posterior el techo está conformado por la parte ventral del petroso (Fig. IV.53B).

Paries Jugularis: presenta en su parte más anterior las paredes engrosadas y posteriormente las paredes son más delgadas (Fig. IV.53A).

Paries entotimpanica: está conformada en toda su extensión por la pared lateral del canal carotideo (Fig. IV.53B).

Paries de Eustaquio: como sucede en las especies antes mencionadas, el límite de esta pared está dado por la trompa de Eustaquio, y posterior a ella se encuentra la abertura anterior del canal carotideo.

Paries mastoideus: no presenta diferencias con las especies de las familias ya descritas.

Paries membranaceus: con una muy fuerte constricción, dejando un pasaje pequeño en un sector adyacente a la ubicación de la membrana del tímpano, para luego abrirse de manera abrupta hacia la parte lateral (Fig. IV.53B).



La sutura EcT-EnT es difícil de observar, pero de cualquier manera se ve que internamente que el EnT está más desarrollado que en otáridos y menos desarrollado que en fócidos (Fig. IV.55). Muestra un canal carotideo muy desarrollado respecto al de los ejemplares de las dos familias anteriores. El MAE es recto y se hace dorsal en su parte más lateral (Figs. IV.53, IV.55).

En una vista secuenciada, puede observarse que la cavidad timpánica adquiere su mayor desarrollo en la parte anterior y media del recorrido. La pared de la bulla presenta, en su parte más anterior, su máximo desarrollo, mientras que el petroso se encuentra bien posterior, que coincide con el menor desarrollo de la cavidad en ésta sección (Fig. IV.55).

Las *pars timpánica*, escamosa, y mastoidea, se desarrollan bien en la parte anterior, y la *pars petrosa*, lo hace posteriormente, en conjunto con la escamosa y la mastoidea (Fig. IV.55).

El canal carotideo, es el más desarrollado de todos en vista interna.

IV.3.2 Huesecillos del oído medio

IV.3.2.1 Huesos en Otariidae

Los huesecillos en esta familia son muy pequeños en comparación con los de los Phocidae, y se asemejan mucho a la estructura de los huesecillos de carnívoros terrestres.

Estribo

No ha sido posible observarlo directamente sobre material proveniente de ejemplares de las especies motivo de esta Tesis, pero tomando en cuenta las características del estribo de *Eumetopias jubatus*, probablemente tenga una estructura similar, o sea semejante a las de un carnívoro terrestre generalizado, pero con un leve engrosamiento de sus ramas (Solnsteva 2007).

Yunque

Arctocephalus gazella

La superficie articular es porosa, amplia, rodeada por un surco fino (surco de anclaje, -Sanc-), y conformada por dos carillas (una mayor u una menos) dispuestas en ángulo



cercano a los 90° entre sí. El cuerpo en general es pequeño (en relación con la superficie articular), aplanado y no globoso como en los fócidos (Fig. IV.56).

El brazo corto o *Crus brevis* (Bc) es de contorno cuadrangular, más largo que el de los fócidos, y en su parte más distal presenta una pequeña apófisis (ABc); el brazo largo o *Crus longum* (Bl) es curvado, ancho y de sección ovalada a cuadrangular, en su base existe una depresión (DBI) -quizás homóloga a la depresión de la base del brazo largo de algunas focas e.g. *L. carcinophagus* u *Om. rossi*- y además un tubérculo redondeado (TBI). Cabe destacar que existe, por debajo del surco de anclaje que rodea las carillas articulares, una sutura (Sut) que lo bordea también en todo su recorrido (Fig. IV.56).

Otaria byronia

El yunque no presenta diferencias notorias con el de *A. gazella*, salvo la ausencia del tubérculo del brazo largo (TBI) que se observaba en dicha especie; el brazo corto no tiene la apófisis ABc (Fig. IV.57).

Martillo

Arctocephalus gazella

Presenta una cabeza redondeada, con bordes redondeados y un espolón (E) que delimita dos lóbulos, uno mayor y otro menor, con sendas carillas articulares separadas entre sí por una quilla (Q) y dispuestas en un ángulo equivalente al del yunque. La superficie articular total es grande, las carillas articulares son cóncavas para su encastre con el yunque; a diferencia de las focas, el martillo presenta la totalidad de la cabeza ocupada por las carillas articulares; el surco que rodea las carillas es bien periférico, sin dejar un reborde óseo por fuera de ellas.

El cuello es largo y estrecho, en comparación con el de las focas y no presenta ninguna apófisis salvo el espolón en la base de la cabeza, que se eleva justo en la zona de la división de ambas carillas.

El manubrio (Mn) es largo, de contorno triangular, estilizado y con su extremo distal a modo de "pico", las apófisis que se desarrollan bien son la lateral (Alat) y la anterior (Aant), en tanto la muscular no se manifiesta (Fig. IV. 58).

Otaria byronia

En esta especie, se pudo estudiar el martillo articulado con el yunque; por tal motivo, no se pudo observar directamente su cara articular pero sí inferir su morfología.



El martillo presenta en su cara anterior una superficie irregular y espinosa, con la clara formación de una apófisis anterior angulosa, la cara articular muestra la misma configuración que la especie anterior, con una amplia área articular y un surco periférico.

El cuello es largo y delgado similar al de *A. gazella*.

El mango es similar al de *A. gazella*, triangular, largo y levemente curvado distalmente y con una apófisis lateral bien desarrollada. La apófisis muscular tampoco se evidencia (Fig. IV.57).

IV.3.2.2 Phocidae

Los huesecillos del oído medio presentan una morfología muy particular en esta familia, algunos de ellos previamente descritos en otros trabajos (e.g. Doran 1879, Solnsteva 2007). Son siempre proporcionalmente grandes respecto a los de otros carnívoros (canidos, félidos o inclusive otáridos), el martillo suele ser el mayor, el yunque bien globoso, mientras que el estribo mantiene una forma relativamente conservadora (salvo en *M. leonina*).

Estribo

Mirounga leonina

En esta especie, el estribo perdió totalmente su forma típica y se convirtió en un hueso macizo, donde las dos ramas que lo conforman parecen haberse engrosado, hasta unirse en la parte central, dejando solo como indicio de ello, un ombligo (Ombe); la base mantiene su forma ovalada, y es la parte que se apoya en la ventana oval.

En su parte más distal (Caputi stapedi o cabeza) o ápice (Ap) presenta varias estructuras llamativas, una de ellas es la depresión donde contacta la apófisis lenticular del yunque (Fenc); adyacente a esta existe otra depresión aún más grande, circular y profunda (Dac); además, en la parte más apical, hay una pequeña elevación que tiene su propia depresión (Dao). En resumen, en la zona distal del estribo, hay tres depresiones, dos de las cuales sirven para el anclaje de la musculatura estapedial y la tercera para la relación con el yunque (Fig. IV.59).

Con respecto a los estribos de las otras especies, casi no pudieron estudiarse de manera directa, debido a que son huesos pequeños y es difícil que se conserven. Sin embargo, se pudo observar en un ejemplar neonato de *O. rossii*, un estribo de características conservadoras, aunque con las ramas poco más engrosadas. El resto



de los estribos se pudieron observar indirectamente en las TACs; se realizó reconstrucciones 3D correspondientes, y se observó que ellos en el resto de las especies australes son similares al estribo de *O. rossii* aunque con las ramas más engrosadas. En *C. cristata* y *Phoca sp.* parece haber una situación intermedia entre el caso extremo de *M. leonina* y los casos de estribos de carnívoros terrestres (Fig. IV.70).

Yunque

Conformado en términos generales por un cuerpo y dos brazos.

Mirounga leonina

El cuerpo es particular, de forma globosa y con la superficie con una gran cantidad de poros de diferentes tamaños. Presenta una zona articular bilobulada, con un lóbulo pequeño y otro más grande, ambos levemente convexos, con sus correspondientes carillas articulares para el martillo. Las carillas están rodeadas por un surco de anclaje definido, amplio y poco profundo, y del lado opuesto a los brazos existe un ombligo (Omby) (profunda depresión) (Doran 1875). En el fondo del ángulo que forman las carillas entre sí, se forma un surco profundo y angosto (Spf), que se extiende desde el Omby hasta la base de los brazos. En su parte globosa, la cara opuesta a la cara articular, la superficie es porosa (Fig. IV.60).

El brazo corto (Bc) (posterior) está ubicado en el mismo plano que la carilla articular; es corto, tosco, de contorno triangular, de base ancha y terminación redondeada.

El brazo largo (Bl), ventral, es de base ancha y aplanada el cual, hacia su parte más distal, es de sección más cilíndrica y pequeña. A su vez, es curvada hacia su parte distal (toma forma de garra), contacta con el estribo y en su extremo presenta una pequeña apófisis lenticular hemisférica; debajo de la apófisis lenticular (Aplnt) se excava un pequeño surco (surco lenticular ó surco del brazo largo (Sbl), en la concavidad distal (Fxbl) (Fig. IV.60).

Leptonychotes weddellii

El cuerpo es más pequeño que el de *M. leonina* y no tan globoso, y su contorno es cordiforme. Su cara articular es doble y entre las carillas articulares hay un surco profundo, aunque menos que en la especie descrita anteriormente y más amplio. Ventralmente a las carillas existe una depresión cónica “embudo” (Emb) (en el lugar donde se encontraba el Omby en *M. leonina*) y otra alargada en la base del brazo largo, “fosa del brazo largo” (Fbl) que se continúa parcialmente sobre la rama larga. La carilla



de articulación que está en contacto con el brazo largo también forma una pequeña apófisis (Fig. IV.61).

El brazo corto es triangular y muy bajo.

El brazo largo es cilíndrico y curvado, y en su extremo hay una apófisis lenticular ovalada. En la cara opuesta al brazo largo, se aprecia una concavidad suave, seguramente para inserción muscular (Dim).

Lobodon carcinophagus

Con un desarrollo similar al de *L. weddellii*, el cuerpo es también cordiforme, aunque más pequeño que dicha especie. La cara de articulación presenta las dos carillas también, pero no están unidas entre sí ya que el surco profundo que las separa es aun más amplio que el de *L. weddellii*, por lo que no delimitan un Omby, pero sí un Emb poco profundo. Posterior a la carilla de articulación menor hay una depresión que no se observó en las especies anteriores (Fig. IV.62).

El brazo corto, es pequeño, recto, y de terminación cuadrangular, presenta una pequeña aureola, "aureola del brazo corto" (Au).

El brazo largo, es cilíndrico, curvado y con la apófisis lenticular ovalada como ocurre en *Leptonychotes weddellii*, pero a diferencia de esta la terminación del brazo largo es más curvada distalmente, o sea que la flexión del brazo largo (Fxb1) describe un arco de radio menor, y es más angosta (Fig. IV.62).

Hydrurga leptonyx

Es muy similar al de *Leptonychotes* en la carilla de articulación y forma en general, pero las carillas están unidas entre sí sin dejar surco entre ellas. En la cara opuesta al brazo largo (ventral) presenta una depresión profunda, a modo de embudo casi tan marcado como el de *Om. rossii*. Por otro lado, presenta, una depresión longitudinal que se continúa en parte con el brazo largo (como en *L. weddellii*), aunque es menos profunda, que se expande hacia la parte posterior de la cara articular. En la cara opuesta (cara globosa) a la zona de articulación se observa también un surco para anclaje muscular.

El brazo corto es bien anguloso y termina en punta, no tiene diferencias con las anteriores especies y es de contorno triangular

El brazo largo es delgado, y hacia su extremo más distal está curvado de forma más pronunciada que *L. carcinophagus*.

La cara posterior a la cara articular, también posee un surco marcado, pero en este caso en forma de "U" (Figs. IV.63 y 64).



Ommatophoca rossii

Es un yunque de características muy particulares, si bien la forma y el tamaño son similares a las especies anteriores, este presenta una cara de articulación muy amplia, con las carillas articulares unidas entre sí en silla de montar formando una gran zona articular, y sin la formación del surco profundo. La superficie de la cara articular es muy porosa, por fuera está rodeada de un surco bien definido, en la cara opuesta al brazo largo (ventral) presenta una depresión muy profunda, cónica, que se mete en el interior del cuerpo del yunque (Omby); del lado opuesto a la cara articular, presenta en lugar de un surco, como ocurre en la otras especies, una marcada depresión. Adyacente al brazo largo tiene una pequeña depresión, al igual que *L. weddelli*, pero no tan profunda (Fig. IV.65).

El brazo corto es de contorno triangular y está poco desarrollado, y el brazo largo es delgado, de sección circular, homogéneo en diámetro y levemente curvado hacia su parte distal.

La articulación con el martillo es de tipo silla de montar.

Martillo

Mirounga leonina

Presenta las tres secciones bien definidas, (cabeza, cuello y manubrio) típicas del resto de los mamíferos. La cabeza es comprimida en sentido ántero-posterior, la cara anterior es de superficie irregular, con algunas estriaciones y atravesada en su borde lateral por un surco profundo que llega hasta el cuello y finaliza en una apófisis “apófisis anterior pequeña” (Aant). El contorno general es de subtriangular a subcircular. En su cara posterior presenta la zona de articulación con dos carillas articulares, una menor (Cme) y una mayor (Cm), ambas de contorno subcircular, cóncavas y separadas por una quilla convexa (Q) (Doran, 1879). En algunos ejemplares esta cresta no es evidente, y en su lugar puede existir un surco que está delimitado por los bordes convergentes de ambas carillas articulares (Fig. IV.66); por sobre la zona articular existe un reborde (Reo) que las rodea dándole ese aspecto particular a la parte más proximal de la cabeza. Cada carilla tiene, a su vez, un surco de anclaje (Sanc) propio e independiente que las rodea por separado, y que entre ambas contribuyen a formar la quilla (Q). Por debajo del área articular existe una cresta que se dirige en sentido oblicuo, desde la parte más lateral de



la cabeza hasta el centro de la misma, pasando por debajo de la faceta menor denominada cresta oblícua (Crobl).

El cuello es corto y estrecho, y aquí es donde finaliza la cresta oblicua de la cabeza. Entre la cabeza y el manubrio, justo por el lado lateral del corto cuello, se observa un “surco lateral del cuello” (Slc).

El manubrio es largo y, visto desde su cara articular, es de sección triangular en su primera mitad (la que contacta con el cuello), luego se adelgaza y aplana hacia su parte más distal. Presenta una apófisis lateral triangular y espatulada (Alat) (levemente curvada), que es corta en comparación con otras especies; esta apófisis presenta dos vértices; uno lateral y otro anterior. La apófisis anterior (Aant) está bien desarrollada, es corta, y es la que baja desde la cabeza. En cuanto a la apófisis muscular (Apm) no está desarrollada, y solo es un área rugosa de inserción (Fig. IV.66).

Leptonychotes weddellii

El martillo es más pequeño que en *M. leonina*. Su cabeza es de sección oval, con la cara anterior cóncava, con menos estriaciones que en *M. leonina*, y con un surco débilmente marcado y que no llega hasta el cuello. La cara posterior es fuertemente convexa, con un ángulo bien marcado entre sus carillas articulares; su quilla es bien conspicua, y a diferencia de *M. leonina* ambas carillas están en diferente plano y son de diferente tamaño y forma, siendo la carilla menor circular y la mayor ovalada. También presenta el reborde óseo doble, pero más pequeño que en *M. leonina*. El espolón es bien notorio (Fig. IV.67).

Ambas carillas están rodeadas también por el surco de anclaje, está más desarrollado que el de *M. leonina*; por debajo de las carillas existe un surco oblicuo en lugar de la cresta observada en *M. leonina*.

El cuello es largo, grueso y no presenta surco lateral del cuello (a diferencia del de *M. leonina*).

El manubrio presenta forma triangular y es corto, respecto al tamaño de la cabeza, y finaliza también en una curva o espátula distal.

La apófisis lateral también tiene dos vértices, el anterior está poco desarrollado, la apófisis muscular es más mayor que en *M. leonina* (Fig. IV.67).

Lobodon carcinophagus

Es más pequeño aún que el de *L. weddellii* y *M. leonina*. Su cabeza es de sección cuadrangular; el surco anterior es muy pronunciado, aún más que en *M. leonina* y



finaliza en una apófisis anterior que se proyecta desde el cuello. La disposición de las carillas articulares tiene la misma angularidad y forma que en *L. weddellii*, sin embargo el desarrollo del reborde óseo es menor que en las especies antes descritas.

El cuello es más largo que *M. leonina* pero más corto que el de *L. weddellii*, y ligeramente más fino.

El manubrio y la apófisis lateral son de desarrollo y forma similares a *L. weddellii*. En esta especie la apófisis lateral no presenta dos puntas, solamente un vértice bien lateral; la apófisis anterior, a pesar de que es pequeña, es más grande que la de *M. leonina* y *L. weddellii*. La apófisis muscular es muy pobre, forma una pequeña excrecencia redondeada (Fig. IV.68).

Hydrurga leptonyx

La cabeza es levemente mayor que la de *L. weddellii* y *L. carcinophagus* pero no tan grande como la de *M. leonina*; es de sección cuadrangular, anteriormente presenta el surco de anclaje desarrollado. Las carillas articulares son similares a las de *L. carcinophagus* y *L. weddellii*, y las carillas son levemente más grandes, con una cresta medial levemente curvada en sentido lateral (respecto del eje longitudinal del martillo).

El cuello es más corto que el de *L. weddellii* y *L. carcinophagus* y más largo que el de *M. leonina*.

El manubrio presenta una sección triangular típica, y un desarrollo intermedio entre el de *M. leonina*, y los de *L. carcinophagus* y *L. weddellii*, distalmente es el más curvado; el desarrollo de las apófisis es similar al de las especies mencionadas (Fig. IV.63).

Ommatophoca rossii

La cabeza del martillo es la más diferente respecto de las descritas previamente; es de sección circular ovalada, y es muy grande en relación al cuello y al manubrio; anteriormente presenta un surco bien marcado (que es el más desarrollado de todos los observados) y una superficie bien cóncava. La parte posterior presenta una zona de articulación doble sin separación de carillas por un surco profundo. Sin embargo, la inflexión que recorre la cabeza en la zona articular, lo hace en sentido transversal, opuesto a la de las especies anteriores, separando la zona articular en una carilla superior y una inferior (respecto del eje del martillo). De esta manera, la zona de articulación presenta una superficie cóncava. La zona articular no presenta surco de anclaje y el reborde óseo es prominente y redondeado (Fig. IV.69).



El cuello es similar al de *L. weddellii* y *L. carcinophagus* pero mucho más corto y ancho, presenta el surco del cuello similar al de *L. weddellii*.

El manubrio también es de similares características a las de *L. weddellii* y *L. carcinophagus*, pero su terminación es esencialmente recta, y con una leve curva, la apófisis anterior está bien definida y no se divide, y la apófisis muscular es la más desarrollada respecto de las demás especies (Fig. IV.69).

Consideraciones finales acerca del oído medio

Para evaluar las grandes diferencias que se observaron en el oído medio entre las tres familias de pinnípedos, y considerando no solo las especies australes, sino además el resto de las especies del mundo, podemos resumir los siguientes puntos:

- De las tres familias, los otáridos presentaron diferencias sexuales en la morfología de las bullas en mayor o menor grado, en tanto que los fócidos, sólo fue observado el dimorfismo, en aquellas especies dimórficas (*M. leonina*, *M. angustirostris*, y *C. cristata*); mientras que los odobénidos a pesar de ser dimórficos no presentaron diferencias en las bullas.
- En cuanto a los contornos de las bullas, estas tienden a ser triangulares en fócidos, en los otáridos pueden ser triangulares (Otariinae) a cuadrangulares (Arctocephalinae), y cuadrangulares en odobénidos.
- La cavidad timpánica en general es amplia en los fócidos con respecto a los otáridos y a los odobénidos.
- El espesor de la pared timpánica es grueso en los fócidos y puede aumentar con la edad del animal, o bien puede ser siempre grueso, a diferencia de odobénidos y otáridos en donde las paredes son finas.
- El ectotimpánico es más desarrollado en otáridos y odobénidos, y en fócidos está desarrollado en menor proporción, o a lo sumo igual, que el EnT.
- Las bullas son globosas y lisas en fócidos, y con relieves y procesos en otáridos y odobénidos.
- Receso endotimpánico es grande en fócidos (para alojar huesecillos de gran tamaño), es pequeño en otáridos (donde los huesecillos son pequeños), y en los odobénidos es intermedio.
- La región ótica en general presenta tres *pars* en fócidos y cuatro *pars* en las otras dos familias, diferenciándose una *pars* mastoidea, que en los fócidos no fue posible observar, debido a su íntima relación con el escamoso.



- Los fócidos presentan tubérculo lateral del EcT, los otáridos presentan ototubérculo y los odobénidos no poseen ninguna estructura particular o llamativa.
- El FJ es transversal en fócidos, transversal (Otariinae) a longitudinal (Arctocephalinae) en otáridos, y en odobénidos es transversal a circular.
- Con respecto a los huesecillos, los fócidos son los que presentaron los de mayores tamaños.
- No se hallaron cantidad de puntos homólogos suficientes y necesarios para analizar mediante morfometría geométrica a todos los ejemplares de Otariidae y Phocidae en conjunto, por ello se realizaron análisis de las familias por separado.
- En cuanto a los análisis de componentes principales generales de todas las especies de focas, éstos mostraron que los Monachinae tienen más variedad morfológica mientras que las Phocinae son más conservadoras en cuanto a la morfología. Con respecto a los otáridos, la morfología varía fuertemente dentro de los propios géneros y fue difícil buscar un esquema común para todas las especies, aunque sí se realizó un análisis de las especies australes tratadas en la Tesis, y se observó que tampoco hay una separación de grupos como si ocurría en los fócidos.
- De manera contraria a lo esperado, los fócidos mostraron más variaciones morfológicas a pesar de la simplicidad relativa de sus bullas en comparación a las bullas de los otáridos, quienes mostraron de manera opuesta una agrupación más homogénea a pesar de tener en apariencia bullas más variables.
- Los resultados de morfometría tradicional o lineal mostraron mejor definición en los resultados para la diferenciación de los otaridos que la morfometría geométrica, en tanto que para los fócidos también mostraron una clara separación similar a la que mostró la morfometría geométrica.

Consideraciones respecto a los huesecillos

La morfología de los huesecillos parece ser distintiva y diagnóstica, pudiendo identificar (en determinadas estructuras) la especie a que pertenecen, teniendo de esta manera un valor diagnóstico y eventualmente filogenético.

En los otáridos solo se contó con los martillos de *A. gazella* y de *Ot. byronia*, y la característica que los diferencia de los fócidos (además del tamaño) es el buen desarrollo del manubrio y un buen desarrollo proporcional de las carillas, (aún más que en fócidos).

Los martillos de los Phocidae presentaron características particulares para cada especie, aunque menos notorias que las de los yunques; pero aun así, las variaciones



entre carillas articulares, y formas y longitudes de los manubrios tienen referencia específica. En este sentido, podemos definir claramente el martillo de *M. leonina* por su tamaño (al igual que el yunque), por una cabeza de buen desarrollo relativo, y carillas proporcionalmente pequeñas en comparación a otras focas, con un gran reborde óseo, un mango bien triangular y un cuello corto. En el extremo opuesto, el martillo de *Om. rossii*, que tiene las caras en sentido inverso a lo que comúnmente se observa en el resto de las especies, tiene la cabeza más grande y un mango corto; el de *L. weddellii* es quizás quien más desarrolladas tenga las carillas articulares, ellas están muy sobresalidas del resto de la cabeza, y el manubrio es recto. Por otro lado, *L. carcinophagus* tiene una cabeza de desarrollo más moderado, un cuello más largo y un mango corto y curvado.

Con respecto a los yunques de los otáridos, a diferencia de los de los fócidos, presentaron una superficie articular más grande respecto del cuerpo, y un buen desarrollo del brazo largo. Entre los yunques de las diferentes especies de misma familia, mostraron sin embargo muy pocas diferencias; si bien fueron estudiados los dos géneros tratados en esta Tesis, hasta el momento, no se observaron claras diferencias entre ambos.

La familia Phocidae tiene yunques globosos, siendo los de *M. leonina* el de mayor desarrollo y con carillas articulares dobles (que son más pequeñas en comparación con el desarrollo masivo del cuerpo). Estas carillas presentan diferentes grados de aproximación, siendo *L. carcinophagus* la especie que presenta la mayor distancia entre ellas, seguido por *L. weddellii* y *M. leonina*, y en el otro extremo *H. leptonyx* y *Om. rossii*, en las que ambas carillas están unidas.

Otra característica interesante es el diferente desarrollo y morfología de los brazos largos; el más complejo, grueso y tosco es el de *M. leonina*, pasando a formas más estilizadas como las de *L. weddellii*, *L. carcinophagus*, e *H. leptonyx* (con diferentes grados de flexión en su parte más distal), finalmente más el brazo más delicado en *Om. rossii*.

También existe una serie de depresiones y surcos que pueden estar presentes o no; por ejemplo, la fosa del brazo largo bien marcada en *L. weddellii*, o la depresión posterior de la carilla articular menor de *L. carcinophagus* o bien una situación intermedia observada en tanto en *H. leptonyx* como en *Om. rossii*. El surco de anclaje muscular posterior a la cara articular, también es variable en forma y tamaño, (más desarrollado es el de *Hydrurga O. rossii* y *L. weddellii*, y está ausente en *M. leonina*).



De manera clara el yunque posee valor diagnóstico al menos para las especies australes de fócidos.



TABLA IV. 1

	CBL/CCPF	CBL/FJ	CBL/FHp	CBL/MAE	CBL/FSM	CBL/STA
<i>Mirounga leonina</i> (macho)	42 a 47	22 a 18	65 a 63	28 a 30	64 a 84	87
<i>Mirounga leonina</i> (hembra)	34 a 37	12	42	26	44 a 64	38 a 28
<i>Leptonychotes weddellii</i>	33	15	56	22	49	31
<i>Lobodon carcinophagus</i>	46	22	58	24	45	31
<i>Ommatophoca rossii</i>	31	23	41	14	59	24
<i>Hydrurga leptonyx</i>	43	30	78	43	389	59
<i>Phoca sp.</i>	42	13	71	25	102	40

	BMW/CCPF	BMW/FJ	BMW/FHp	BMW/MAE	BMW/FSM	BMW/STA
<i>Mirounga leonina</i> (macho)	26 a 34	14 a 13	46 a 41	18 a 21	41 a 38	52
<i>Mirounga leonina</i> (hembra)	26	9	30 a 35	18 a 13	32 a 46	20 a 24
<i>Leptonychotes weddellii</i>	22	10	38	15	33	20
<i>Lobodon carcinophagus</i>	26	13	33	15	26	216
<i>Ommatophoca rossii</i>	23	17	30	10	44	18
<i>Hydrurga leptonyx</i>	24	17	43	24	218	35
<i>Phoca sp.</i>	22	7	39	13	54	21

	BW/CCFP	BW/FJ	BW/FHp	BW/MAE	BW/FSM	BW/STA
<i>Mirounga leonina</i> (macho)	9 a 13	4	17	6 a 8	23 a 13	17
<i>Mirounga leonina</i> (hembra)	8 a 9	3	12	4 a 7	11 a 17	7 a 9
<i>Leptonychotes weddellii</i>	7	3	12	4	10	6
<i>Lobodon carcinophagus</i>	8	4	10	4	7	6
<i>Ommatophoca rossii</i>	8	6	11	4	16	7
<i>Hydrurga leptonyx</i>	7	5	13	7	66	10
<i>Phoca sp.</i>	7	2	13	4	18	2



TABLA IV. 2

Especie	profundidad promedio	tiempo	citas
<i>O. byronia</i>	42 m (máx. 250m)	7 min	Koen Alonso et al, 2000; Campagna et al, 2001
<i>A. australis</i>	menor a 50 m (máx. 170)	7 min	Arnould 2002; Trillmich et al 1986; Vaz Ferreira y Ponce de Leon 1989
<i>A. tropicalis</i>	menor a 30m (máx. 200)	2 min	Bester 1987; Guinet et al, 1994.
<i>A. gazella</i>	30 m (máx. 181)	5 min	Kooyman et al 1986;
<i>Z. californianus</i>	80 m (máx. 274)	3 min	Feldkamp et al 1983
<i>Z. wollebaeki</i>	38 m (máx. 186m)	2 min	Kooyman and Trillmich, 1986
<i>N. cinerea</i>	60m (máx. 105 m)	8 min	Costa et al, 1988
<i>P. hookeri</i>	123 m (máx. 500 m)	11 min	
<i>C. ursinus</i>	68 m (máx. 207 m)	6 min	Gentry et al. 1986
<i>A. galapagoensis</i>	26 m (máx 115 m)	5 min	Kooyman & Trillmich 1986a
<i>A. phillippii</i>	12,3 m (máx. 100 m)	6 min	
<i>A. forsteri</i>	15 m (máx. 275 m)	11 min	
<i>A. pusillus</i>	70 m (máx. 200 m)	9 min	Shaughnessy & Warneke 1987
<i>E. jubatus</i>	200m	2 min	
<i>M. leonina</i>	1000 m (máx. 2000 m)	30 min	McIntyre, 2010;
<i>L. weddelli</i>	300 m (máx. 600 m)	40 min	
<i>L. carcinophagus</i>	106m (máx. 713 m)	10 min	Costa y Croker 1996; Bnegston y Stewart 1992
<i>H. leptonyx</i>	150 m (máx. 400 m)	15 min	Kuhn 2006
<i>O. rossii</i>	200 m (máx. 792 m)	15 min	Blix 2007; Schytte an Nordoy 2007
<i>P. vitulina</i>	122 m (máx. 481 m)	35 min	Gjertz 2000; Egichi 2005;
<i>P. hispida</i>	100 m (máx. 500m)	15 min	Born 2003; Gjertz 2000
<i>M. monachus</i>	30 m (máx. 40m)	18 min	Gazo 2006
<i>E. barbatus</i>	60 m (máx. 200 m)	10 min	Kosyfin 1971; Burns 1981; Kelly 1988
<i>H. gripus</i>	60 m	15 min	Beck et al 2003
<i>C. cristata</i>	400 m (máx. 1016 m)	52 min	Folkow-Blix 1995 y 1999; Folkow 2008.
<i>P. sibirica</i>	200 m	30 min	
<i>M. angustirostris</i>	600 m (máx. 1600)	30 min	Schreer-Kovacs 1997.



Imágenes

Capítulo IV



Abreviaturas Capítulo IV

AACC: apófisis anterior del *canalis caroticus*

Aant: apófisis anterior del manubrio del martillo

ABc: apófisis del brazo corto del yunque

AE: apófisis de Eustaquio

AJ: *apófisis jugulare*

AJa: apófisis jugular anterior

AJp: apófisis jugular posterior

Alat: apófisis lateral del manubrio del martillo

Ap: ápice del estribo

APCC: apófisis posterior del *canalis caroticus*

APG: apófisis posglenoidea

ApInt: apófisis lenticular del brazo largo del yunque

Apm: apófisis muscular del manubrio del martillo

ASM: apófisis estilomastoidea

Au: aureola del brazo corto del yunque

Bc: brazo corto del yunque (*Crus brevis*)

Bl: brazo largo del yunque (*Crus longum*)

BO: basioccipital

BS: basiesfenoides

Bst: base del estapedio

BT: bulla timpánica

Ca: cabeza del martillo

CC: *canalis caroticus*

CCAF: foramen anterior del *canalis caroticus*

CCLE: lámina lateral del *canalis caroticus*

CCPF: foramen posterior del *canalis caroticus*



- CG:** cavidad glenoidea
- Cma:** carilla mayor del yunque o del estribo
- CMAE:** constricción del MAE
- Cme:** carilla menor del yunque o del estribo
- Co:** cóndilo
- Crect:** cresta ectotimpánica
- Crent:** cresta entotimpanica
- Crobl:** cresta oblicua del cuello del martillo
- CT:** cavidad timpánica
- Cu:** cuello del martillo
- Dac:** depresión circular adyacente al ápice del estribo
- Dao:** depresión oval adyacente al ápice del estribo
- DBI:** depresión del brazo largo del yunque
- Dim:** depresión para inserción muscular del yunque
- Dpcm:** depresión posterior a la carilla de articulación menor del yunque
- DpW:** depresión de Weddell
- E:** espolón de la cabeza del martillo
- Ec/EnS:** sutura ecto-entotimpánica
- EcT:** ectotimpánico
- EcTT:** tubérculo lateral del ectotimpánico
- Emb:** embudo del yunque
- EnT:** entotimpánico
- EsCa:** estría carotídea
- EsMe:** estría del meato
- F"A":** foramen A de homología dudosa
- Fbl:** fosa del brazo largo (wedell)
- Fenc:** fosa de encastre del estribo
- Fhp:** *foramen hipoglossis*



Fian: fibras de anclaje

FJ: *foramen jugulare*

FM: foramen magno

Fov: foramen oval

FPG: *foramen posglenoideum*

FSM: *foramen stylomastoideum*

Fxbl: flexión distal del brazo largo del yunque

LiEcT: lámina interna del ectotimpanico

Ma: martillo

MAE: *meatus acusticus externus*

Mn: manubrio

Ombe: ombligo del estribo

Omby: ombligo del yunque

OmEcT: ombligo del ectotimpánico

Otb: oto-tubérculo

Pent: *paries entotimpánica*

Pesq: *pars esquamosa*

PEtq: *paries de Eustaquio*

Pjug: *paries jugulares*

PM: *processus mastoideus*

Pma: *paries mastoidea*

Pmb: *Paries membranacea*

Pmst: *pars mastoidea*

Ppet: *pars petrosa*

PpLa: paries petrosa-laminar

Ppo: *processus paraoccipitalis*

PR: *processus retroarticularis*

PS: paraesfenoides



PT: petroso

Ptgm: *paries tegmentalis o petrosa*

Ptym: *pars timpánica*

Q: quilla de la cabeza del martillo

Rcu: *recessus cupularis*

Re: *recessus epitimpanicus*

Reo: reborde óseo

Rh: *recessus hipotimpanicus*

Sanc: surco de anclaje

Sbl: surco del brazo largo del yunque

Slc: surco lateral del cuello del martillo

Spf: surco profundo del yunque

STA: *sulcus tubae auditivae* (foramen del tubo de Eustaquio)

Stp: estapedio

Sut: sutura

TBl: tubérculo redondeado

Ten: tentorio

TT: *tegmen timpani*

Yu: yunque

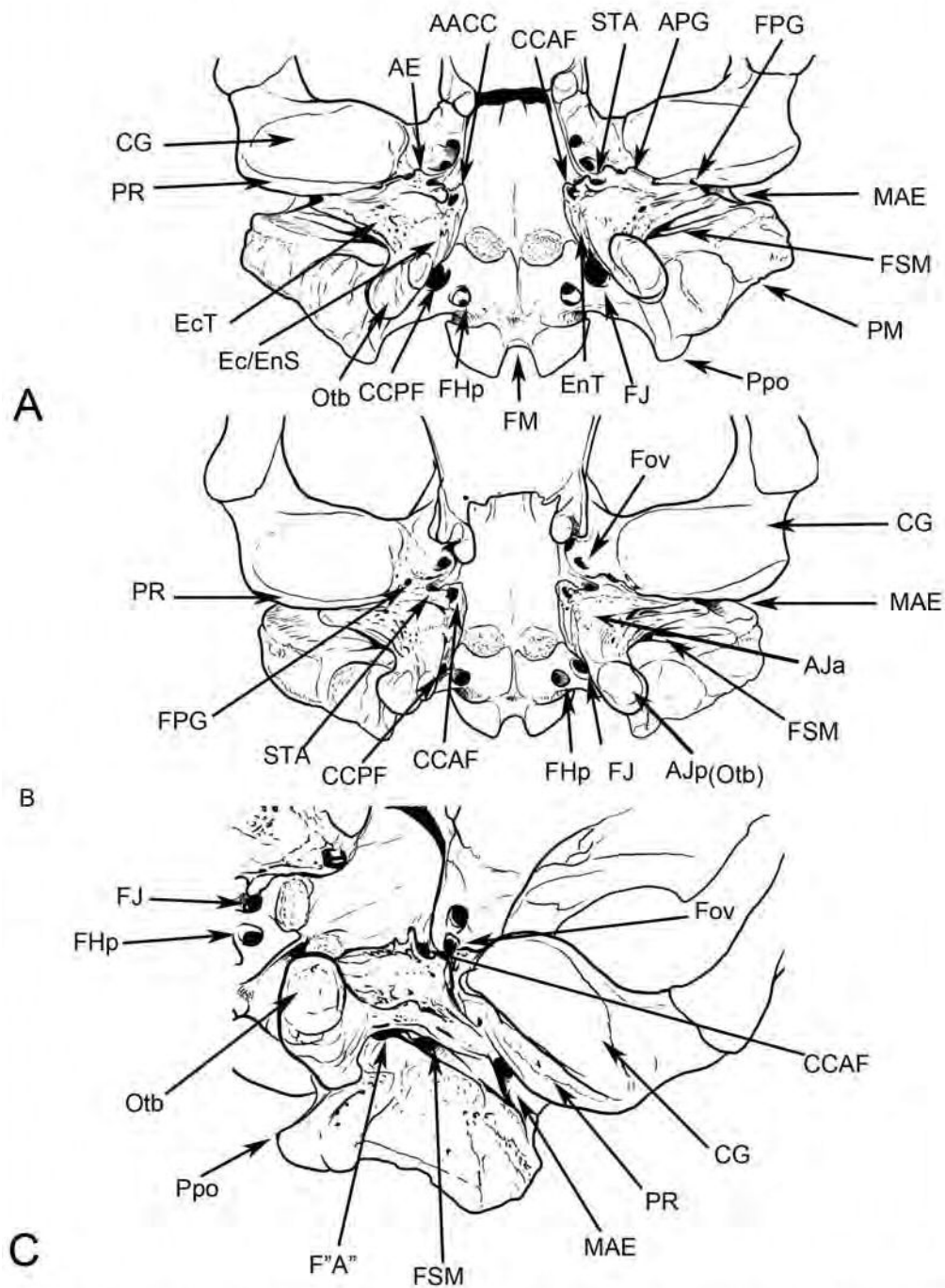


Fig.IV.1. *Otaria byronia*. Esquema de la base del cráneo mostrando los principales accidentes y forámenes de la bulla timpánica. A- vista ventral, B- vista antero-ventral, C- vista latero-posterior.

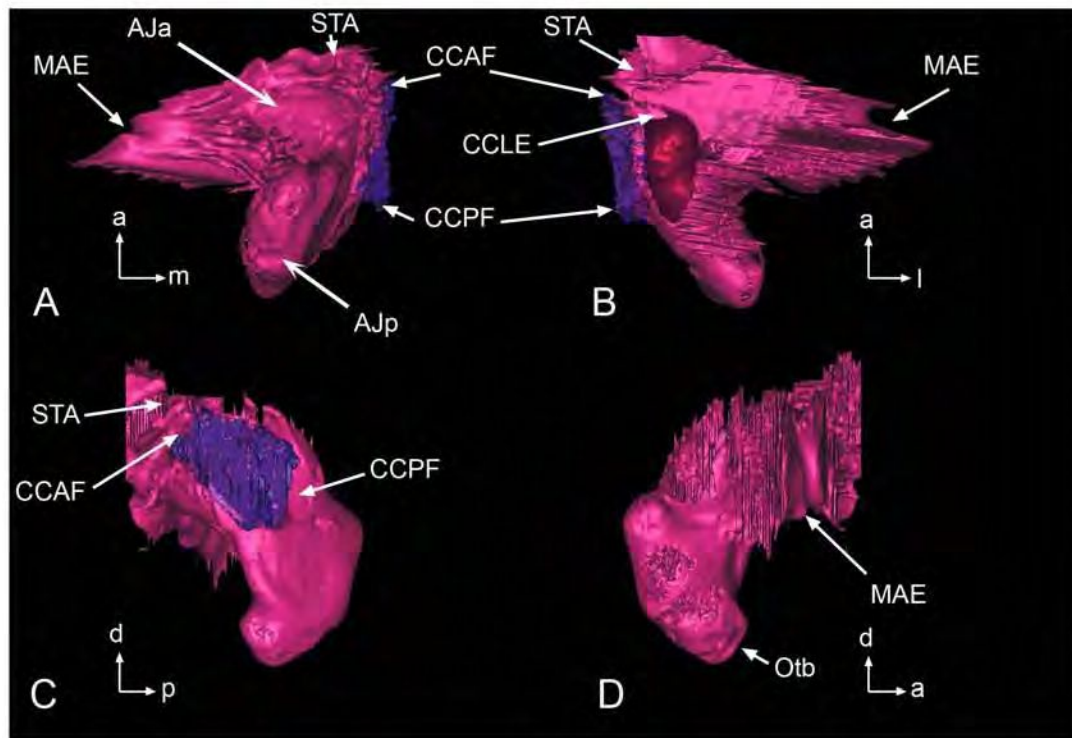


Fig.IV.2. *Otaria byronia*. Reconstrucción en 3D, mostrando una bulla timpánica aislada. A- vista ventra, B- vista dorsal, C- vista medial, D- vista lateral. a: anterior, d: dorsal, l: lateral, m: medial y p: posterior.

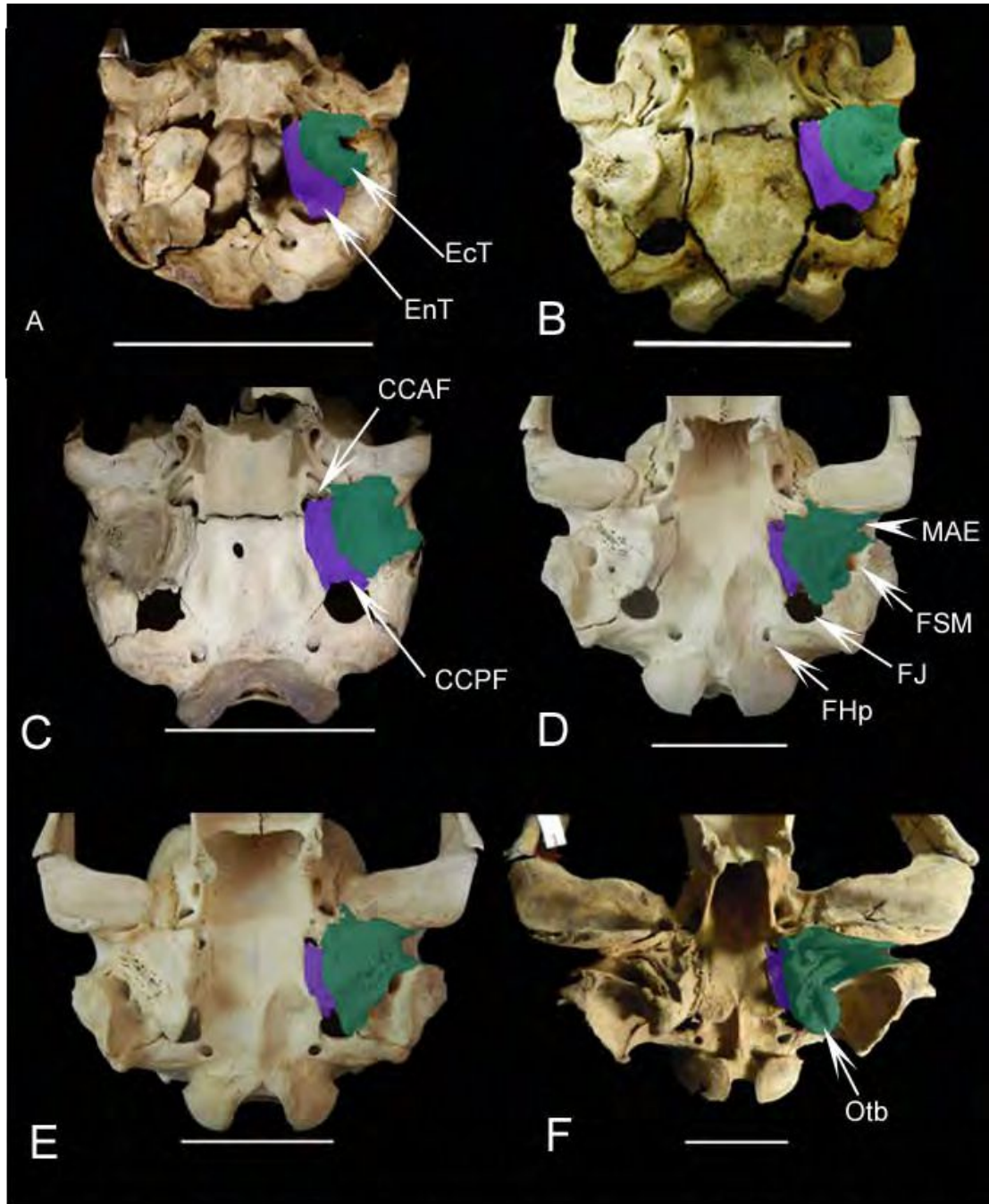


Fig.IV.3. *Otaria byronia*. Cráneos de diferentes estadios y sexos, mostrando la relación ectotimpánico-entotimpánico, y los principales forámenes. A- ejemplar neonato, B- ejemplar CI, C- ejemplar CII, D- ejemplar CIII, E- ejemplar CIV hembra y F- ejemplar CIV macho.

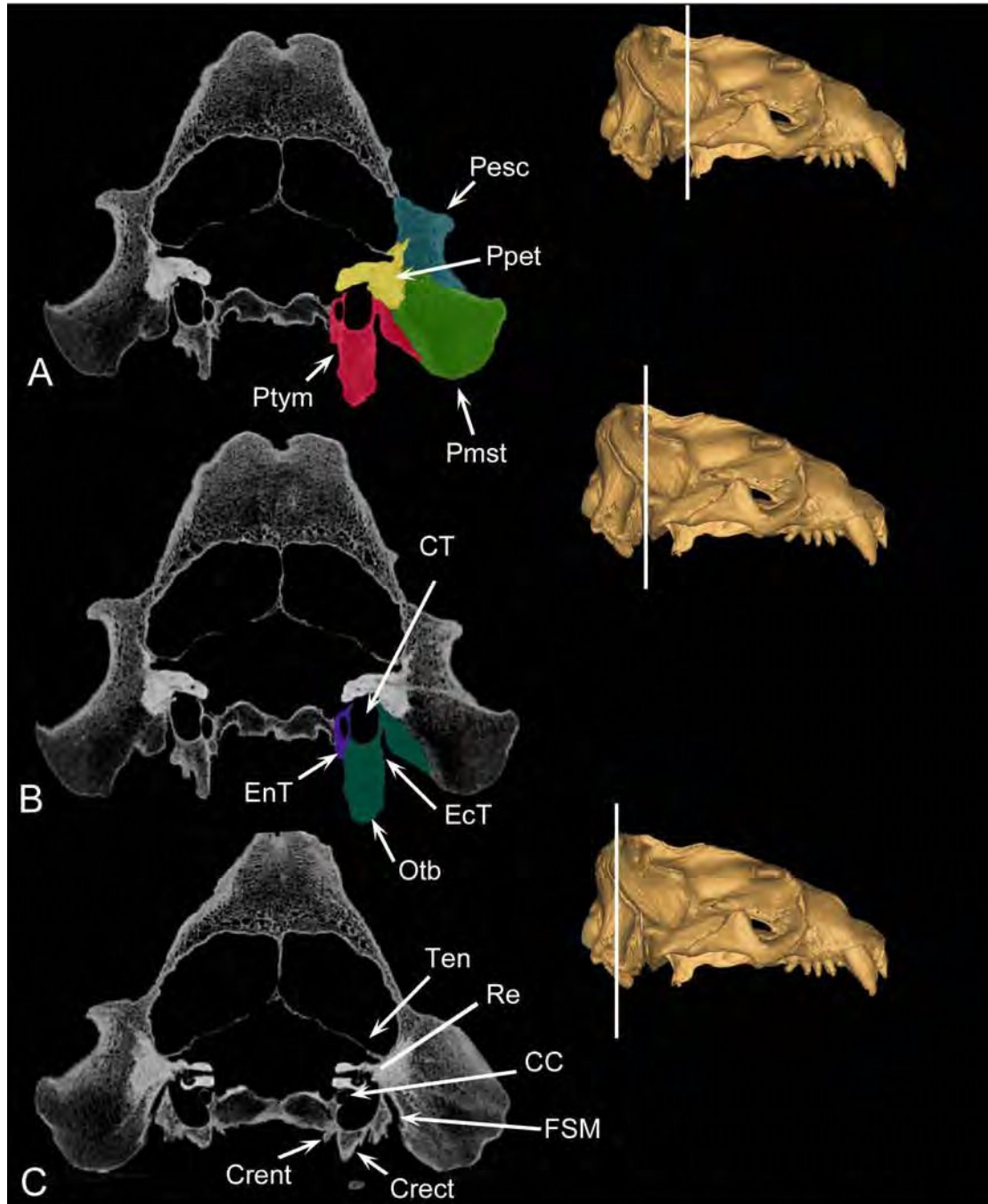


Fig.IV.4. *Otaria byronia*. Cortes transversales de TACs. A- pars que componen la región temporal, B- relación ectotimpánico-entotimpánico, C- diferentes estructuras características. Los cráneos reconstruidos en 3D de la derecha indican el nivel de corte.

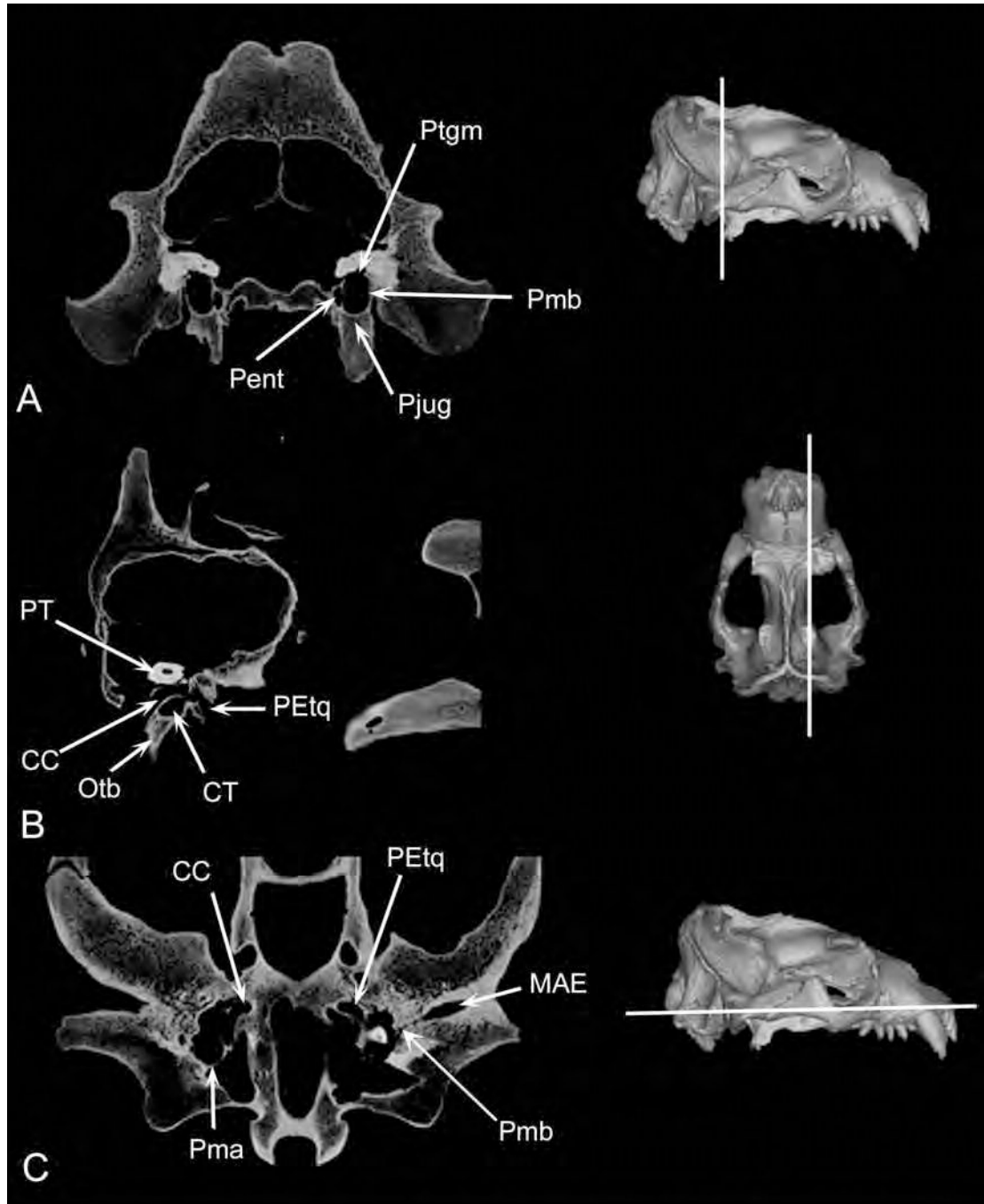


Fig.IV.5. *Otaria byronia*. Cortes de TACs. A- Corte transversal del cráneo, mostrando las paries, B- corte longitudinal mostrando paries, C- corte medial del cráneo en vista ventral donde también se aprecian las paries que componen el oído medio. Los cráneos reconstruidos en 3D de la derecha, indican el nivel de corte.

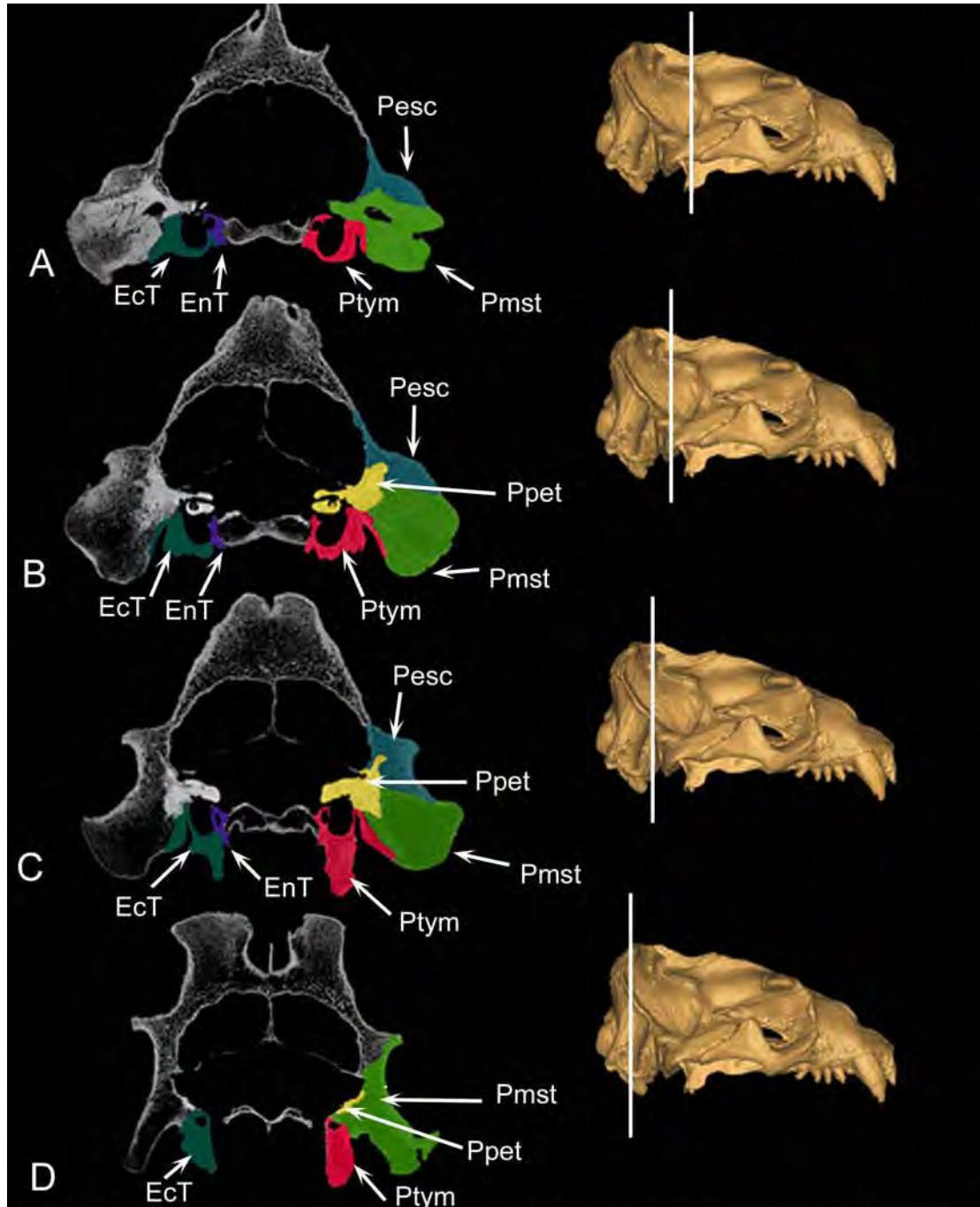


Fig.IV.6. *Otaria byronia*. Cortes de TACs que muestran la variación en sus componentes óseos tanto pars (lado derecho), como la relación ecto-entotimpánico (lado izquierdo), en sentido antero-posterior. A- corte anterior al comienzo de la pars petrosa, B- corte a nivel de la cóclea, C- corte a nivel del mayor desarrollo de la pared de la bulla timpánica y D- corte a nivel del oto-tubérculo, donde ya la pars petrosa desaparece y la pars mastoidea adquiere importancia. Los cráneos, indican el nivel de corte.

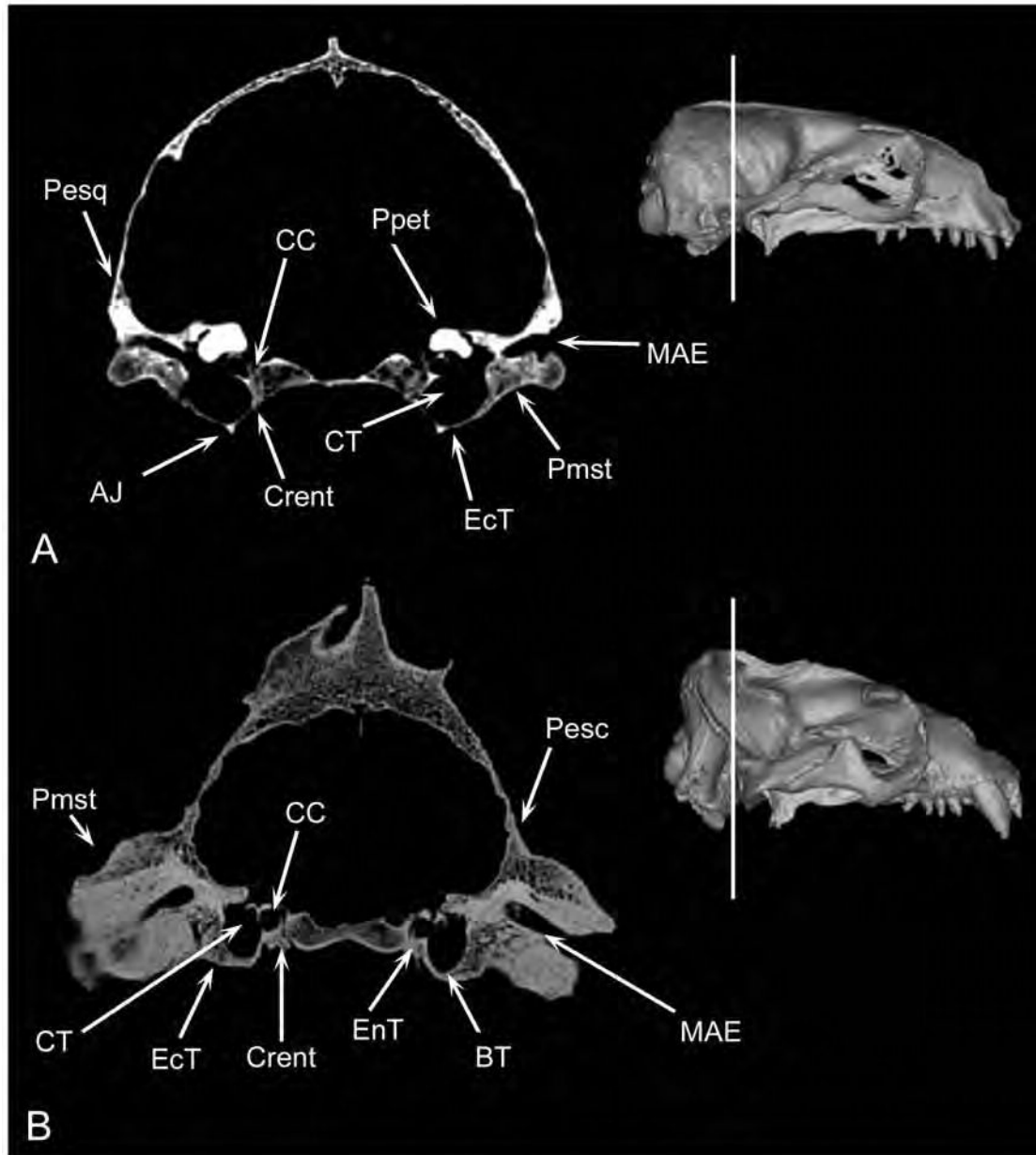


Fig.IV.7. *Otaria byronia*. Cortes de TACs que reflejan el dimorfismo sexual a nivel del oído medio en A- hembra y B- macho. . Los cráneos reconstruidos en 3D de la derecha, indican el nivel de corte.

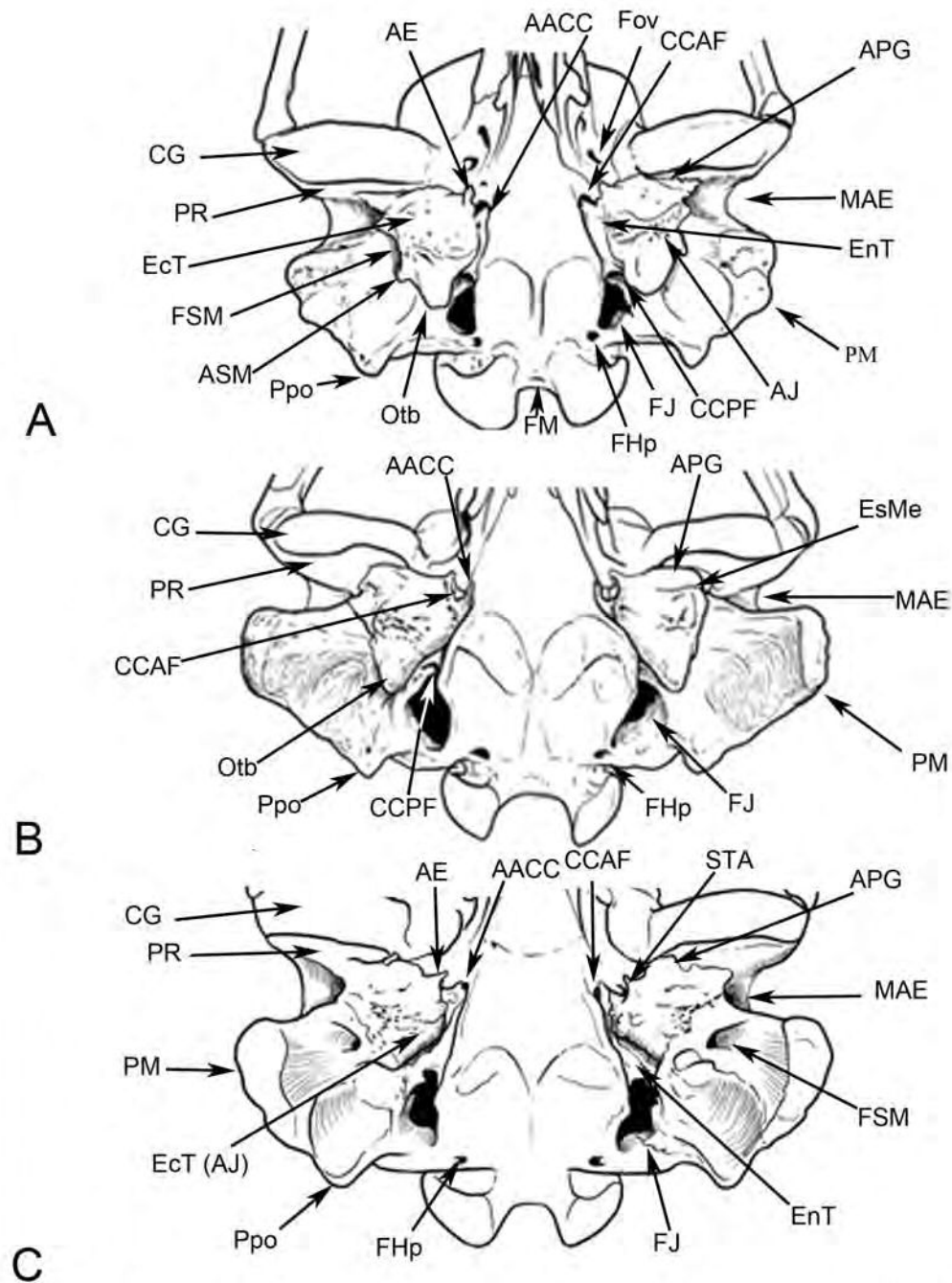


Fig.IV.8. Esquema de las partes ventrales de los cráneos mostrando los principales accidentes de la bulla timpánica en A- *Arctocephalus australis*, B- *Arctocephalus tropicalis* y C- *Arctocephalus gazella*.

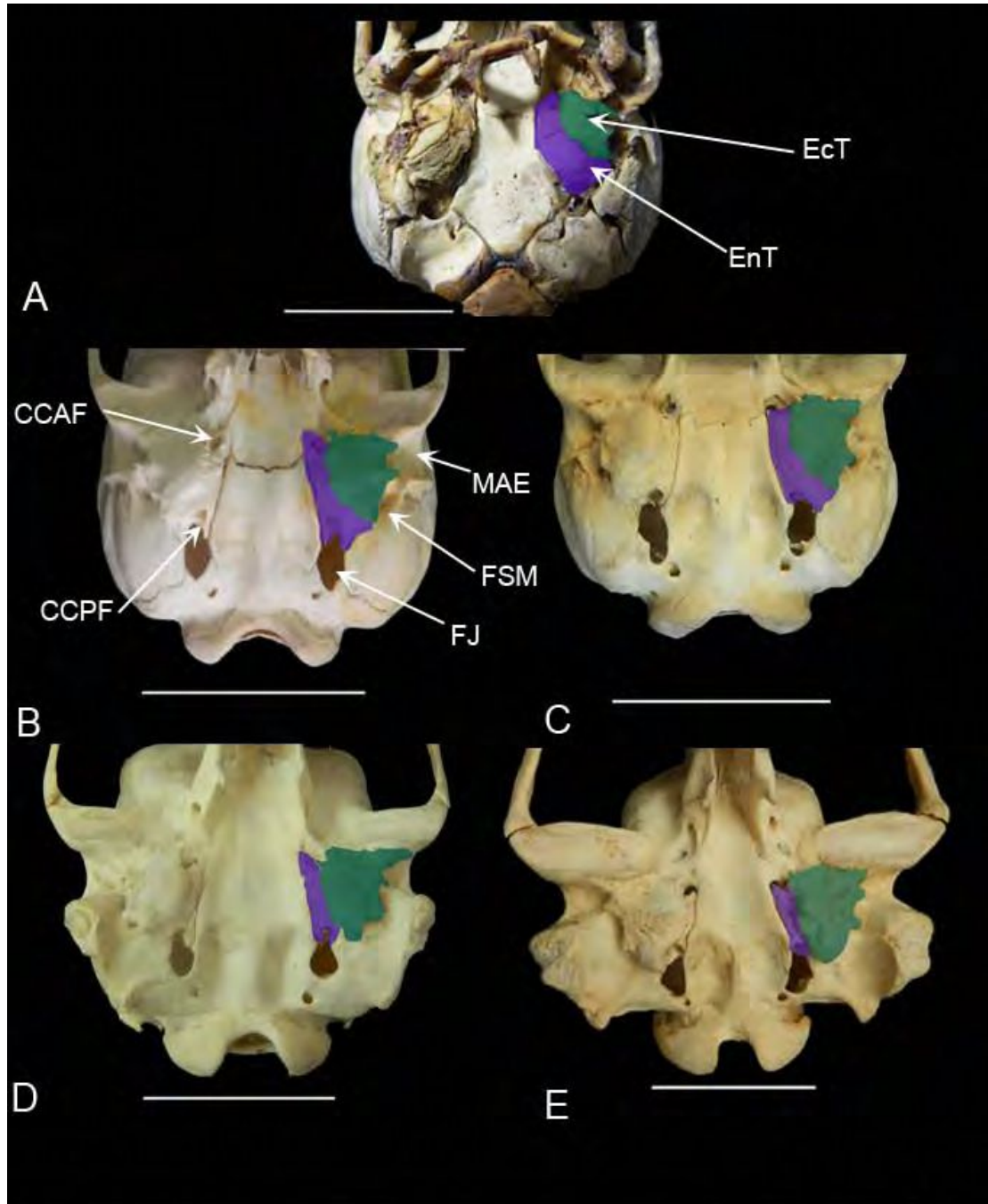


Fig.IV.9. *Arctocephalus australis*. Cráneos de diferentes estadios y sexos, mostrando la relación ectotimpánico-entotimpánico, y los principales forámenes. A- CI macho, B- CII hembra, C- CII macho, D-CIII hembra y E- CIII macho.

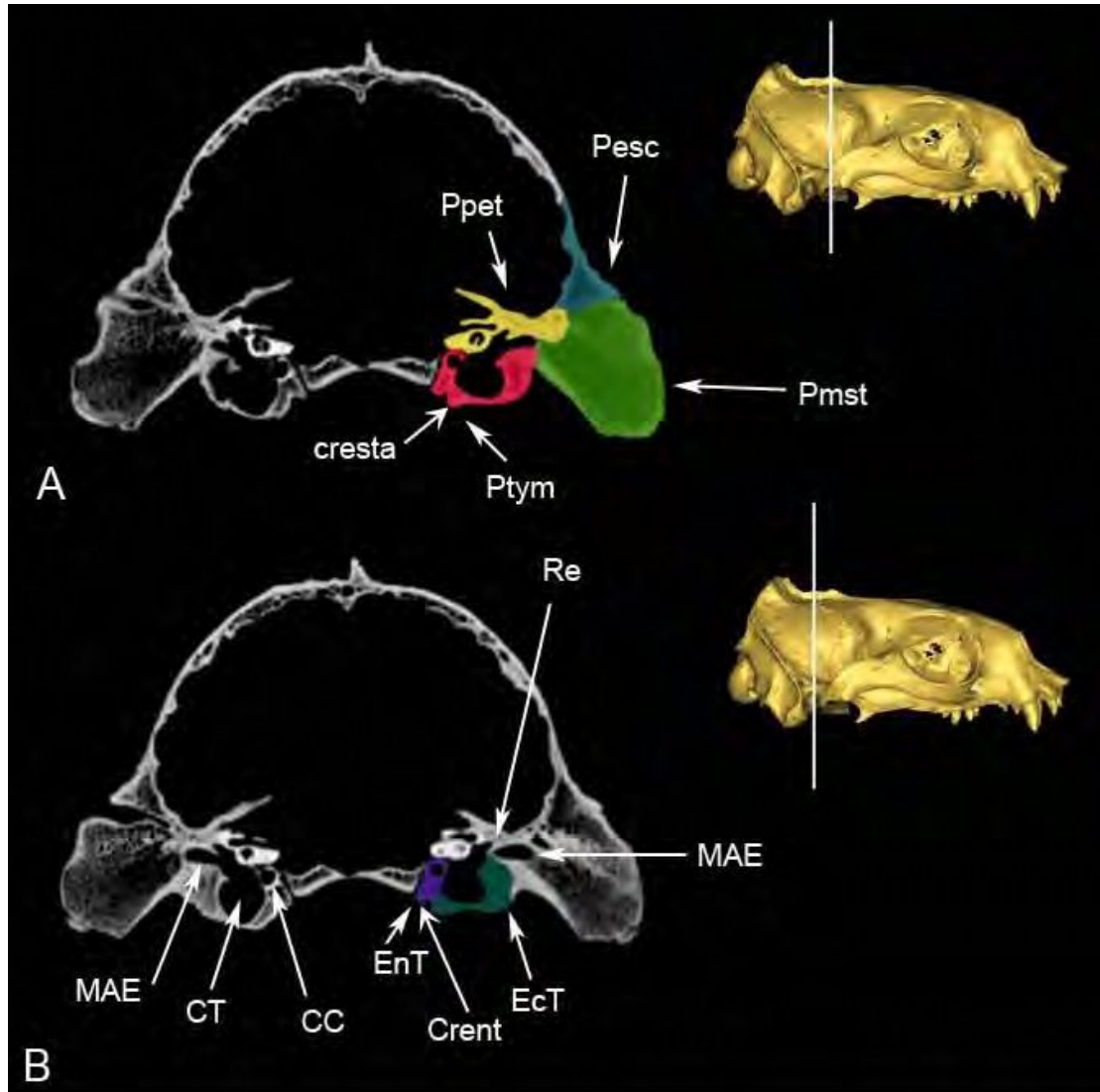


Fig.IV.10. *Arctocephalus australis*. Cortes transversales de TACs. A- pars que componen la región temporal, B- relación ectotimpánico-entotimpánico

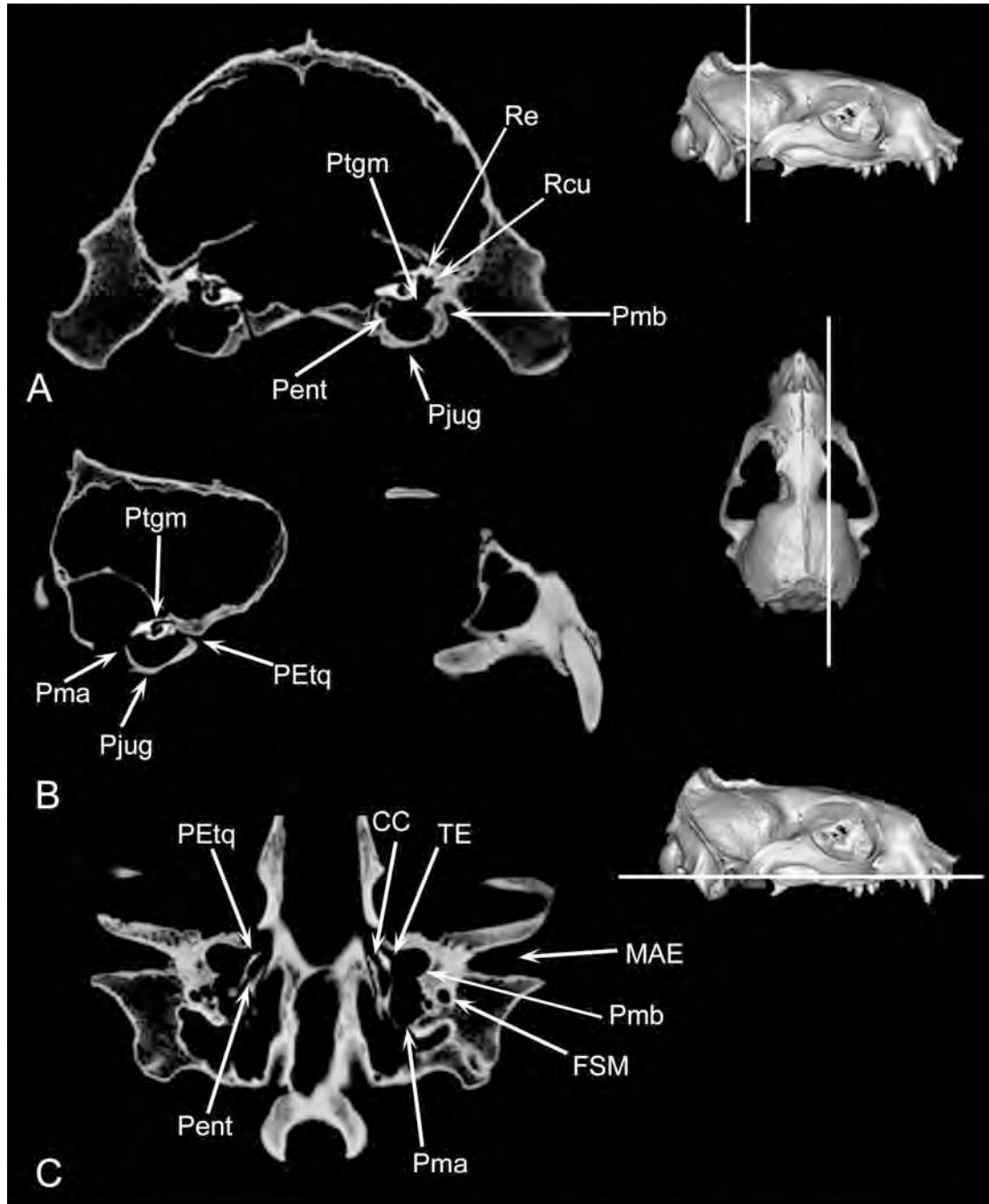


Fig.IV.11. *Arctocephalus australis*. A-corte transversal del cráneo, mostrando las *paries*, B-corte longitudinal mostrando *paries*, C- corte medial del cráneo en vista ventral donde también se aprecian las *paries* que componen el oído medio.

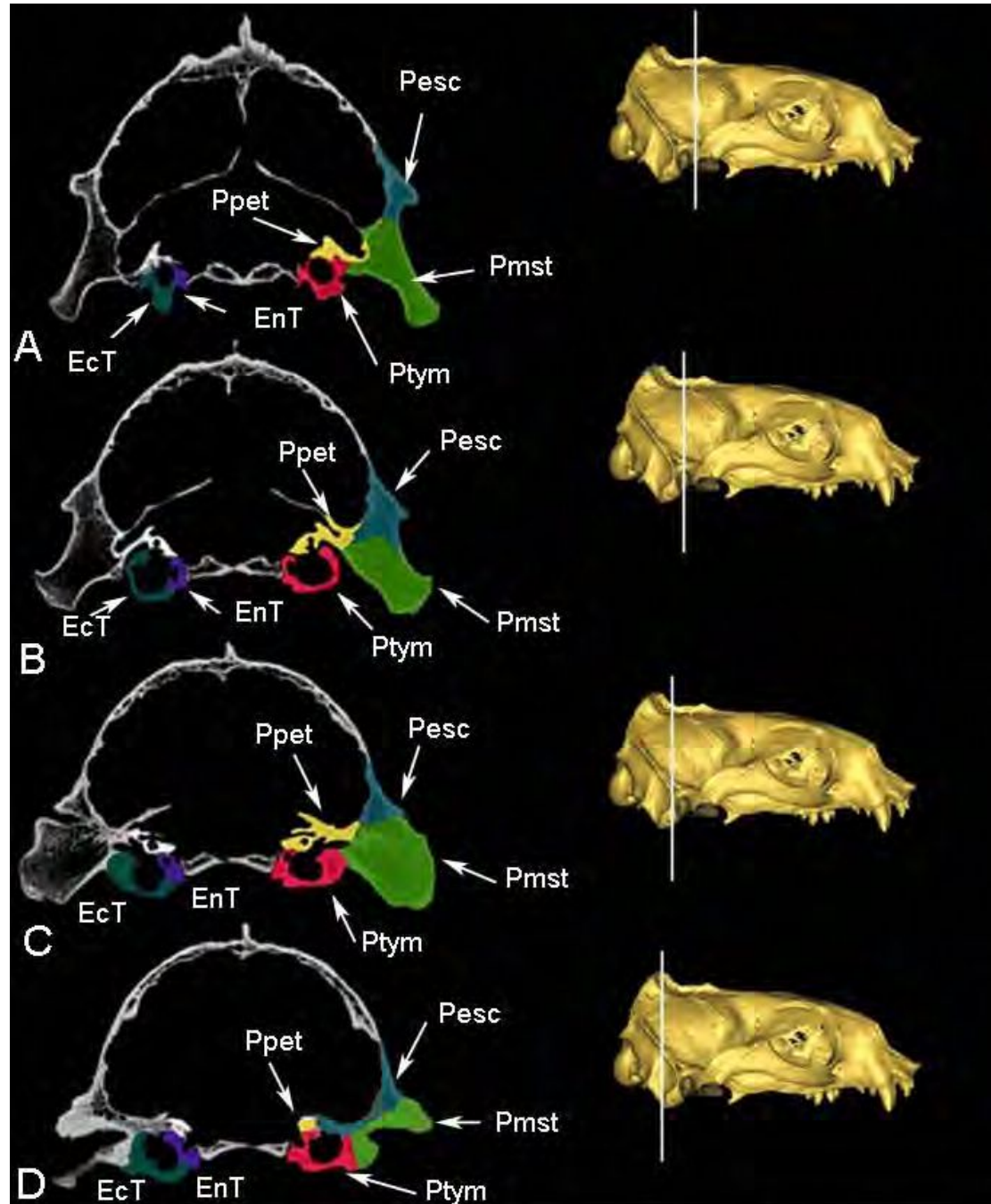


Fig.IV.12. *Arctocephalus australis*. Cortes de TACs que muestran la variación en sus componentes óseos tanto pars (lado derecho), como relación ecto-entotimpánico (lado izquierdo), en sentido antero-posterior. A- corte anterior al comienzo de la pars petrosa, B- corte a nivel de la cóclea, C- corte a nivel del mayor desarrollo de la pared de la bulla timpánica y el mayor desarrollo de la pars mastoidea y D- corte a nivel donde ya la pars petrosa desaparece y la pars escamosa es la que adquiere importancia

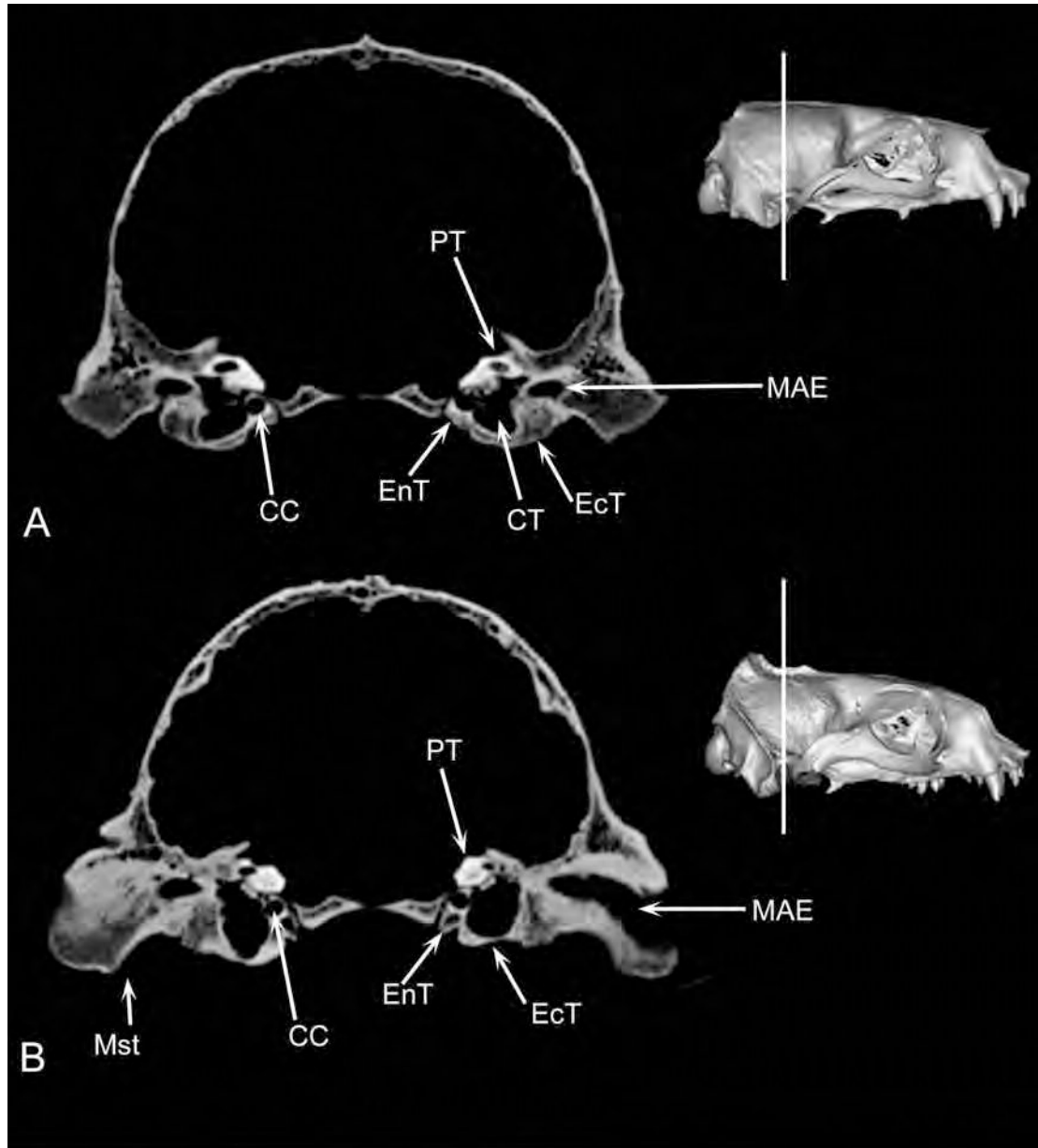


Fig.IV.13. *Arctocephalus australis*. Cortes de TACs que reflejan el dimorfismo sexual a nivel del oído medio en A- hembra y B- macho.

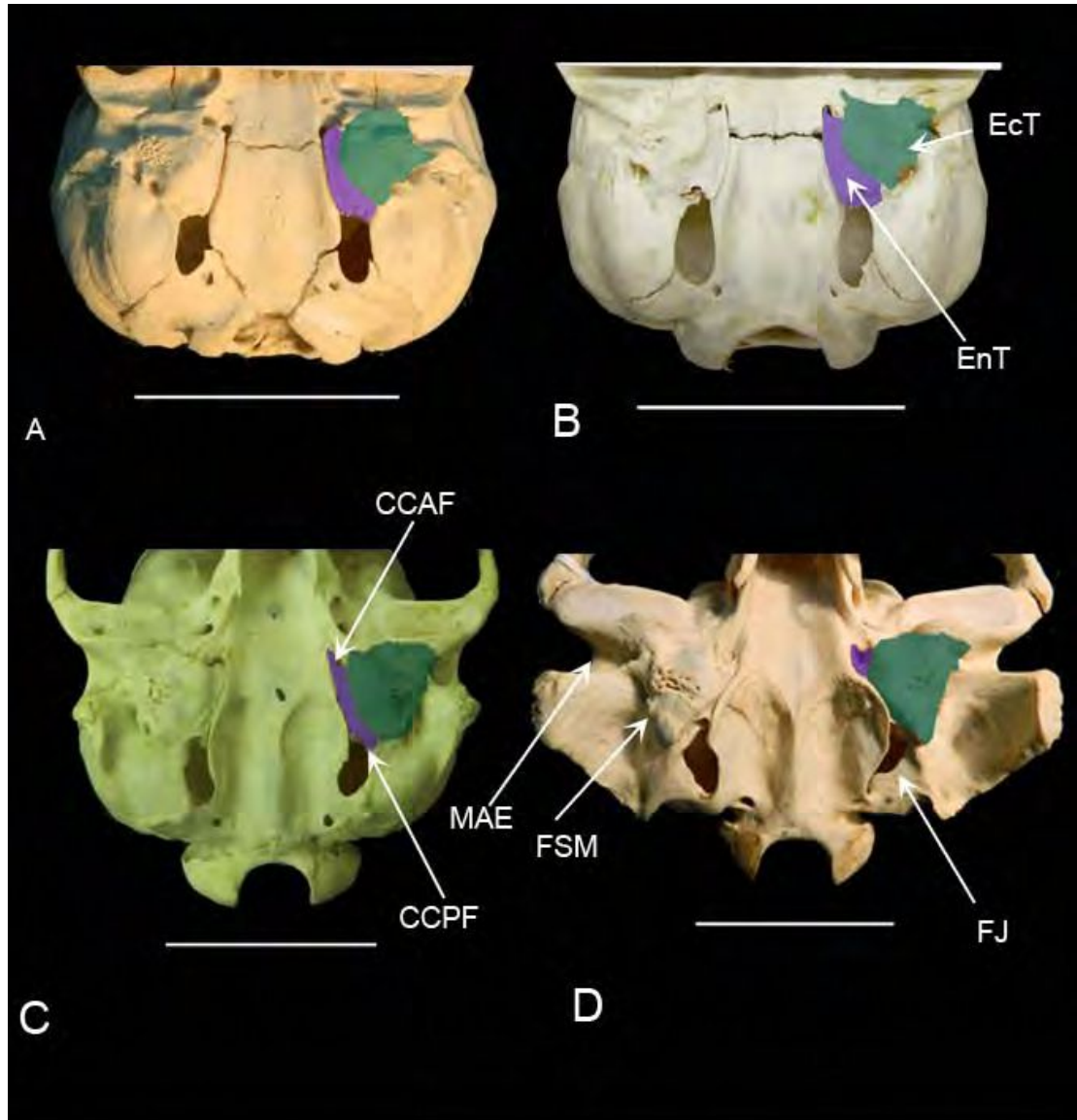


Fig.IV.14. *Arctocephalus tropicalis*. Cráneos de diferentes estadios y sexos, mostrando la relación ectotimpánico-entotimpánico, y los principales forámenes. A- ejemplar CI, B- ejemplar CII, C- CIII hembra, D- CIII macho.

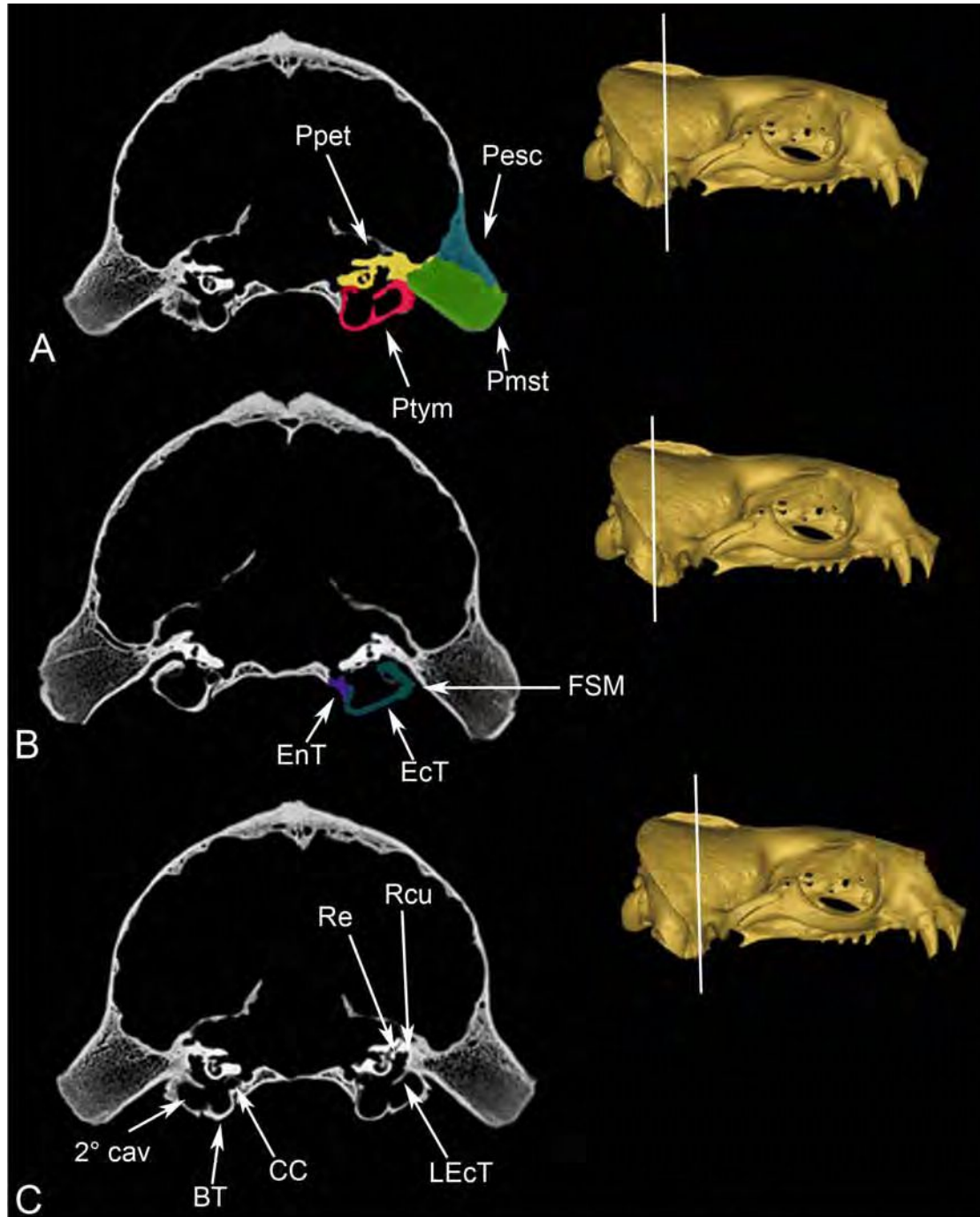


Fig.IV.15. *Arctocephalus tropicalis*. Cortes transversales de TACs. A- pars que componen la región temporal, B- relación ectotimpánico-entotimpánico, C- principales accidentes del oído medio.

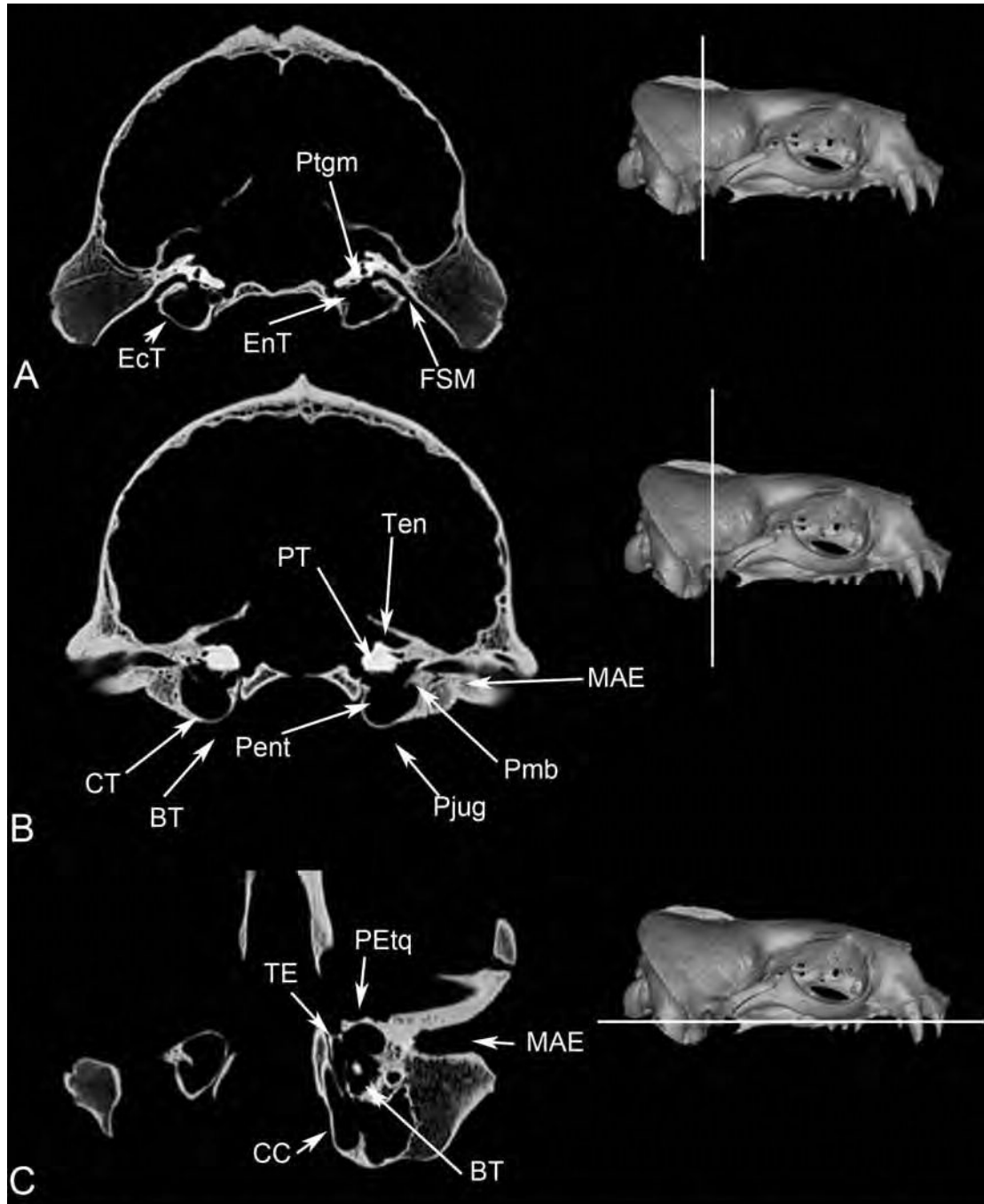


Fig.IV.16. *Arctocephalus tropicalis*. Paries. A -corte transversal del cráneo a nivel del FSM, B- corte transversal a nivel del MAE, C- corte medial en vista ventral.

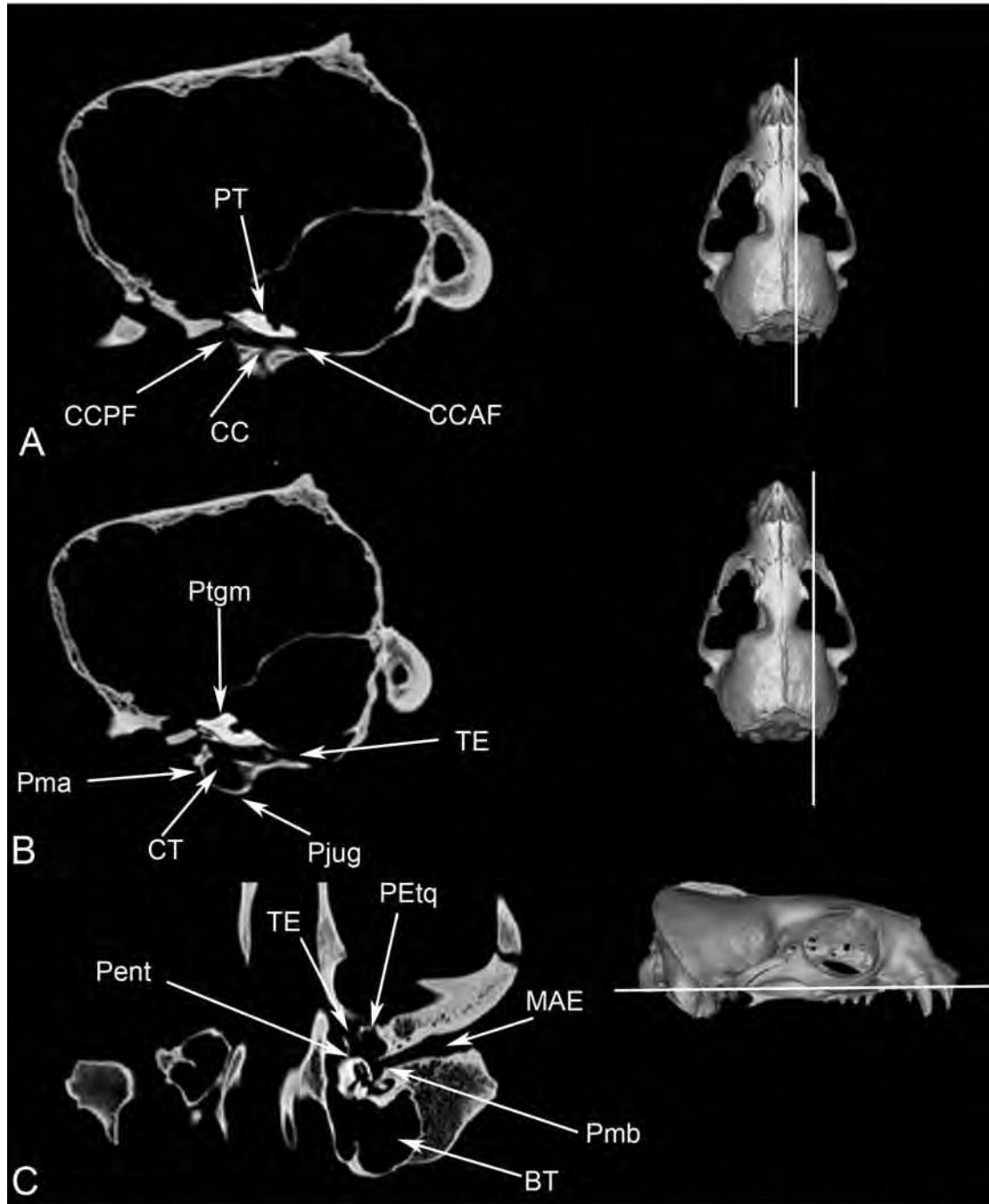


Fig.IV.17. *Arctocephalus tropicalis*. Paries. A- corte longitudinal a nivel del canalis caroticus, B- a nivel del tubo de Eustaquio y C- medial en vista ventral.

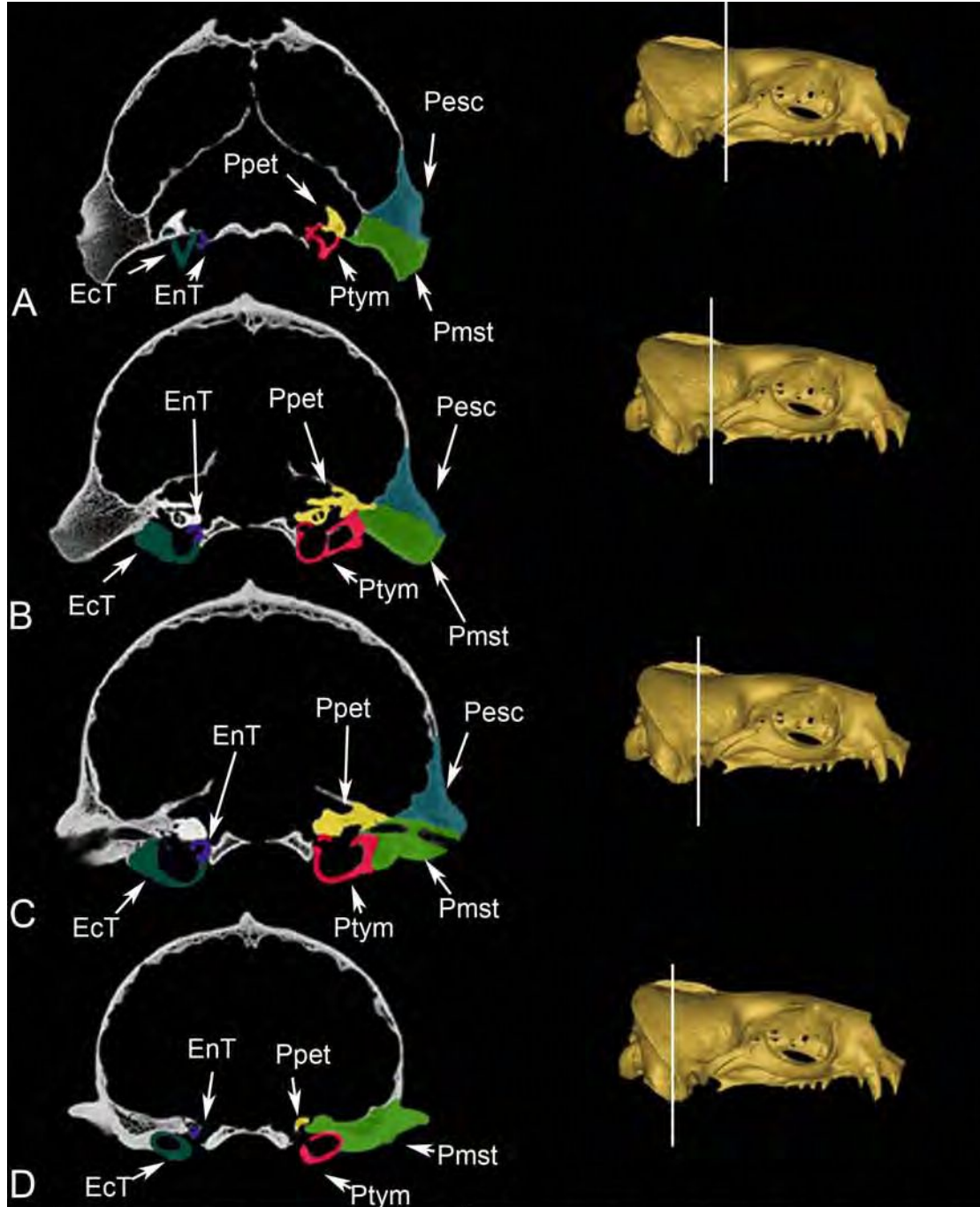


Fig.IV.18. *Arctocephalus tropicalis*. . Cortes de TACs que muestran la variación en sus componentes óseos tanto pars (lado derecho), como relación ecto-entotimpánico (lado izquierdo), en sentido antero-posterior. A- corte anterior al comienzo de la pars petrosa, B- corte a nivel de la cóclea, y septo que forma la lamina interna del ectotimpánico, C- corte a nivel del mayor desarrollo de la pared del MAE y D- corte a nivel donde ya la pars mastoidea adquiere importancia.

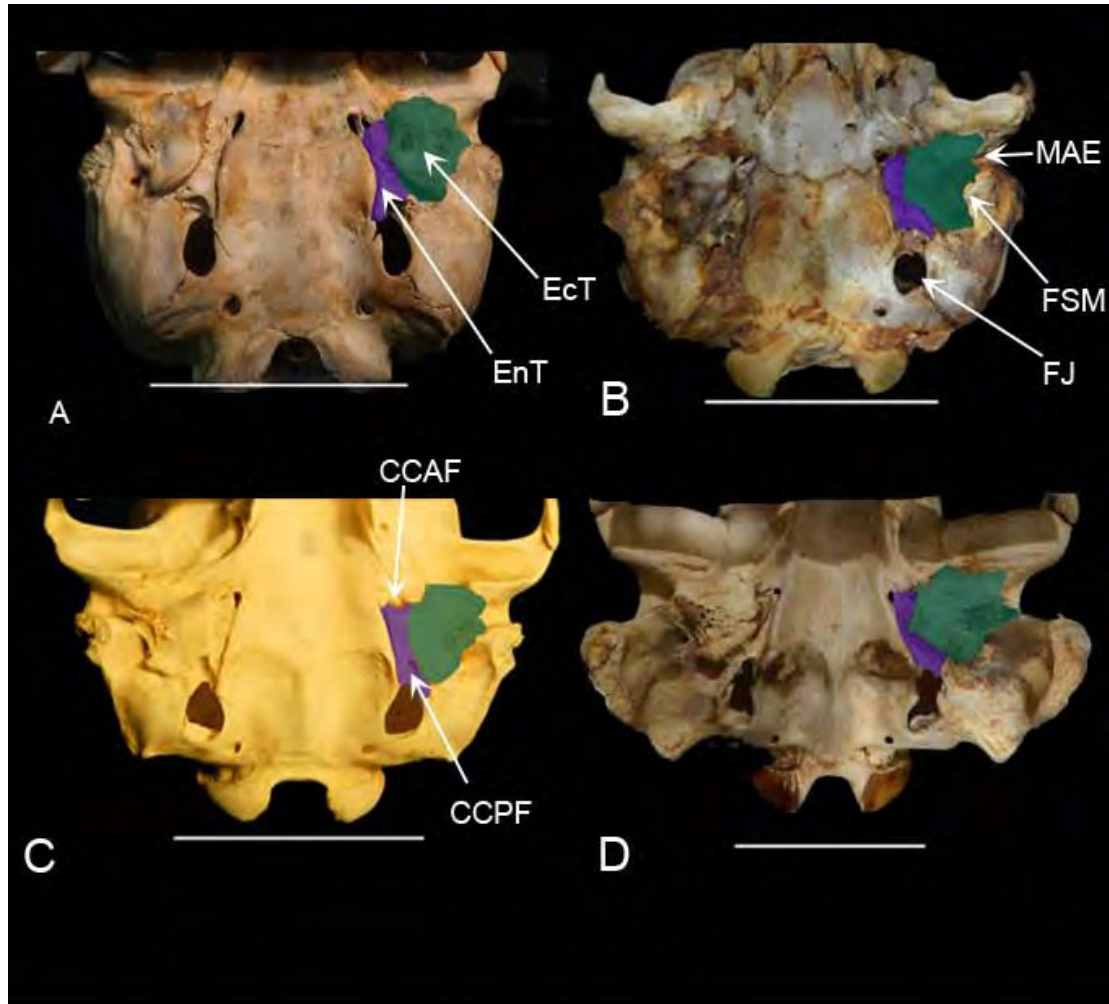


Fig.IV.19. *Arctocephalus gazella*. Cráneos de diferentes estadios y sexos, mostrando la relación ectotimpánico-entotimpánico. A y B- ejemplares de CII, C- CII hembra y D- CIII macho.

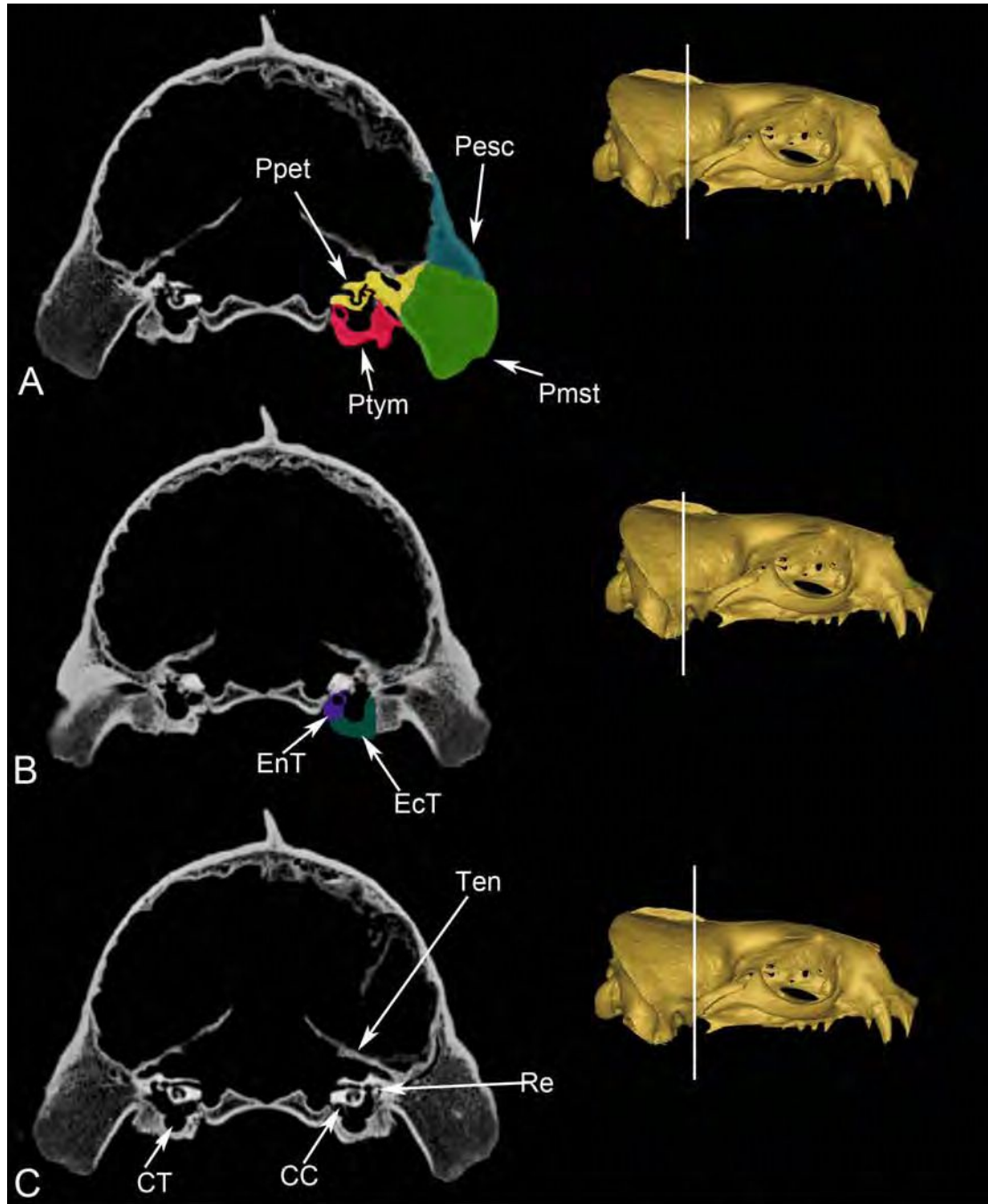


Fig.IV.20. *Arctocephalus gazella*. Cortes transversales de TACs. A- Pars que componen la región temporal, B-relación ectotimpánico-entotimpánico, C-principales accidentes del oído medio

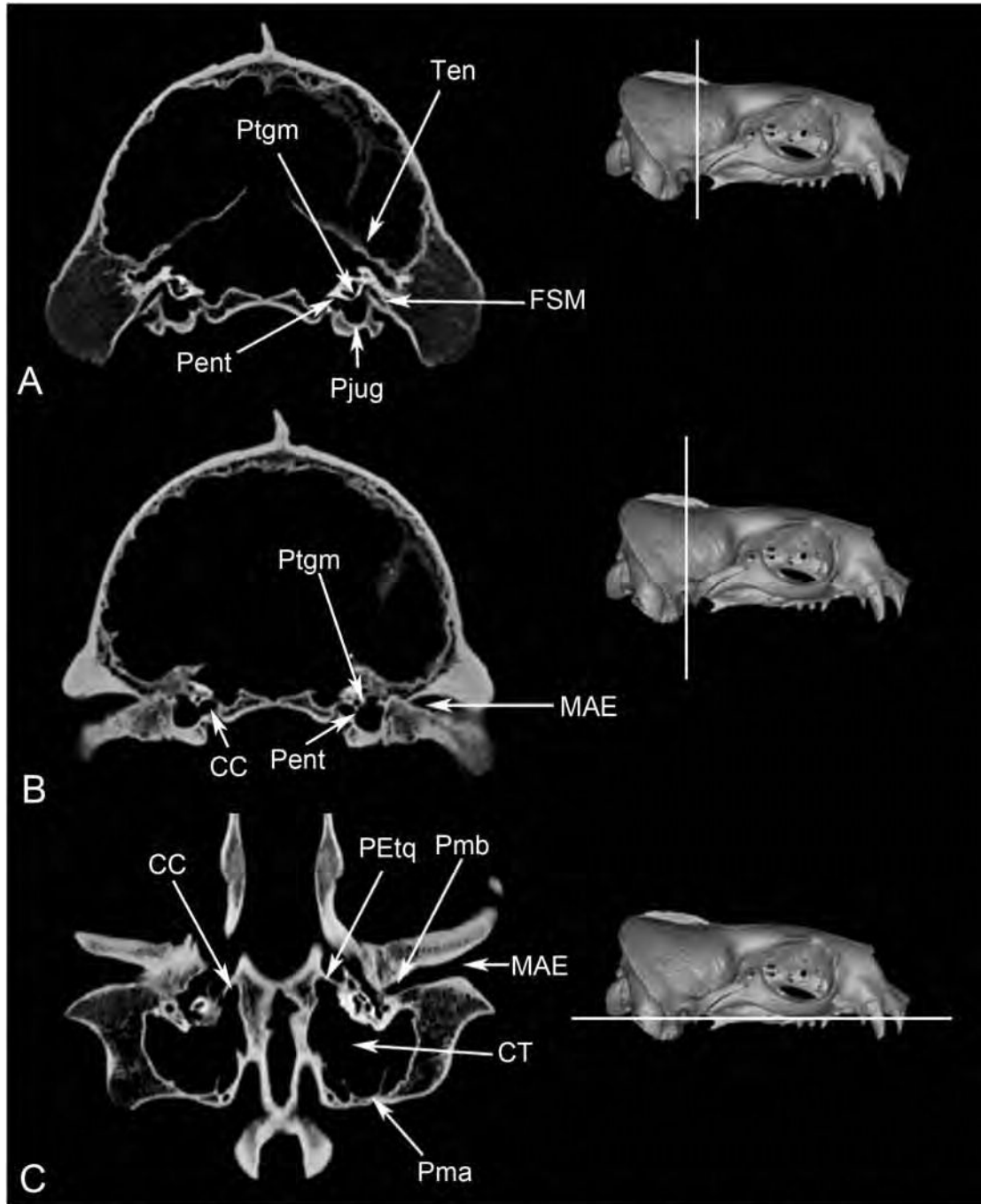


Fig.IV.21. *Arctocephalus gazella* Paries. A -corte transversal del cráneo a nivel del FSM, B- corte transversal a nivel del MAE, C- corte medial en vista ventral.

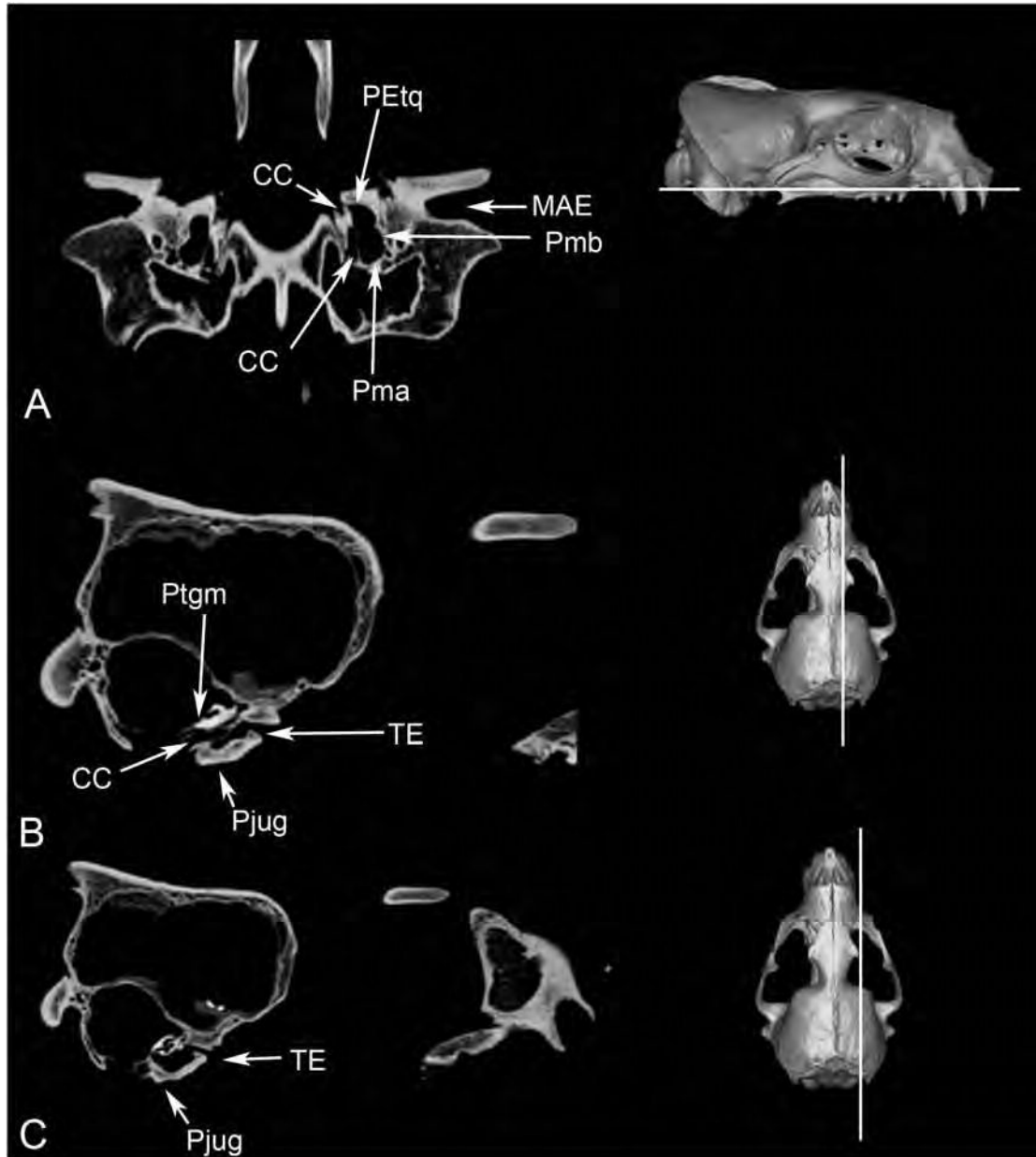


Fig.IV.22. *Arctocephalus gazella*. A- Corte medial mostrando en vista ventral las paries, B- corte longitudinal a nivel del canalis caroticus y C- corte longitudinal a nivel del tubo de Eustaquio

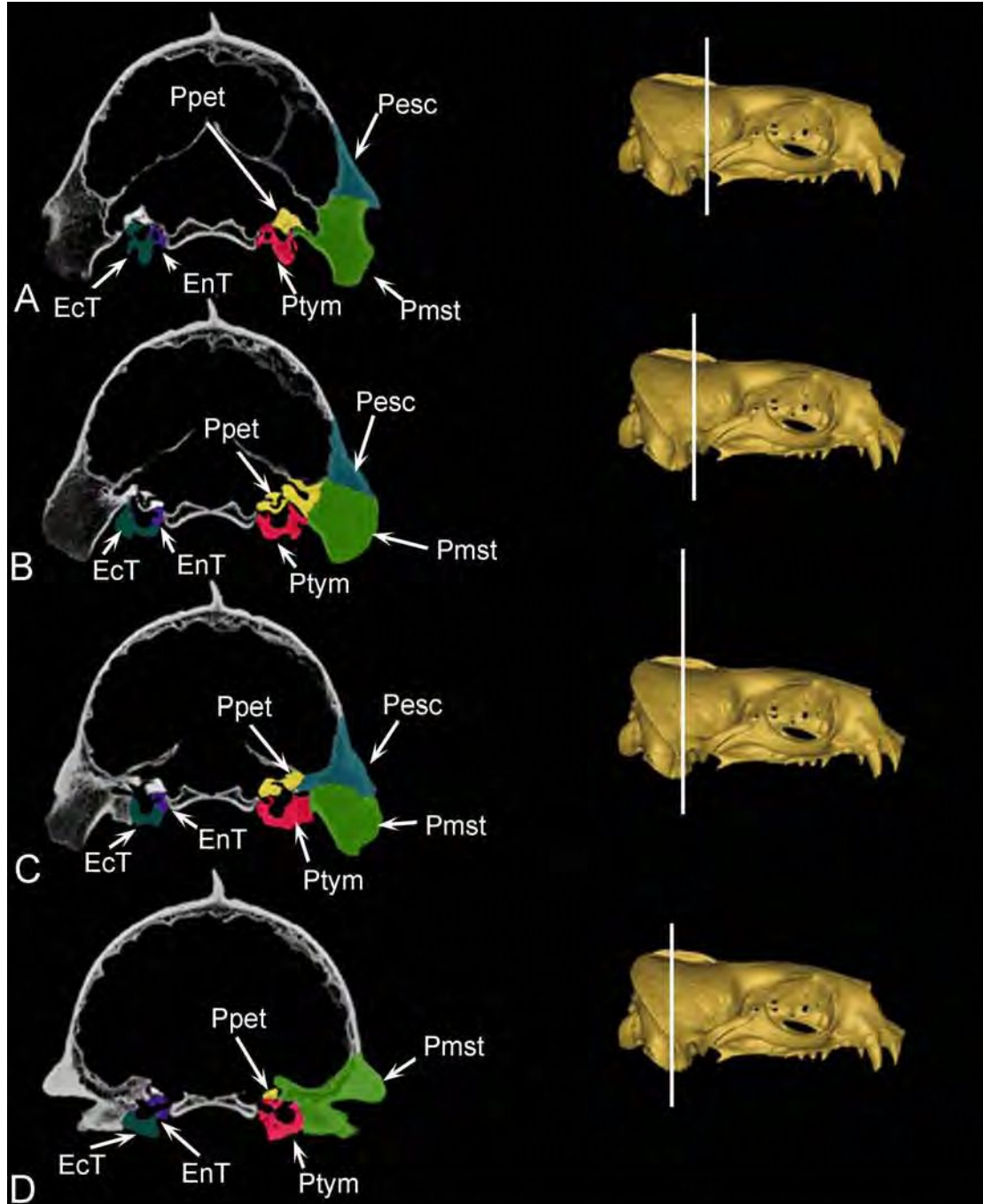


Fig.IV.23. *Arctocephalus gazella* Cortes de TACs que muestran la variación en sus componentes óseos tanto pars (lado derecho), como relación ecto-entotimpánico (lado izquierdo), en sentido antero-posterior. A- corte anterior al comienzo de la pars petrosa, B- corte a nivel de la cóclea, C- corte a nivel del mayor desarrollo del EcT y D- corte a en la parte final de la pars petrosa.

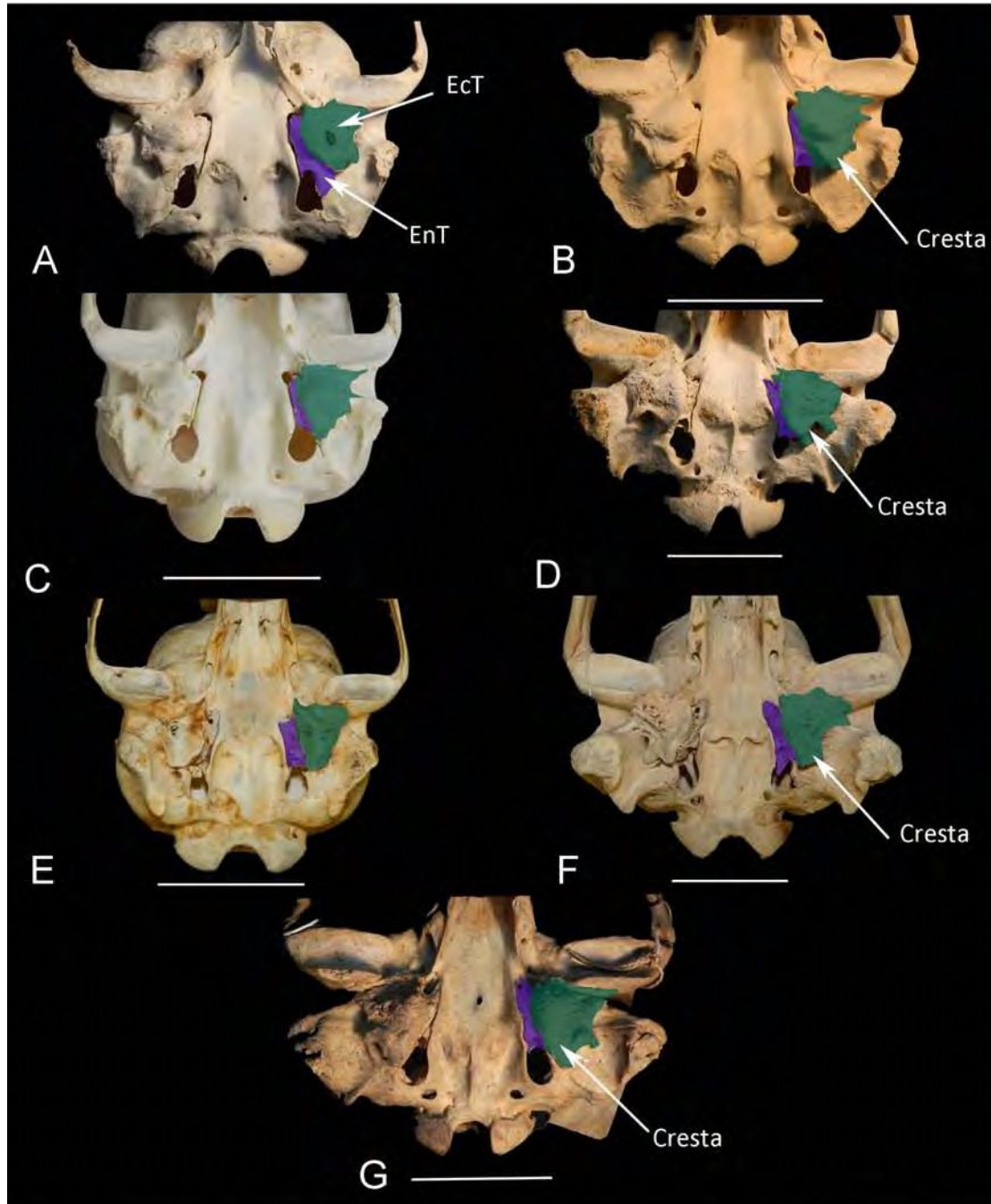


Fig.IV.24. Arctocephalinae. Mostrando las principales características de las bullas timpánicas de: A-*Arctocephalus galapagoensis* hembra de CIII, B- *Arctocephalus galapagoensis* macho CIII, C- *Arctocephalus pusillus* hembra CIII, D- *Arctocephalus pusillus* macho CIII, E- *Callorhinus ursinus* hembra CIII, F- *Callorhinus ursinus* macho CIII y G- *Arctocephalus forsteri* macho CIII.

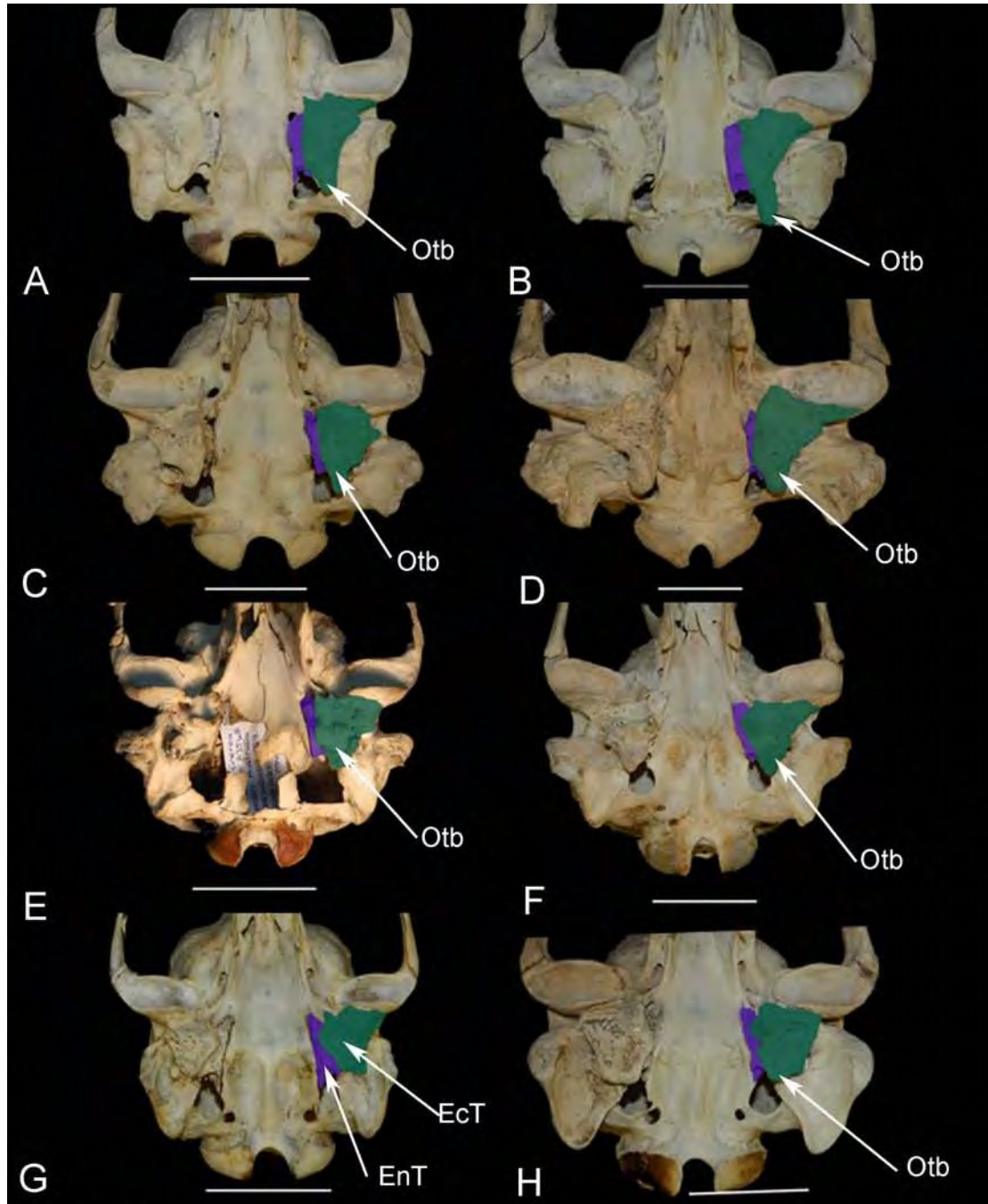


Fig.IV.25. Otariinae. Mostrando las principales características de las bullas timpánicas de: A- *Phocarctos hookeri* hembra CIV, B- *Phocarctos hookeri* macho CIV, C- *Eumetopias jubatus* hembra CIV, D- *Eumetopias jubatus* macho CIV, E- *Neophoca cinerea* hembra CIV, F- *Neophoca cinerea* macho CIV, G- *Zalophus californianus* hembra CIV, H- *Zalophus californianus* macho CIV.

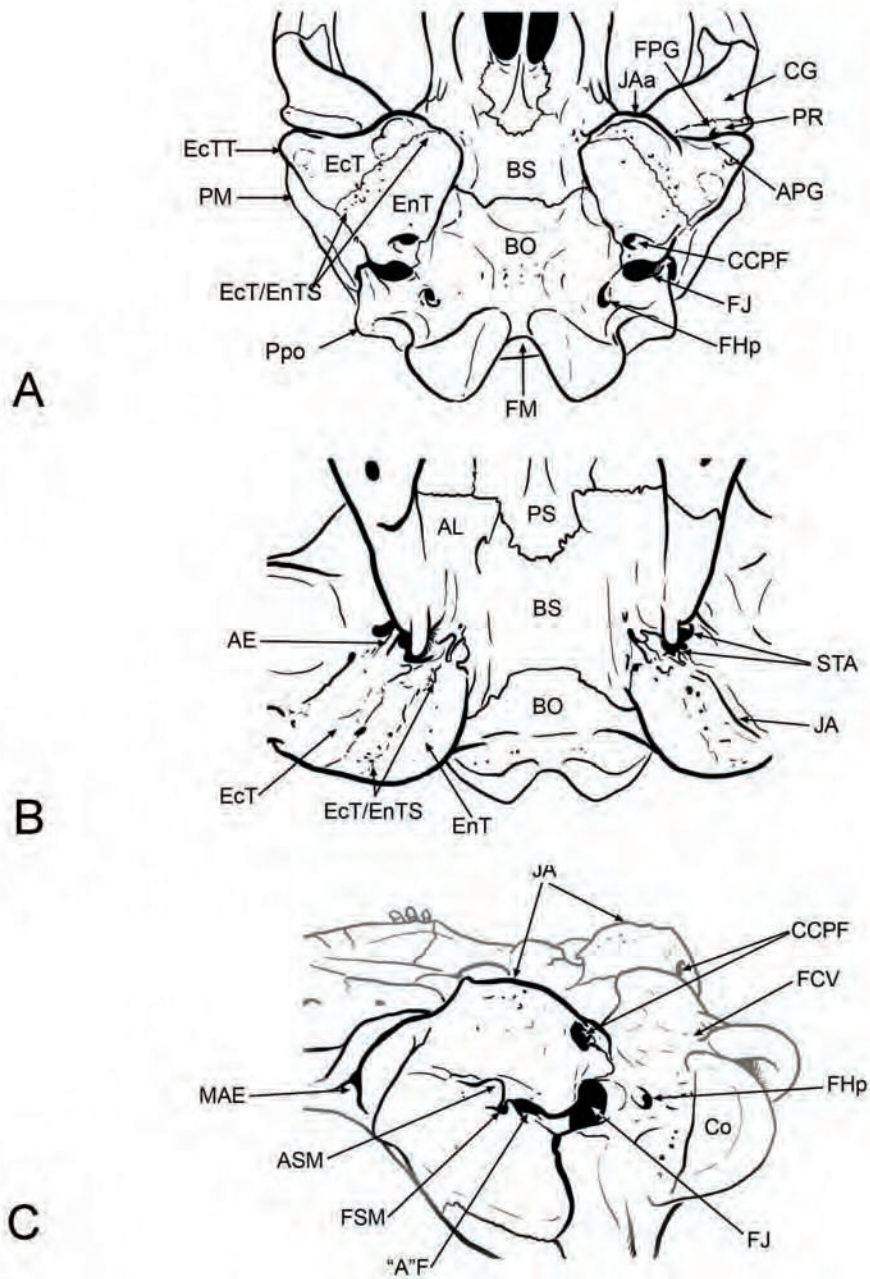


Fig.IV.26. *Mirounga leonina*. Esquema de la parte ventral del cráneo mostrando los principales accidentes y forámenes de la bula timpánica. A- vista ventral, B- vista antero-ventral y C- vista postero-lateral.

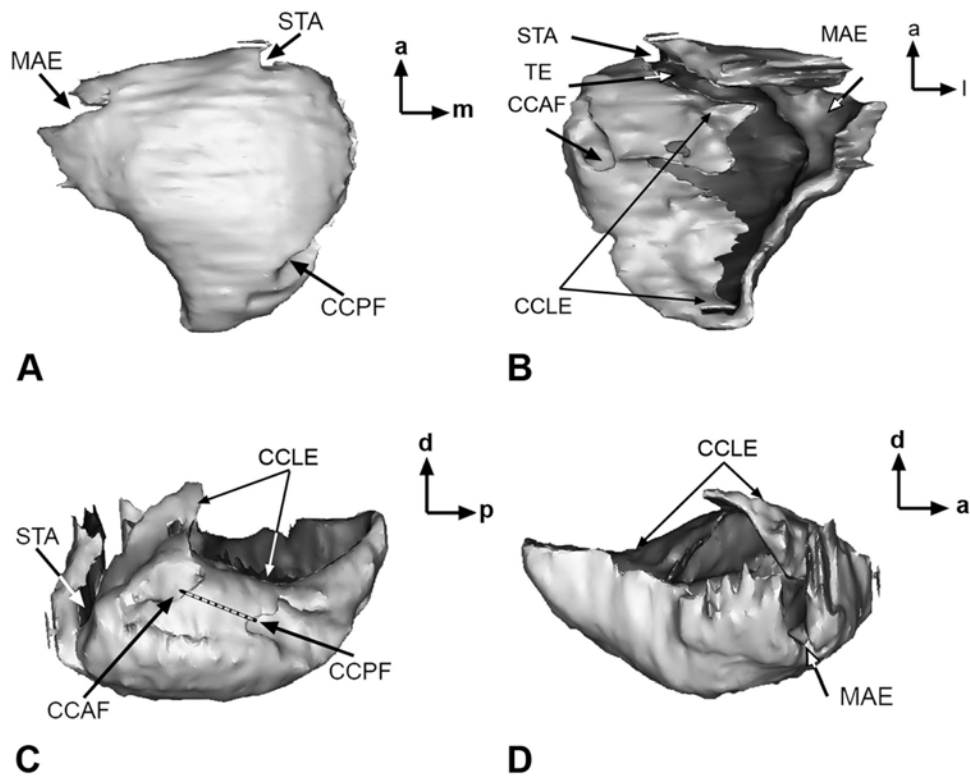


Fig.IV.27. *Mirounga leonina*. Reconstrucción en 3D, mostrando una bulla timpánica aislada. A- vista ventral, B-vista dorsal, C-vista medial y D vista lateral. A: anterior, d:dorsal, l: lateral y m: medial.

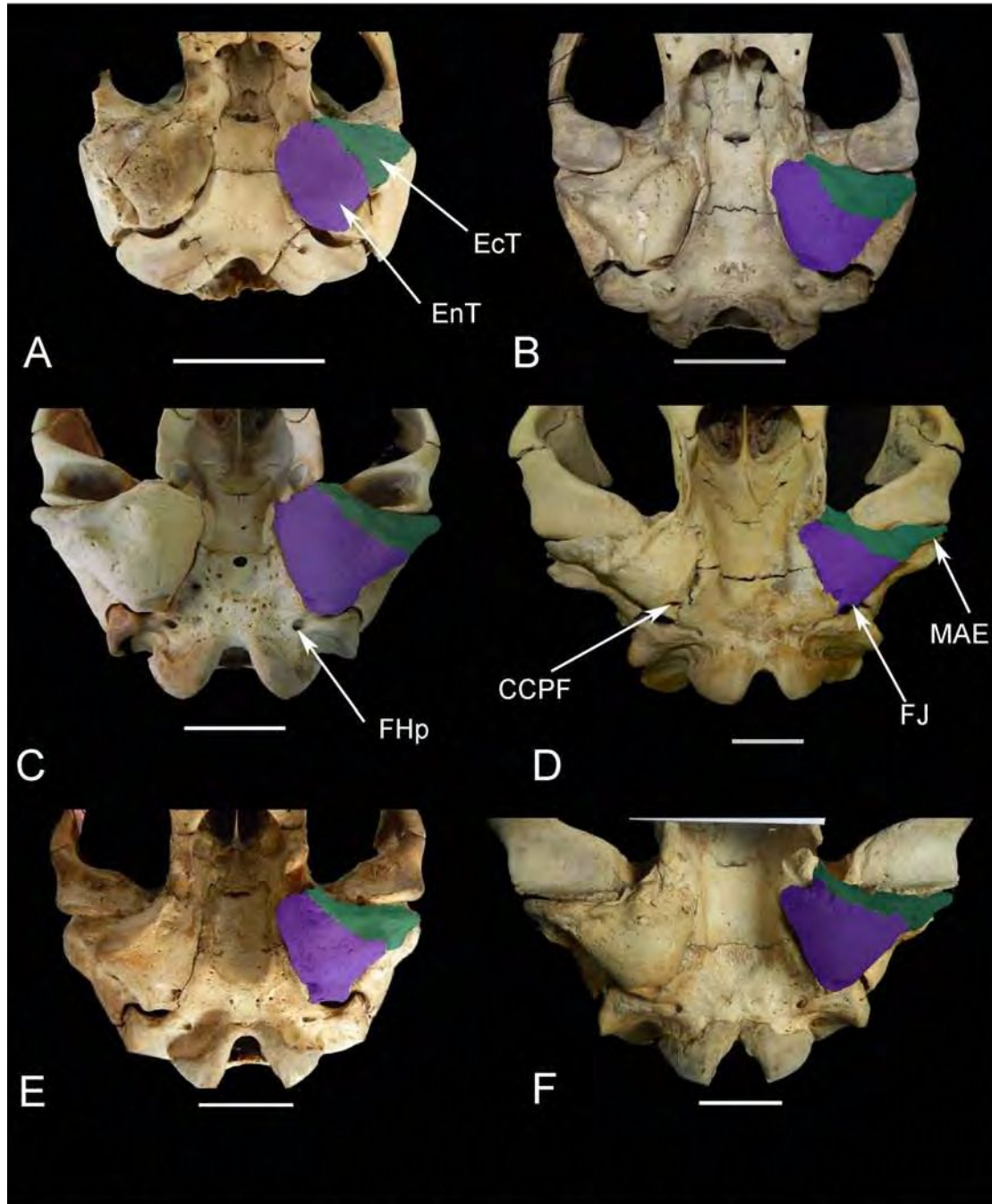


Fig.IV.28. *Mirounga leonina*. Cráneos de diferentes estadios y sexos, mostrando la relación ectotimpánico-entotimpánico y forámenes principales. A- ejemplar neonato, B- ejemplar CI, C- ejemplar hembra CII, D- ejemplar macho CII, E- ejemplar hembra CIII y F- ejemplar macho CIII.

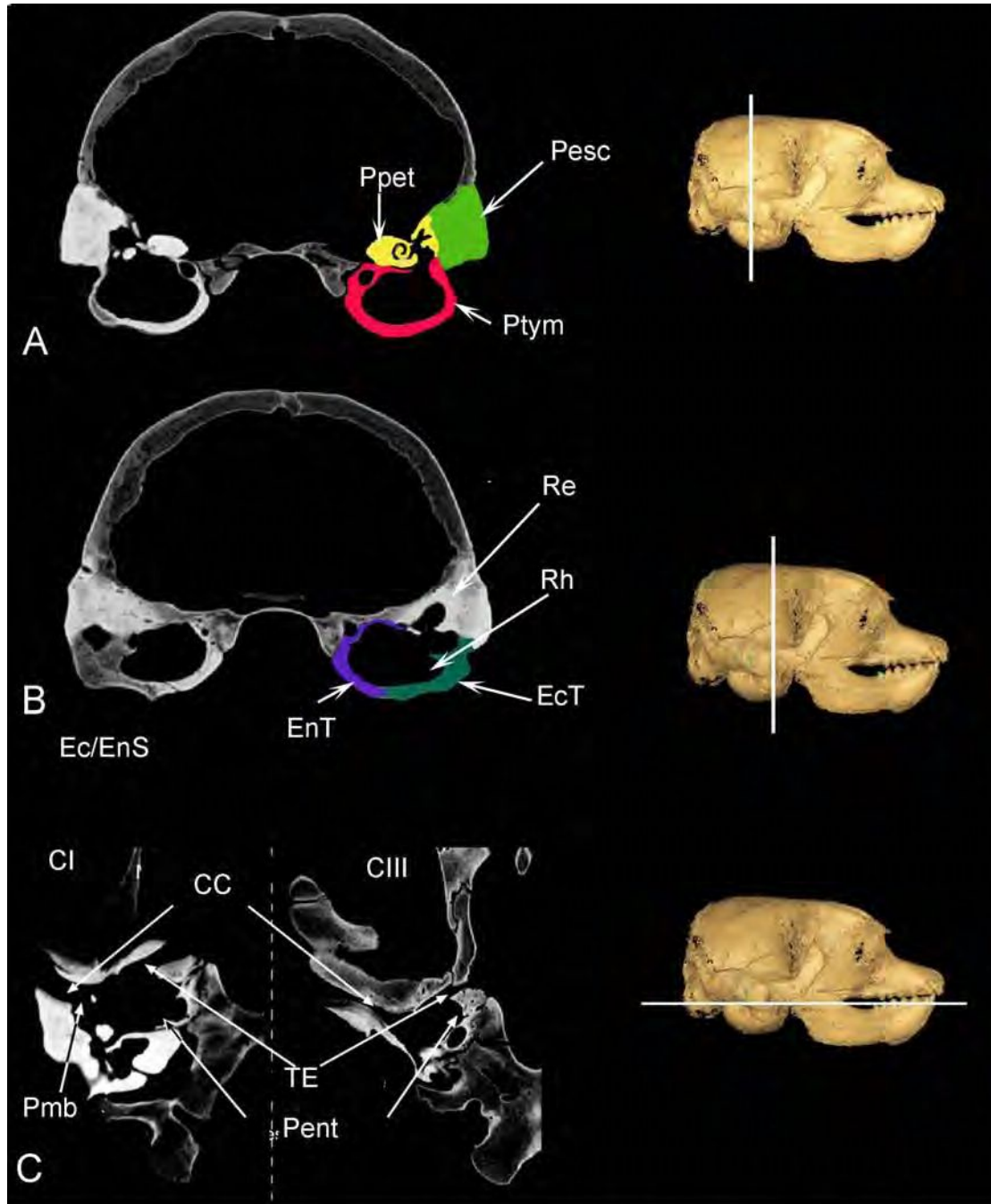


Fig.IV.29. *Mirounga leonina*. Cortes transversales del cráneo a través de TACs, en: A- mostrando las tres pars, B- mostrando la relación ecto-endotimpánico y la sutura entre ambos huesos y C- vista ventral de la bulla, mostrando las diferencias entre un ejemplar CI y un ejemplar CIII.

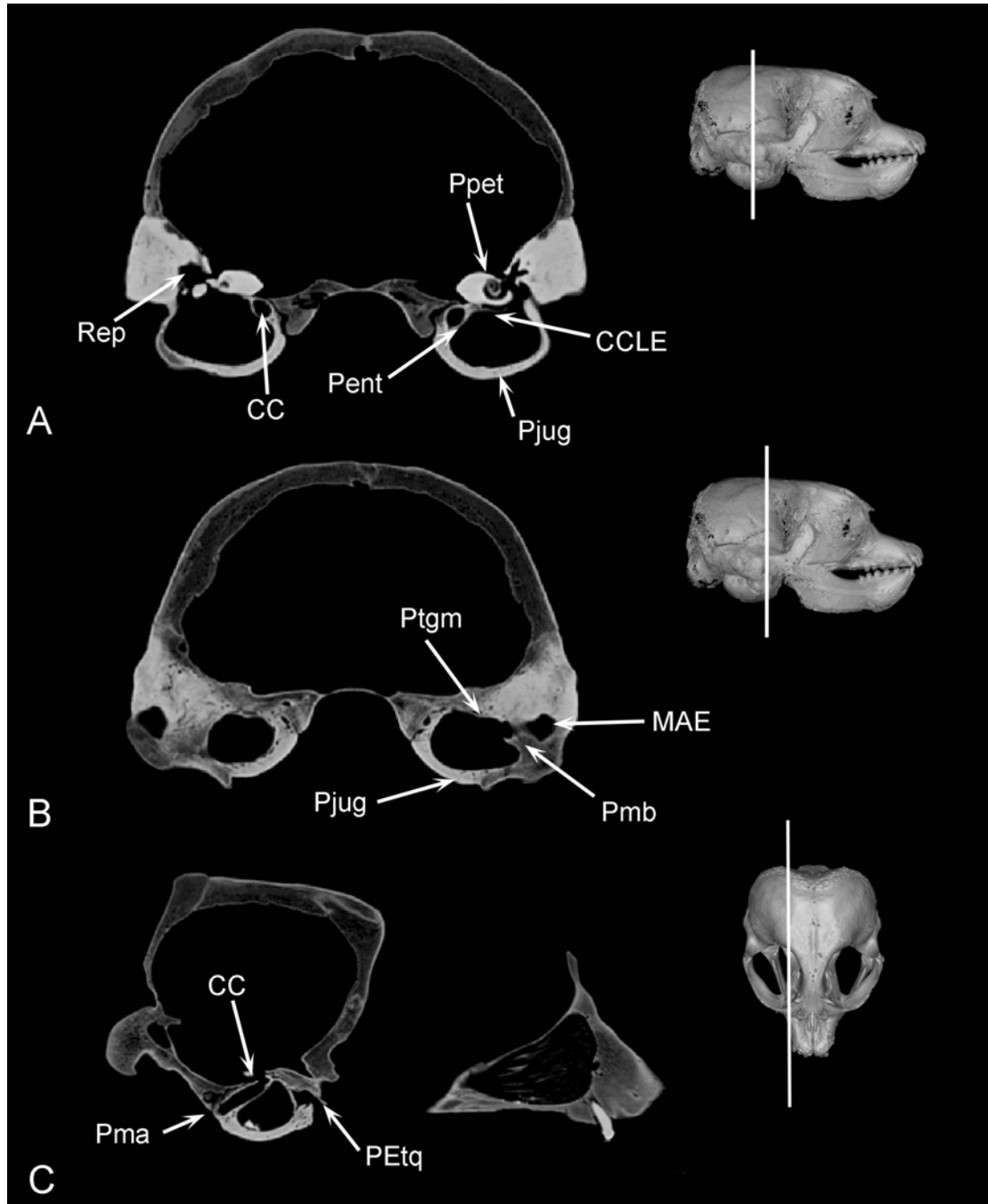


Fig.IV.30. *Mirounga leonina*. Cortes transversales del cráneo a través de TACs, mostrando: A- paries, B- vista transversal del cráneo mostrando paries y diferentes estructuras, C- vista lateral mostrando el canalis caroticus y el TE.

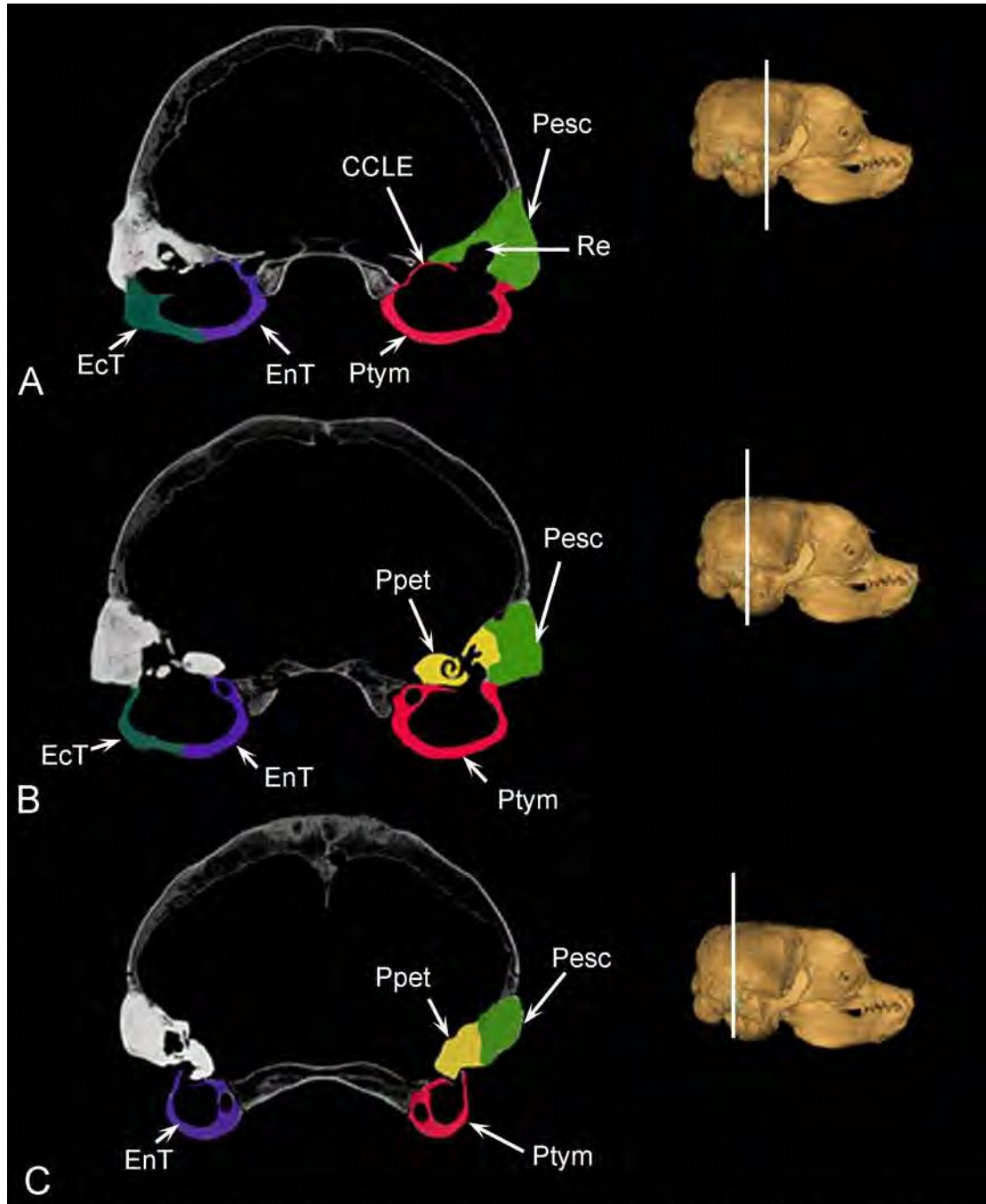


Fig.IV.31. *Mirounga leonina*. Cortes transversales seriados mostrando el desarrollo de las diferentes pars, y del ecto y entotimpánico, en sentido antero-posterior. A- a nivel de la lámina del canalis caroticus, B- a nivel de la cóclea, donde el techo está conformado tanto por el petroso como por la CCLE y C- parte más posterior con las tres pars y la cavidad reducidas.

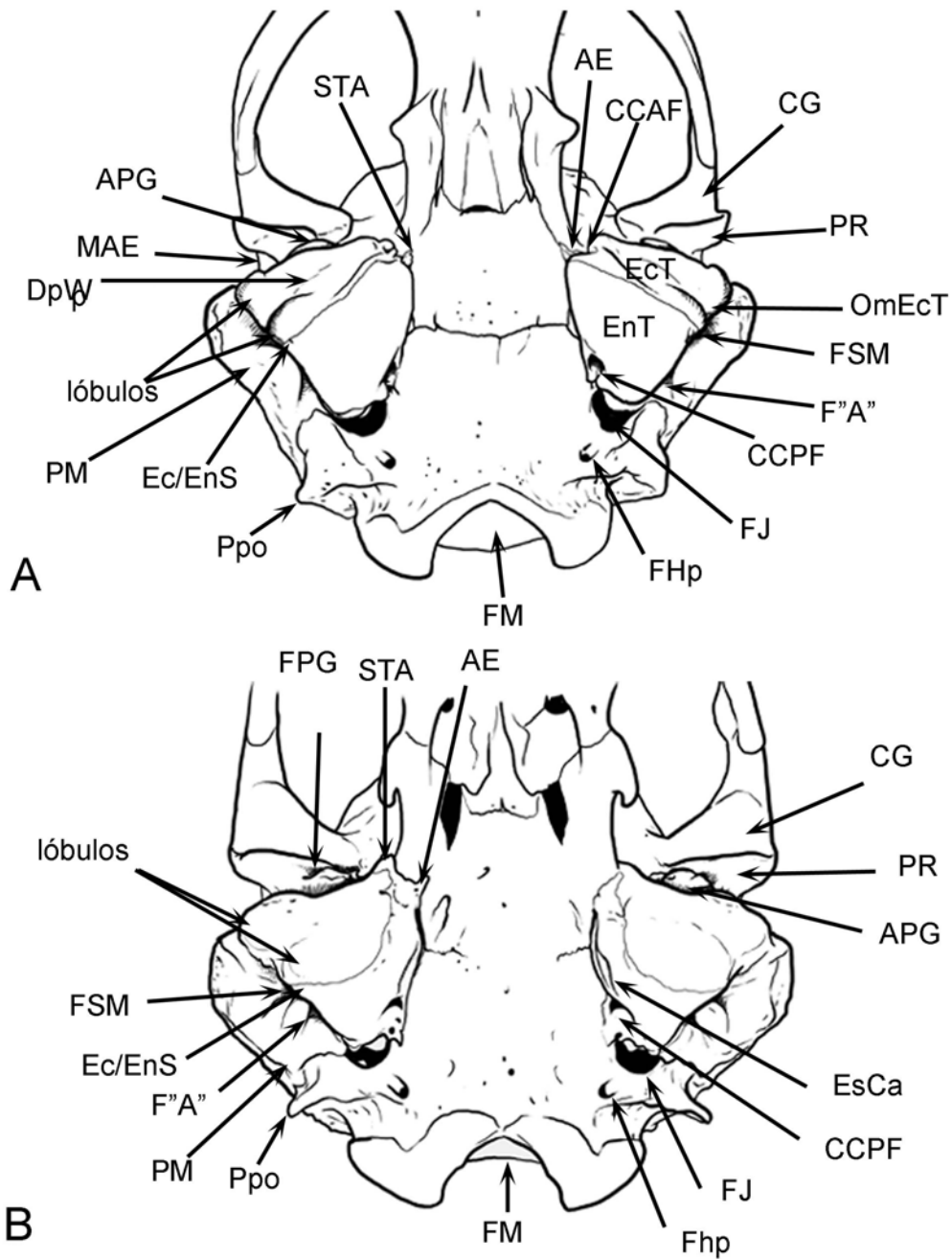


Fig.IV.32. Esquema de los cráneos en vista ventral mostrando los principales accidentes de la bulla timpánica en A- *Leptonychotes weddellii*, y B- *Lobodon carcinophagus*.

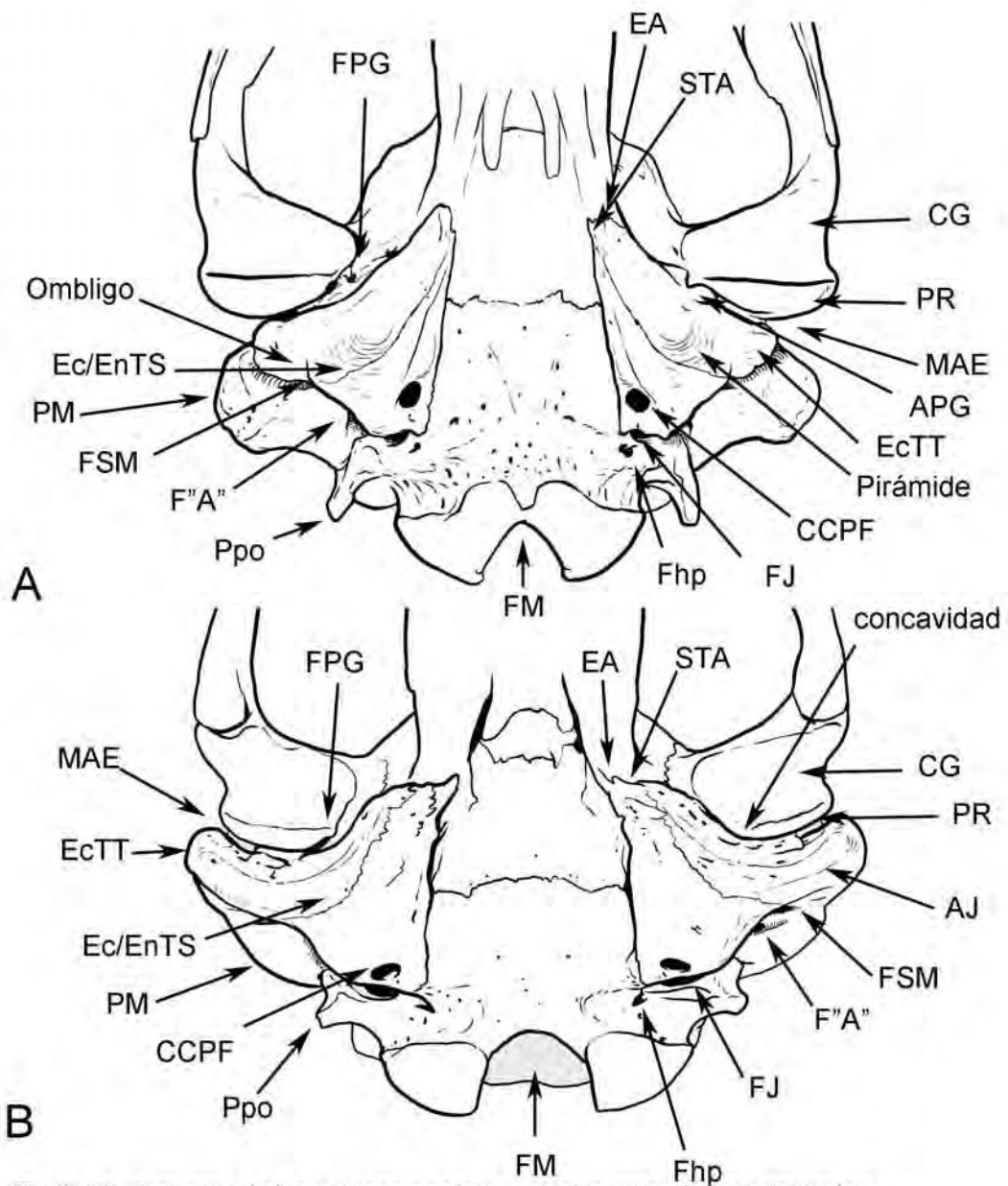


Fig.IV.33. Esquema de los cráneos en vista ventral mostrando los principales accidentes de la bulla timpánica en A- *Hydrurga leptonyx* y B- *Ommatophoca rossii*

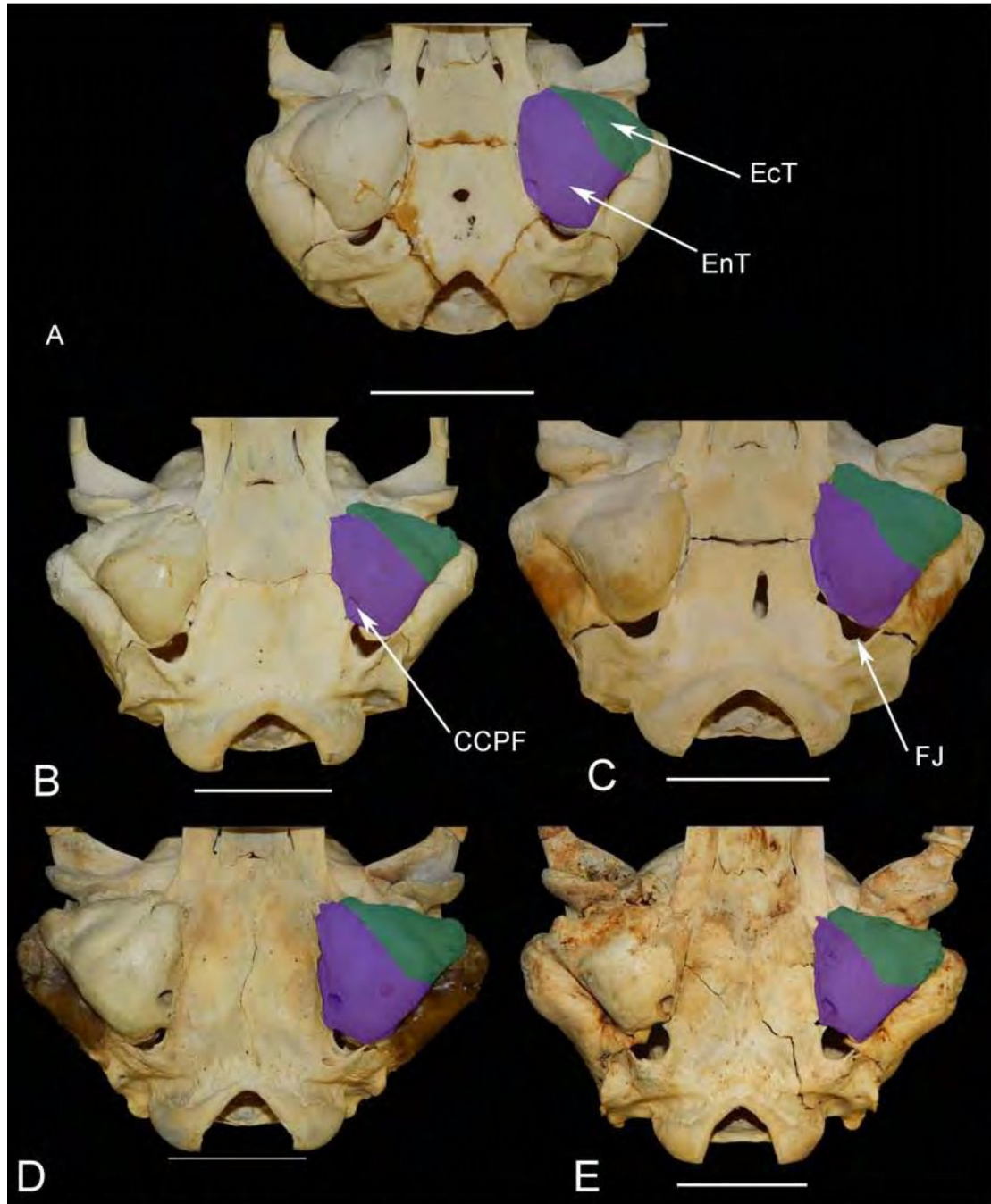


Fig.IV.34. *Leptonychotes weddellii*. Cráneos de diferentes estadios y sexos, mostrando la relación ectotimpánico-entotimpánico. A- ejemplar CI, B- ejemplar hembra CII, C- ejemplar macho CII, D- ejemplar hembra CIII, E- ejemplar macho CIII.

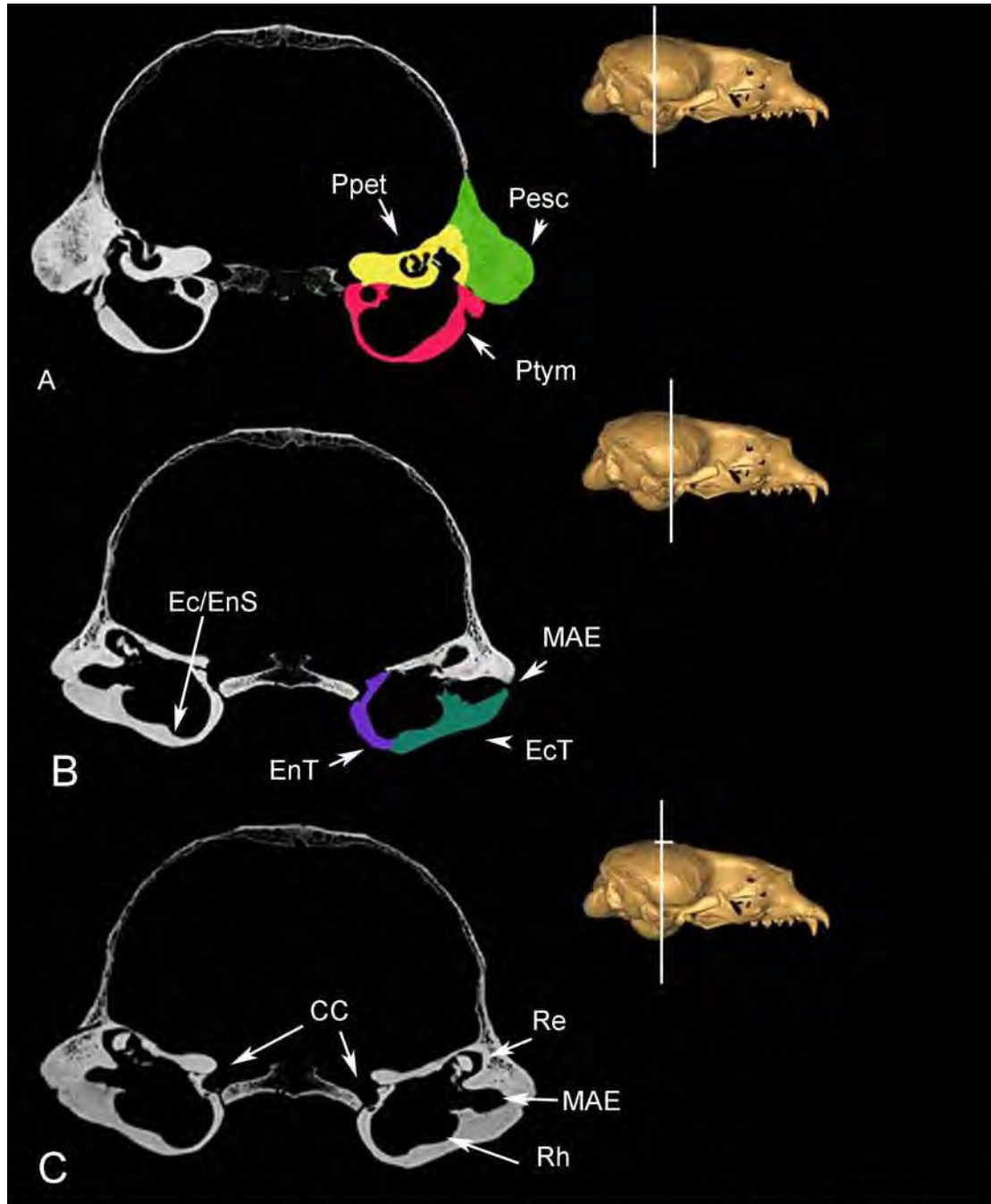


Fig.IV.35. *Leptonychotes weddellii*. Cortes transversales del cráneo a través de TACs: A- mostrando las tres pars, B- mostrando la relación ecto-endotimpánico y la sutura entre ambos huesos y C- mostrando principales características de la cavidad.

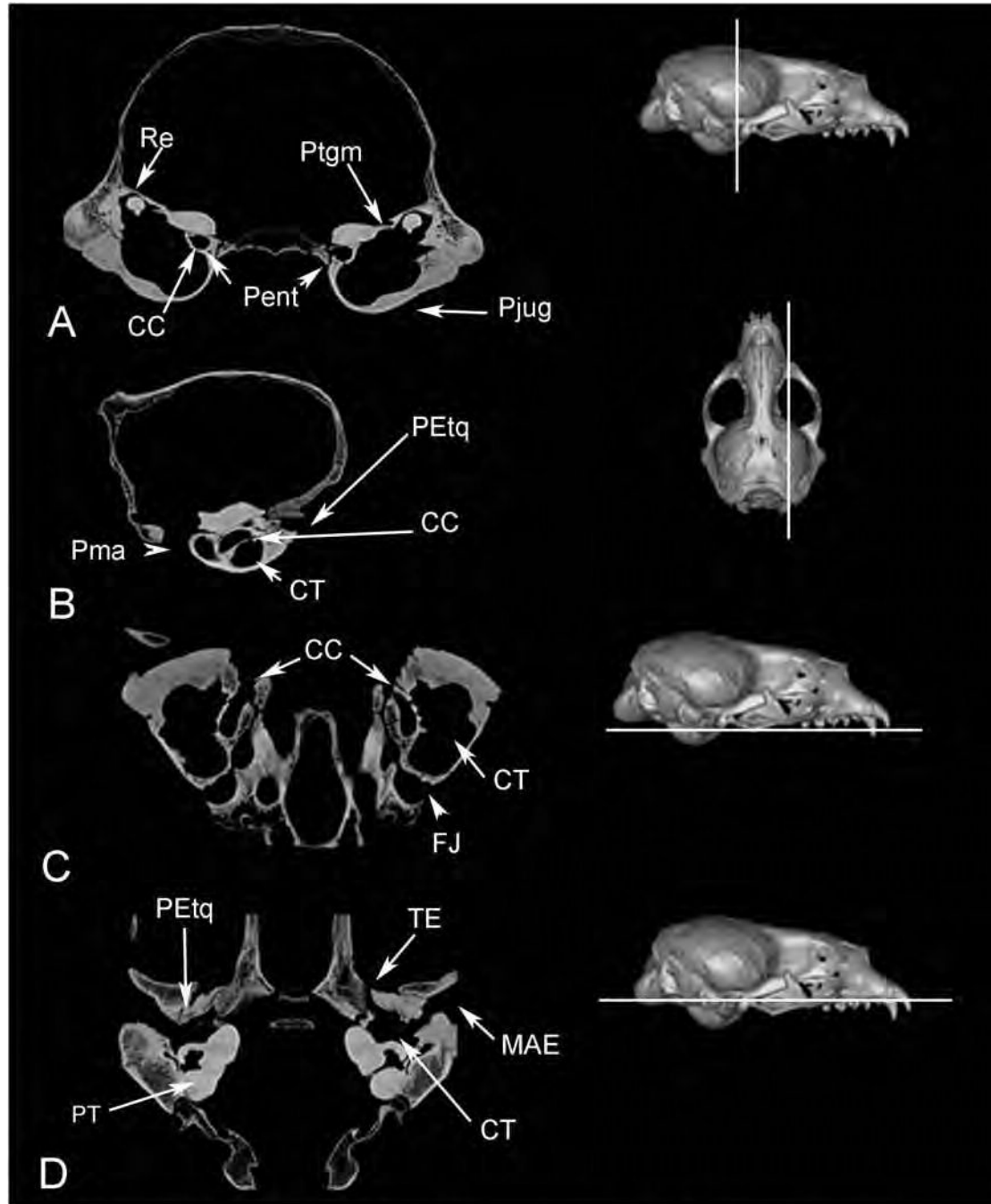


Fig.IV.36. *Leptonychotes weddellii*. Cortes mostrando las paries. A- vista de un corte transversal, B- vista lateral mostrando canalis caroticus y TE, C- vista de un corte medial mostrando el nivel más ventral donde se encuentra el canalis caroticus y D- vista de un corte medial mostrando el nivel más dorsal al anterior donde se encuentran el TE y el MAE.

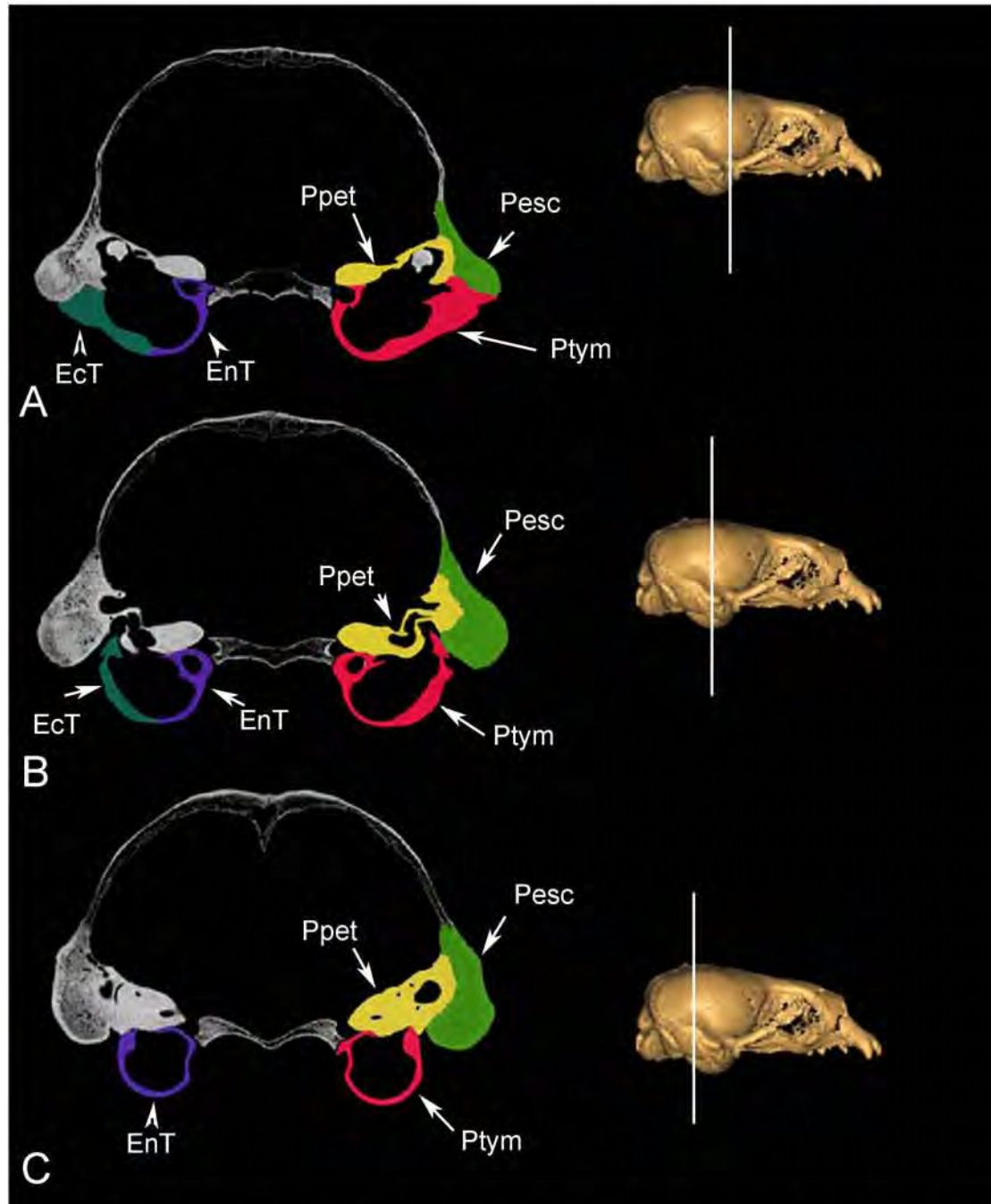


Fig.IV.37. *Leptonychotes weddellii*. Cortes transversales seriados mostrando el desarrollo de las diferentes pars, y del ecto y entotimpánico, en sentido antero-posterior. A- a nivel de la parte anterior del petroso, B- a nivel de la cóclea, donde el techo está conformado por el petroso y C- parte más posterior.

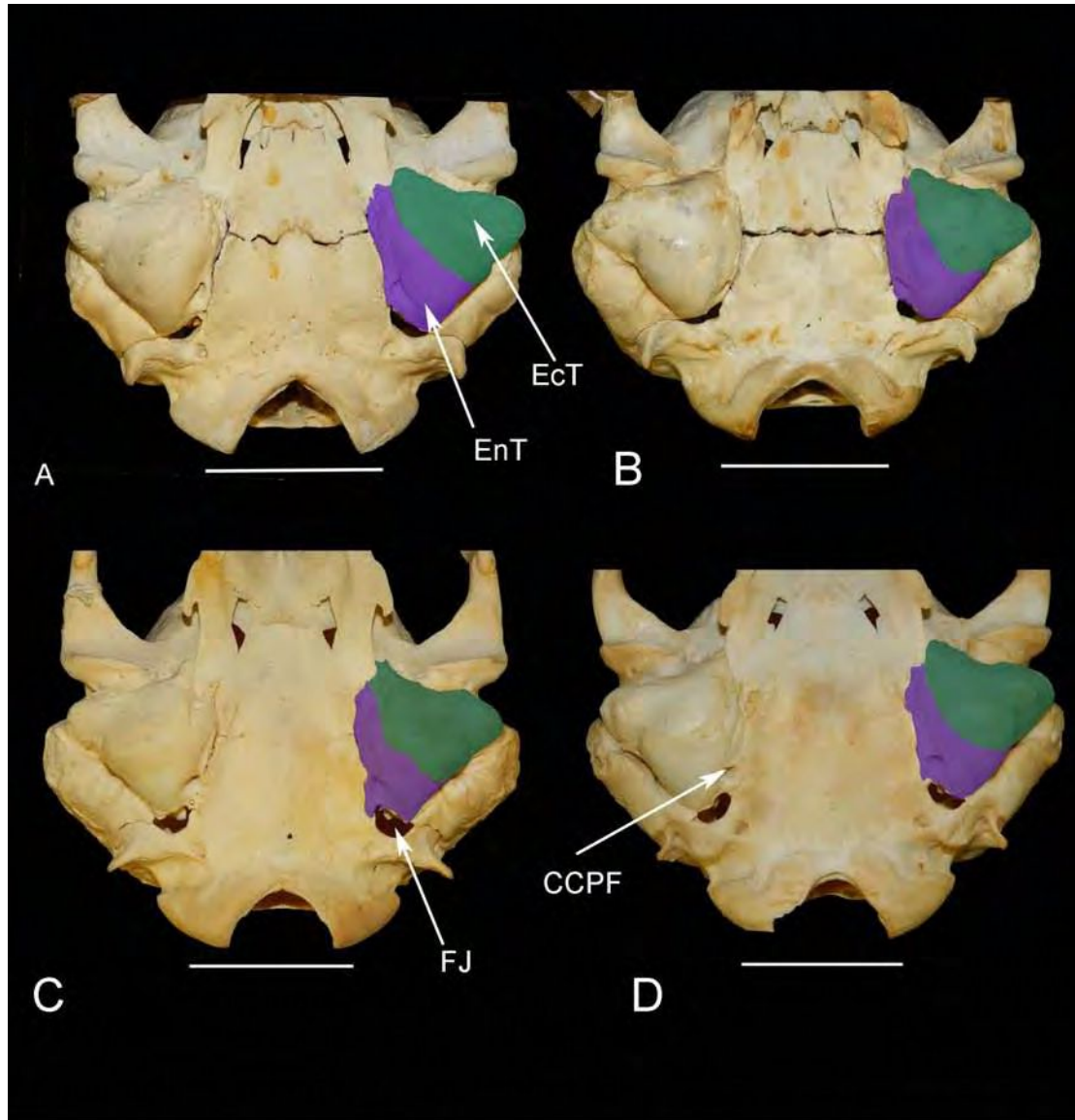


Fig.IV.38. *Lobodon carcinophagus*. Cráneos de diferentes estadios y sexos, mostrando la relación ectotimpánico-entotimpánico. A- ejemplar hembra CII, B- ejemplar macho CII, C- ejemplar hembra CIII, D- ejemplar macho CIII.

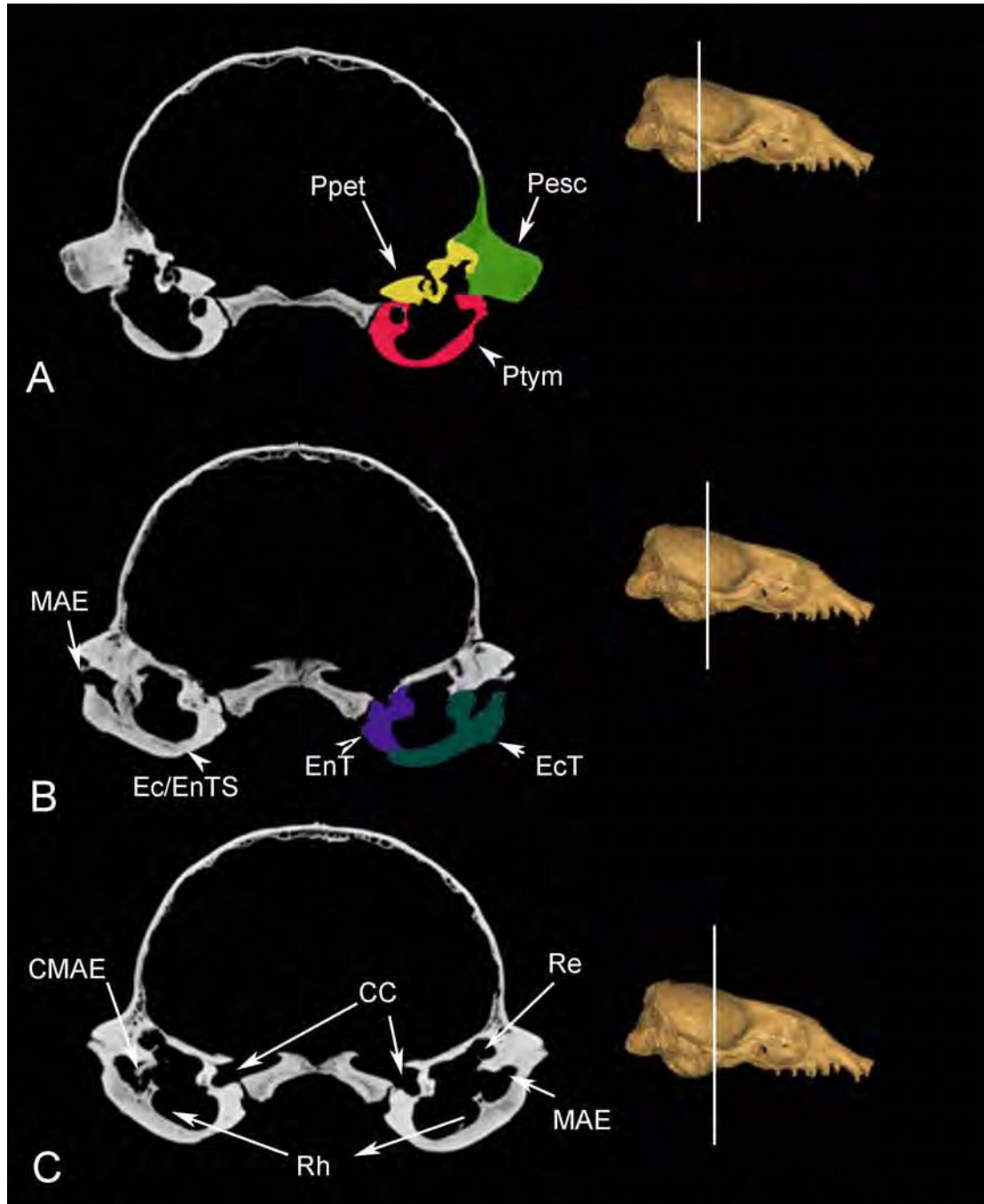


Fig.IV.39. *Lobodon carcinophagus*. Cortes transversales del cráneo a través de TACs: A- mostrando las tres pars, B- mostrando la relación ecto-endotimpánico y la sutura entre ambos huesos y C- mostrando principales características de la cavidad.

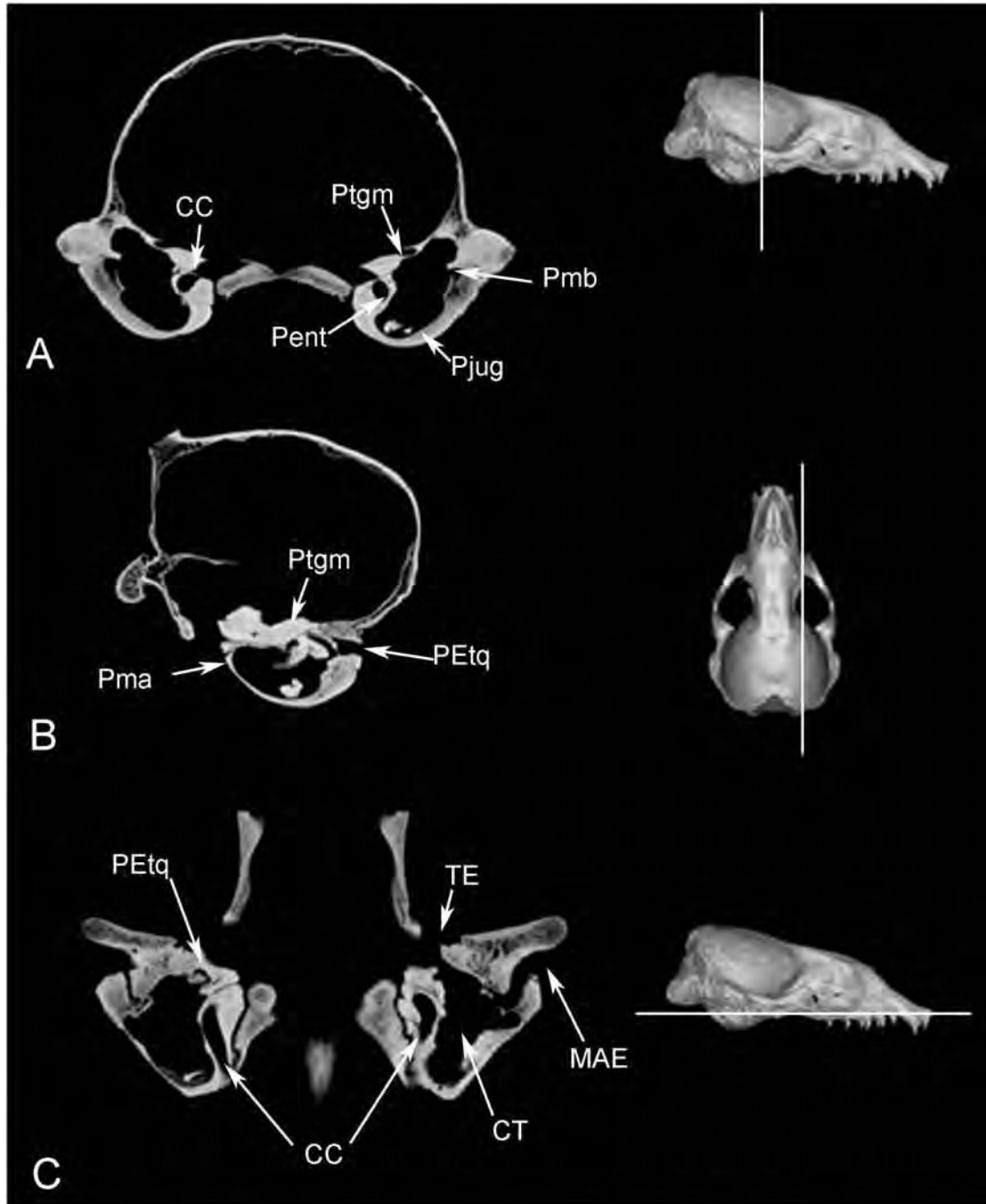


Fig.IV.40. *Lobodon carcinophagus*. Cortes mostrando las paries. A- vista de un corte transversal, B- vista lateral mostrando el TE, C- vista de un corte medial mostrando el canalis caroticus, TE y el MAE al mismo nivel.

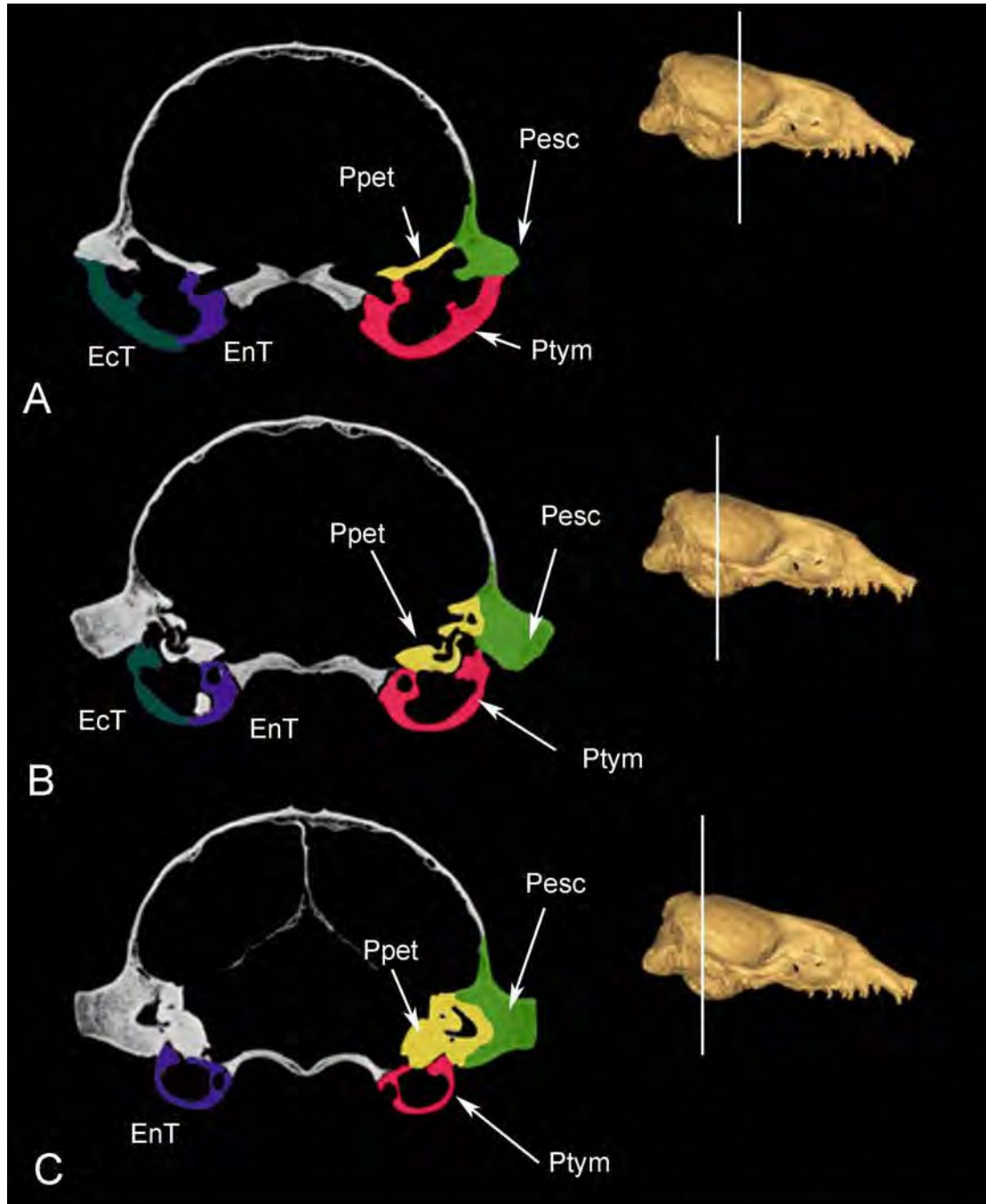


Fig.IV.41. *Lobodon carcinophagus*. Cortes transversales seriados mostrando el desarrollo de las diferentes pars, y del ecto y entotimpánico, en sentido antero-posterior. A- a nivel de la parte anterior del petroso, B- a nivel de la cóclea, donde el techo está conformado por el petroso y C- parte más posterior, en donde la más llamativa es la petrosa.

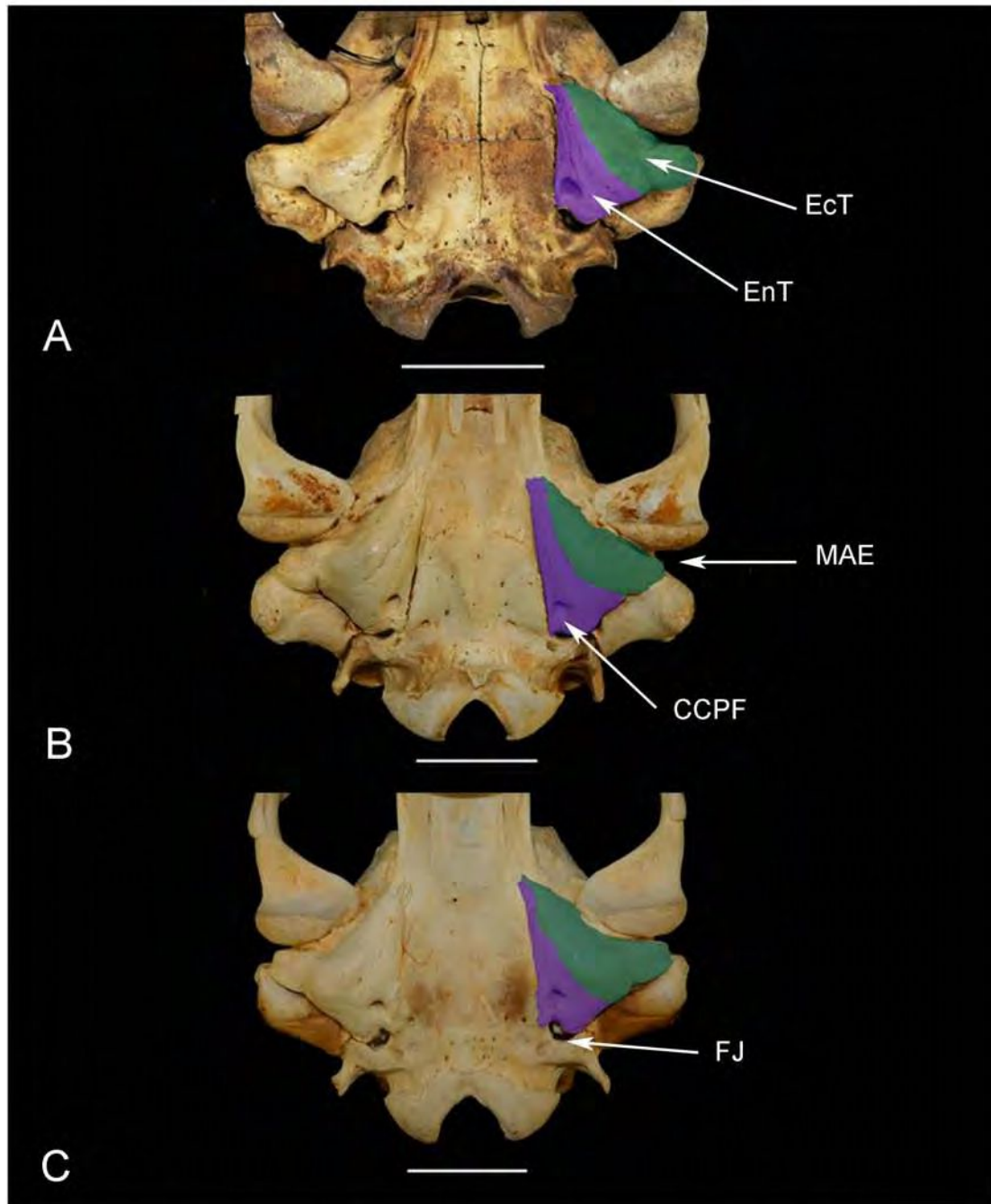


Fig.IV.42. *Hydrurga leptonyx*. Cráneos de diferentes estadios y sexos, mostrando la relación ectotimpánico-entotimpánico. A- ejemplar CII, B- ejemplar hembra CIII, C- ejemplar macho CIII.

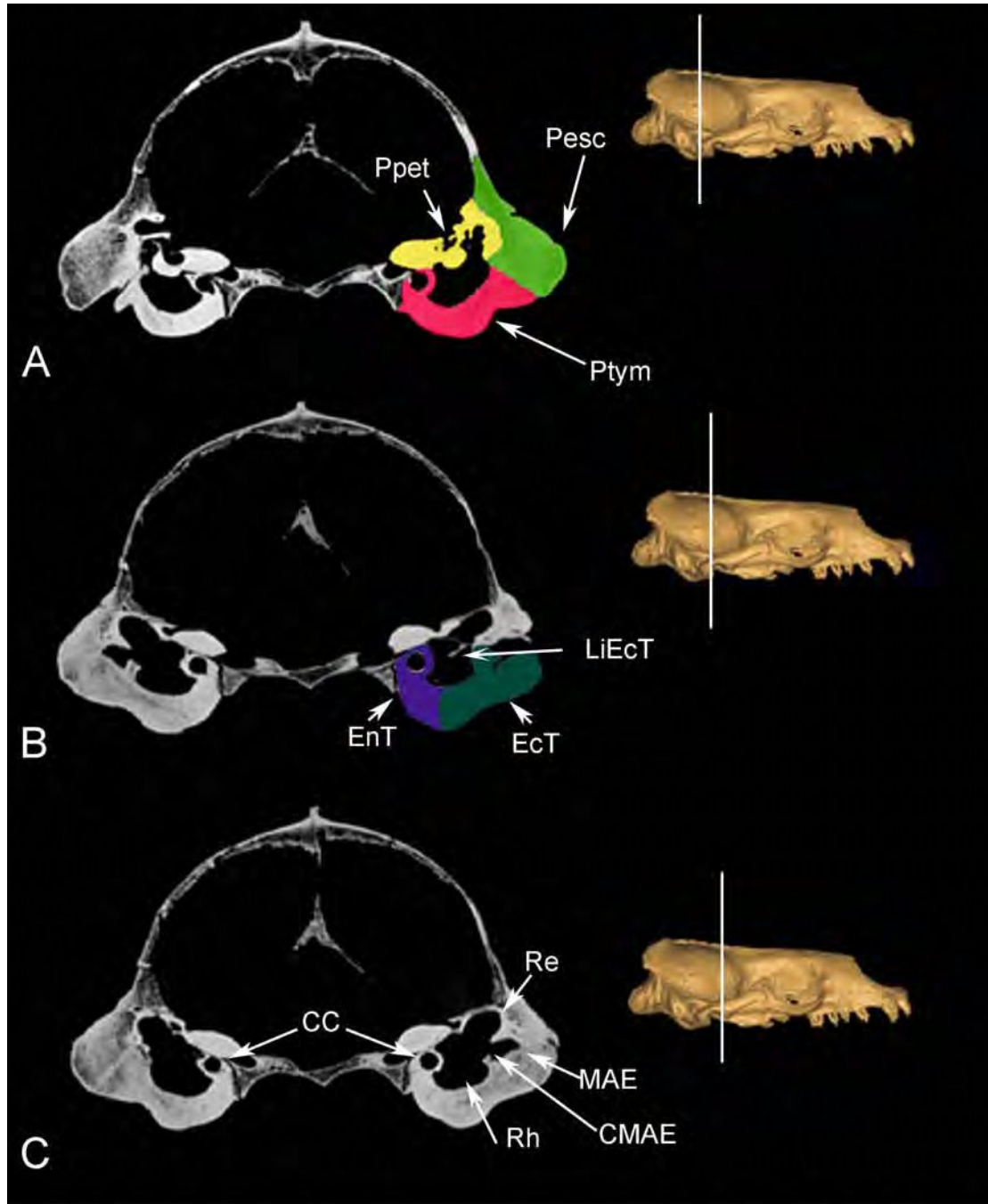


Fig.IV.43. *Hydrurga leptonyx*. Cortes transversales del cráneo a través de TACs: A- mostrando las tres pars, B- mostrando la relación ecto-endotimpánico y la sutura entre ambos huesos y C- mostrando principales características de la cavidad.

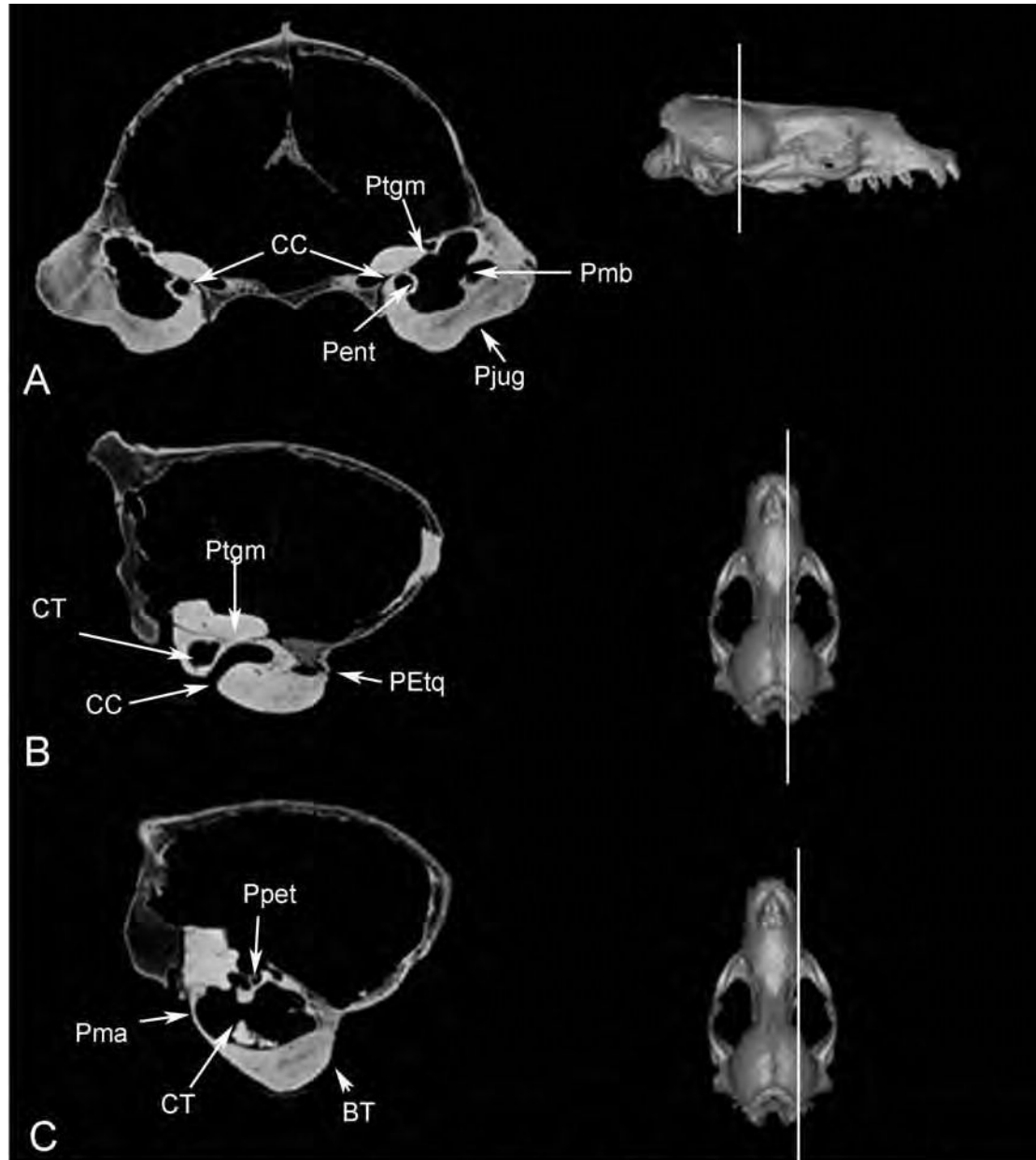


Fig.IV.44. *Hydrurga leptonyx*. Cortes mostrando las paries. A- vista de un corte transversal, B- vista lateral mostrando el TE y el CC, C- vista lateral en un corte más distal que el anterior, mostrando el grosor de la pared de la bulla.

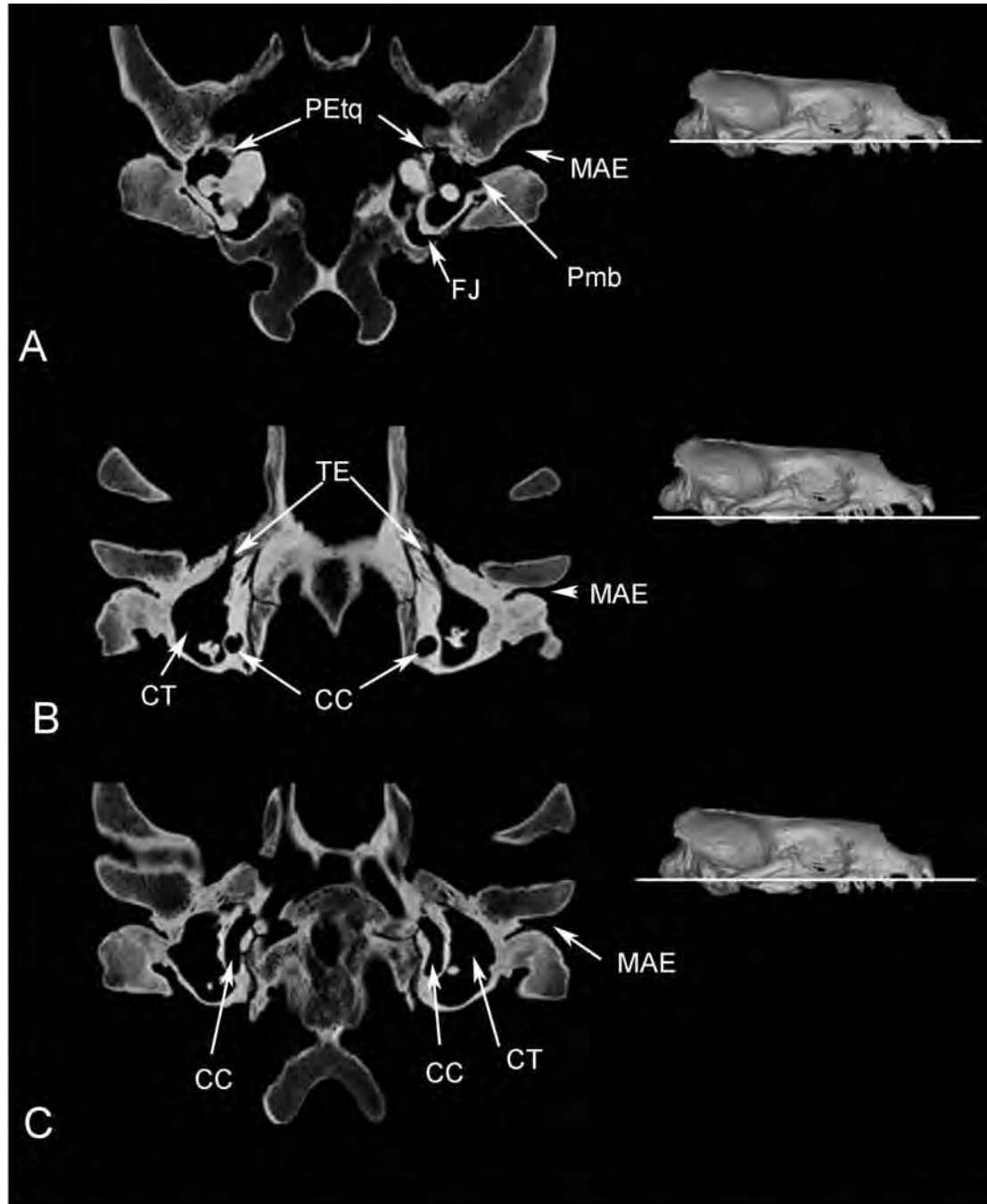


Fig.IV.45. *Hydrurga leptonyx*. Cortes mediales que muestran que el MAE, TE y CC están en diferentes planos. A- corte a nivel del piso del petroso, donde se observa el MAE, B- vista a nivel ventral del MAE, donde se observa el TE, y C- vista en un nivel intermedio respecto a los dos anteriores mostrando el CC.

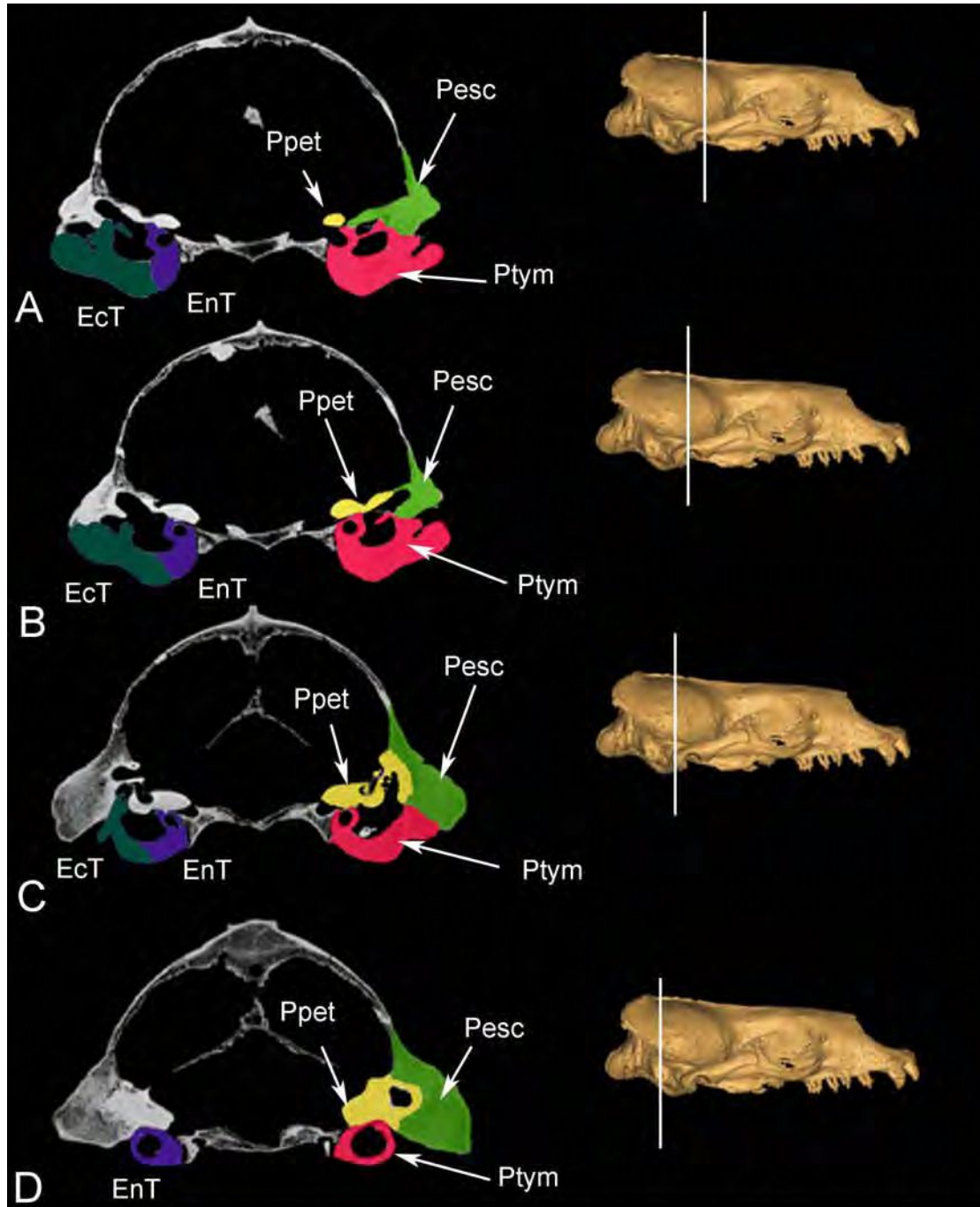


Fig.IV.46. *Hydrurga leptonyx*. Cortes transversales seriados mostrando el desarrollo de las diferentes pars, y del ecto y entotimpánico, en sentido antero-posterior. A- a nivel de la parte anterior del petroso, B- a nivel anterior de la cóclea, C- a nivel de la cóclea y D- parte más posterior, en donde la más llamativa es la escamosa.

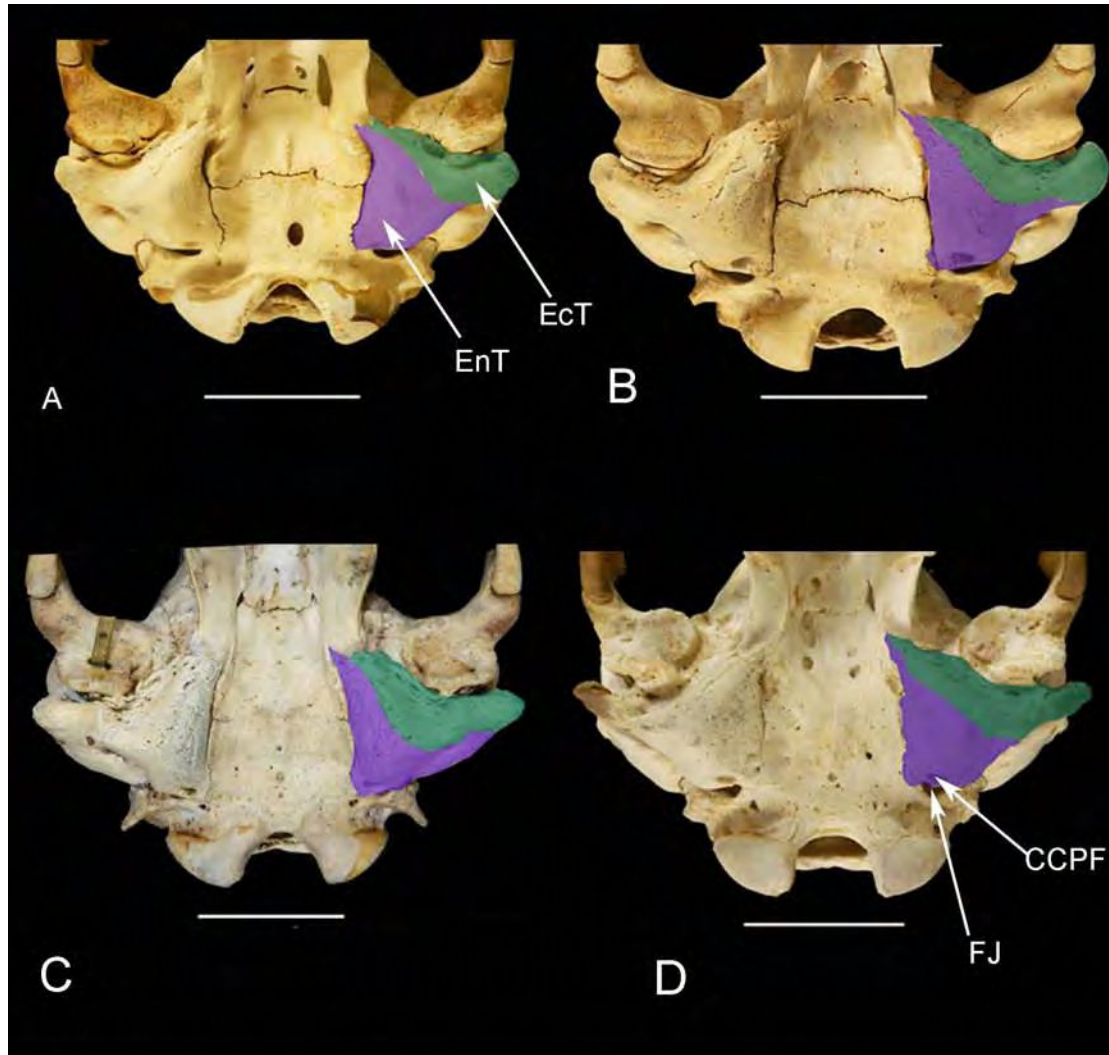


Fig.IV.47. *Ommatophoca rossii*. Cráneos de diferentes estadios y sexos, mostrando la relación ectotimpánico-entotimpánico. A- ejemplar hembra CII, B- ejemplar CII, C- ejemplar hembra CIII y D- ejemplar macho CIII.

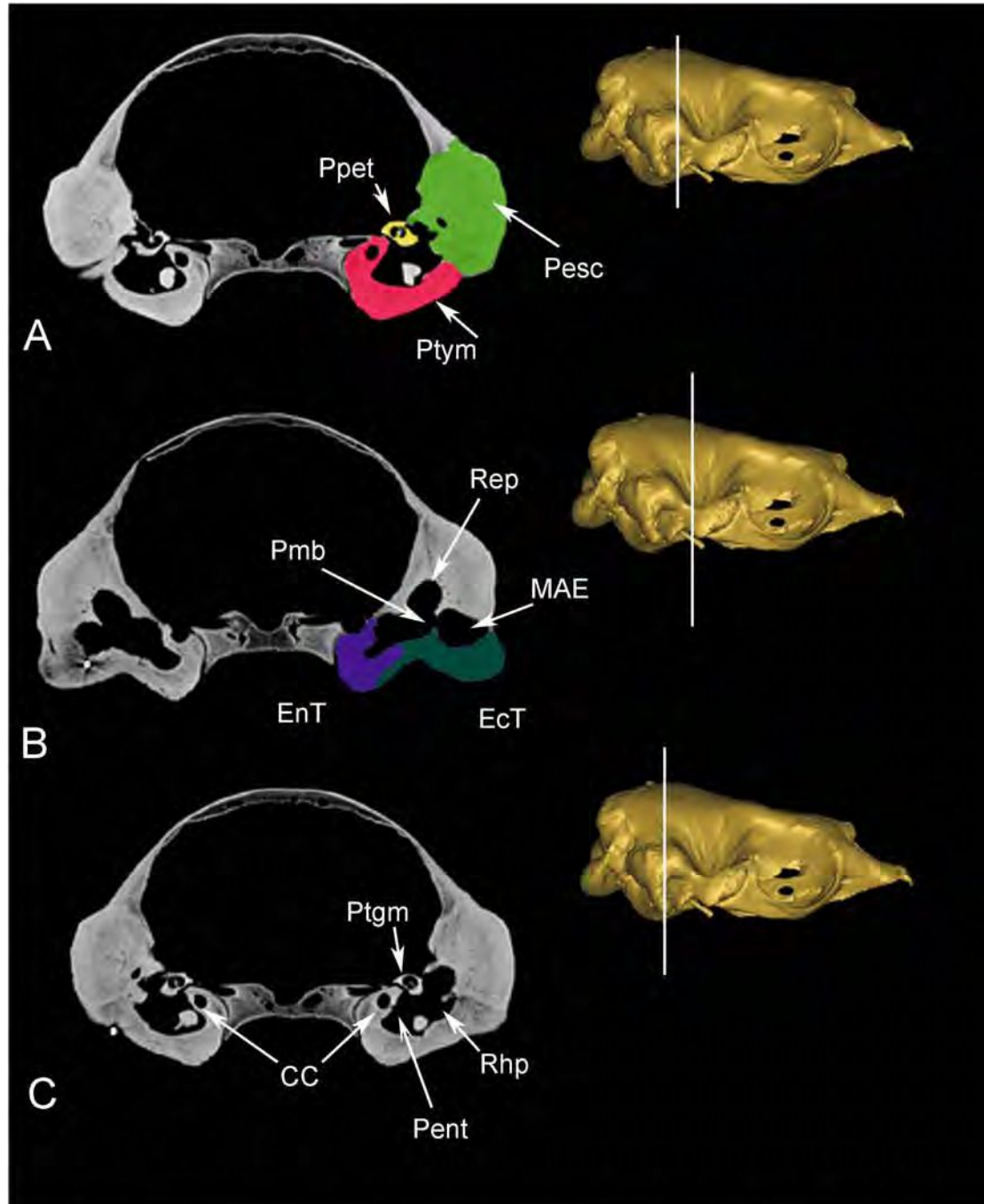


Fig.IV.48. *Ommatophoca rossii*. Cortes transversales del cráneo a través de TACs: A- mostrando las tres pars, B- mostrando la relación ecto-endotimpánico y la sutura entre ambos huesos y C- mostrando principales características de la cavidad.

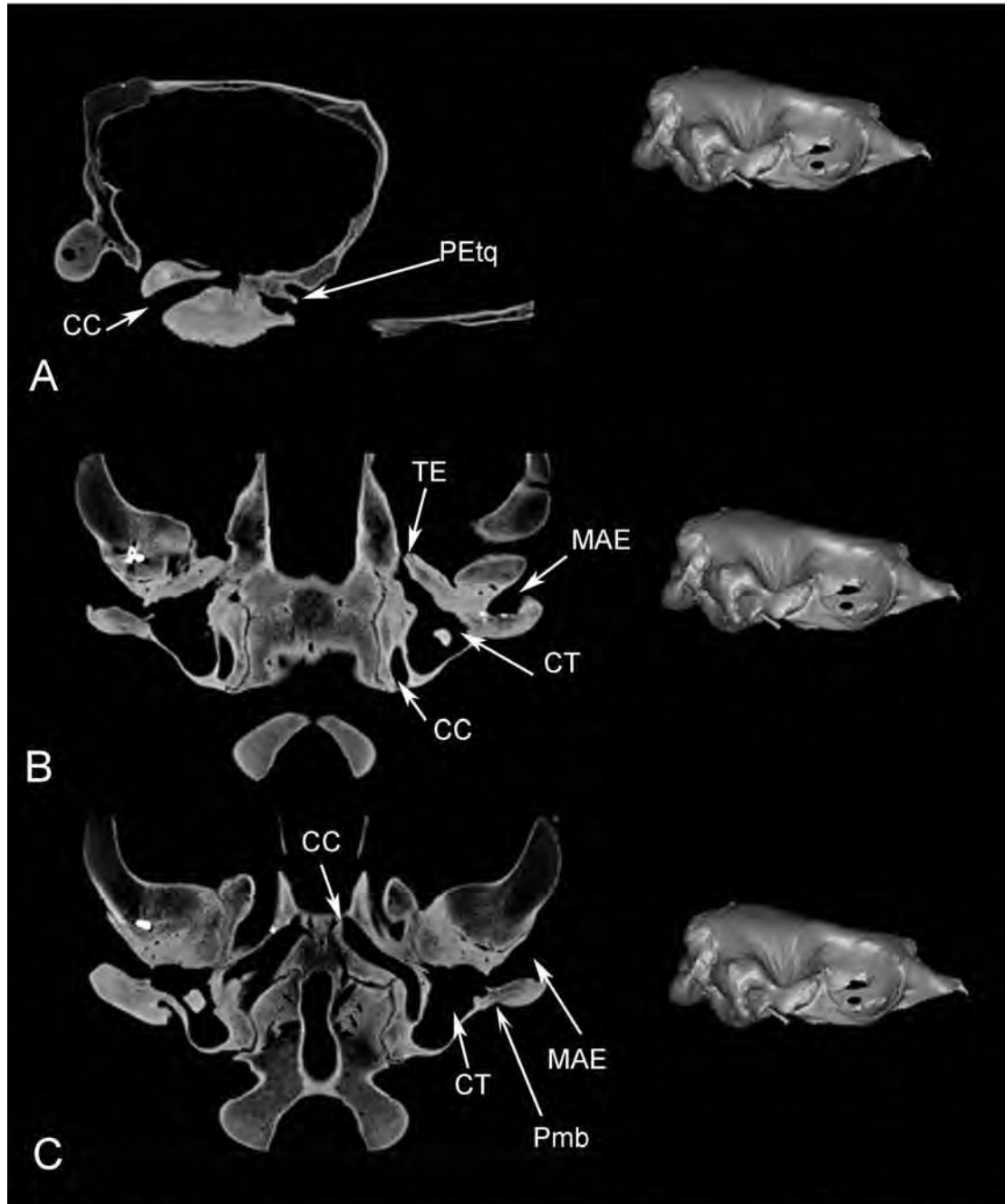


Fig.IV.49. *Ommatophoca rossii*. Cortes mostrando las paries en: A- vista lateral, B- vista de un corte medial mostrando el MAE y el TE y C- vista medial en un plano más dorsal al anterior mostrando el MAE y el CC sinuoso.

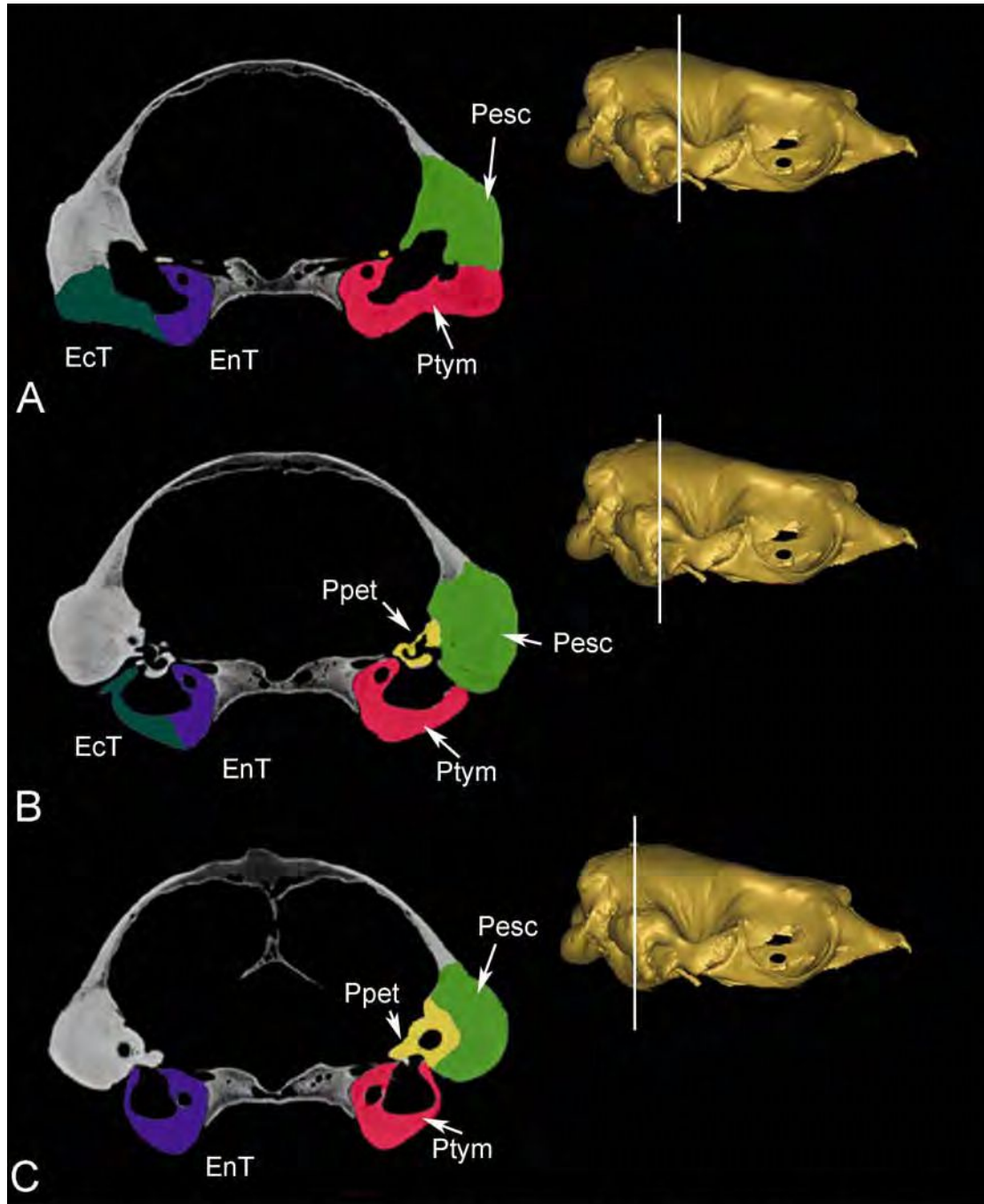


Fig.IV.50. *Ommatophoca rossii*. Cortes transversales seriados mostrando el desarrollo de las diferentes pars, y del ecto y entotimpánico, en sentido antero-posterior. A- a nivel de la parte anterior del petroso, B- a nivel de la cóclea, C- parte más posterior, en donde la más llamativa es la timpánica.

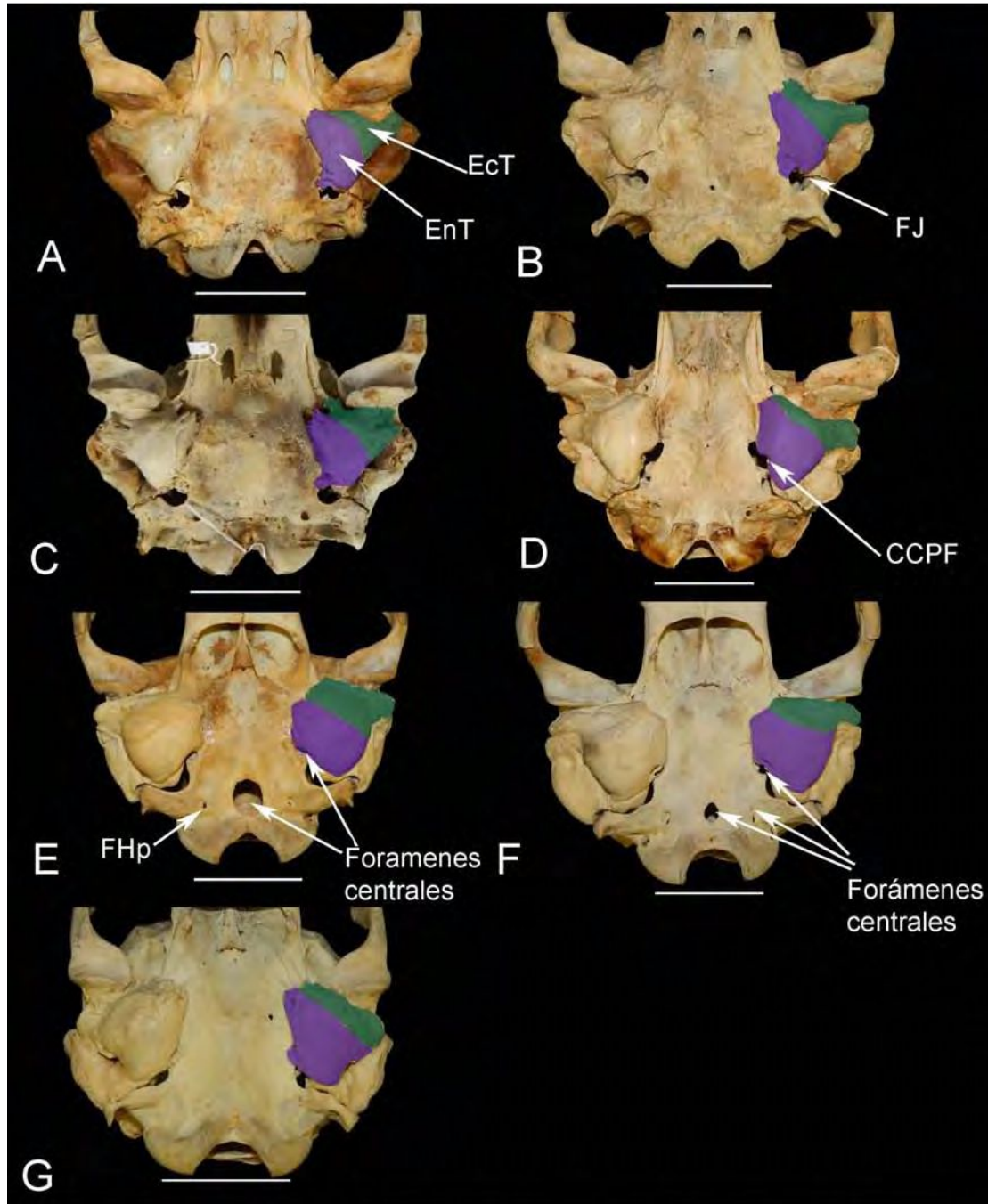


Fig.IV.51. Monachinae (A,B y C), Phocinae (D,E,F y G) Mostrando las diferentes morfologías de las bullas de ejemplares de clase III: A- *Monachus monachus*, B- *Monachus tropicalis*, C- *Monachus schauinslandi*, D- *Halichoerus grypus*, E- *Cystophora cristata* hembra, F- *Cystophora cristata* macho y G- *Erignathus barbatus*.

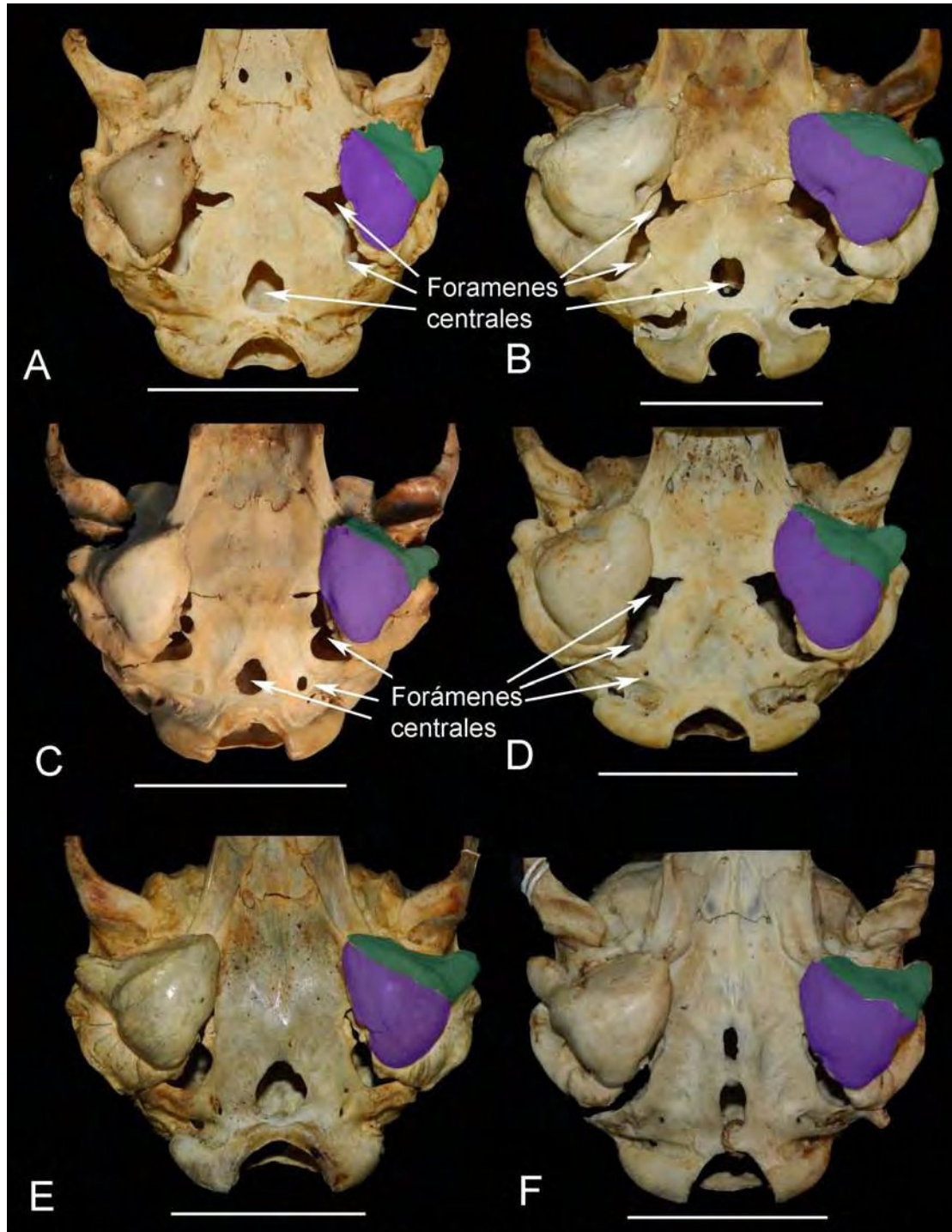


Fig.IV.52. Phocinae. Mostrando las diferentes morfologías de las bullas de ejemplares de clase III: A- *Phoca caspica*, B- *Phoca fasciata*, C- *Phoca sibirica*, D- *Phoca hispida*, E- *Phoca vitulina* y F- *Phagophilus groenlandicus*.

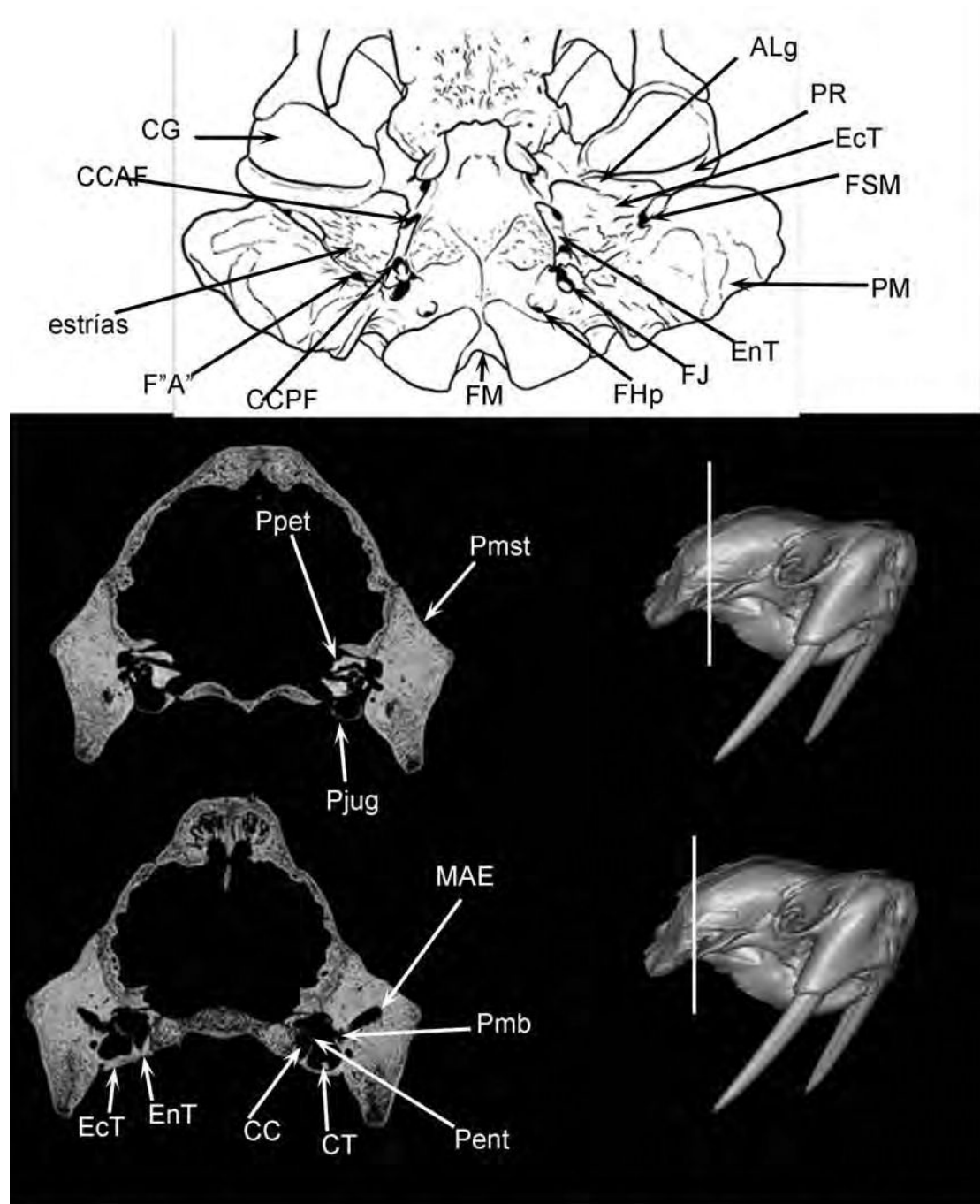


Fig.IV.53. *Odobenus rosmarus*. A- Esquema general mostrando los principales accidentes y forámenes de la especie, B- cortes transversales de TACs, mostrando las pars y las paries.

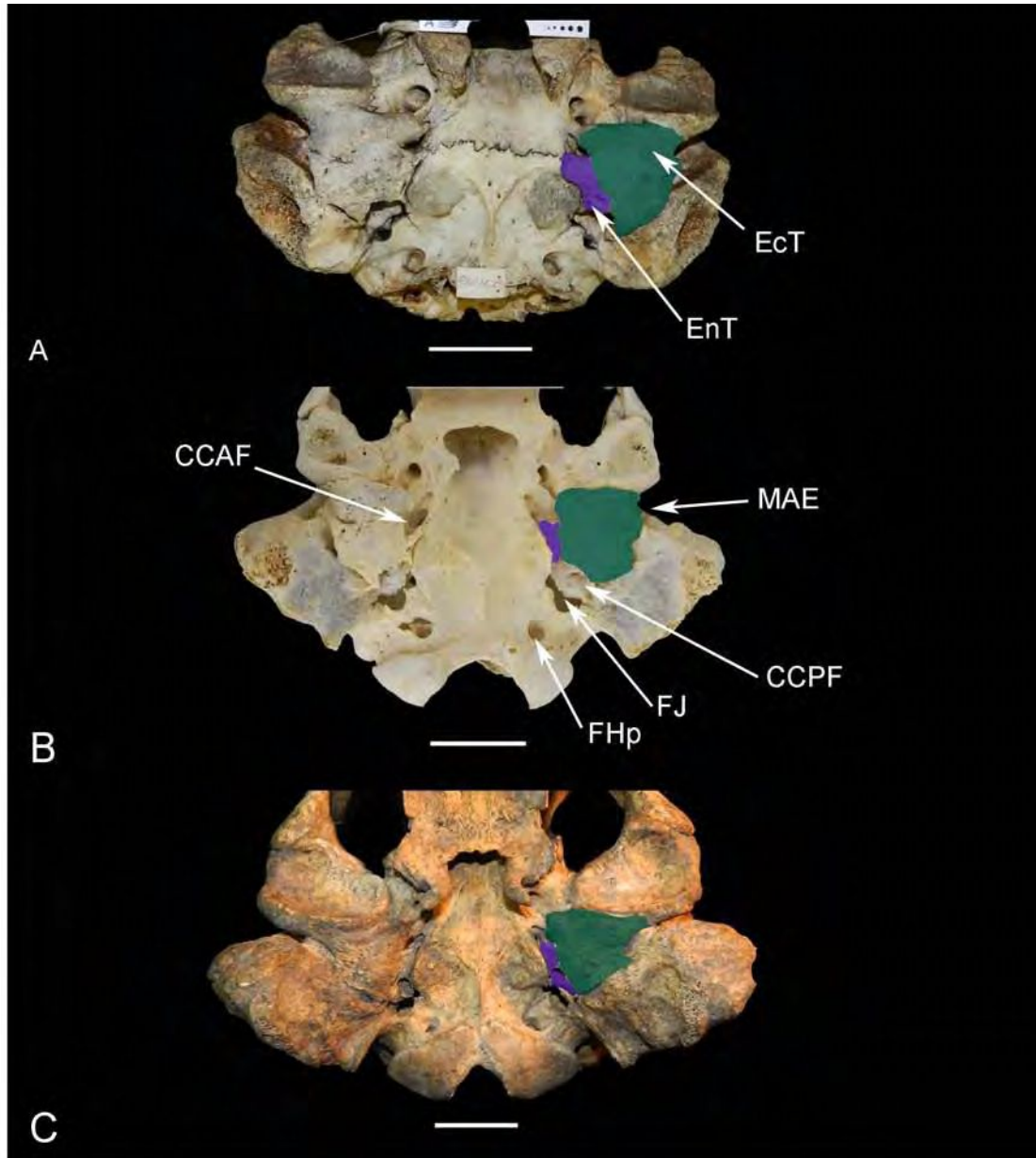


Fig.IV.54. *Odobenus rosmarus*. Cráneos en vista ventral mostrando los diferentes forámenes y la relación entre ento- ectotimpánico en ejemplares de diferentes edades, A- ejemplar CII, B- ejemplar CIII y C- ejemplar CIV.

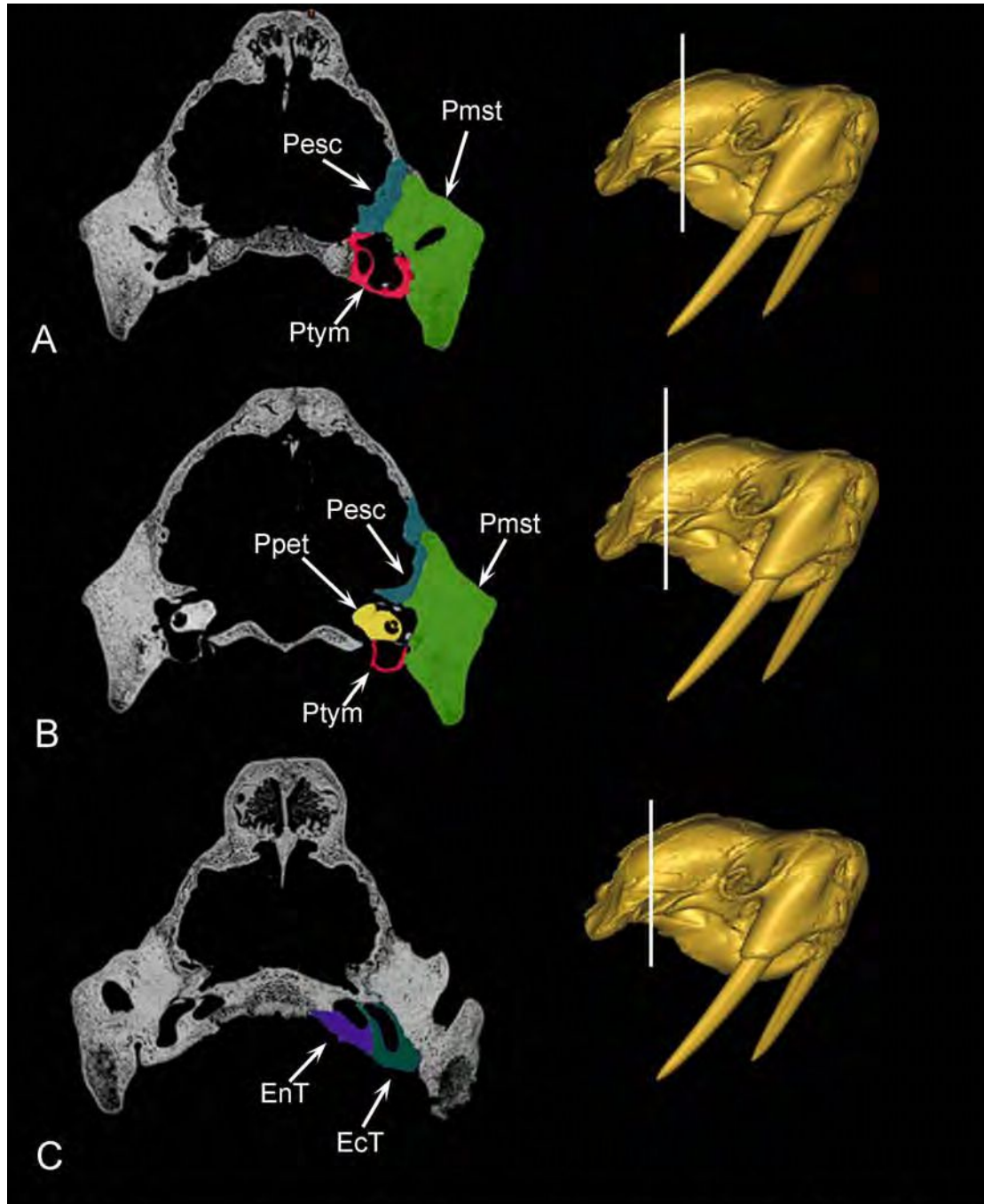


Fig.IV.55. *Odobenus rosmarus*. Cortes transversales seriados mostrando el desarrollo de las diferentes pars, y del ecto y entotimpánico, en sentido antero-posterior. A- a nivel de la parte anterior del petroso, B- a nivel de la cóclea, C- parte más posterior, la pars más llamativa siempre es la mastoidea.

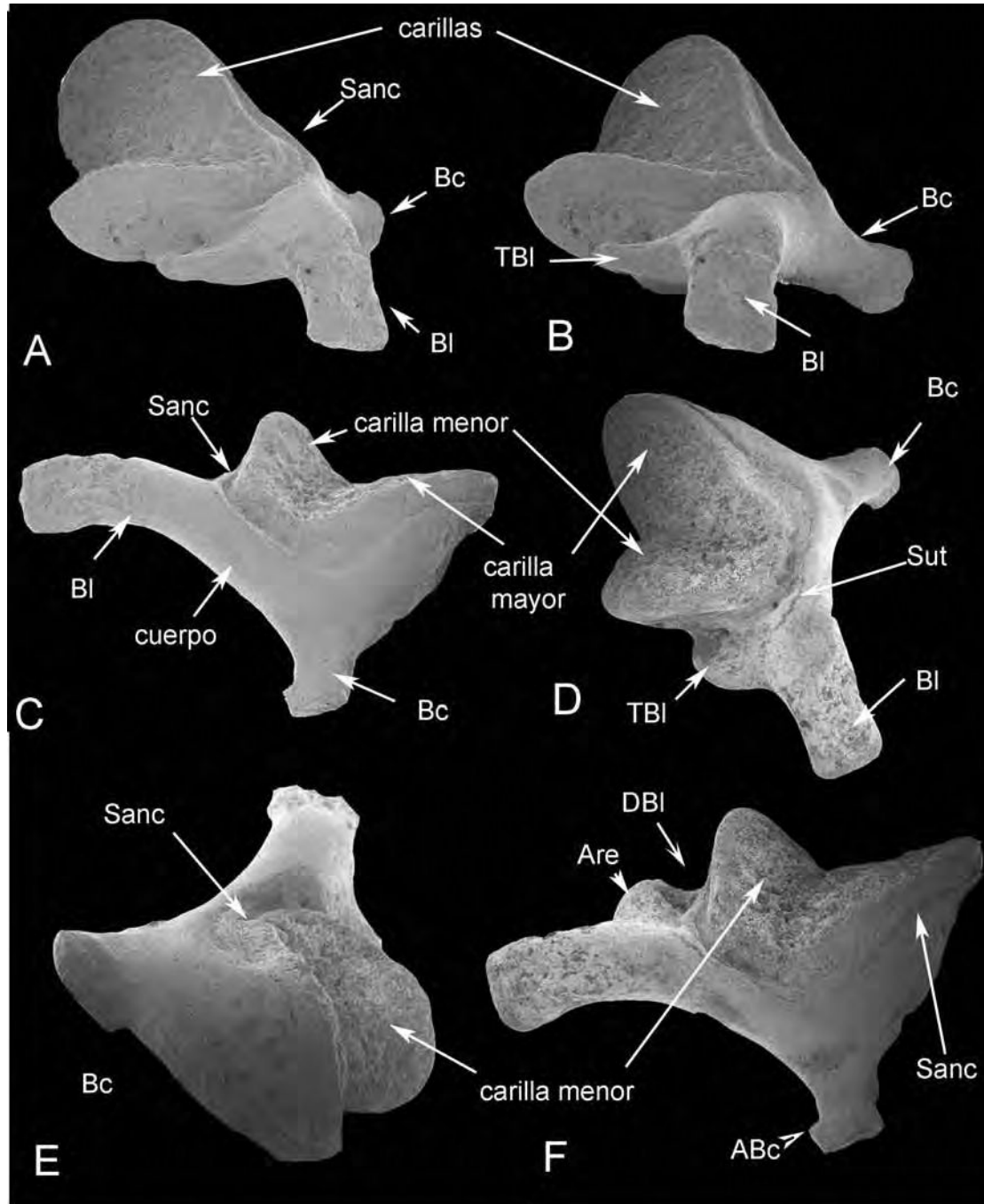


Fig.IV.56. *Arctocephalus gazella*. Yunque izquierdo. Mostrando las principales características.

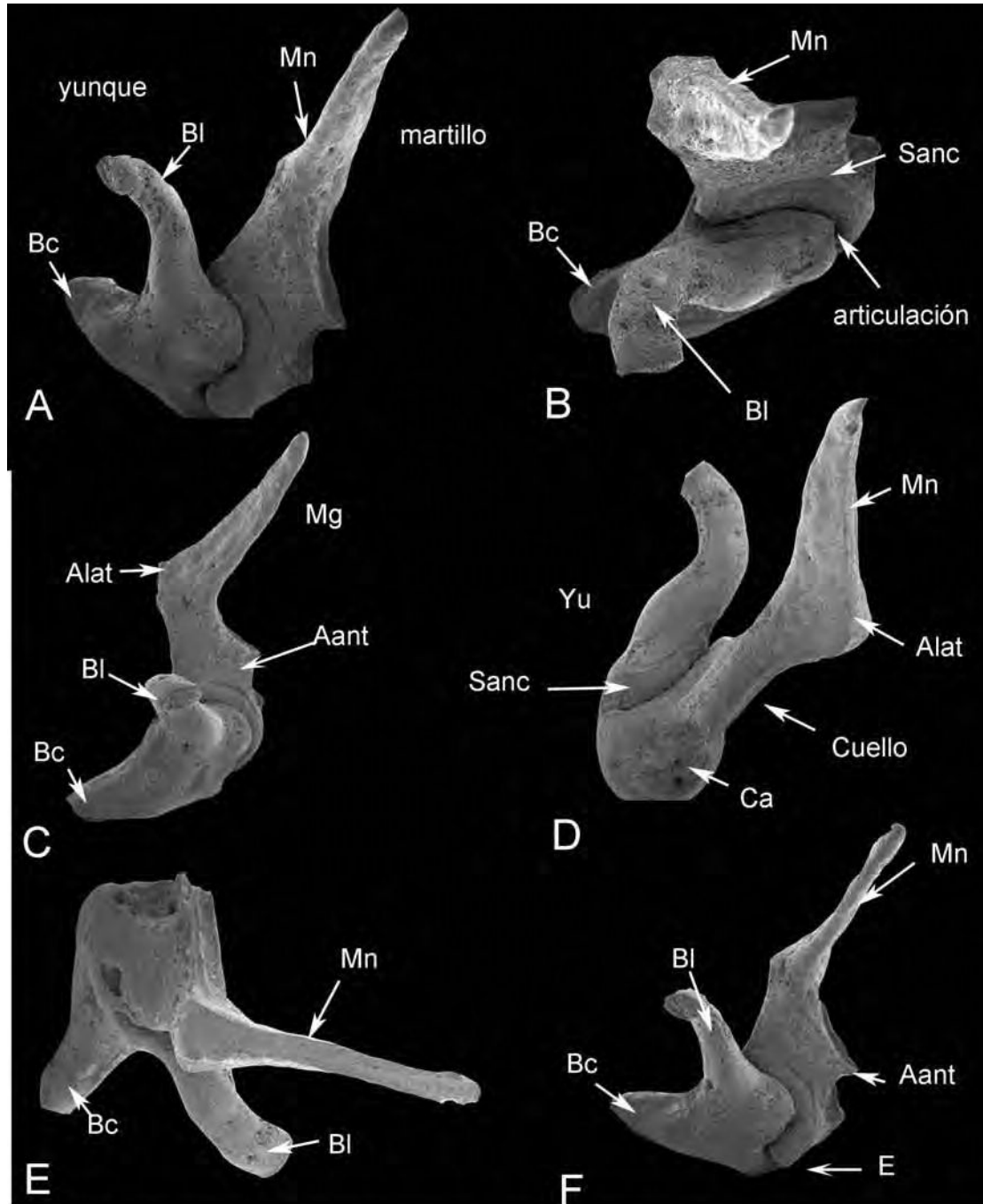


Fig.IV.57. *Otaria byronia*. Yunque y martillo derecho. Mostrando las principales características de ambos huesecillos articulados.

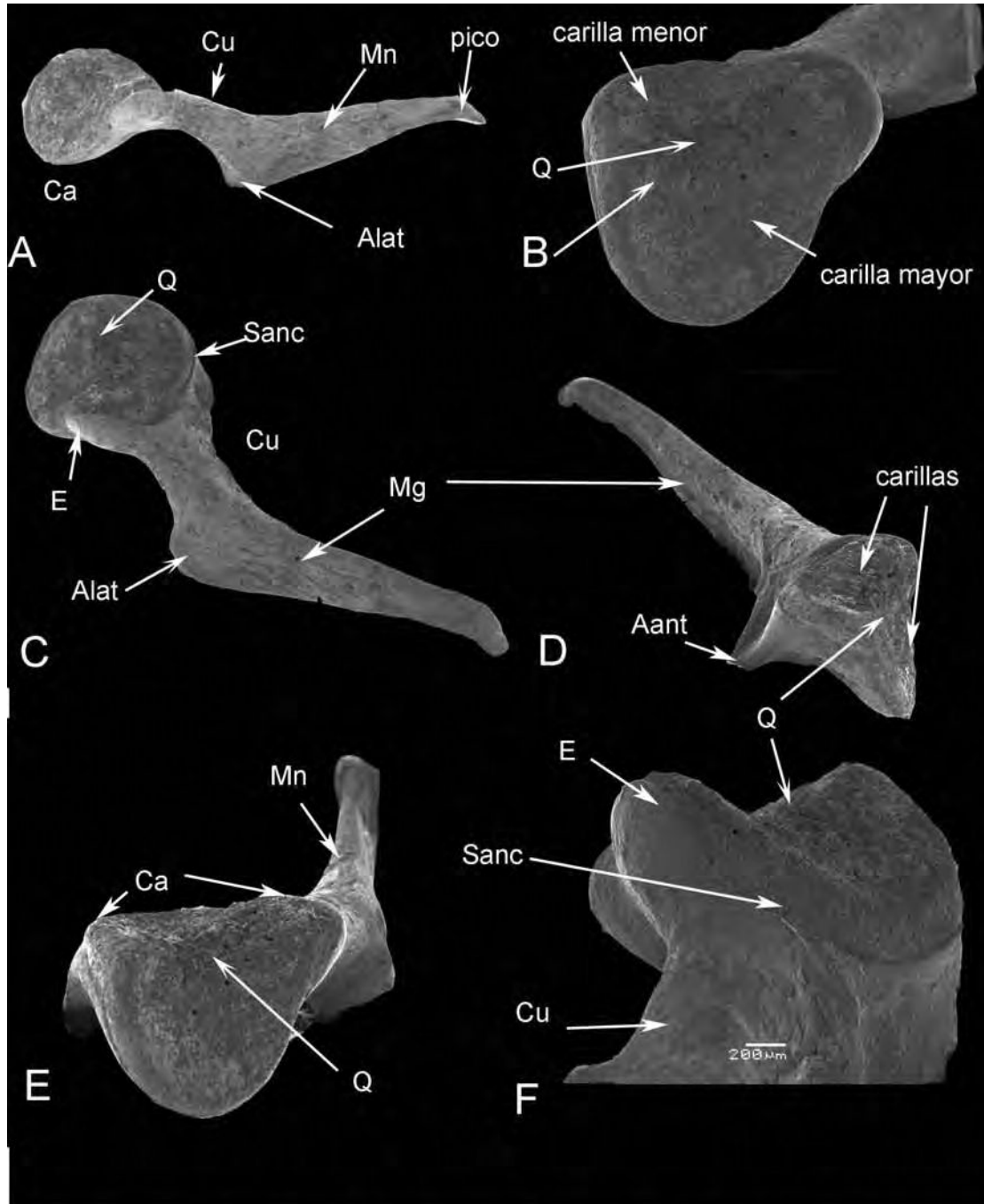


Fig.IV.58. *Arctocephalus gazella*. Martillo derecho. Mostrando las principales características.

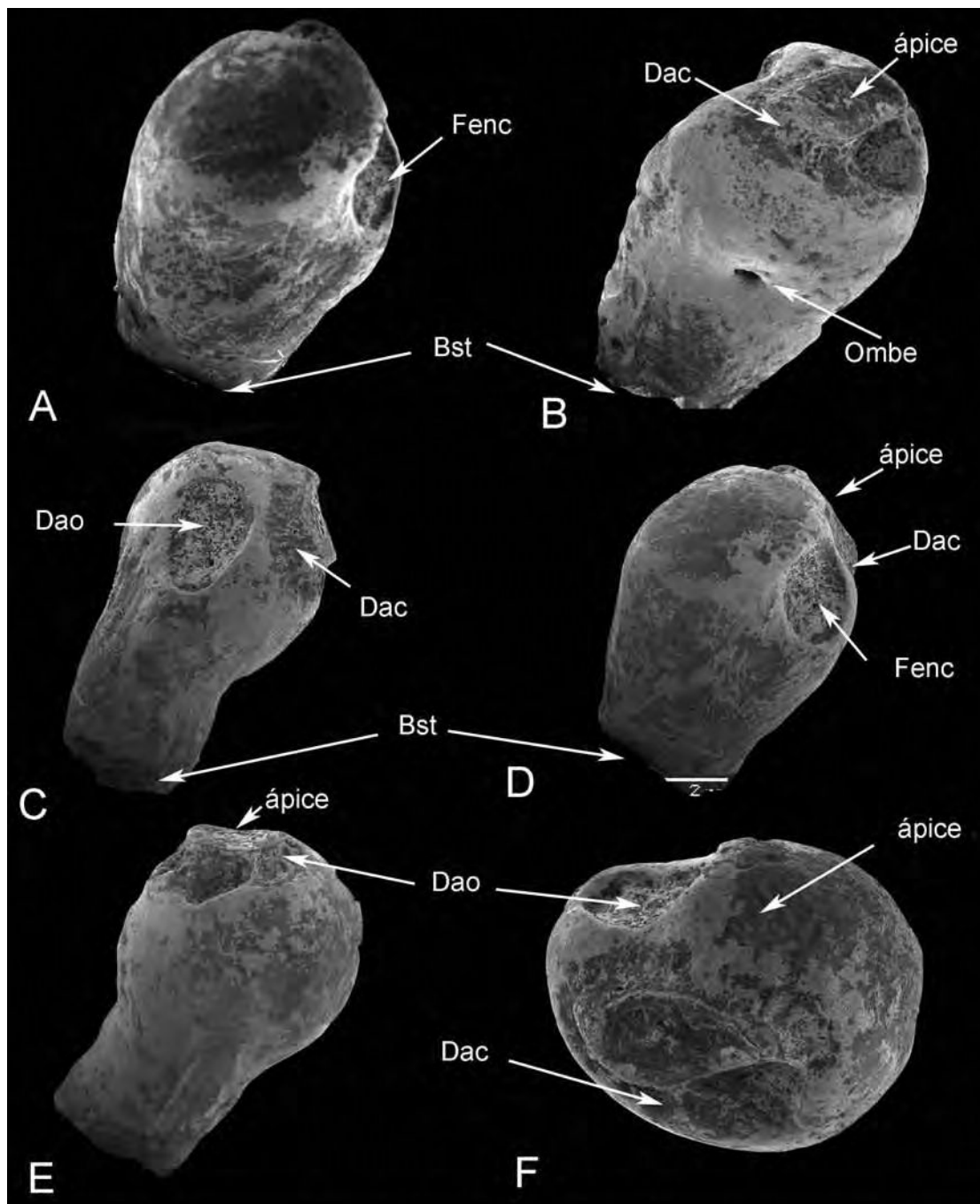


Fig.IV.59. *Mirounga leonina*. Estribo izquierdo. Mostrando las principales características.

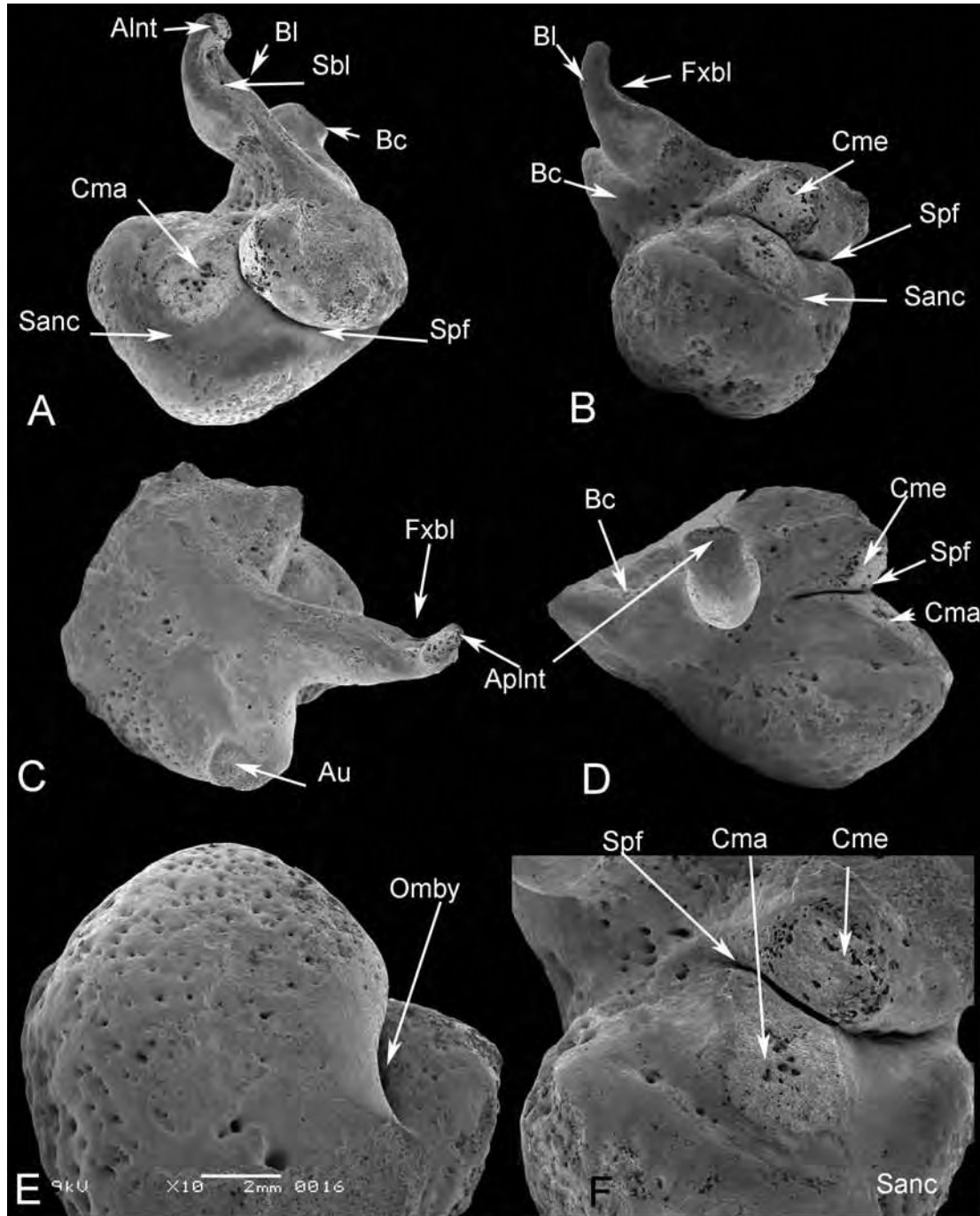


Fig.IV.60. *Mirounga leonina*. Yunque derecho. Mostrando las principales características.

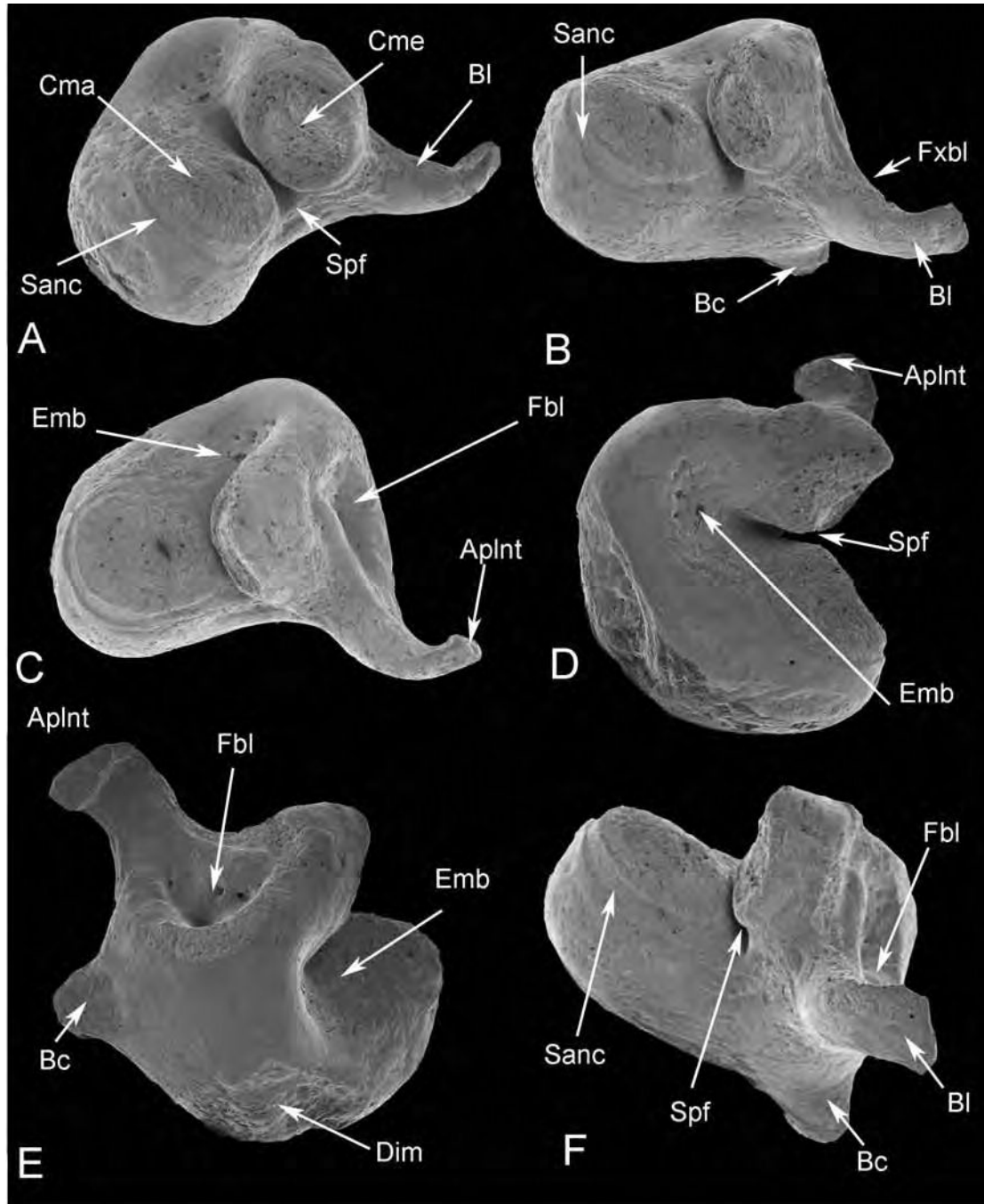


Fig.IV.61. *Leptonychotes weddellii*. Yunque izquierdo. Mostrando las principales características.

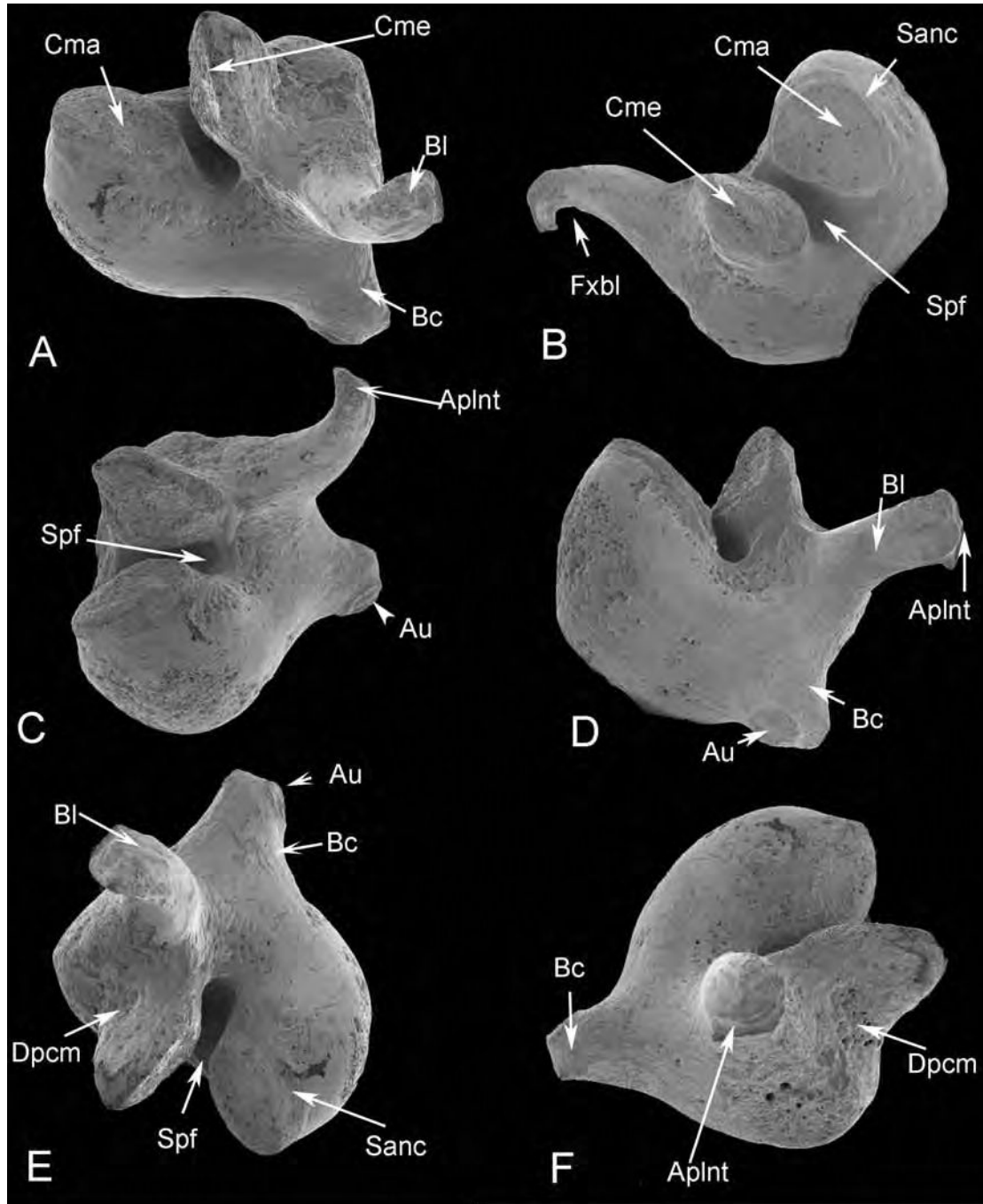


Fig.IV.62. *Lobodon carcinophagus*. Yunque izquierdo. Mostrando las principales características.

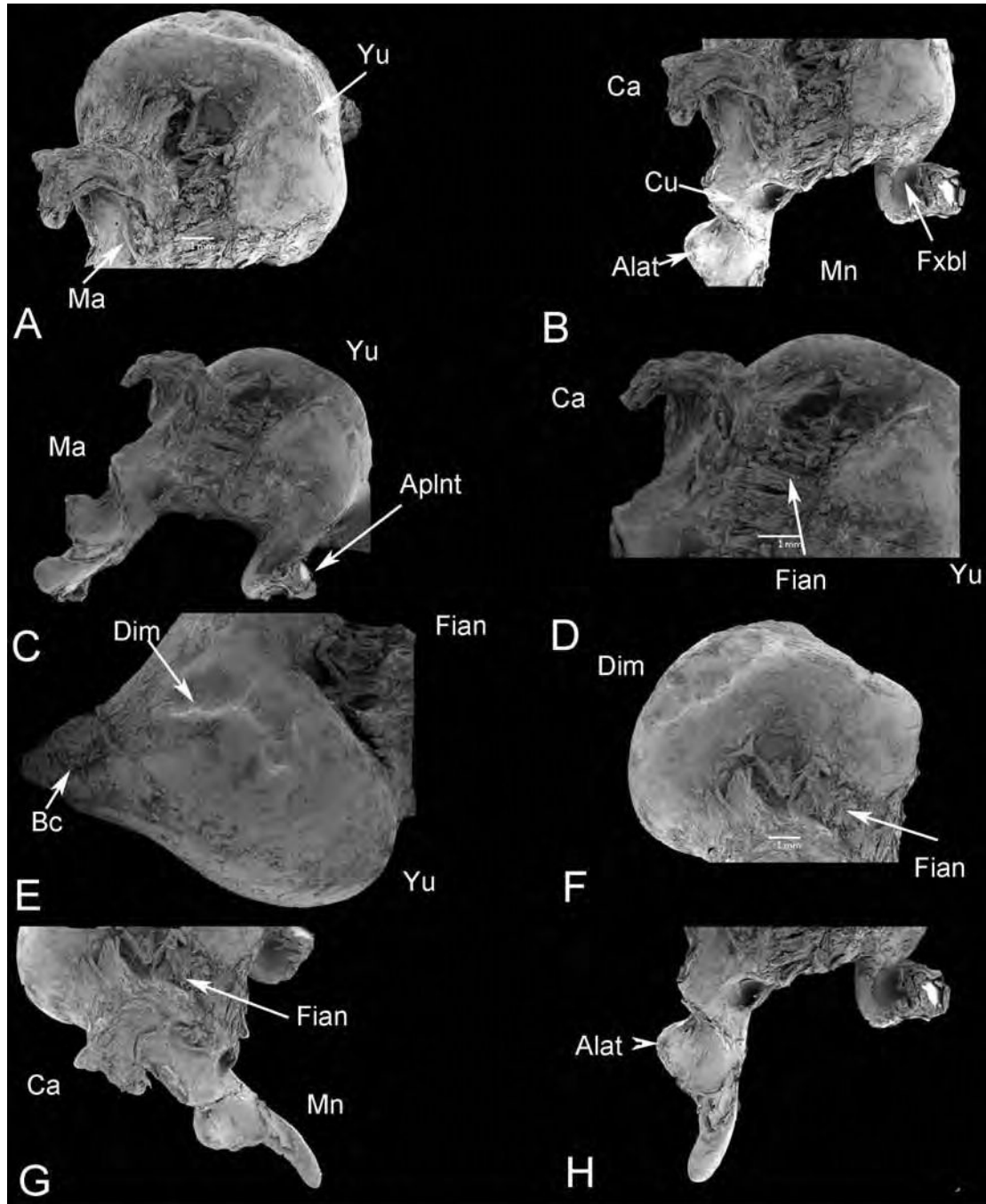


Fig.IV.63. *Hydrurga leptonyx*. Yunque y martillo derecho articulados. Tratados con punto crítico. Mostrando las principales características y fibras de anclaje.

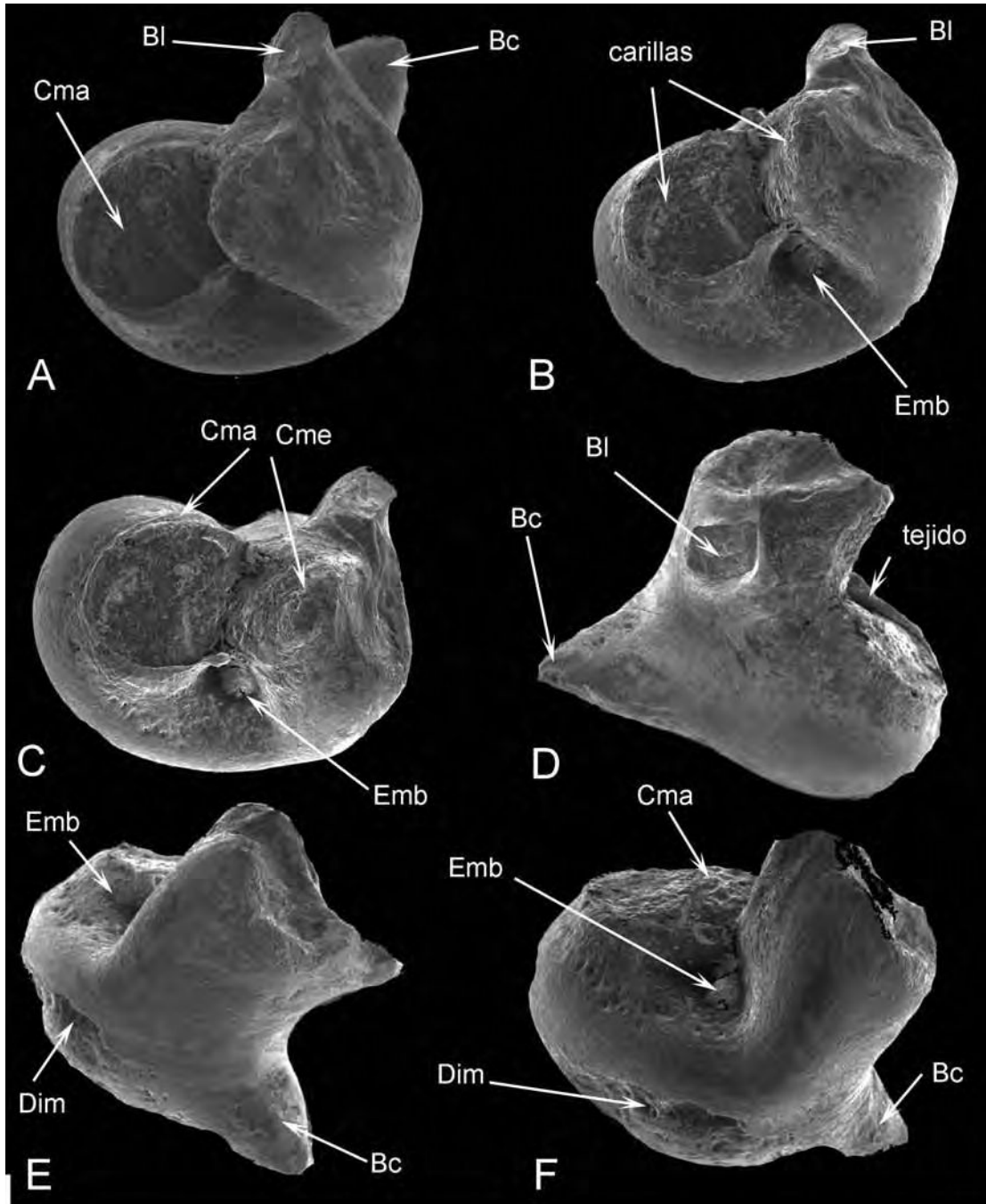


Fig.IV.64. *Hydrurga leptonyx*. Yunque derecho. Mostrando las principales características

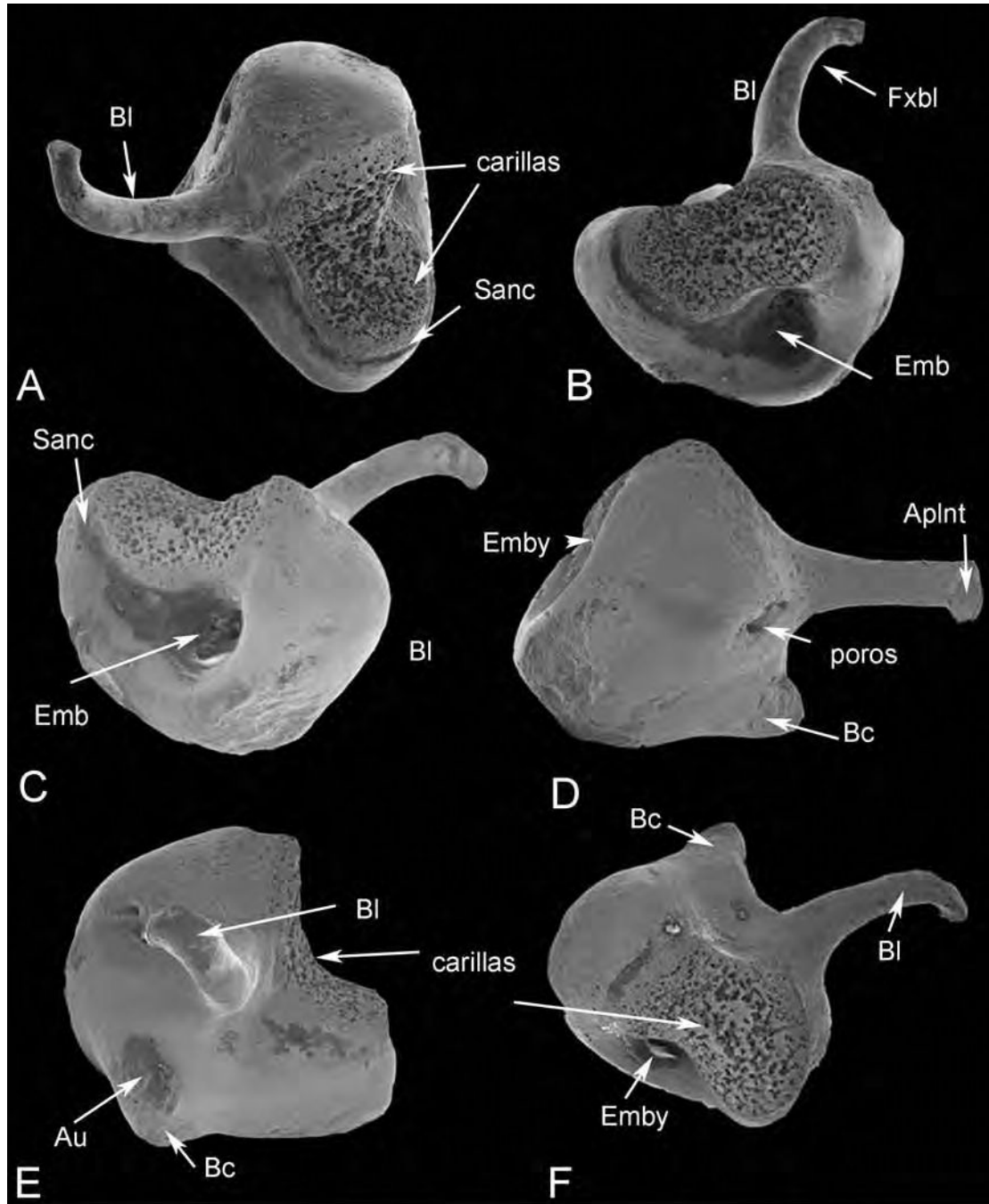


Fig.IV.65. *Ommatophoca rossii*. Yunque derecho. Mostrando las principales características.

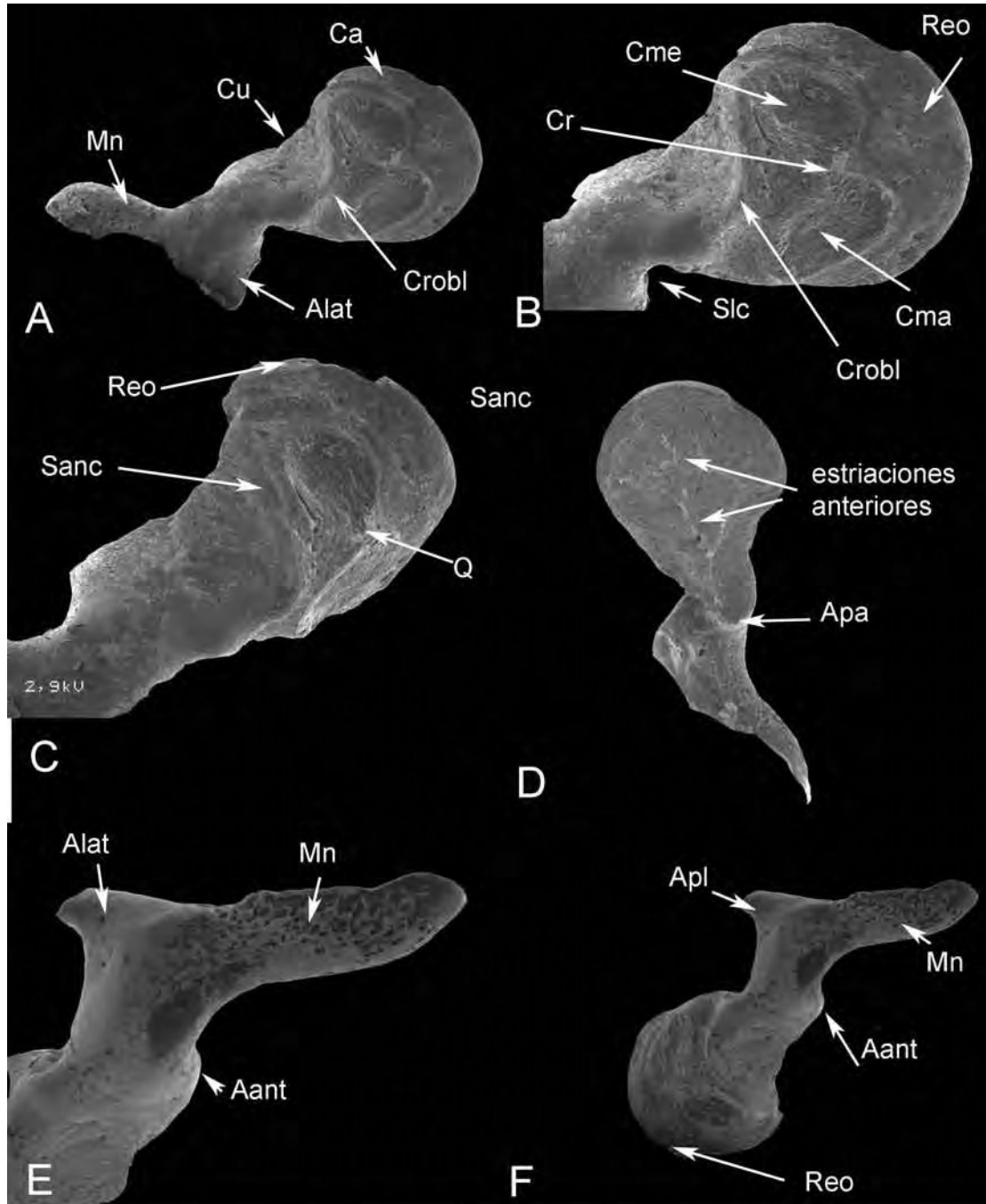


Fig.IV.66. *Mirounga leonina*. Martillo derecho. Mostrando las principales características.

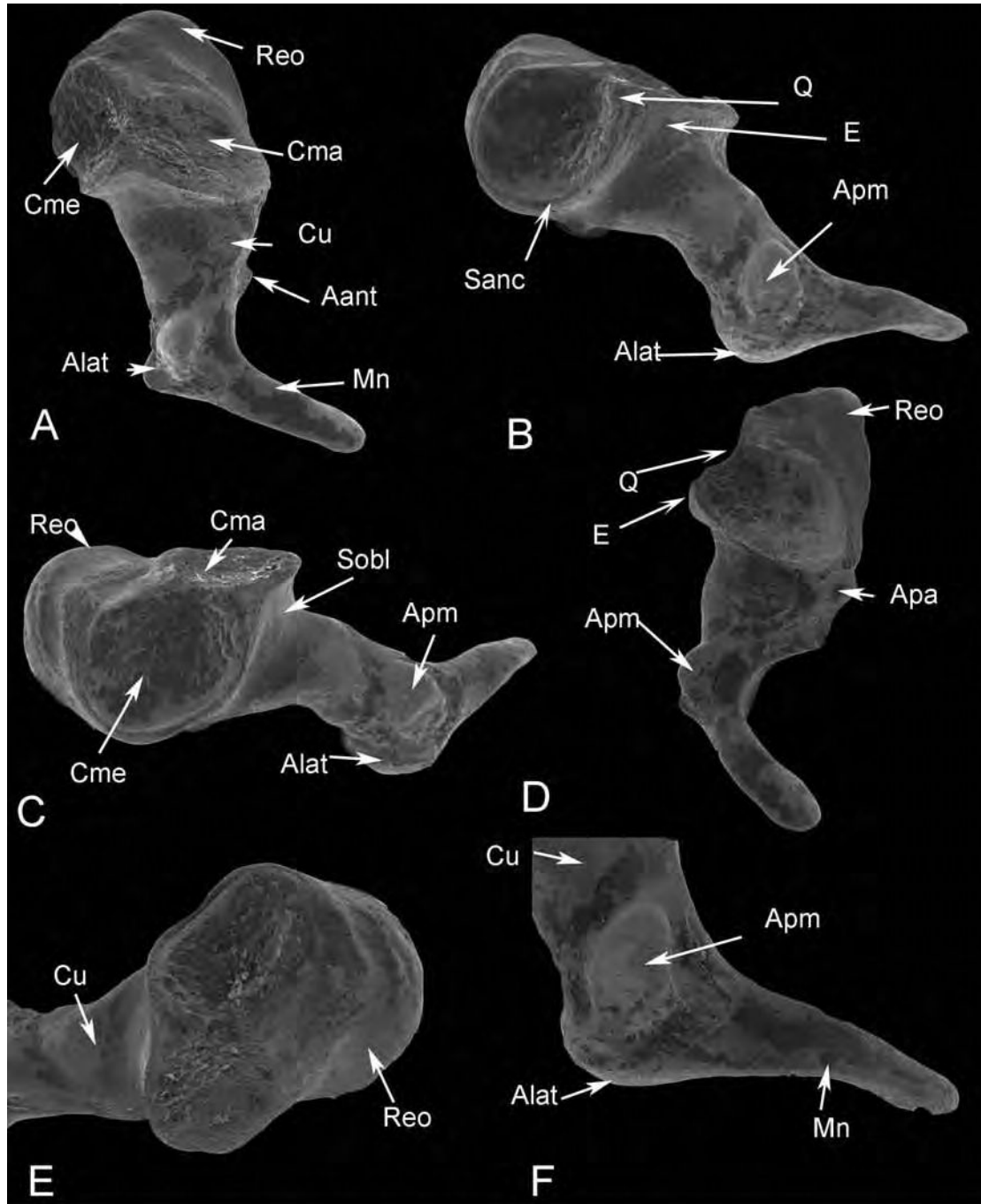


Fig.IV.67. *Leptonychotes weddellii*. Martillo derecho. Mostrando las principales características

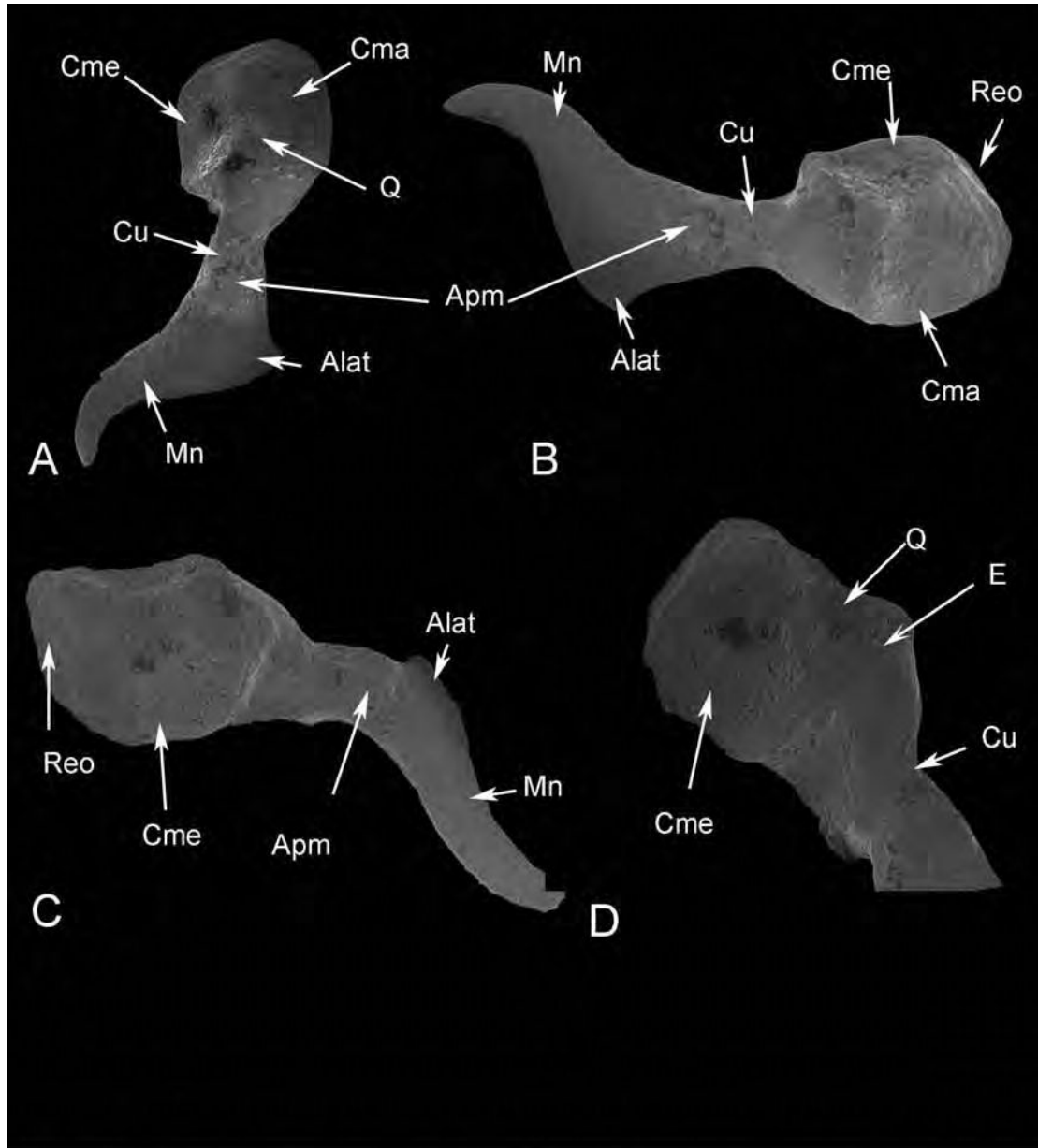


Fig.IV.68. *Lobodon carcinophagus*. Martillo izquierdo. Mostrando las principales características.

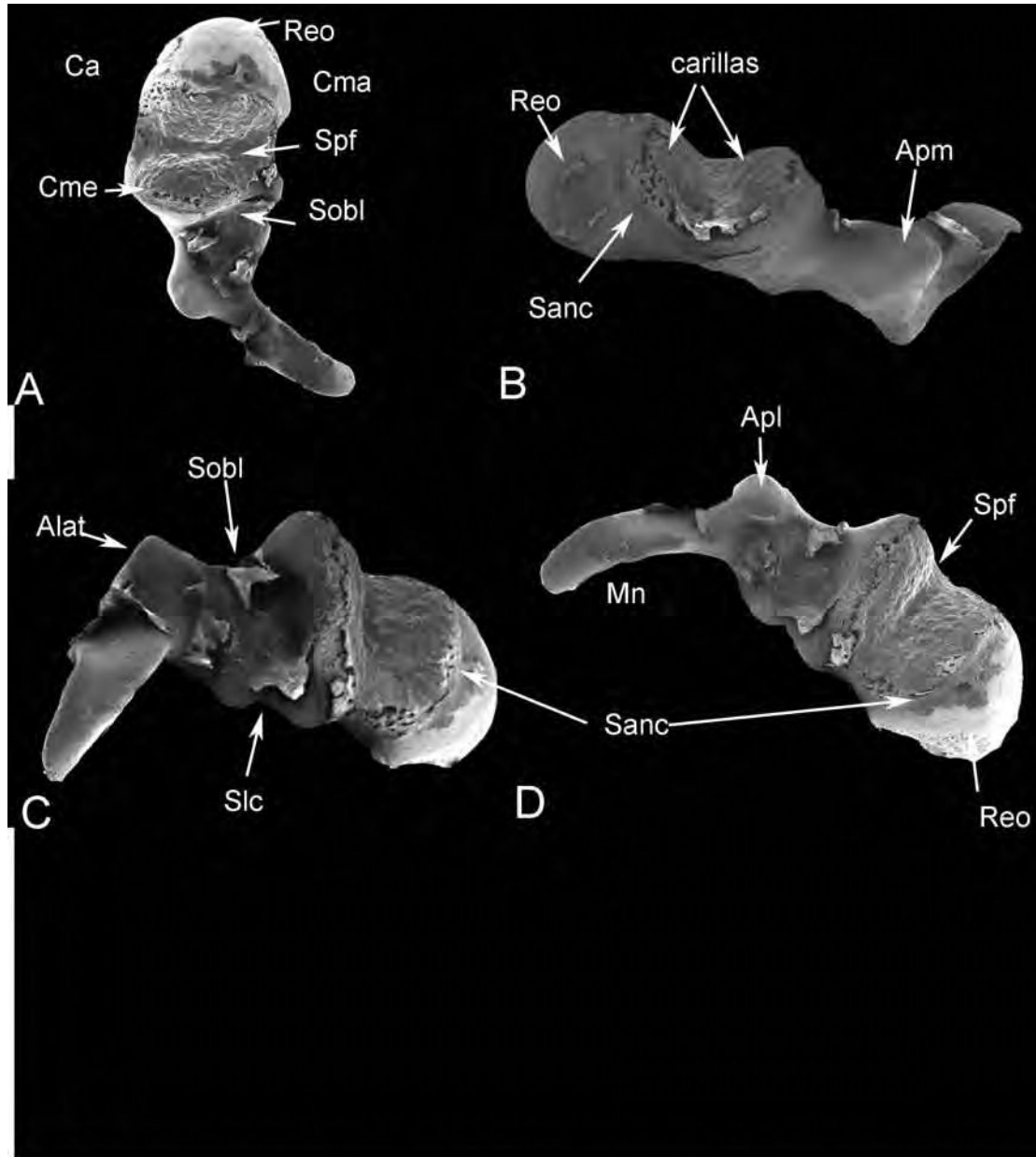


Fig.IV.69. *Ommatophoca rossii*. Martillo derecho. Mostrando las principales características

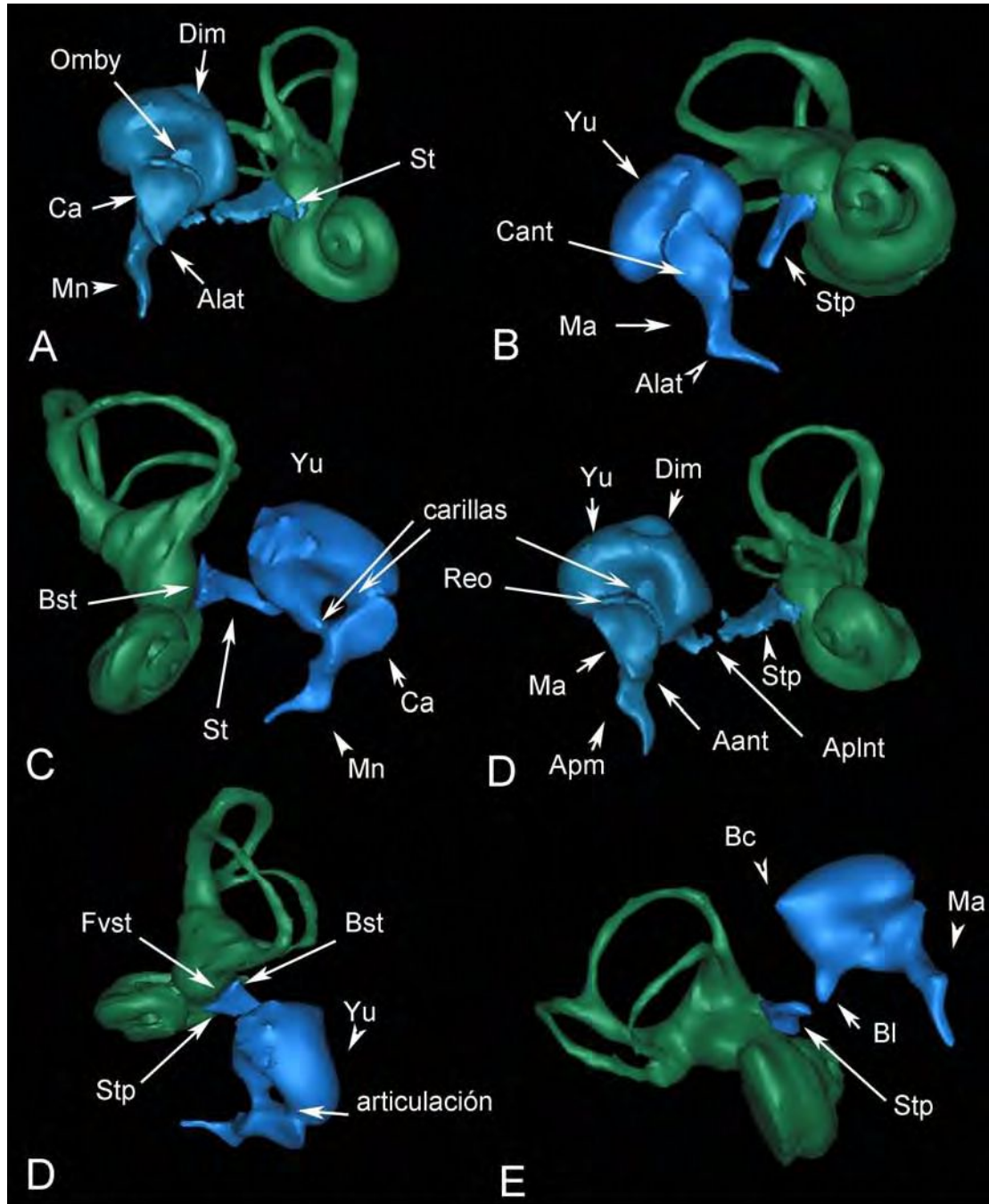


Fig.IV.70. Reconstrucciones en 3D a través de TACs, de dos laberintos óseos izquierdos y sus huesecillos articulados de A,C y D- de *Hydrurga leptonyx* y B,D y E- *Leptonychotes weddellii*.

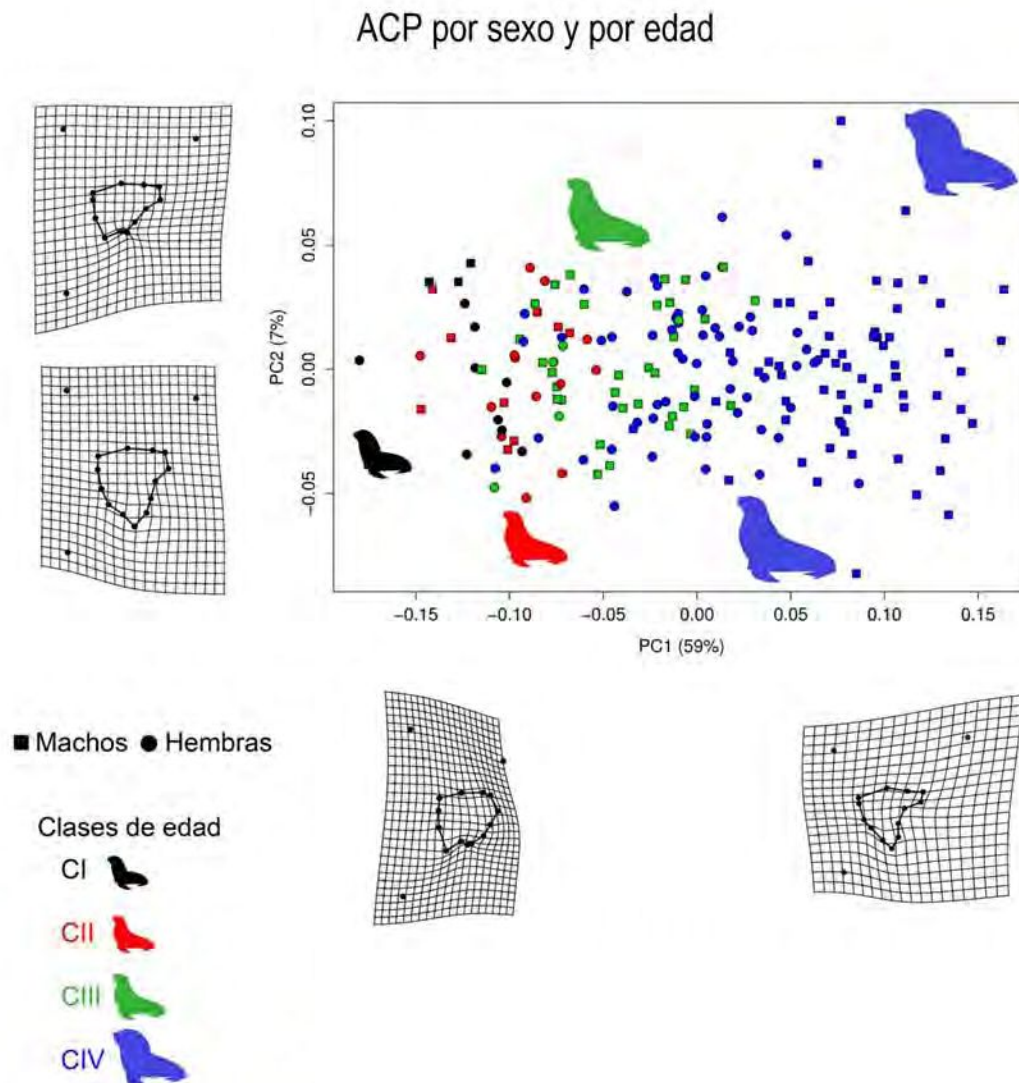


Gráfico IV.1. *Otaria byronia*. ACP por edades y por sexos en un mismo gráfico, en el cual las distintas clases de edad son identificables con cierto grado de solapamiento, siendo la CIV la más conspicua con una diferenciación entre machos y hembras, las grillas de deformación muestran las morfologías en los extremos del rango de variabilidad a lo largo del primer y segundo componente principal. Los ejemplares de CI, CII y CIII se los identificó con diferentes tamaños para representar a qué clase pertenecen, unificando los sexos ya que no se observa una clara diferenciación entre ellos, mientras que el grupo de la CIV, se lo identificó además con sexos separados, debido a que se observa una diferenciación entre machos y hembras.

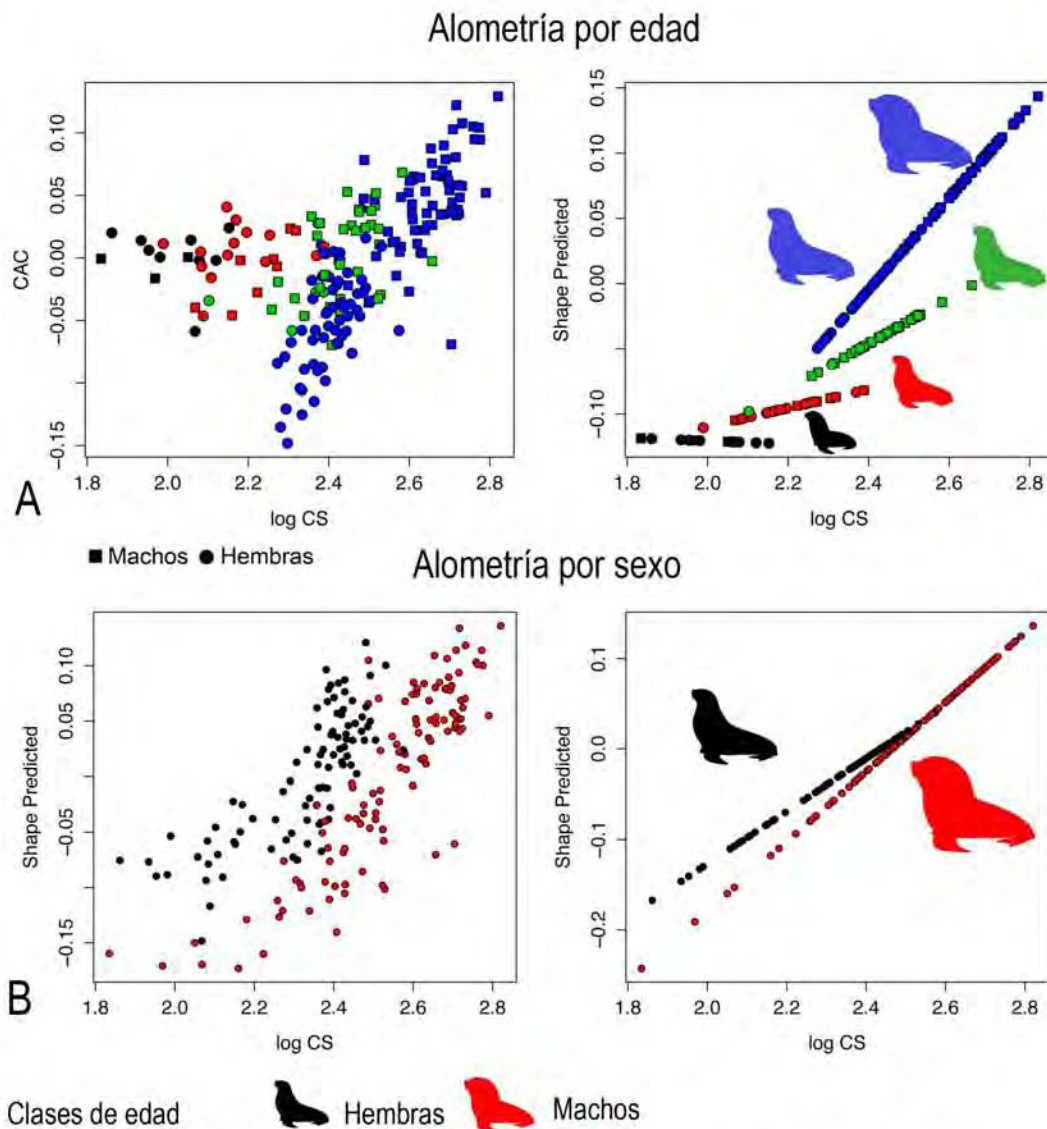


Gráfico IV.2. *Otaria byronia*. A-Alometría por edad, en cuyos gráficos se observan diferencias estadísticas significativas entre las trayectorias de las CIII y CIV, y en comparación con las otras clases. Se utilizaron las siluetas de diferentes sexos para la CIV, donde su diferenciación es clara, mientras que para las clases CI, CII y CIII, las diferencias entre sexos no se ve representada, visualizándose de esta manera con una única silueta. B- Alometría por sexo, en la cual las trayectorias entre machos y hembras mostraron un patrón alométrico diferente.

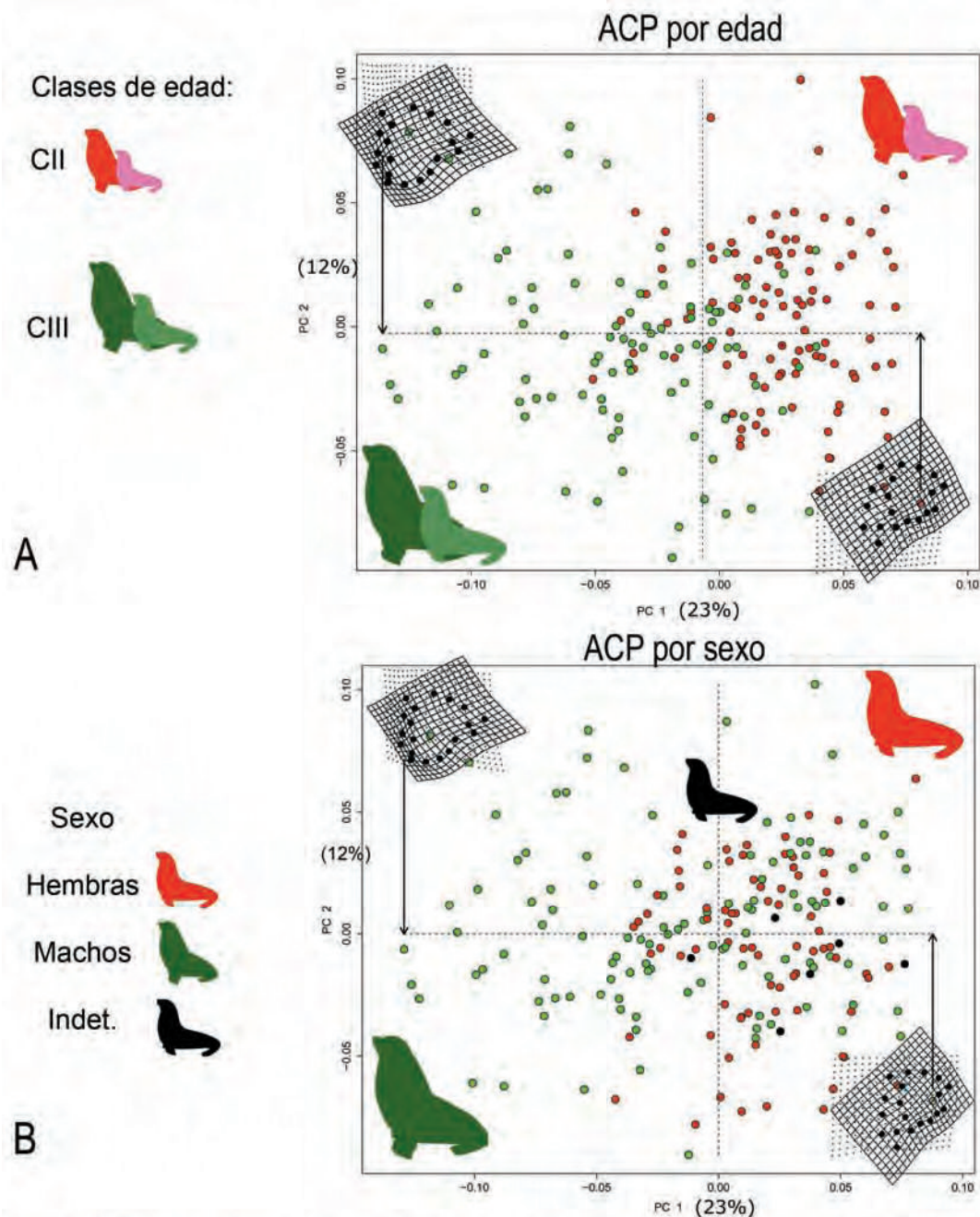


Gráfico IV.3. *Arctocephalus australis*. ACP. A- por edad, con una diferenciación entre las CII y CIII. B- el ACP por sexos no es tan evidente la separación como con las clases de edad, pero si hay una ubicación más alejada que representa a los machos adultos, las formas ubicadas en los extremos muestran la expansión del EcT, que es más evidente en los ejemplares adultos, en particular los machos. El esquema muestra las siluetas de la especie tanto para machos como hembras en el primer gráfico y en el segundo gráfico por sexos separados.

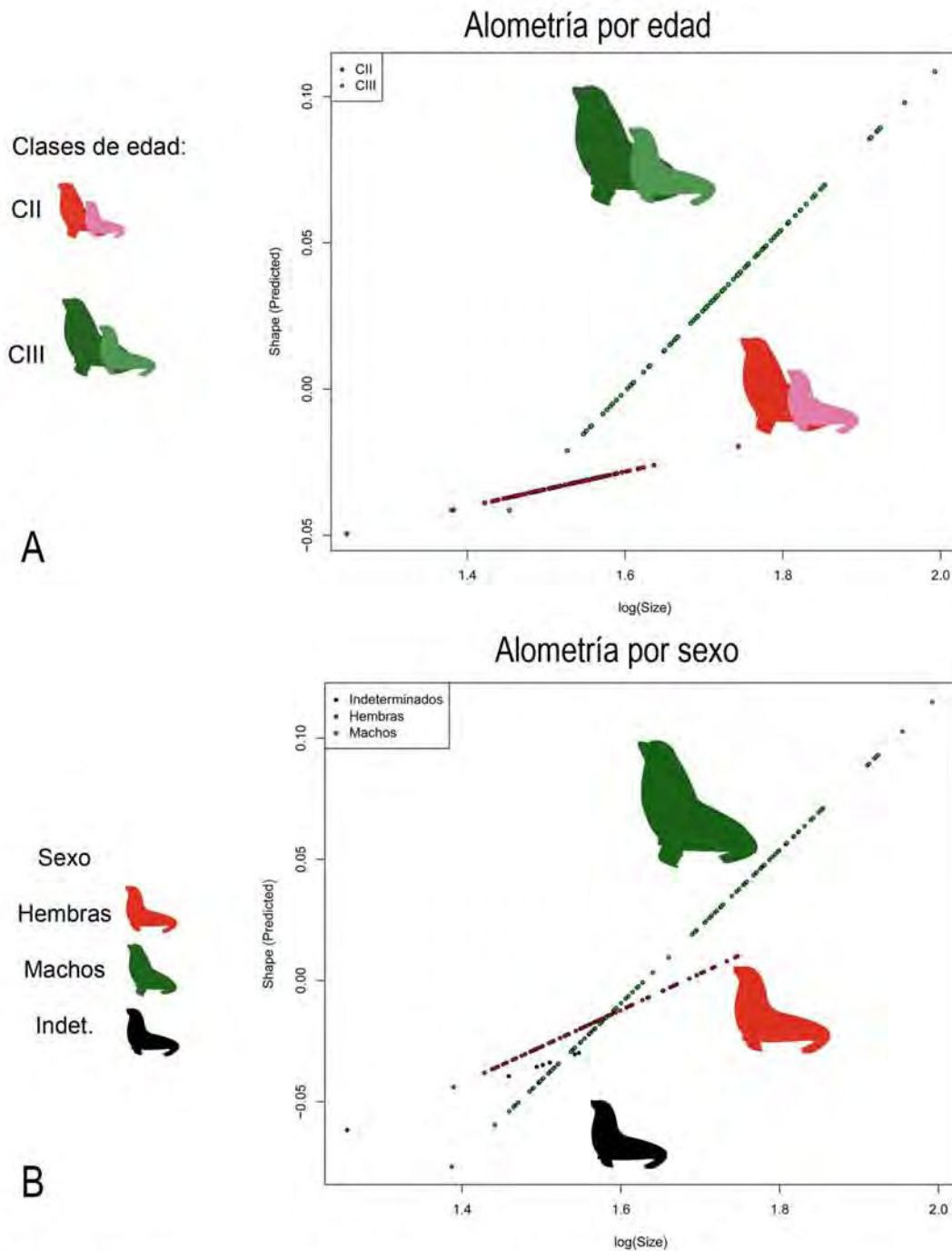


Gráfico IV.4. *Arctocephalus australis*. Alometría A- por edad se observan cambios significativos en el patrón de crecimiento entre las clases de edad y B- por sexo también se observan los diferentes patrones de crecimiento entre los sexos.

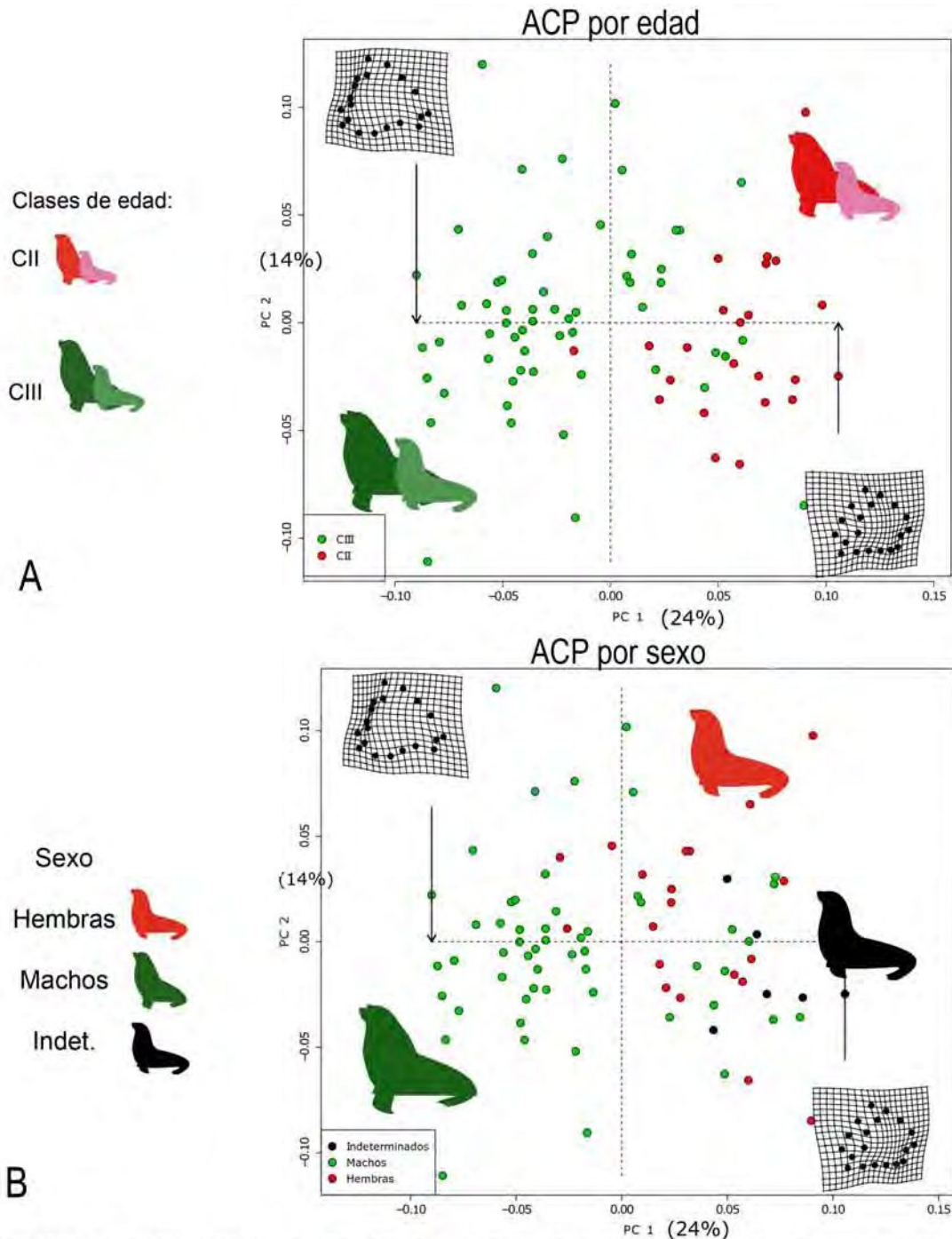


Gráfico IV.5. *Arctocephalus tropicalis*. ACP. A- por edad, con una diferente distribución entre ambas clases de edad, representados por las siluetas de la especie tanto de macho como de hembra, B- por sexo, con una diferenciación en los extremos de los machos adultos, mientras que hembras y machos de clases menores se solapan. En los extremos se ubicaron las grillas de deformación donde se observa una expansión del EcT, de una respecto a la otra.

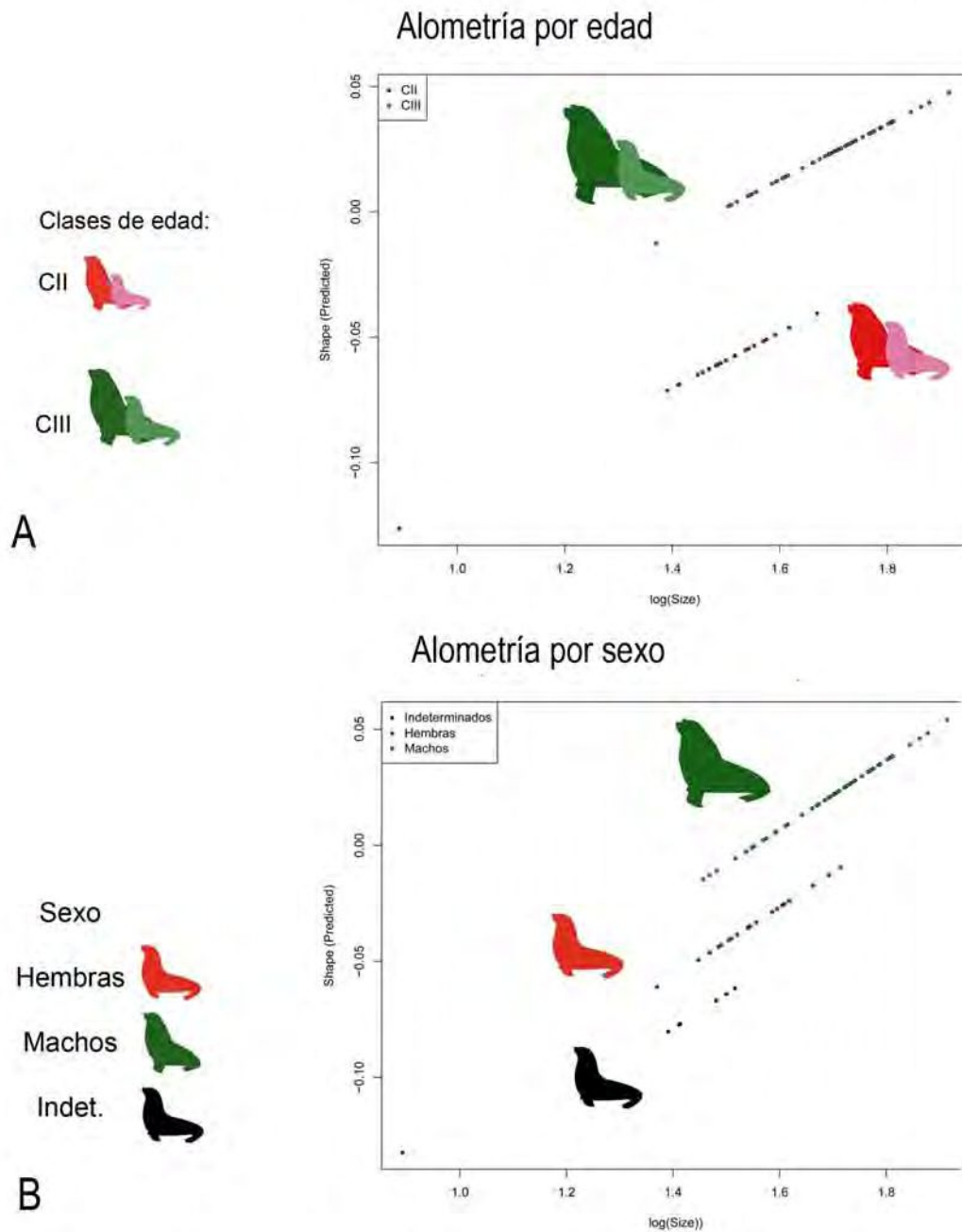


Gráfico IV.6. *Arctocephalus tropicalis*. Alometría. A- por edad con patrones alométricos similares entre las clases de edad y B- de la misma manera para los sexos, el patrón alométrico es semejante entre los sexos.

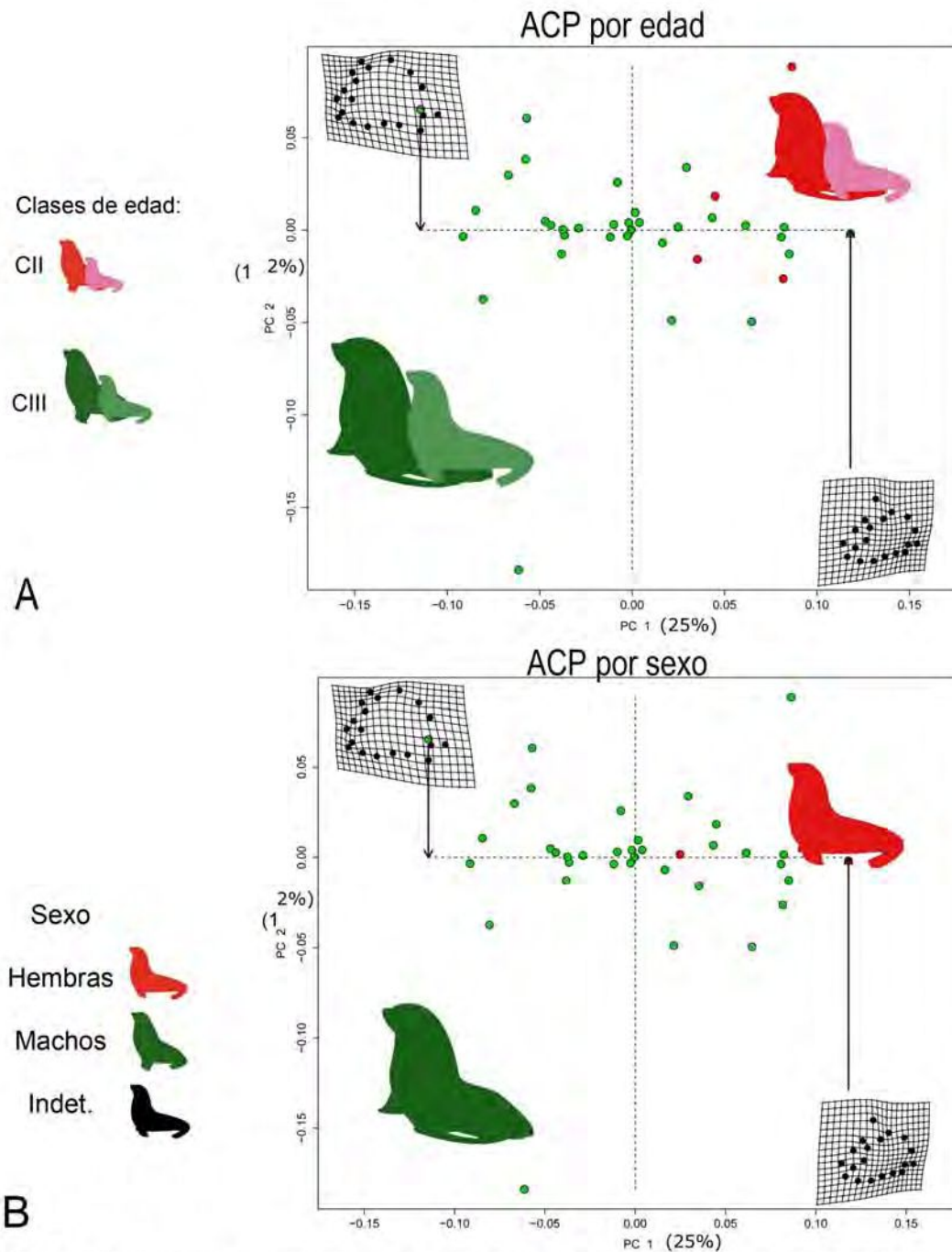


Gráfico IV.7. *Arctocephalus gazella*. ACP. A- por edad, en el cual es posible observar la gran diferencia en la cantidad de ejemplares de una clase respecto de la otra y el desbalanceo de la muestra. B- por sexo, la gran desproporción entre los sexos no hace posible un real análisis de las diferencias, aunque si se observan las grillas deformadas, siendo más evidente el EcT, conforme avanza la edad y en los machos.

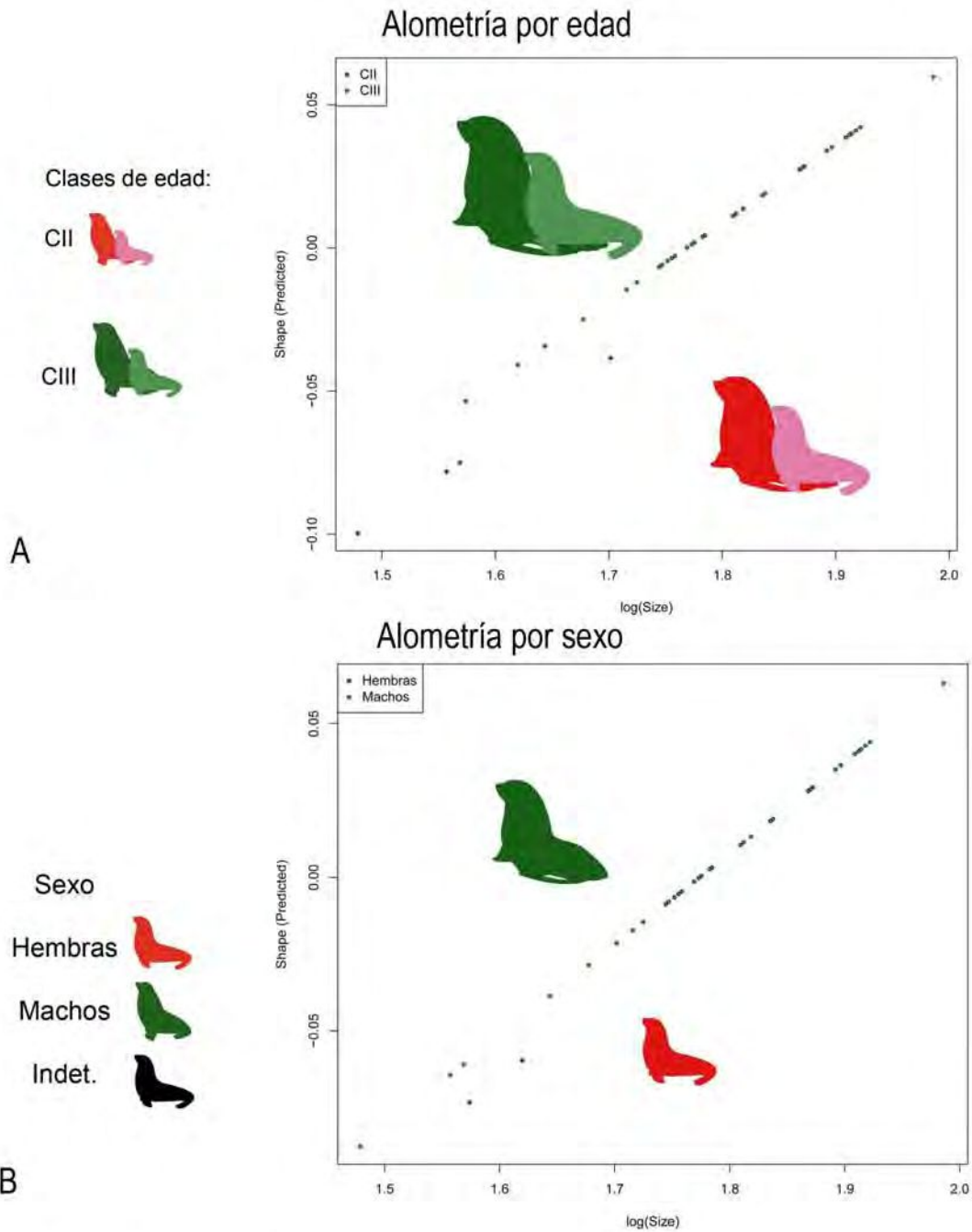


Gráfico IV.8. *Arctocephalus gazella*. Alometría. A- por edad, a pesar del desbalanceo entre ambas clases de edad se observa un patrón alométrico similar entre ellas y B- también entre los sexos.



Especies australes ACP

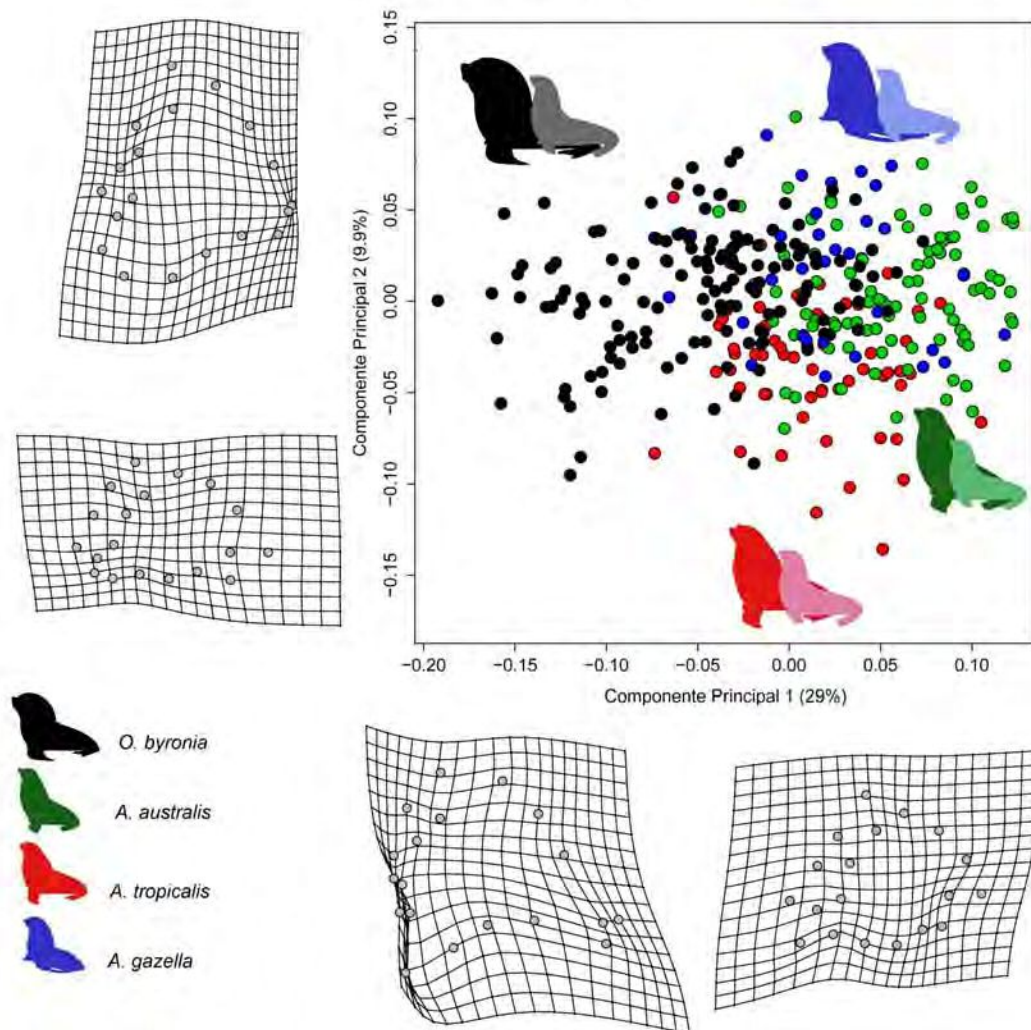


Gráfico IV.9. Especies australes en forma conjunta. ACP. En el gráfico es posible observar una nube de puntos en la cual el género *Arctocephalus* es relativamente compacto en la cual no se diferencian las especies y además se solapan con individuos juveniles de *Otaria*, mientras que los ejemplares más adultos de *Otaria* se ubican en un extremo, mostrando su morfología característica que los aleja del patrón común de los *Arctocephalus* e incluso de los más jóvenes y hembras de su misma especie. Las siluetas identifican por parejas las hembras y machos de cada especie que fue involucrada en el análisis.

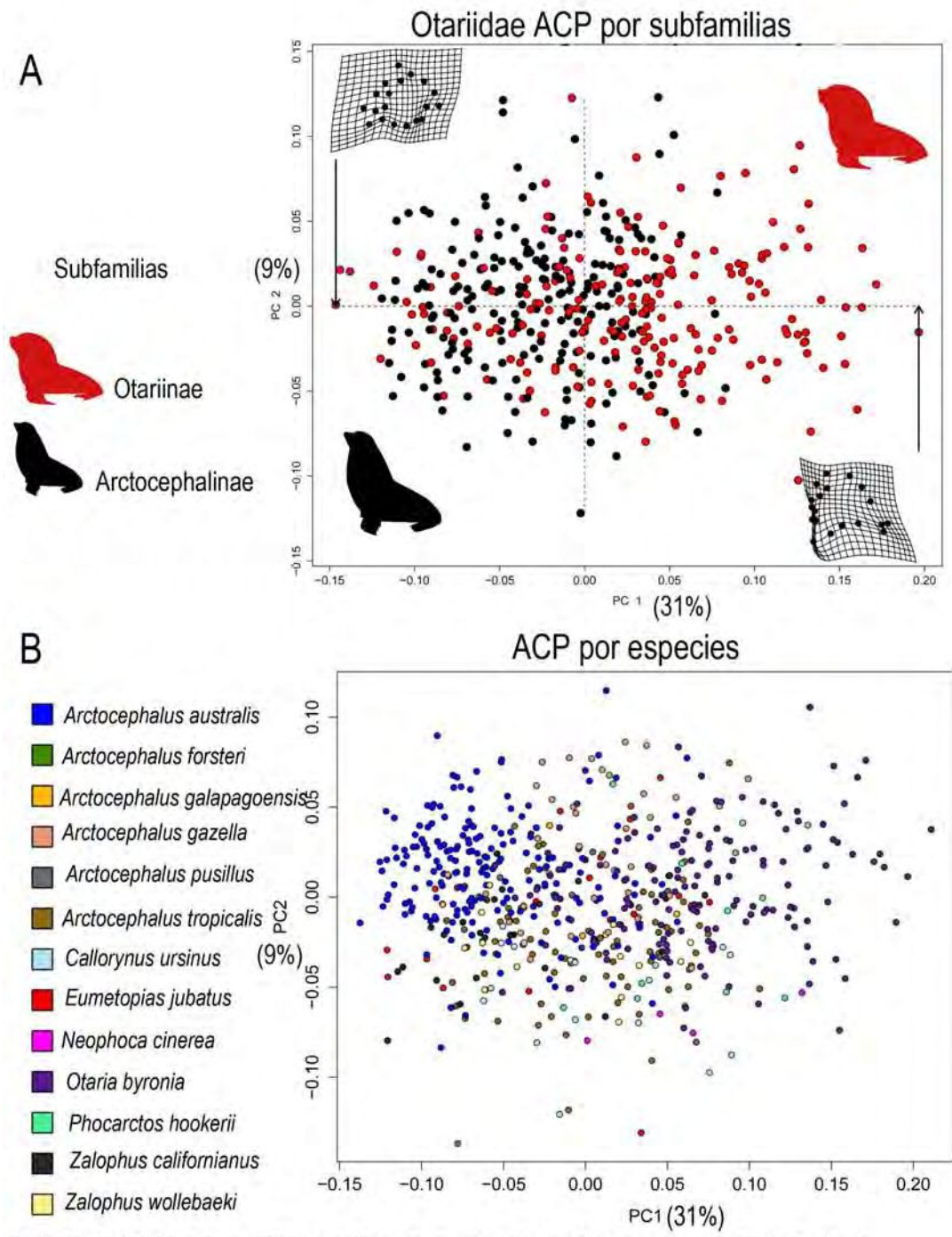
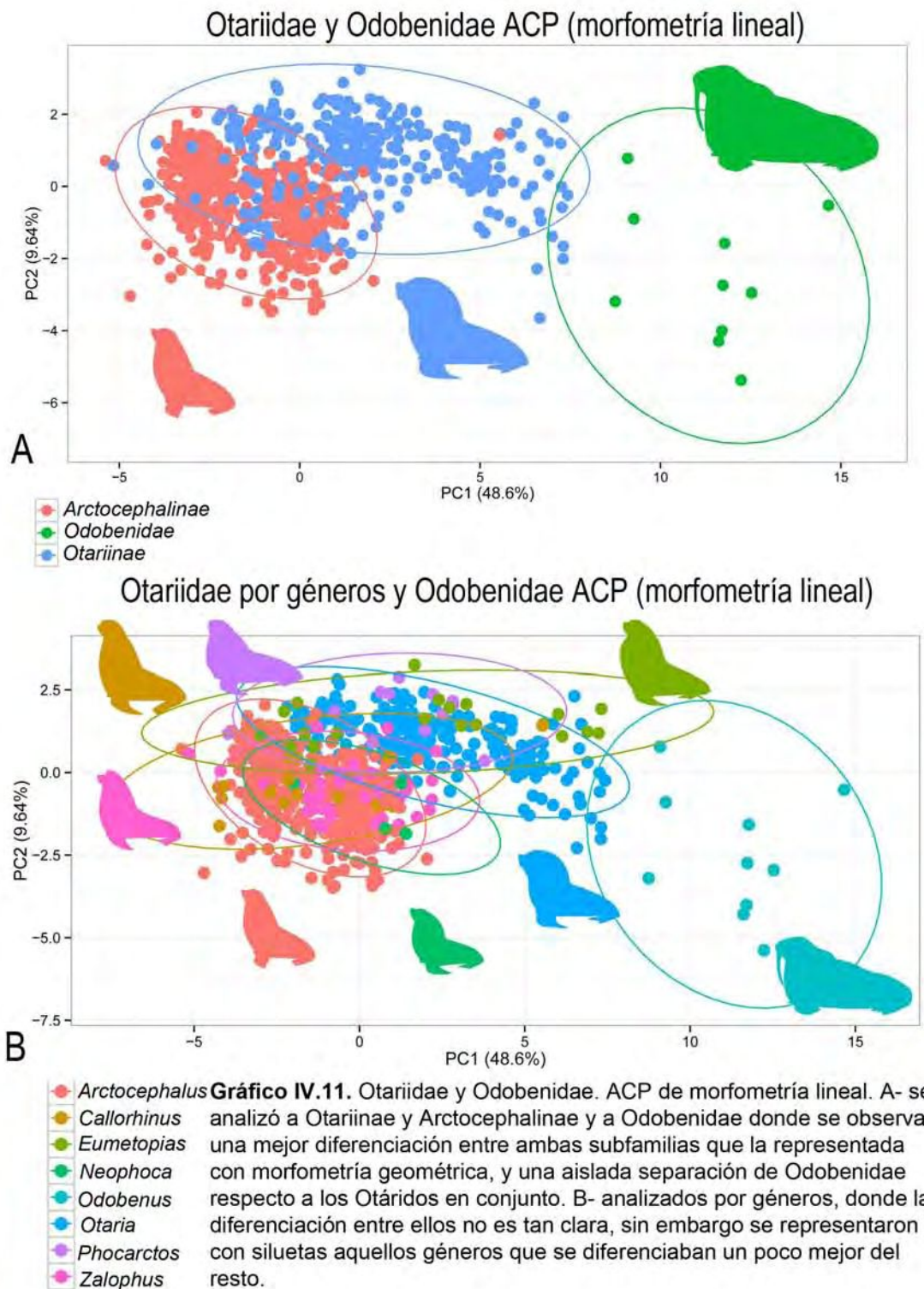


Gráfico IV.10. Otariidae. ACP de todas las especies de la familia analizadas en la Tesis. A- analizadas por subfamilias, donde no hay una clara diferenciación de las mismas y B- analizadas por especies donde el grado de solapamiento entre ellas el muy elevado, haciendo muy difícil la identificación de las mismas, aún así es posible identificar las formas más extremas de *Otaria*.



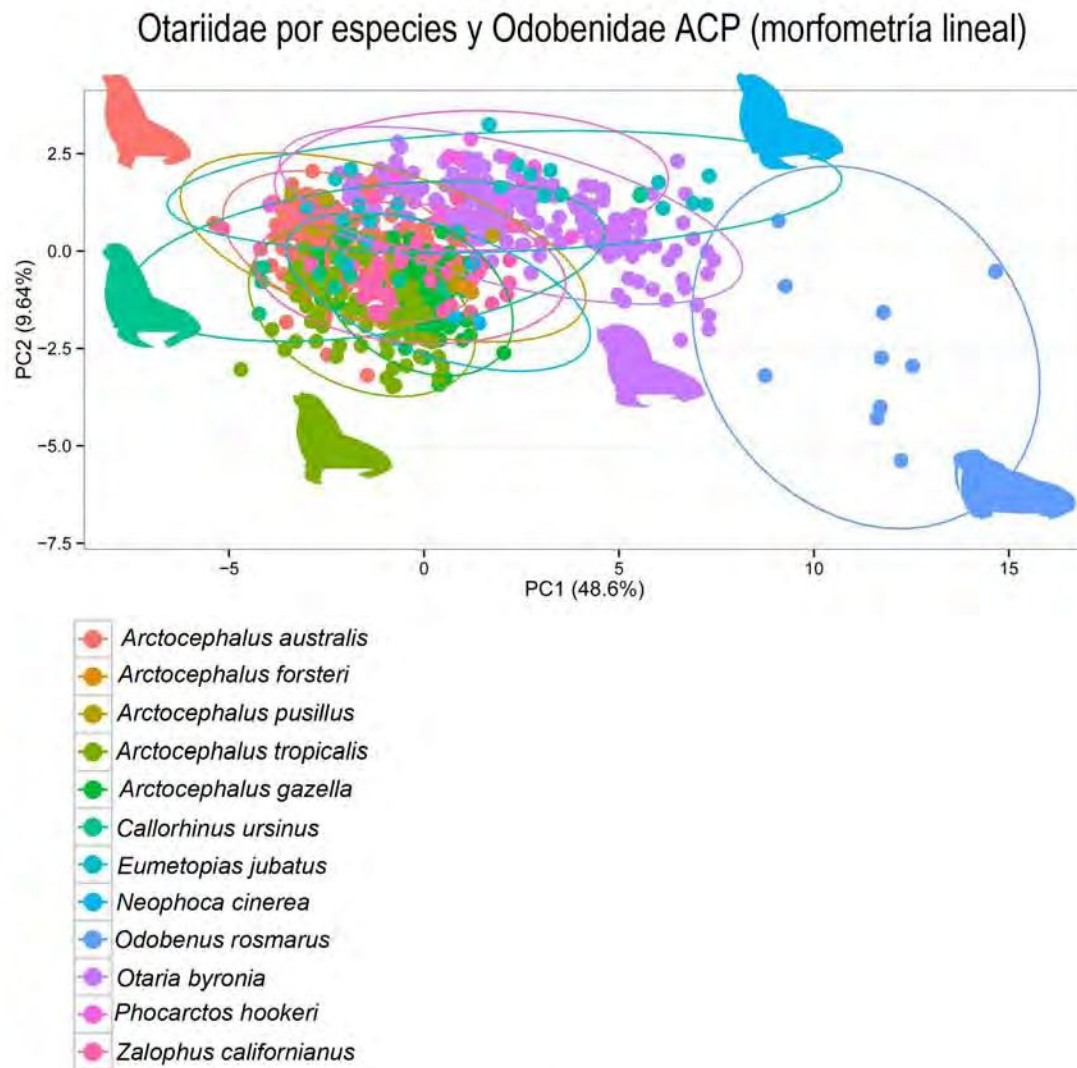


Gráfico IV.12. Otariidae y Odobenidae. ACP de morfometría lineal. Se analizó a los otáridos por especies. En el gráfico se observa un alto solapamiento entre ellas, pero aún así *Otaria* sigue manteniendo cierta individualidad dentro de la familia. Las siluetas representan a las especies mejor representadas.

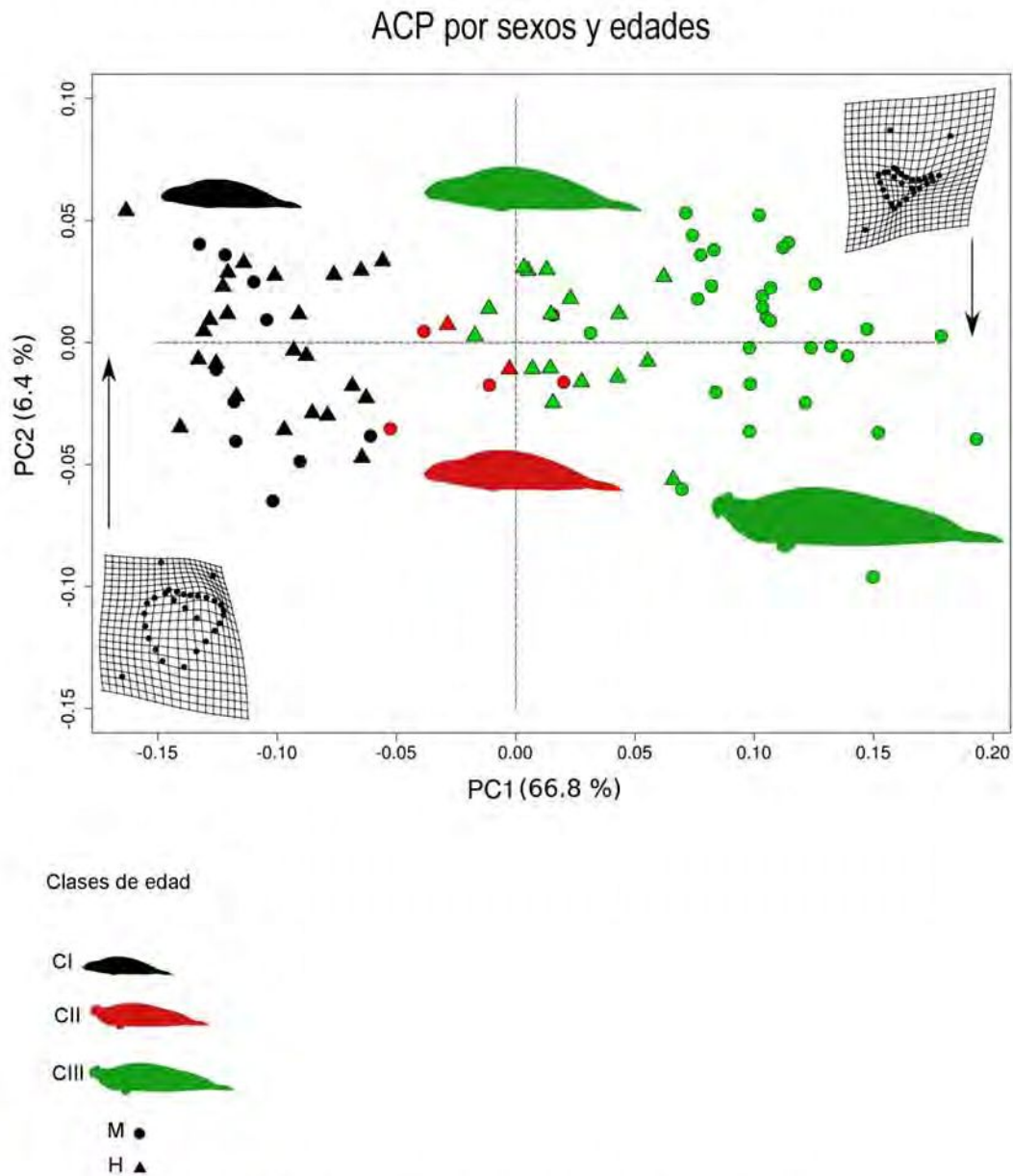


Gráfico IV.13. *Mirounga leonina*. ACP por edades y por sexos, mostrando una diferenciación entre las clases de edad y entre los sexos, con un solapamiento entre la CII y las hembras de la CIII. Los machos CIII se encuentran bien separados mostrando su morfología característica a través de las grillas de deformación. Las grillas representan de manera clara las formas extremas en las morfología de la bulla de esta especie. Las siluetas representan por tamaños y colores las diferentes clases de edad y a los sexos

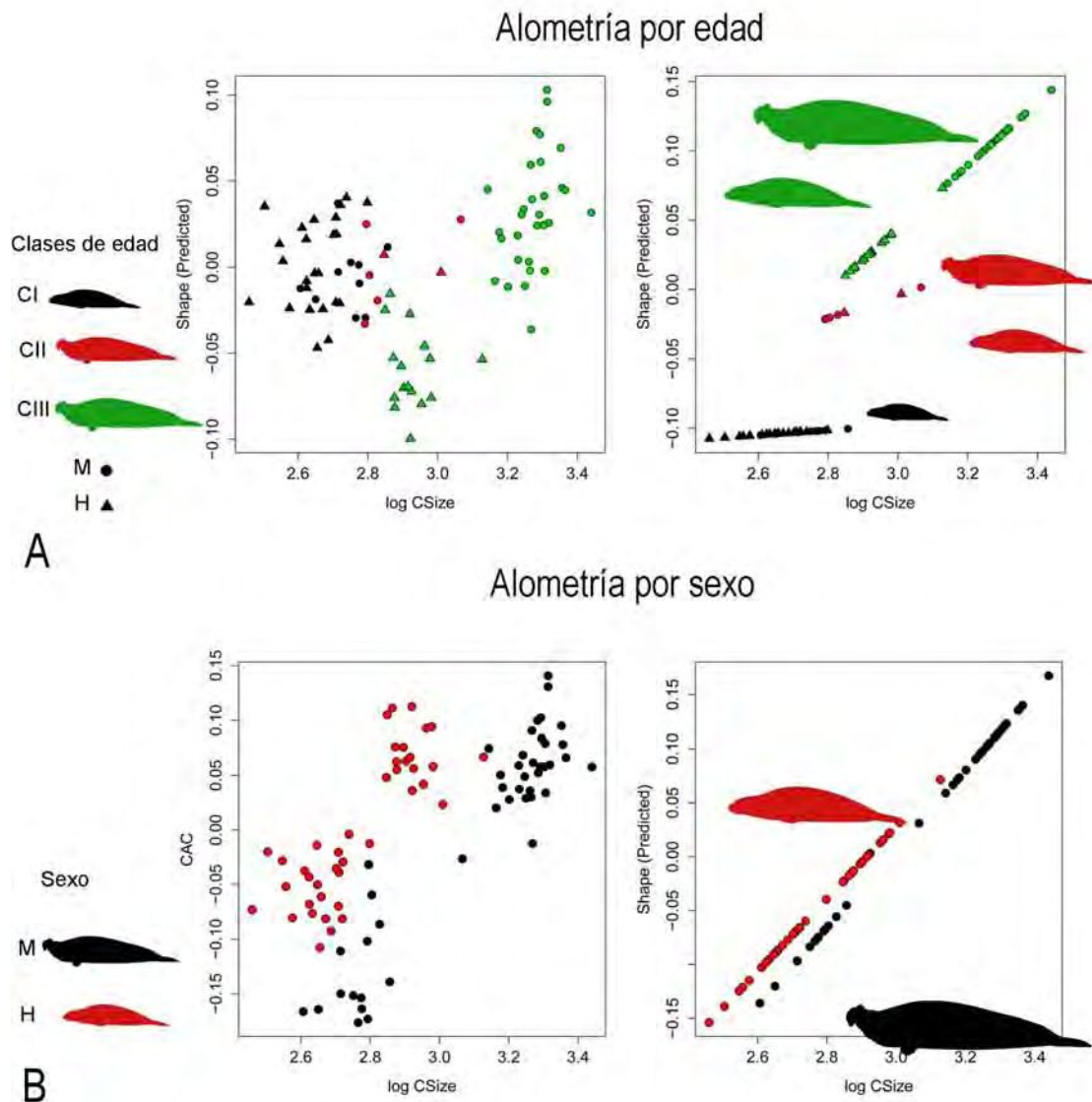


Gráfico IV.14. *Mirounga leonina*. Alometría. A- por edad, se observan la CII y CIII con patrones alométricos de crecimiento similares entre ellas y diferentes de la CI. En la CIII es posible diferenciar machos y hembras con una clara diferenciación entre ellos. B- por sexos, el patrón seguido por machos y hembras es similar, siendo casi paralelas las trayectorias entre ambos.

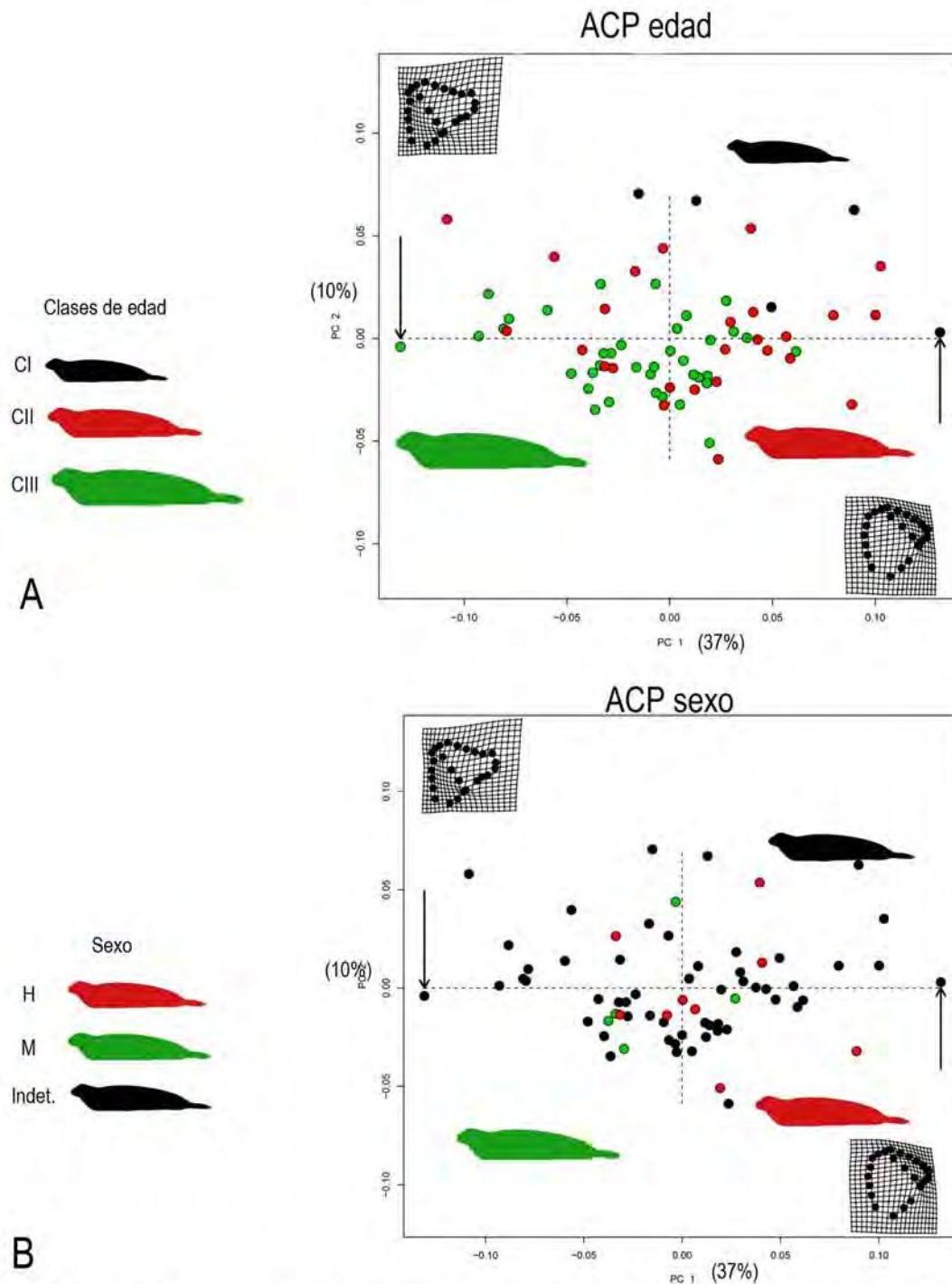


Gráfico IV.15. *Leptonychotes weddellii*. ACP. A- por edad y B- por sexos, las variaciones se observan pero no se las puede atribuir a el sexo o a la edad debido al desbalanceo de la muestra, contando con tanta cantidad de individuos indeterminados.

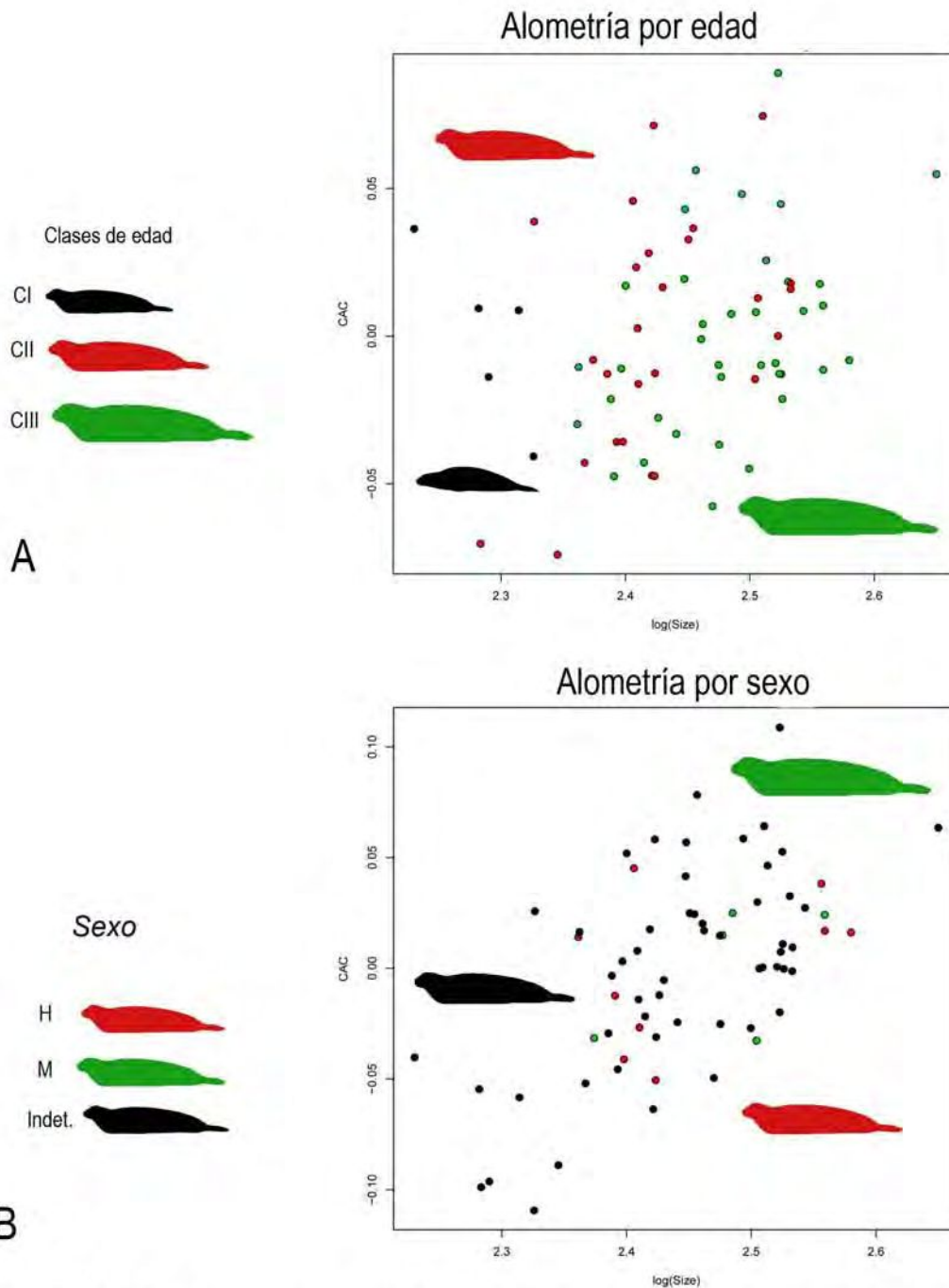


Gráfico IV.16. *Leptonychotes weddellii*. Alometría. A- por edad y B- por sexos, también dio significativa, observando un cambio de en la forma a medida que el tamaño aumenta, pero no existe una significancia en cuanto a sexo o edad.

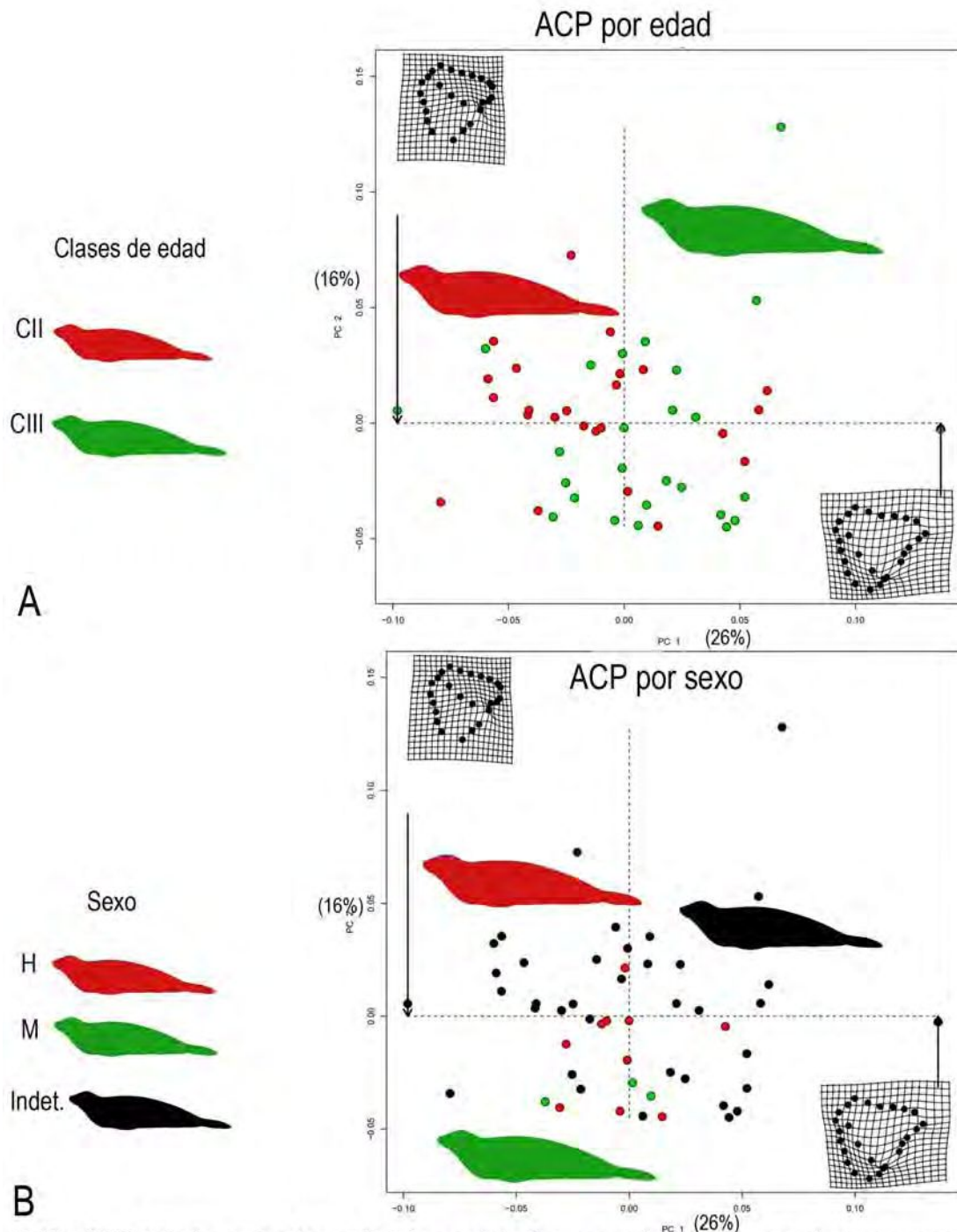


Gráfico IV.17. *Lobodon carcinophagus*. ACP. A- por edad y B- por sexos, las variaciones se observan pero no se las puede atribuir a el sexo o a la edad debido al desbalanceo de la muestra, contando con tanta cantidad de individuos indeterminados. Las grillas de deformación muestran un el cambio en la morfología de EcT, pero no se puede definir si corresponde a una diferencia entre las clases de edad o al sexo.

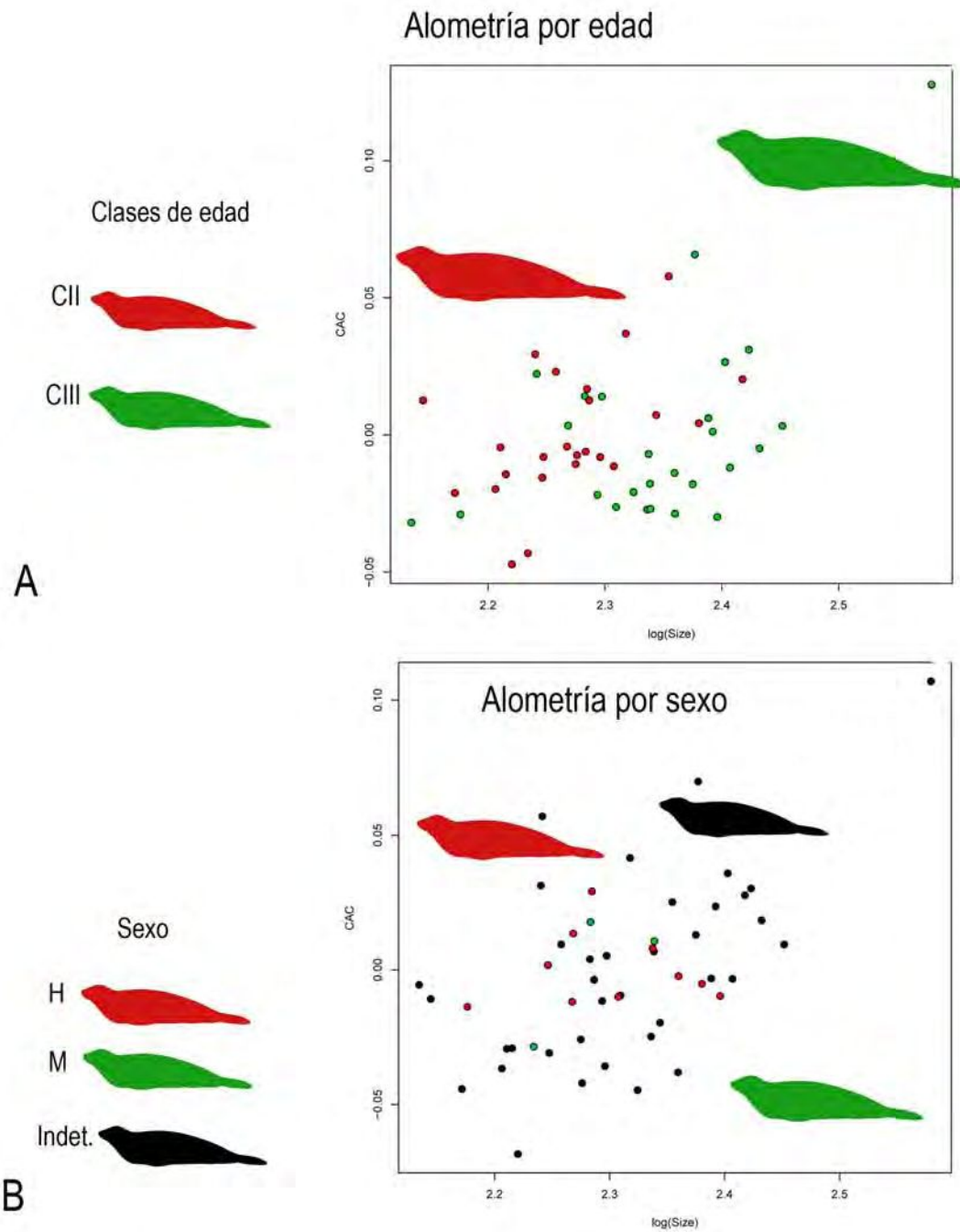


Gráfico IV.18. *Lobodon carcinophagus*. Alometría. A- por edad y B- por sexo. Dio significativa en general, pero tampoco puede atribuirse a las edades al sexo.

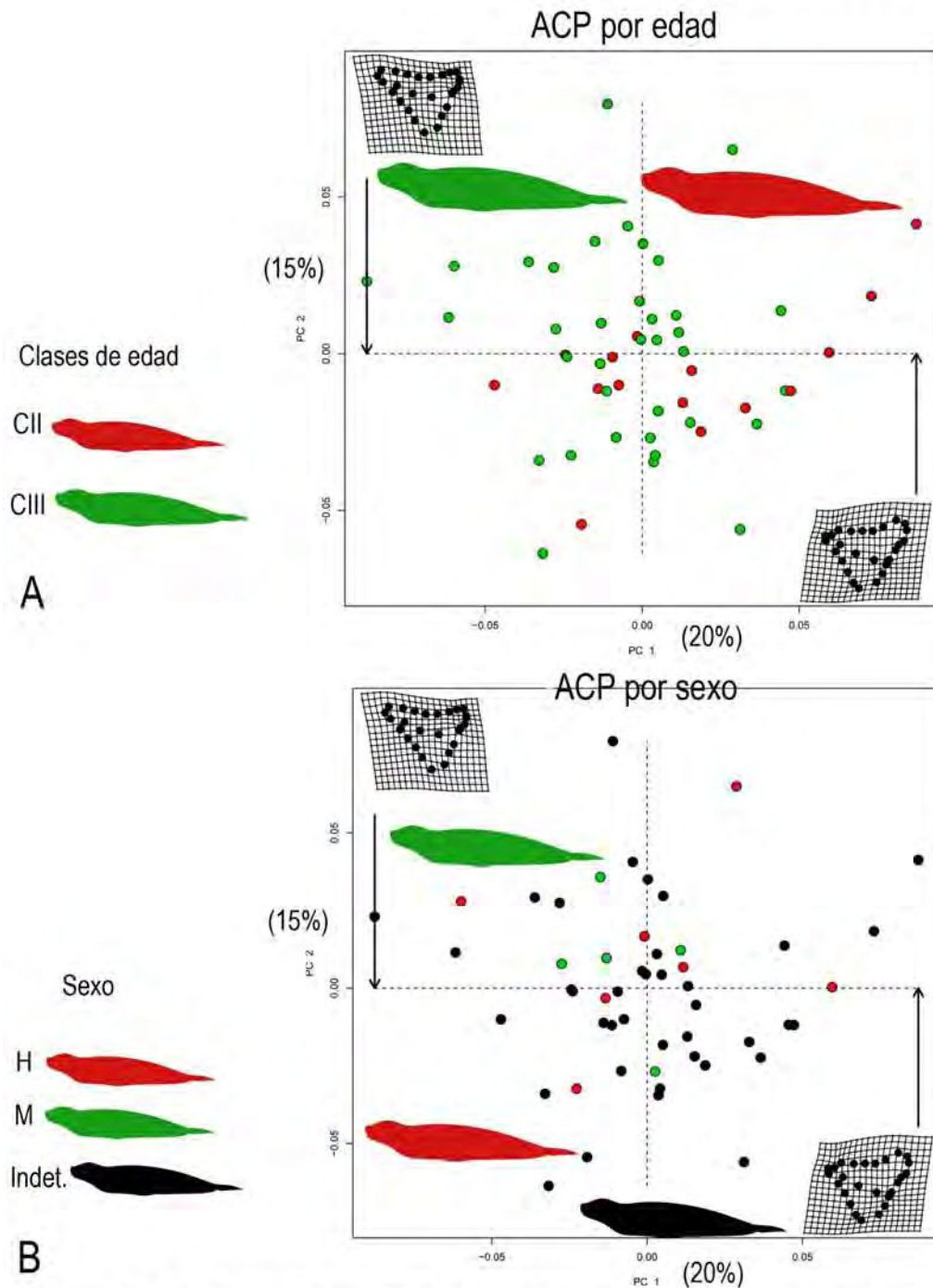


Gráfico IV.19. *Hydurga leptonyx*. ACP. A- por edad y B- por sexo, de la misma manera que las especies anteriores, las grillas de deformación muestran un cambio en el EcT, pero este cambio no se puede atribuir a diferencias entre los sexos o las edades. Por el gran desbalanceo de la muestra.

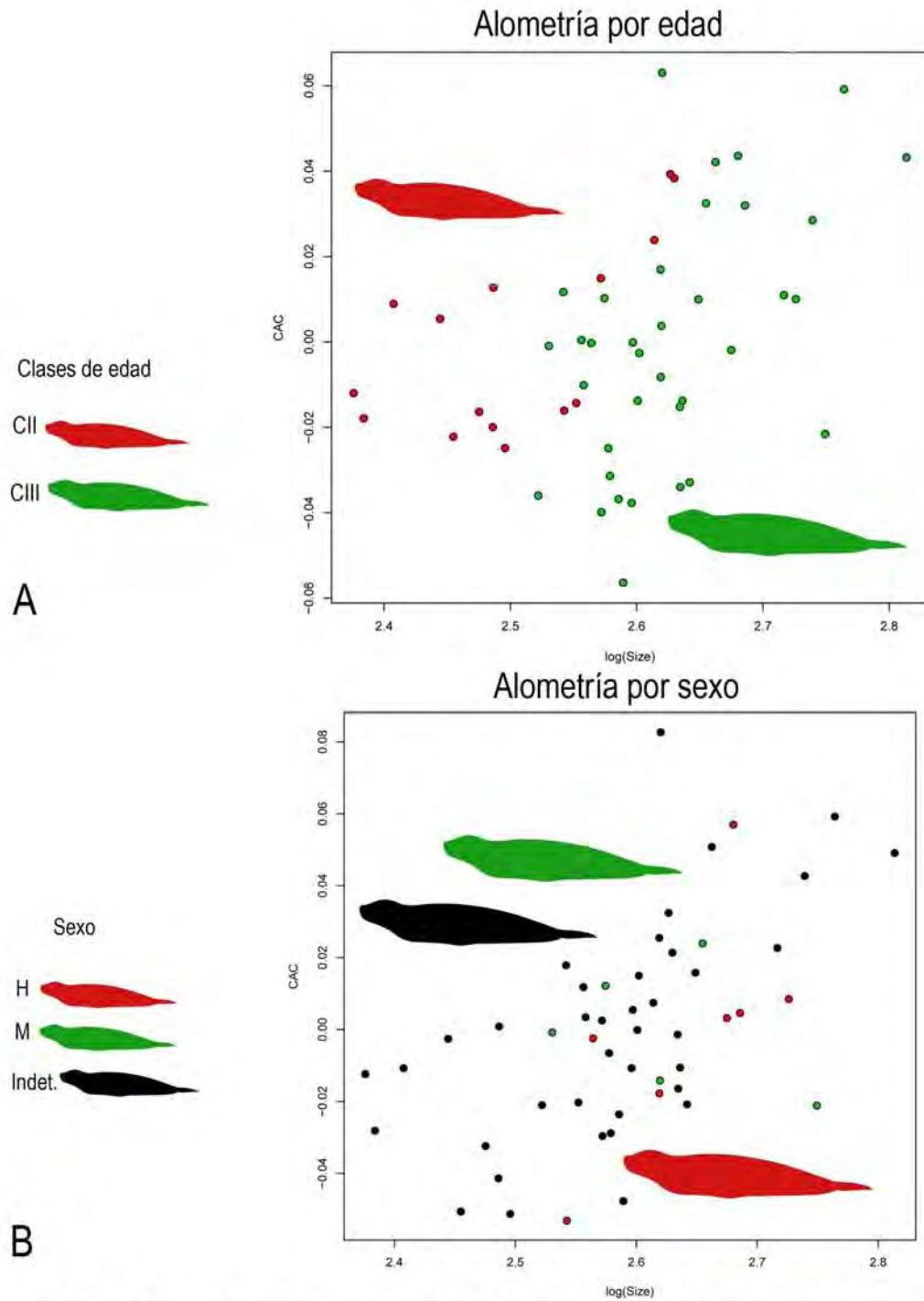


Gráfico IV.20. *Hydurga leptonyx*. Alometría. A- por edades y B- por sexo, la alometría también dio significativa pero no se discriminó si corresponde a la edad o al sexo.

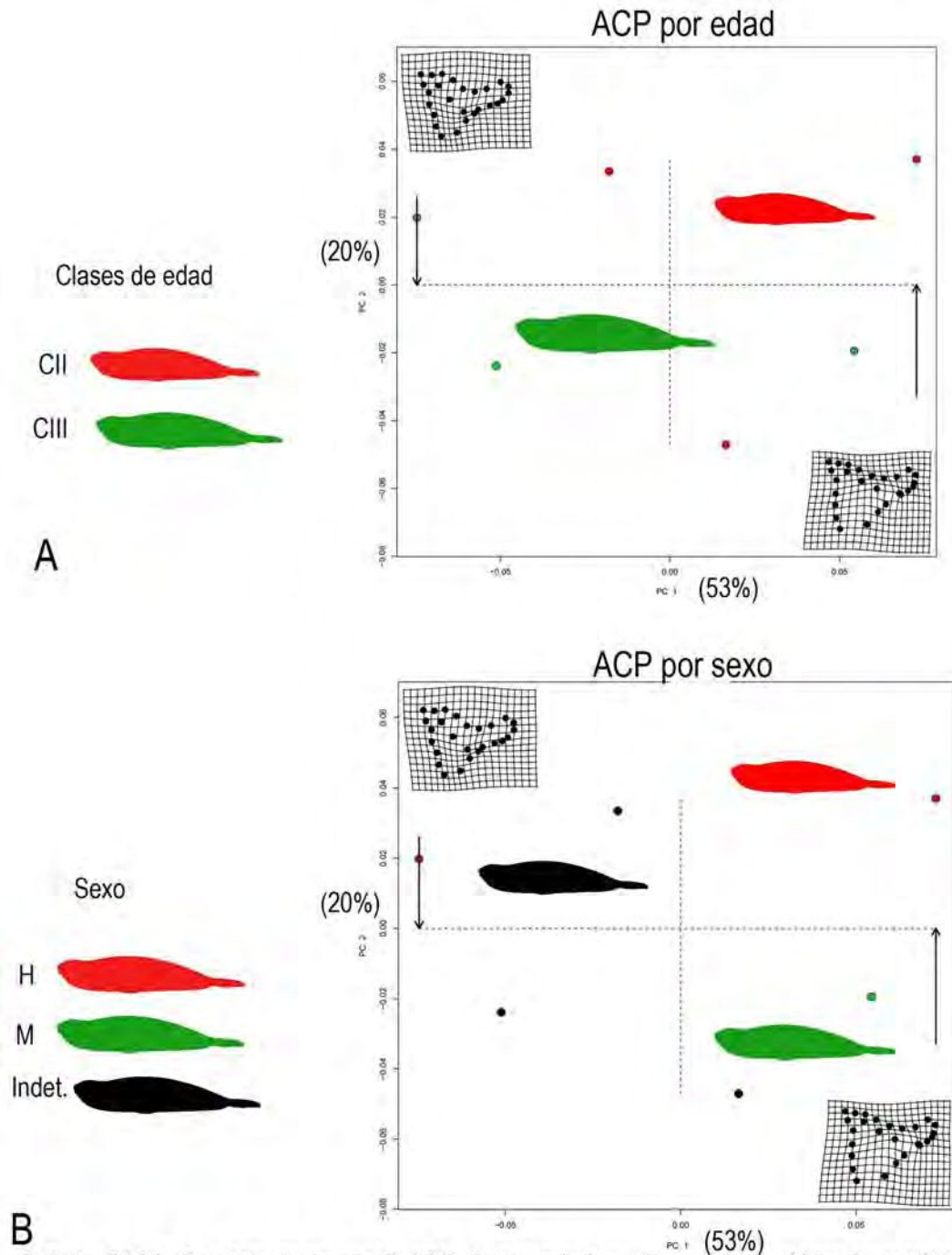


Gráfico IV.21. *Ommatophoca rossii*. ACP. A- por edades y B- por sexo, si bien la cantidad de ejemplares es muy baja, se observa en las grillas de deformación un cambio en la morfología del EcT, en el cual el crecimiento parecería ser en principio similar al de *L. weddellii* y *M. leonina*.

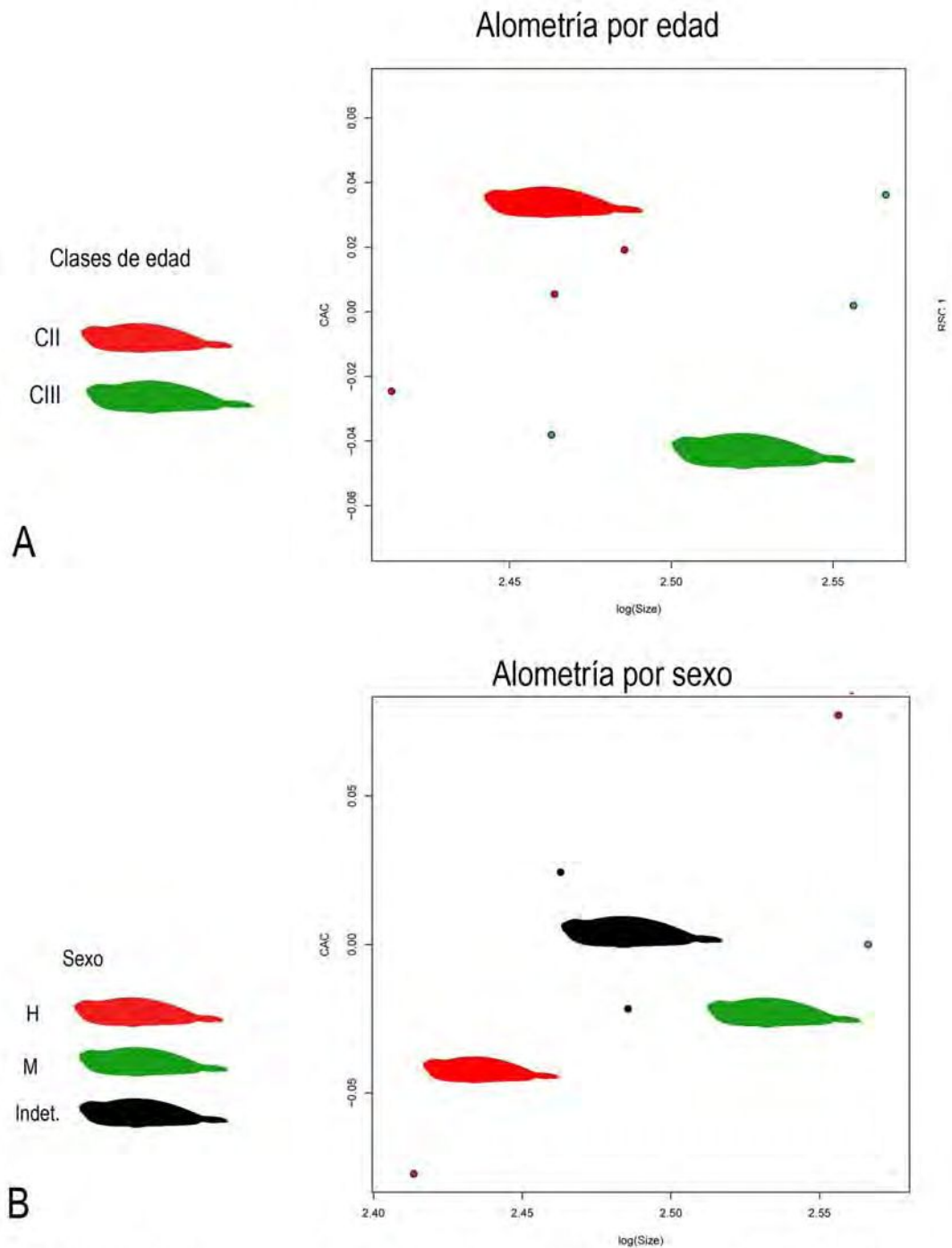


Gráfico IV.22. *Ommatophoca rossii*. Alometría, A- por edades y B- por sexo, no resultó significativa posiblemente por el bajo número de la muestra.

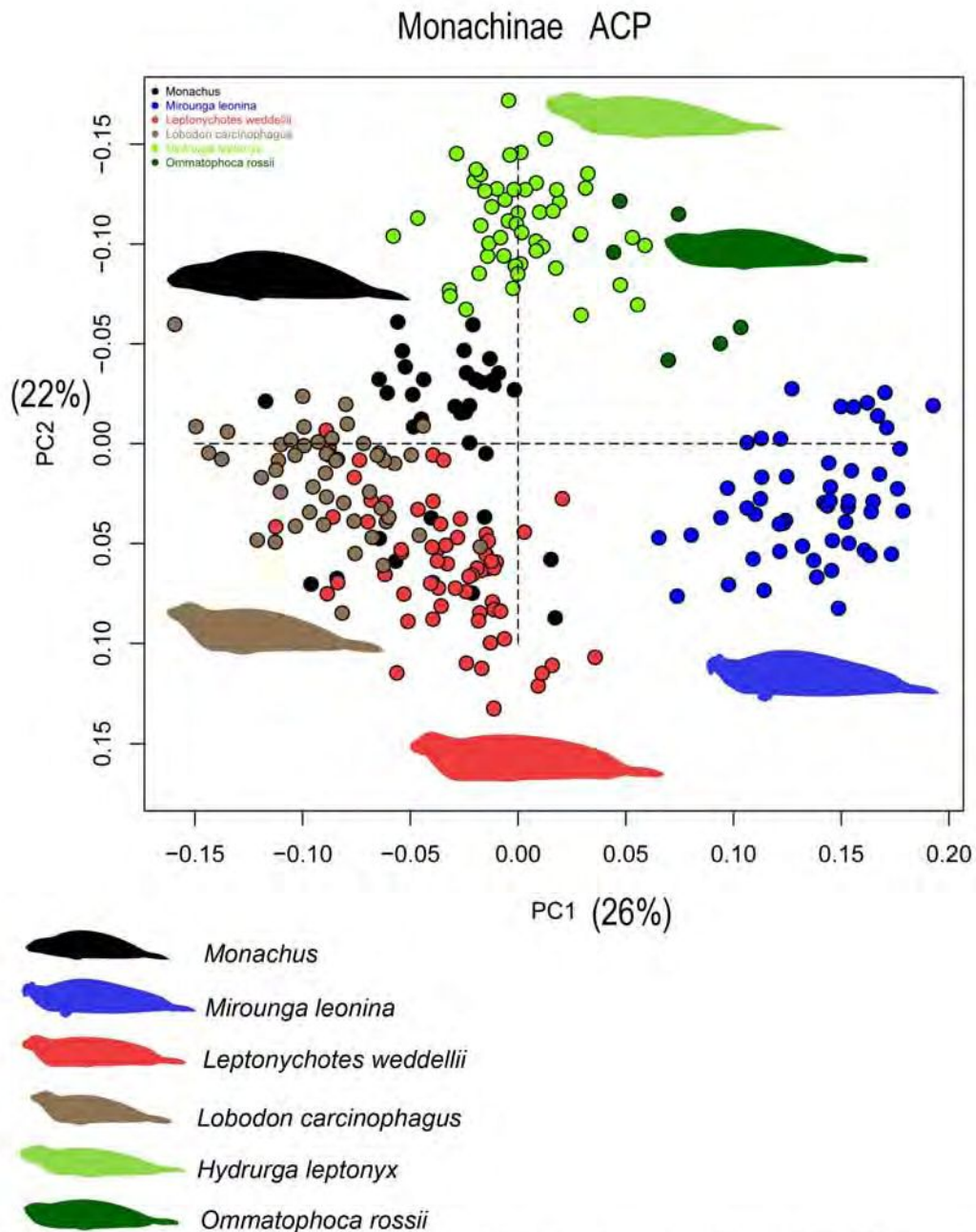


Gráfico IV.23. Monachinae. ACP. Se analizaron las especies australes contempladas en la Tesis y además se agregó al género *Monachus* de manera comparativa. Observándose una buena separación entre *Mirounga leonina* por un lado, *Hydrurga* y *Ommatophoca* por otro lado y *Monachus*, *Lobodon* y *Leptonychotes* conformando un tercer grupo, con leves solapamientos entre ellas. Las siluetas representan a cada especie.

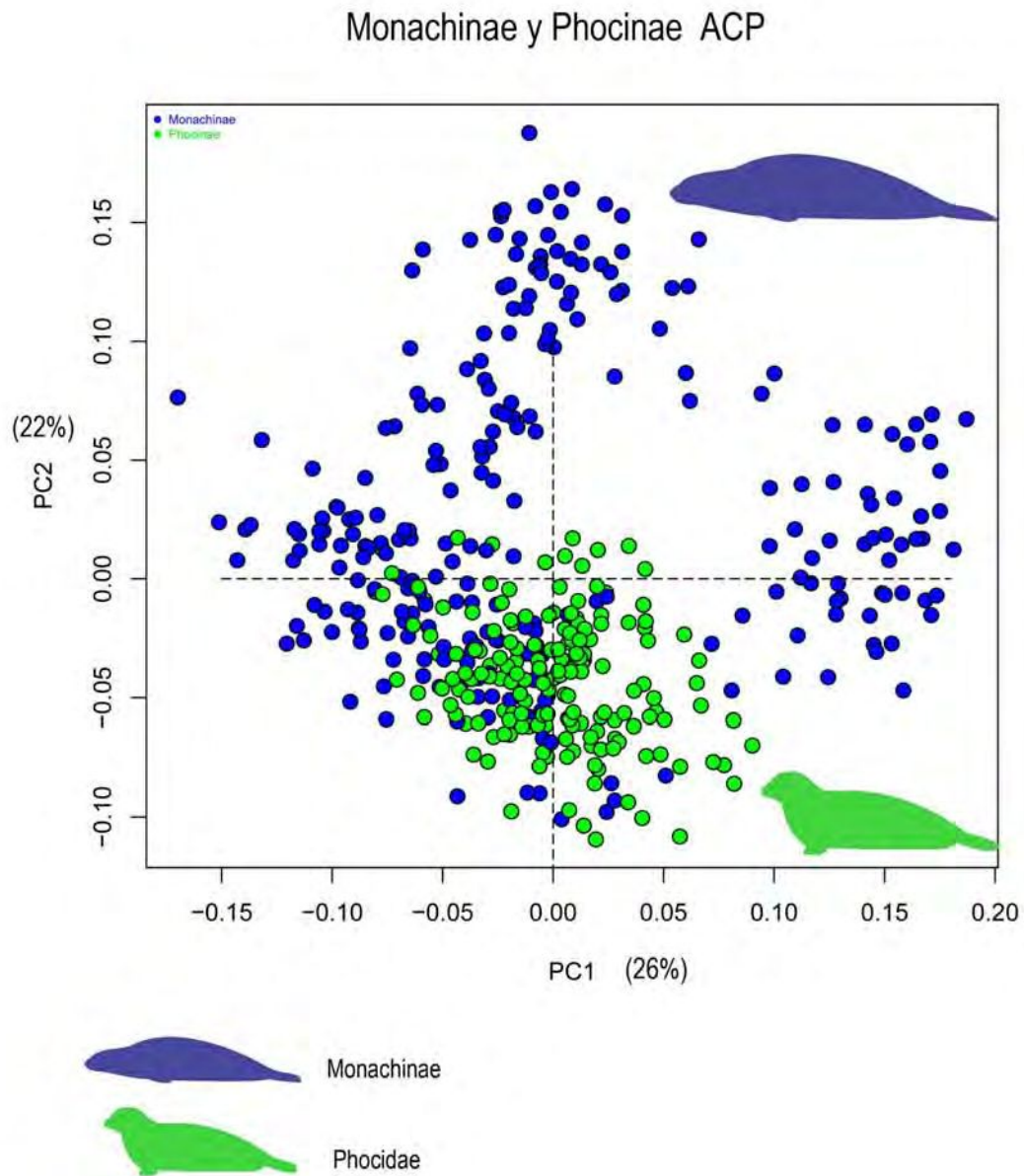


Gráfico IV.24. Phocidae completo por subfamilias ACP. Monachinae y Phocinae, donde se observa una distribución más expandida de las Monachinae y una distribución más conservadora de las Phocinae.

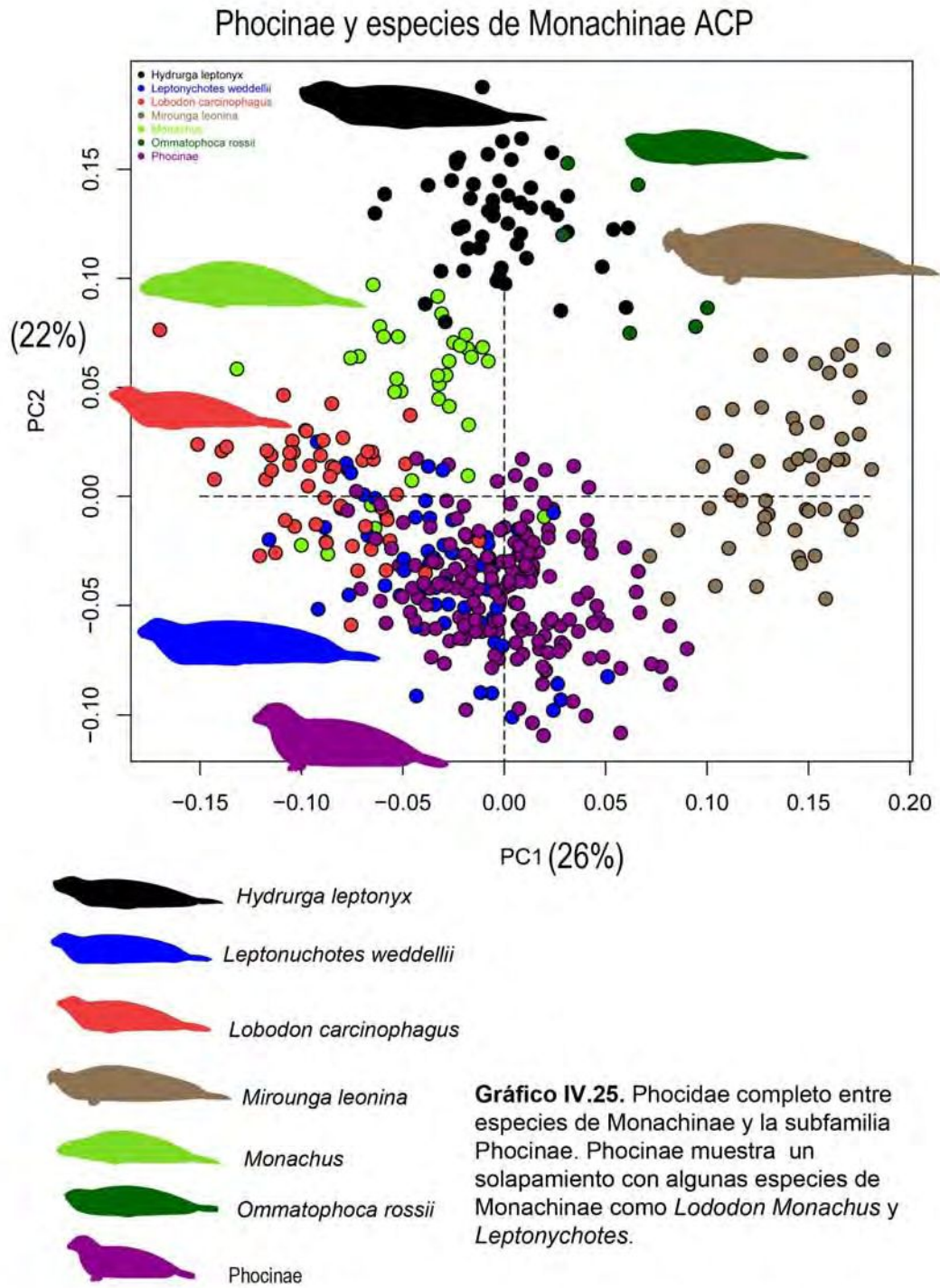


Gráfico IV.25. Phocidae completo entre especies de Monachinae y la subfamilia Phocinae. Phocinae muestra un solapamiento con algunas especies de Monachinae como *Lobodon Monachus* y *Leptonuchotes*.

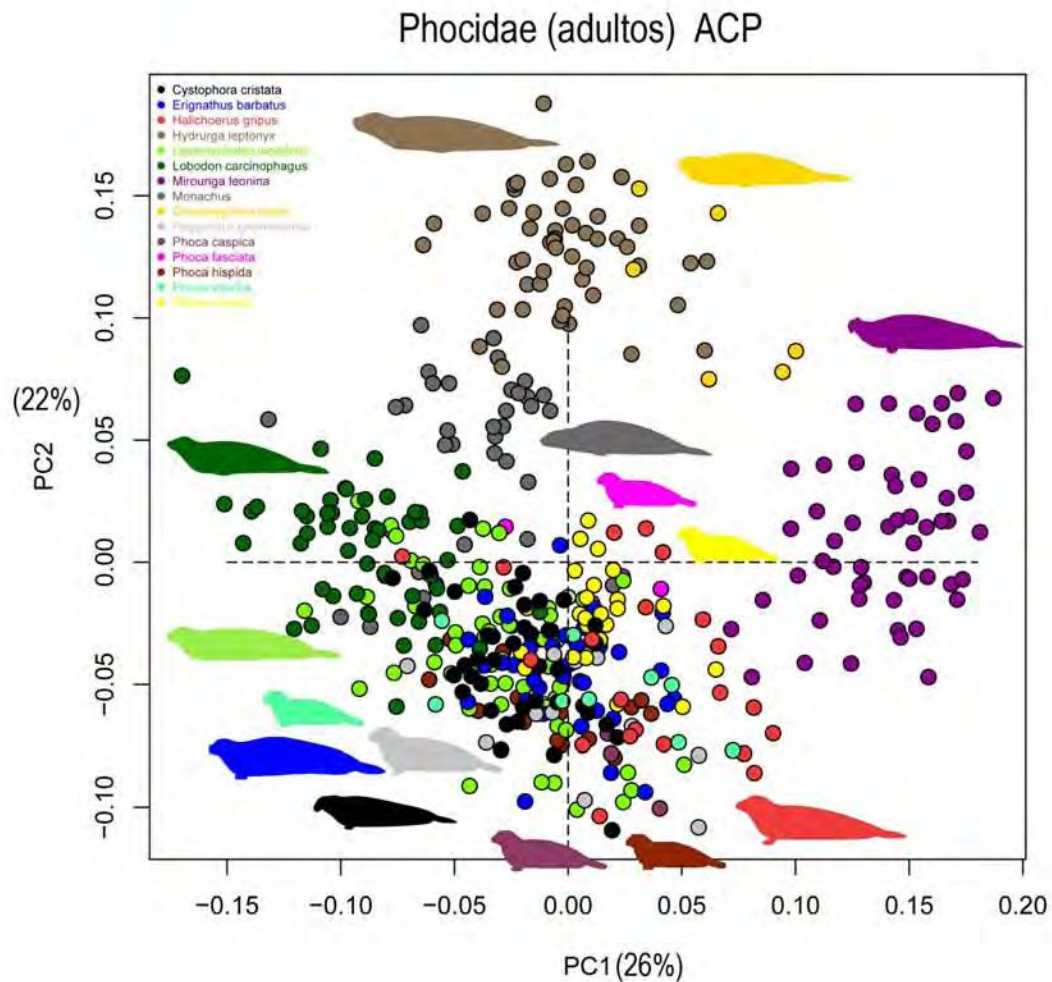


Gráfico IV.26. Phocidae completo entre especies de Monachinae y especies de Phocinae, se muestran a modo de ejemplificar el alto grado de solapamiento de las especies de Phocinae. Las siluetas representan a las especies más características.

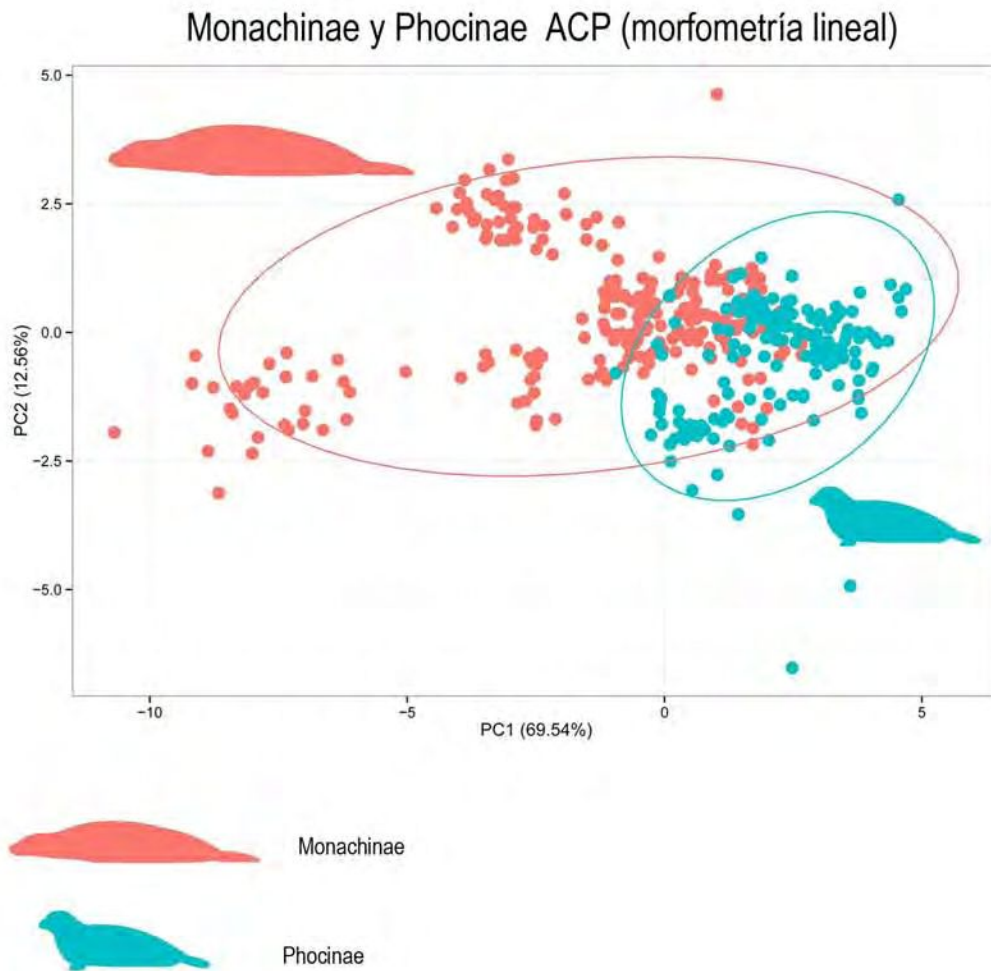


Gráfico IV.27. Phocidae completo. ACP. morfometría lineal mostrando las diferencias entre ambas subfamilias, con resultados similares a los observados en los análisis de morfometría geométrica.

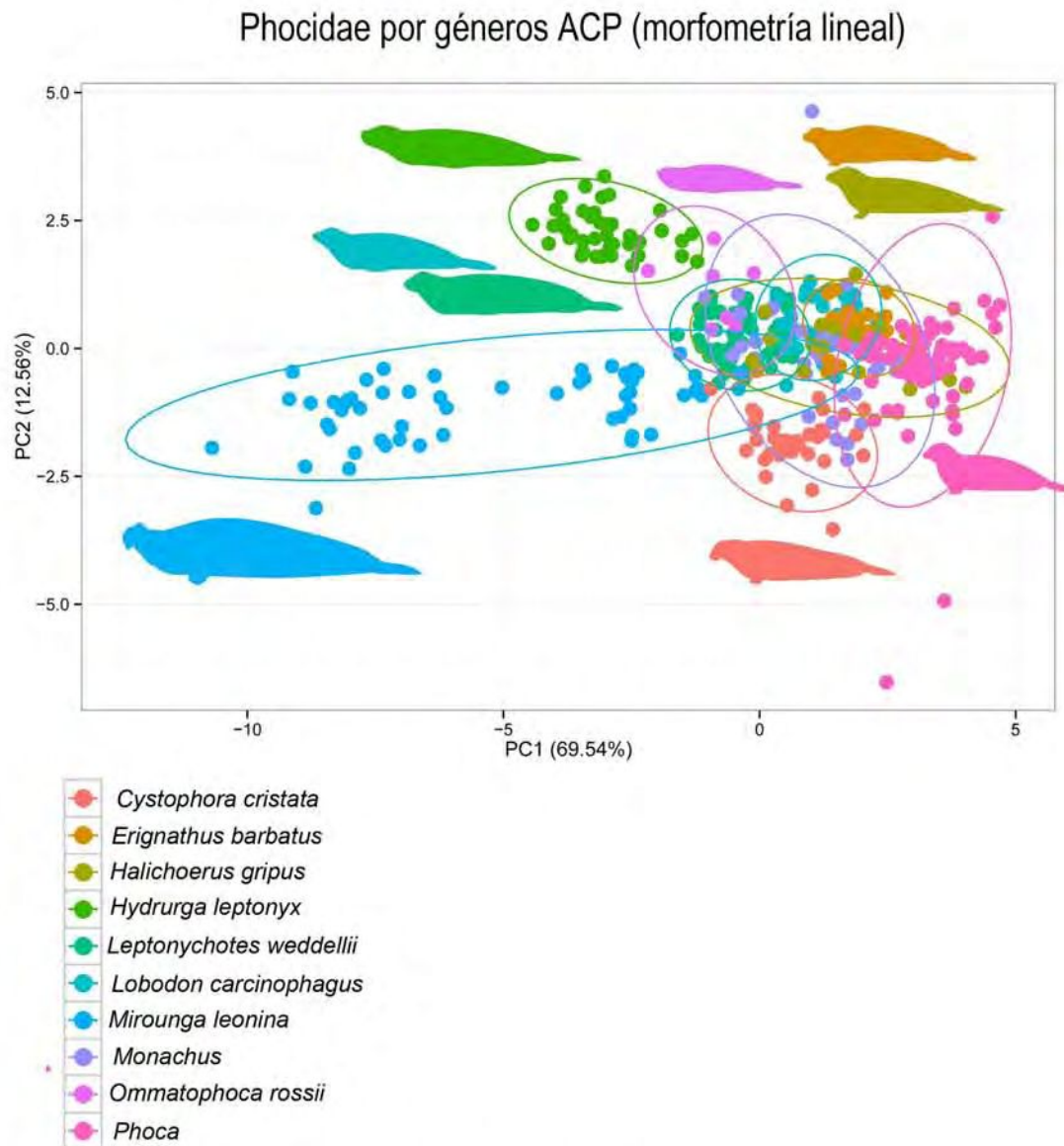
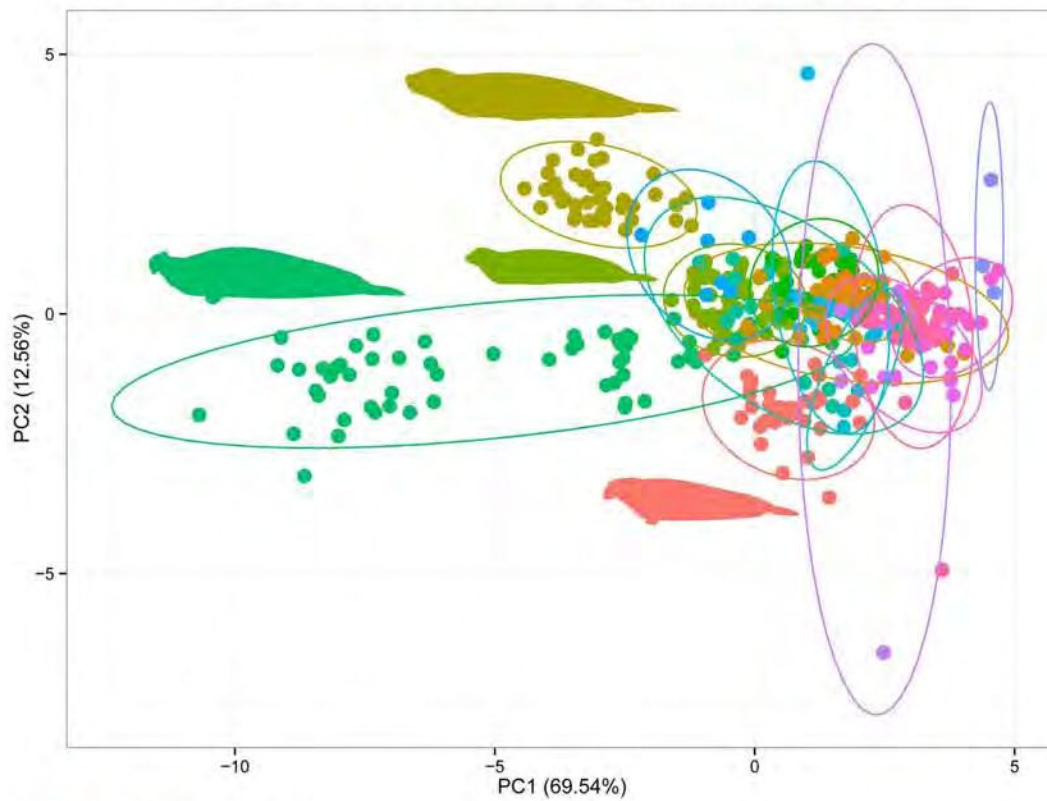


Gráfico IV.28. Phocidae completo. ACP. morfometría lineal, mostrando diferencias entre los géneros, siendo los grupos más conspicuos los de *Mirounga*, *Phoca*, *Hydrurga*, y *Cystophora*.



Phocidae por especies ACP (morfometría lineal)



- *Cystophora cristata*
- *Erignathus barbatus*
- *Halichoerus gripus*
- *Hydrurga leptonyx*
- *Leptonychotes weddellii*
- *Lobodon carinophagus*
- *Mirounga leonina*
- *Monachus monachus*
- *Monachus schauinslandi*
- *Monachus tropicalis*
- *Ommatophoca rossii*
- *Phoca caspica*
- *Phoca fasciata*
- *Phoca groenlandica*
- *Phoca hispida*
- *Phoca vitulina*

Gráfico IV. 29. Phocidae completo. ACP. morfometría lineal, mostrando diferencias entre las especies, siendo de la misma manera que en el análisis por género las más conspicuas *Mirounga*, *Phoca*, *Hydrurga*, y *Cystophora*



Otariidae y Phocidae y Odobenidae ACP (morfometría lineal)

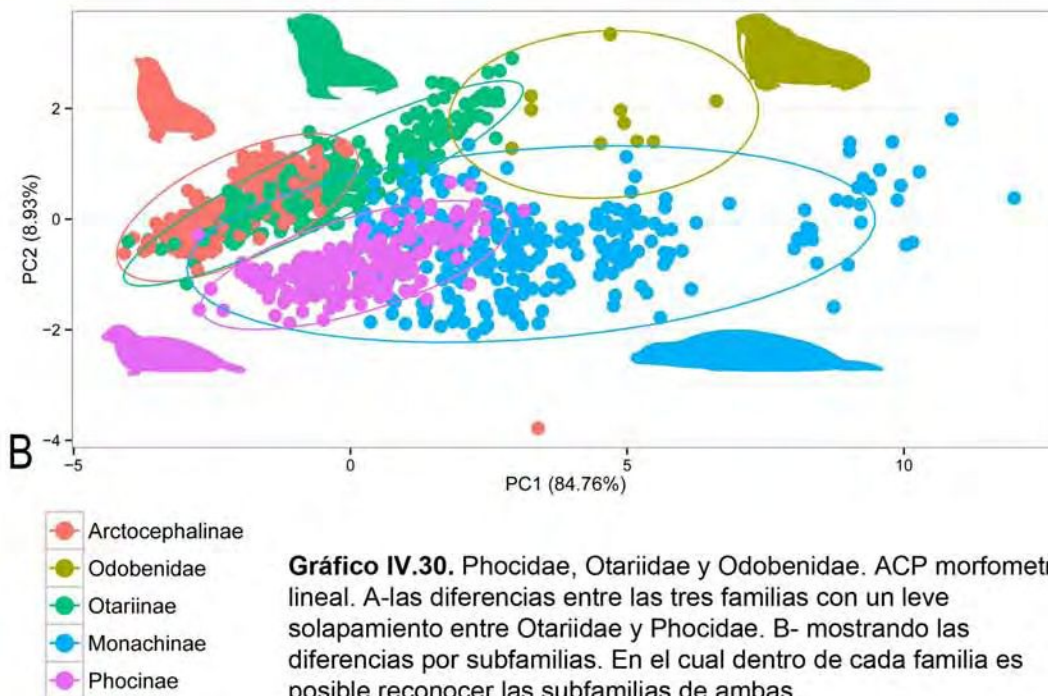
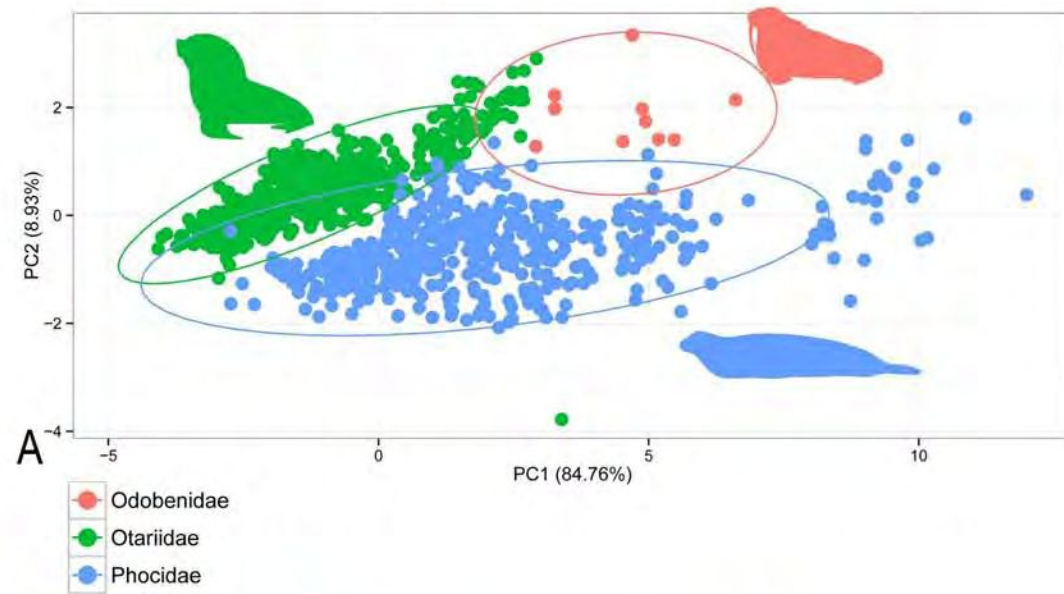


Gráfico IV.30. Phocidae, Otariidae y Odobenidae. ACP morfometría lineal. A-las diferencias entre las tres familias con un leve solapamiento entre Otariidae y Phocidae. B- mostrando las diferencias por subfamilias. En el cual dentro de cada familia es posible reconocer las subfamilias de ambas.

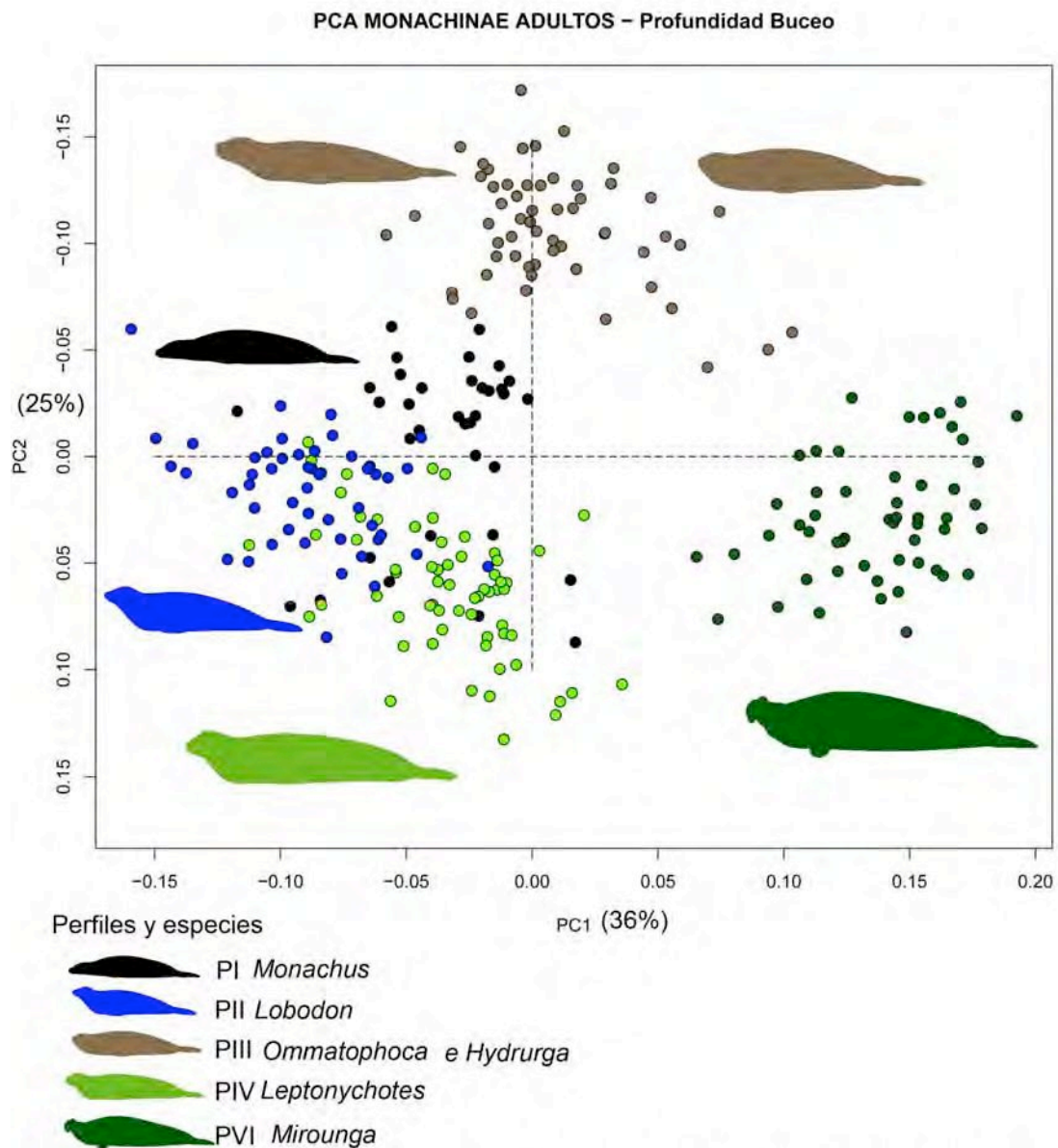


Gráfico.IV.31. Monachinae. Profundidades de buceo. Las diferentes especies de la subfamilia fueron representadas en bases a sus diferentes profundidades medias de buceo, el gradiente sobre el primer componente principal, muestra que la morfología más extrema (*M. leonina*), es la que diferencia del resto de las especies (PVI), mientras que *O. rossii* e *H. leptonyx*, conforman un grupo entre ellas (PIII), y diferenciado de las demás especies, mientras que el otro extremo, opuesto a *M. leonina*, se encuentran *Monachus*, *L. weddellii* y *L. carcinophagus*, y que a pesar de pertenecer a tres perfiles diferentes, (PI PII y PIV), la nube de puntos está fuertemente solapada.

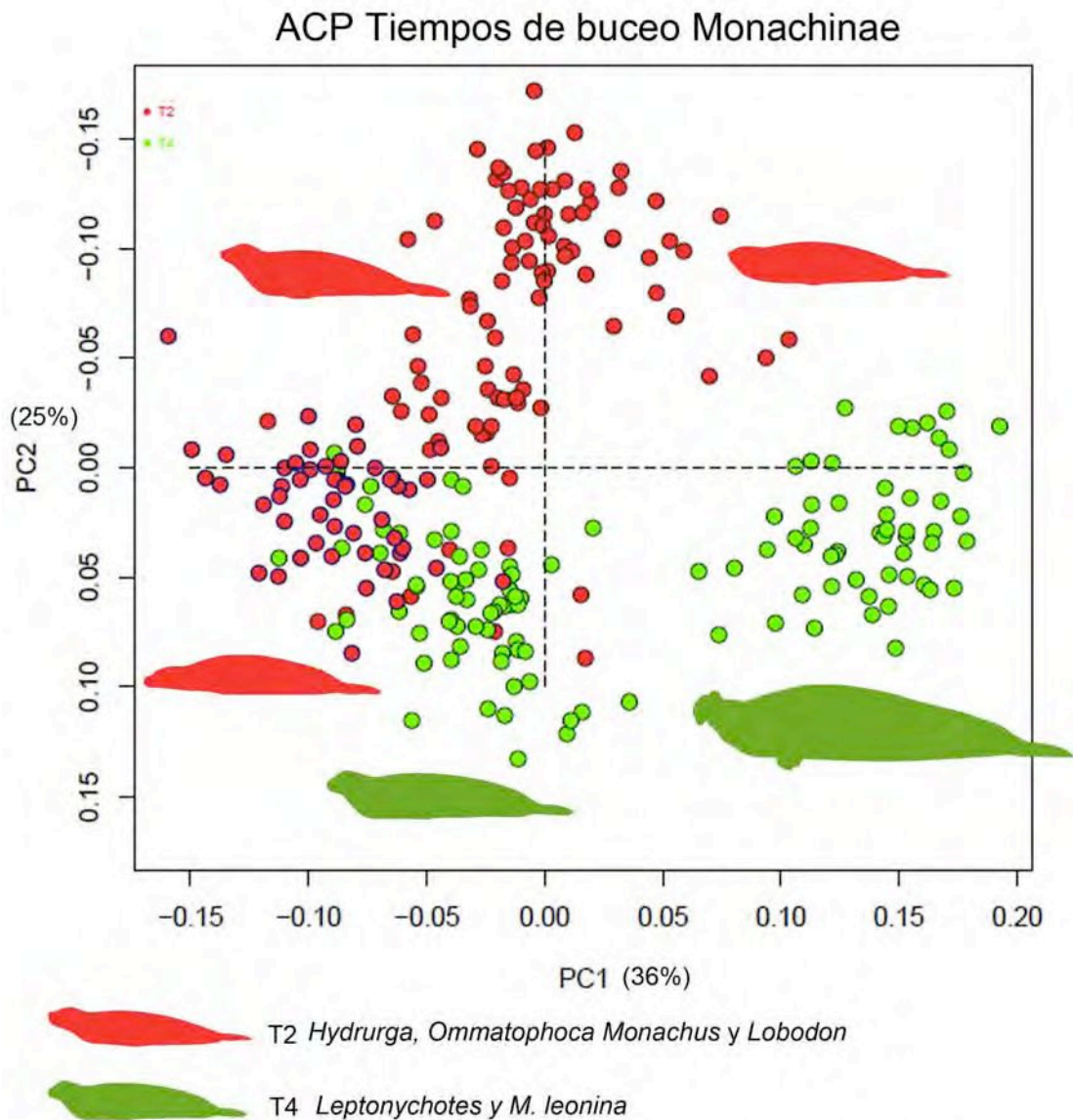
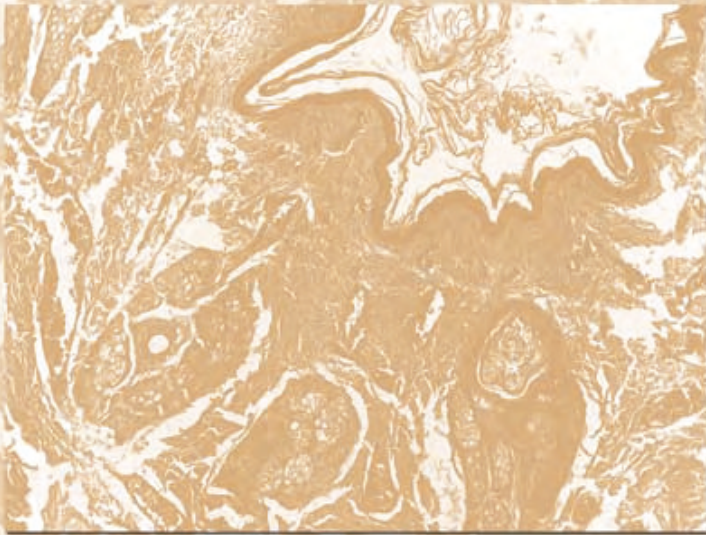


Gráfico.IV.32. Monachinae. Tiempos de buceo, la nube de puntos muestra sobre el primer componente principal en el extremo derecho a *M.leonina* y sobre la zona media a *L. weddellii*, especies que presentan los mayores tiempos de buceo (hasta 1 hora), mientras que el resto de las especies son las que presentan menores tiempos (hasta 20 minutos).



Oído Externo

Capítulo V



OÍDO EXTERNO

V.I Antecedentes

El oído externo está conformado por el pabellón auricular y el conducto auditivo externo. Este último es una cavidad tubular que se continúa externamente con el pabellón y finaliza en la membrana timpánica; presenta una parte cartilaginosa y una parte ósea, está revestido por piel con folículos pilosos y glándulas sebáceas y ceruminosas; las secreciones de ambas, más células descamadas, forman el cerumen del oído, que lo protege internamente.

En distintas especies de pinnípedos del Hemisferio Norte se han realizado estudios histológicos del oído externo, y sus características han sido vinculadas con sus ecologías (Huber 1934; King 1964; Ramprashad *et al.*1971, Ramprashad y Ronald 1977, Ramprashad 1975; Solntseva 2007)

También se han publicado descripciones anatómicas del conducto auditivo externo en distintas especies de focas. Por ejemplo, en *Phoca vitulina* y *P. hispida*, se han descrito cuatro placas de cartílago auriculares (Böas 1912), y en *P. groenlandicus*, Ramprashad *et al.*(1977), describe un epitelio con presencia de folículos y glándulas ceruminosas tubulares, una dermis que se subdivide en un conectivo laxo debajo del epitelio, y un conectivo denso (hipodermis), folículos y glándulas sebáceas, y además por un cartílago auricular que está conformado también por cuatro placas pero incompletas y ubicadas alrededor del meato acústico externo; a estas placas de cartílago se las denominó: placa lateral o helicoidal, placa póstero-ventral, placa dorso-ventral, y placa medial.

Para el presente Capítulo, primero se realizó un análisis macroscópico siguiendo un patrón de disección estándar en el cual se fueron separando las capas de tejido a medida que se avanzaba desde la región más distal y superficial, hacia la más proximal y profunda. Este es el sentido de descripción y comparación seguidos en este Capítulo, que en general es el seguido por otros autores (e.g. Ramprashad *et al.*1977). La región más distal está conformada por el tegumento externo y una espesa capa de tejido adiposo. La región medial, incluye tejido muscular asociado a tejido cartilaginoso alrededor del meato. Finalmente, la región proximal presenta más cantidad de cartílago y contacta con la parte ósea del meato acústico externo, que forma parte de la bulla timpánica. Además de la descripción macroscópica, se realizó una descripción microscópica sobre los cortes histológicos de las tres regiones del oído externo en seis



especies de pinnípedos australes, para tratar de evaluar si las diferencias entre los principales taxones pueden ser relacionados con sus correspondientes parámetros ecológicos, biológicos, o de comportamiento.

V.2. Material examinado

Se utilizaron 13 cabezas frescas, conservadas en formol al 10% con agua de mar, a las cuales se les extrajeron los oídos externos. Las especies incluidas en esta sección son: *Mirounga leonina* (neonato, juvenil y subadulto) *Leptonychotes weddellii* (subadulto); *Lobodon carcinophagus* (adulto), *Hydrurga leptonyx* (adulto), *Arctocephalus australis* (juvenil) y *Arctocephalus gazella* (cachorro y adulto).

V.3. Descripción macroscópica del oído externo

V.3.1. Descripción macroscópica en Otariidae

Los otáridos mostraron siempre una conformación similar en toda la extensión del conducto, el diámetro del conducto fue constante, al igual que el espesor del cartílago a su alrededor. En cuanto a la distribución del tejido muscular estriado, se observó un rodete muscular (Rm) asociado al cartílago, que está más desarrollado (es más espeso) en su región distal. Por otro lado, en esta familia el pabellón auricular (Pb), presenta forma cónica y cierto plegamiento (Fig.V.1). Como en otros mamíferos, la piel de la cara interna no presenta pelos, y la de la cara externa presenta la misma constitución que el resto del tegumento de la cabeza (Fig.V.1).

V.3.2. Descripción macroscópica en Phocidae

En los fócidos el pabellón auricular está ausente, y el conducto auditivo externo (CAE), no tiene la típica forma tubular de diámetro homogéneo; por el contrario, es cónica aumentando su diámetro proximalmente, y de 10 a 15 cm de longitud. El poro acústico externo (Pa) del conducto mide unos 2 mm y no es visible superficialmente debido a la extrema reducción de su tamaño, y a que está recubierto por una densa capa de pelos. Sin embargo, en algunos casos (e.g. *M. leonina* y *L. weddellii*) es posible observar una suave depresión detrás de los ojos, que es el área en la que se encuentra dicho poro (Fig.V. 2A).

La región distal del conducto es la que presenta el menor diámetro, termina con el poro acústico en el tegumento externo, y a medida que se profundiza en la cabeza,



adquiere una curvatura en forma de J con la parte convexa orientada hacia la parte dorsal de la cabeza, para después continuar en forma recta, hasta su comunicación con la membrana timpánica donde finaliza. El diámetro del conducto en esta región distal no presenta variaciones relevantes durante su trayecto a lo largo de la capa de grasa subcutánea (Fig.V. 2 E,K,N).

La región media del conducto se encuentra envuelta por una capa muscular (Mu), su diámetro va aumentando proximalmente y su morfología es variable. La sección transversal puede ser ovalada (*M. leonina*) o en forma de herradura (*L. weddellii*, *L. carcinophagus*, *H. leptonyx*). En esta región se puede reconocer a simple vista la presencia de cartílago (Ca) si el corte es profundo (Fig.V.2 B,Ñ)

La región más proximal (la más profunda del conducto), es la que contacta con el meato acústico externo (o conducto auditivo externo), de la bulla timpánica; en esa localización se observa un cartílago rodeándolo en forma de herradura (Fig.V.2 C). En *L. weddellii*, *H. leptonyx* y *L. carcinophagus*, la constitución de las tres regiones es similar (Fig.V.2).

V.4. Descripción histológica del oído externo

V.4.1 Descripción en Otariidae

Para esta familia se describió además la histología del pabellón auricular, y las especies analizadas presentaron las mismas conformaciones.

Pabellón auricular (Fig.V.3)

***Arctocephalus gazella* (adulto)**

En su cara ventral presenta una epidermis (Ep) delgada y con pocos folículos, con 6 a 7 capas celulares, la dermis (De), presenta gran cantidad de tejido adiposo, folículos pilosos simples (Fo), poco desarrollo de glándulas sebáceas inmaduras (Gse), y cartílago elástico (Ca).

En su cara dorsal, presenta folículos compuestos (Fco), conformados por uno mayor y otro más pequeño, y las glándulas sebáceas son escasas en comparación con la gran cantidad de folículos presentes. (Hacia la base del pabellón se ven más glándulas sebáceas y menor cantidad de folículos, que siguen siendo compuestos.

***Arctocephalus australis*** (juvenil)

El pabellón auricular mantiene la misma conformación que en la especie anterior.

Conducto auditivo externo, región distal (Fig.V. 4)***Arctocephalus gazella*** (cachorro)

El conducto auditivo externo presenta, en su región más distal, una luz amplia (lc) y de sección circular. La epidermis es muy delgada, y no se observaron folículos pilosos ni glándulas. Por fuera se asocian músculos que se agrupan alrededor del cartílago que está presente desde la región más distal. Debido a la corta extensión del conducto auditivo, no se observaron diferencias entre las tres regiones, como en el resto de los otáridos analizados.

Arctocephalus gazella (adulto) (Fig.V. 5)

La región distal del conducto presenta una luz amplia, de sección circular a ovalada. La epidermis es delgada, con saliencias o digitaciones hacia la luz. La dermis se encuentra muy vascularizada, en ella se observan escasos folículos pilosos y las glándulas sudoríparas (Gsu) no están asociadas a ellos. El cartílago elástico del pabellón parece continuarse con los cartílagos que rodean al conducto. Externamente al conducto se encuentra el cartílago, incompleto y con forma de herradura, que está asociado a un rodete muscular (Rm).

Arctocephalus australis

El conducto auditivo distal presenta una luz amplia, la epidermis es plano estratificada y cornificada (Cco). Los folículos son simples. Las glándulas sudoríparas no están asociadas a folículos pilosos al igual que en la especie anterior, y las sebáceas son muy pequeñas y asociadas a los folículos. Hay gran cantidad de musculo estriado insertado en el cartílago a través de tejido conjuntivo denso. El cartílago es elástico y también incompleto en forma de herradura.

Conducto auditivo externo, región medial***Arctocephalus gazella*** (adulto) (Fig.V. 7)

La región media del conducto no presenta diferencias con la región más distal, salvo que los folículos pilosos son más escasos y pequeños.



Arctocephalus australis

El conducto en su región media tampoco presenta mayores diferencias con la región distal, salvo que el epitelio se va aplanando progresivamente, y se ve claramente el músculo en forma de rodete (Rm).

Conducto auditivo externo, región proximal

***Arctocephalus gazella* (adulto) (Fig.V.6 A y C)**

La región proximal, presenta características similares a las regiones anteriores, pero en este caso la epidermis es más gruesa; los folículos pilosos son escasos, algunos son compuestos y desembocan de a pares. Las glándulas sebáceas están asociadas a los folículos pilosos. Las glándulas sudoríparas apócrinas ceruminosas son profundas. El cartílago está mucho más desarrollado en comparación con las regiones anteriores, también posee forma de herradura y tiene un rodete muscular asociado. En la secuencia completa del conducto, puede apreciarse que el diámetro de la luz va aumentando muy ligeramente de tamaño y la pared se hace cada vez más fina proximalmente.

***Arctocephalus australis* (Fig.V.6 B, D, E y F)**

El conducto auditivo proximal es un tubo cuya luz es de contorno irregular, la epidermis es delgada. Los folículos pilosos son poco numerosos e individuales. Se observa gran cantidad de glándulas sudoríparas apócrinas ceruminosas. El cartílago está bien desarrollado en forma de herradura y el músculo no presenta la conformación en rodete antes mencionada.

V.4.2 Descripción en Phocidae

Regiones distales del conducto auditivo externo comparadas (Fig.V.7)

***Mirounga leonina* (cachorro lactante) (Fig.V.8)**

La región distal del conducto presenta un diámetro pequeño, la epidermis es plana estratificada cornificada, con cinco a seis capas celulares, y forma pliegues hacia la luz que incluyen un eje dérmico. La dermis presenta gran cantidad de fibras de colágeno, fibras musculares dispersas, y gran cantidad de fibras elásticas. Las glándulas sebáceas son escasas, poco desarrolladas, y siempre desembocan en los folículos pilosos. Las glándulas sudoríparas son apócrinas ceruminosas y muy escasas. Se



observa gran cantidad de folículos pilosos. Por debajo hay una hipodermis que se continúa con la capa de grasa subcutánea. En esta sección no se observó la presencia de cartílago.

Mirounga leonina (cachorro en su primera muda) (Fig.V.9)

El conducto en su región distal presenta también una epidermis plana estratificada cornificada, de varias capas celulares (entre 5 y 7 capas). Las glándulas sebáceas siempre están asociadas a folículos pilosos (de buen desarrollo, y numerosos). La dermis presenta una gran cantidad de fibras musculares y fibras elásticas entre las fibras de colágeno. Glándulas sudoríparas apocrinas ceruminosas no se observan. La hipodermis presenta buen desarrollo, y se continúa con la grasa subcutánea. Tampoco hay cartílago presente en esta región.

Leptonychotes weddellii (Fig.V.10)

La región distal del conducto posee una abertura, o lumen, de diámetro pequeño, con el epitelio plegado; la epidermis presenta tantas capas como en la especie anterior, el estrato córneo es delgado, y está muy pigmentado. Existe gran cantidad de folículos compuestos asociados a glándulas sebáceas y sudoríparas apocrinas ceruminosas; los folículos son compuestos y cada grupo de folículos está conformado por uno más grande y otros dos más pequeños; ésta disposición separada de folículos se observa en la parte profunda de la dermis, pero en la parte más próxima a la luz del conducto, se agrupan en uno solo. La dermis presenta gruesos haces de fibras de colágeno (Fco) y las fibras musculares (Fm), están dispersas al igual que en *Mirounga leonina*. En esta región se observa escaso tejido adiposo y tampoco se observó la presencia de cartílago.

Lobodon carcinophagus (Fig.V.11)

Presenta un conducto distal de lumen pequeño (lc), revestido por una epidermis levemente más delgada que la observada en las especies descritas con anterioridad. El número de capas celulares varía entre tres y cuatro. De manera similar a lo observado en *L. weddellii*, esta especie posee folículos compuestos, que se agrupan hacia la luz del conducto, pero en éste caso el grupo de folículos está conformado solo por dos, uno mayor y uno menor. Las glándulas sebáceas y las sudoríparas apocrinas ceruminosas están poco desarrolladas y son más pequeñas que en las especies descritas anteriormente. En la dermis existen fibras musculares dispersas y en menor cantidad que en *M. leonina* y *L. weddellii*. El tejido adiposo de la hipodermis es abundante. No se observa cartílago.

***Hydrurga leptonyx*** (Fig.V.12)

La región distal del conducto presenta un lumen pequeño y una epidermis más delgada que la observada en *M. leonina* y *L. weddellii*, y similar a la de *L. carcinophagus*. Los folículos son compuestos, con uno primario asociado a uno secundario, y presentan glándulas sudoríparas apocrinas ceruminosas y abundantes sebáceas asociadas. La dermis se diferencia claramente en una superficial y una profunda; esta última posee abundantes fibras elásticas, pero en menor cantidad que en la región distal del conducto auditivo externo de *M. leonina* y *L. weddellii*. El tejido adiposo de la hipodermis no es abundante. Tampoco se observa cartílago.

Regiones medias del conducto auditivo externo comparadas (Fig.V. 13)***Mirounga leonina*** (cachorro lactante) (Figs.V.13 A y 14)

La región media del conducto presenta un lumen irregular y aplanado; respecto de la región distal, la epidermis es un poco más delgada, variando entre 3 a 5 capas celulares, y también está cornificada (Cco). Presenta algunas glándulas sebáceas que desembocan en la luz del conducto auditivo y no en los folículos pilosos. La cantidad de folículos pilosos es menor que en la región distal y son simples. La dermis presenta abundantes fibras de colágeno y tejido adiposo (Ad). Se observa cartílago elástico, con forma de herradura, asociado a paquetes musculares (Mu). Además hay gran cantidad de vasos sanguíneos y nervios, éstos últimos de gran diámetro. Una característica llamativa de esta región es que pueden diferenciarse dos partes de características opuestas en cuanto a su conformación: por un lado, un extremo distal no dilatado, donde las fibras musculares están del lado del lumen, y que a su vez están asociadas por fibras de colágeno al cartílago; y por otro, presenta un extremo medio dilatado, con un paquete muscular asociado al lado más externo del cartílago.

Mirounga leonina (cachorro en su primera muda) (Figs.V. 13 B y 15)

En la región medial del conducto se presenta una constitución similar a la descrita para la región distal. La luz también está plegada, pero es un poco más amplia, la epidermis presenta de 4 a 5 capas celulares con abundante melanina, aún más que en la región distal. En la dermis hay paquetes musculares, que se orientan tanto en sentido transversal, como longitudinal, y también hay fibras de colágeno. En esta sección comienza a observarse proximalmente cartílago elástico, y hay una gran cantidad de vasos y nervios con una hipodermis con abundante tejido adiposo. La



presencia de cartílago depende del lugar del conducto donde se le realizó el corte, si ellos se realizaron en una porción más distal probablemente no se observe.

Leptonychotes weddellii (Figs.V. 13C y 16)

La región media presenta una luz prácticamente colapsada y alargada, con una epidermis que es estratificada cornificada de pocas capas celulares (entre 3 y 4), y con mucha melanina. Presenta folículos asociados en grupos al igual que en la región distal y también folículos aislados, que son más abundantes. Las glándulas sebáceas son más grandes que en *M. leonina* y las ceruminosas apocrinas son más escasas; la dermis está menos desarrollada y se mezcla con tejido adiposo y conectivo más denso. En esta región media comienza a apreciarse cartílago elástico, pero más grueso.

Lobodon carcinophagus (Figs.V.13D y 17)

La luz del conducto está también prácticamente colapsada, la epidermis es igual a la de la región distal. En esta región, también se observa cartílago y abundantes fibras musculares; en su porción más profunda, el cartílago se encuentra en proceso de osificación, y las fibras musculares se organizan en paquetes subyacentes al cartílago.

Hydrurga leptonyx (Figs.V.13 E y 18)

La luz de la región media del conducto se encuentra colapsada, al igual que ocurría en *M. leonina*. La epidermis se mantiene igual que en la región distal, con el mismo número de capas celulares, y presentan abundantes folículos simples. Hay más cantidad de glándulas sudoríparas apocrinas ceruminosas en comparación con *M. leonina* y *L. weddellii*, y hay un aumento en el número de glándulas sebáceas. Las fibras musculares se organizan en paquetes mayores y se disponen tanto en la parte interna (hacia la luz del conducto), como externa, a la placa de cartílago.

Regiones proximales del conducto auditivo externo comparadas (Fig. V.19)

Mirounga leonina (cachorro lactante) (Figs.V.19 A y 20)

La región proximal tiene una epidermis levemente más delgada, menos plegada y menos cornificada que en las regiones anteriores. Presenta una menor cantidad de folículos pilosos, las glándulas sebáceas desembocan en ellos y son más escasas. En esta región se observan placas de cartílago elástico rodeando al conducto y paquetes



de fibras musculares muy desarrollados por ambos lados del cartílago, es decir tanto del lado de la luz del conducto, como sobre su pared más externa (Fig.V.19).

Mirounga leonina (cachorro en su primera muda) (Figs.V.19 B y 21)

La epidermis mantiene las características de las regiones anteriores. En la región proximal hay menos folículos pilosos, todas las glándulas desembocan directamente hacia la luz del conducto y no en el mismo folículo, y están más desarrolladas que en las regiones distal y media. Las glándulas sudoríparas se encuentran en la parte profunda de la dermis, donde además se reconocen abundantes nervios y fibras musculares de disposición irregular. Se observan dos placas de cartílago elástico (Fig.V.19)

Leptonychotes weddellii (Figs.V.19 C y 22)

La región proximal del conducto presenta una luz de mayor diámetro que el resto del conducto pero colapsada y la epidermis es delgada. Hay menos cantidad de folículos pilosos que las regiones distal y media, las glándulas sebáceas están poco desarrolladas, y el cartílago está más desarrollado.

Lobodon carcinophagus (Figs.V.19 D y 23)

La luz del conducto es muy grande, dilatada, sin pliegues; la epidermis es más fina, que la de las regiones distal y proximal, los folículos son escasos. La dermis tiene fibras de colágeno como en las anteriores regiones, y además presentan enormes paquetes musculares y nerviosos; el cartílago es grueso e incompleto (Fig.V.19).

Hydrurga leptonyx (Figs.V.19 E y 24)

El conducto en esta región cambia profundamente, la luz se hace más grande y desaparecen los pliegues, la epidermis es delgada, con no más de 3 capas celulares, hay gran cantidad de glándulas sebáceas que desembocan directamente a la luz, y no hay folículos; el tejido muscular, que está por la cara externa del cartílago, se ordena en un paquete muscular definido (Fig.V.19)

V.5. Consideraciones generales

El oído externo de los pinnípedos, como ya se ha indicado previamente, desarrolla características particulares asociadas con vivir casi exclusivamente en un medio acuático y realizar buceos a grandes profundidades. Entre las más obvias se encuentra la reducción parcial (Otaridae) o total (Phocidae) del pabellón auricular,



aunque sin embargo existen más características asociadas a estos hábitos que involucran además la parte del conducto auditivo externo.

En este Capítulo, se pudo corroborar que la estructura básica del pabellón auricular y del conducto auditivo externo en las especies australes de otáridos y fócidos tratadas en esta Tesis, coinciden con las descripciones previas realizadas en especies del Hemisferio Norte: *P. vitulina* y *P. hispida* (Böas, 1912), y *P. groenlandicus* (Ramprashad, 1977).

--Para los otáridos: solo se contó con ejemplares de *Arctocephalus* en los que el pabellón auricular no presenta la estructura macroscópica típica de los otros mamíferos, sino que además de estar reducido, es cónico y alargado. Se envuelve sobre sí mismo “enrollándose” y además se pliega contra la cabeza, al momento de la inmersión.

-En cuanto al diámetro de la luz del conducto de los otáridos, si bien no hay grandes diferencias de calibre a lo largo de todo el conducto, es ligeramente menor en su región más distal y en la proximal es más amplia. De manera contraria a las focas, la pared del conducto es más gruesa en su región distal y hacia la región proximal es de menor grosor.

-El cartílago es siempre constante en toda su extensión y también formado por placas incompletas.

-Los folículos pilosos son escasos así como las glándulas, la epidermis es fina de pocas capas celulares y la dermis posee células adiposas.

--Para los fócidos: se pudo observar la estructura tanto macroscópica como microscópica de la mayoría de los géneros y nos permitió reconocer características comunes a todas ellas:

-El diámetro de la luz del conducto presenta unos pocos milímetros en su abertura distal (poro acústico), y no es visible externamente en la cabeza. El diámetro de esta luz va aumentando a medida que profundizamos hacia la región proximal del canal.

-El epitelio presenta varias capas, aunque en su región más proximal puede perder algunas de estas capas celulares y hacerse más fino.

-El cartílago comienza a aparecer en la región medial del conducto, observándose una placa de cartílago no muy desarrollado (que probablemente corresponda a la placa helicoidal más distal que aparece en *Phoca* sp, según Ramprashad 1977).



-Además del diámetro de la luz del conducto, también varía progresivamente su pared desde la región distal, donde solo existe una mucosa plegada, con glándulas, pelos y unas pocas fibras musculares desordenadas, a la región media y proximal, donde se hace más gruesa en la medida en que aparecen las placas de cartílago y la musculatura que ya no se presenta como fibras desordenadas y aisladas, sino que se ordenan en paquetes definidos (en las zonas más proximales se llega a formar un “rodete muscular”).

-A medida que analizamos el conducto en profundidad, van disminuyendo la cantidad de folículos pilosos y aumentando la cantidad de glándulas sebáceas (excepto en *Lobodon carcinophagus*) y pueden desembocar independientes en la luz del conducto, en lugar de hacerlo en los folículos pilosos.

-Con respecto al cartílago, aparece en la región media, y a medida que analizamos el conducto, hacia la región proximal aumenta su tamaño. Se observó que el tejido adiposo está por fuera de la dermis, es decir que presentan una hipodermis desarrollada, y que además en la dermis existen adipocitos inmersos.



Imágenes

Capítulo V



Abreviaturas Capítulo V

Ad: adiposo

Ca: cartílago

CAD: conducto auditivo distal

CAE: conducto auditivo externo

CAM: conducto auditivo medio

CAP: conducto auditivo proximal

Cco: capa córnea

De: dermis

Ep: epidermis

Fc: fibras colágeno

Fco: folículo compuesto

Fel: fibras elásticas

Fm: fibras musculares

Fo: folículo

Gse: glándulas sebáceas

Gsu: glándulas sudoríparas apocrinas ceruminosas

Lc: luz del conducto

Mu: músculo

N: nervios

Pa: poro acústico externo

Pb: pabellón auricular

Rm: rodete muscular

VS: vasos sanguíneos

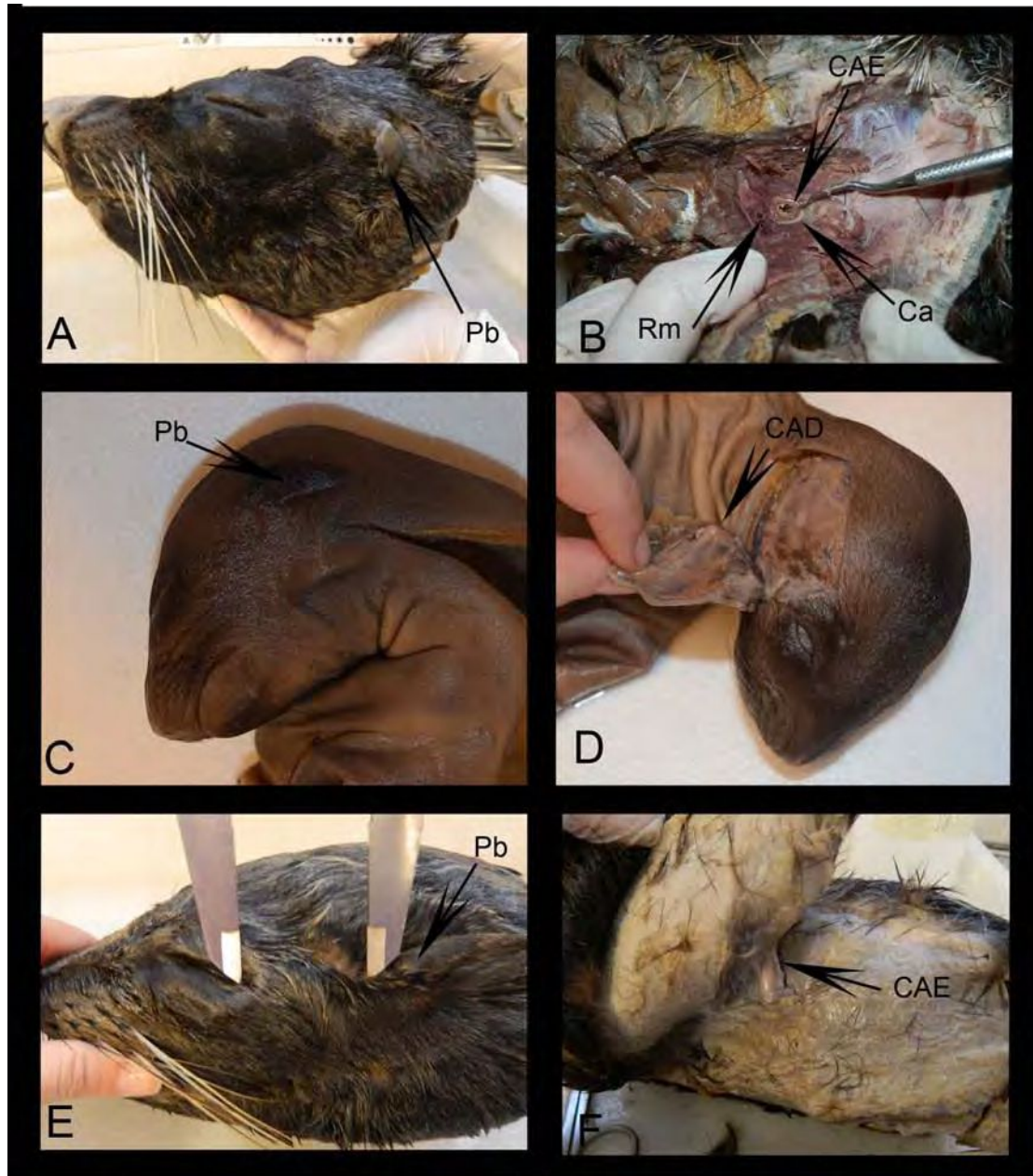


Fig. V.1. Cortes histológicos de dos especies de otáridos estudiadas en esta sección. A- *Arctocephalus gazella*, donde se aprecia el pabellón auricular; B- la misma especie mostrando una sección transversal de la región más proximal del conducto auditivo externo (CAE), con el cartilago en herradura; C- *A. gazella* juvenil, mostrando la misma conformación del pabellón auricular que el adulto; D- el mismo ejemplar que muestra el pequeño tamaño del conducto auditivo externo; E- *Arctocephalus australis*, con el típico pabellón cónico y plegado y F- la disección del mismo ejemplar donde se observa el conducto desde su parte externa.



Fig.V.2. Cortes histológicos en secuencia la disección de cada una de las especies analizadas. A- *M.leonina* juvenil que muestra el pequeño poro acústico en superficie de la cabeza; B- muestra la transición entre la región distal y medial del CAE; C- muestra la región más profunda o proximal; D- *M. leonina* donde se aprecia la depresión en la zona auricular; E- se observa el CAE en la región más distal; F- muestra el CAI en su región más proximal; G- *L. carcinophagus*, en su vista superficial; H- medial; I- proximal; J-L. *weddellii* en su vista superficial; K-región distal; L- región proximal; M- *H. leptonyx* en vista superficial; N-región distal y O- región medial.

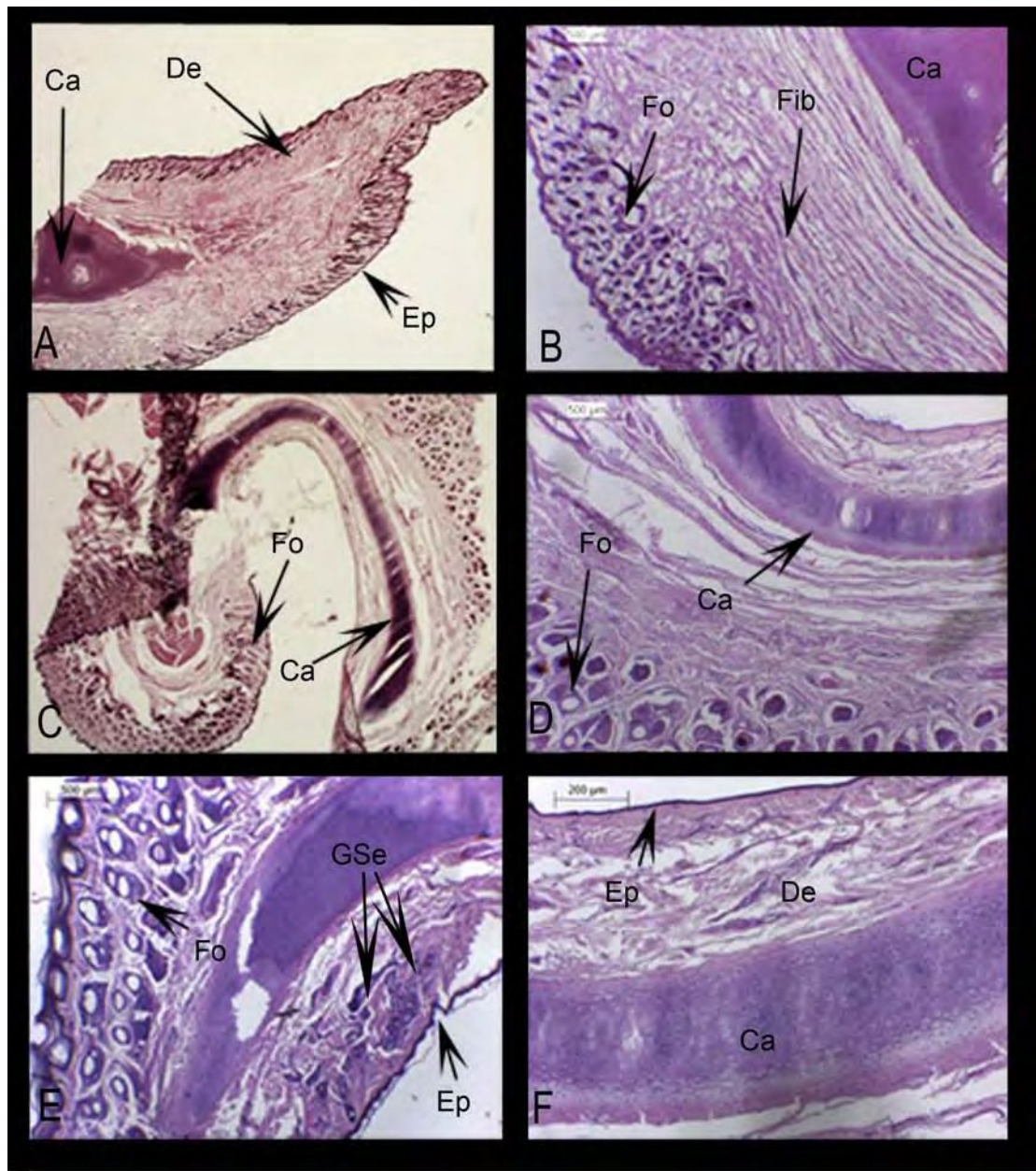


Fig. V.3. Cortes histológicos de los pabellones auriculares de A- *A. gazella* juvenil; B- detalle de la misma región anterior; C- *Arctocephalus gazella* adulto en vista general; D- detalles de los principales tejidos del ejemplar anterior; E- detalle de folículos, F- detalle de la epidermis, dermis y cartilago.

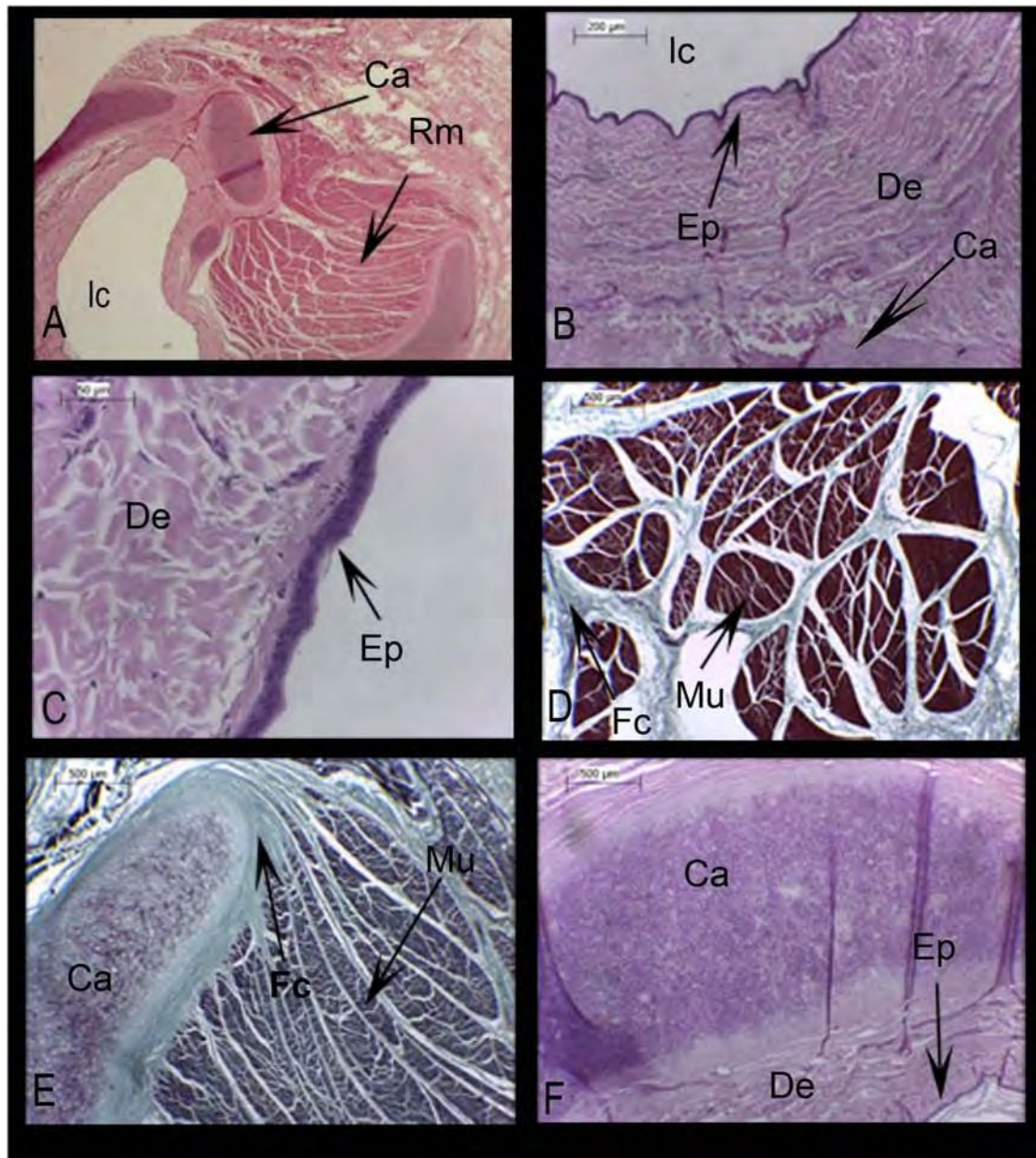


Fig. V.4. *Arctocephalus gazella*. Cortes histológicos transversales del CAE de la región distal A- vista general, B- parte de epidermis y dermis, C- detalle de la epidermis; D- tricrómico del detalle del rodete muscular; E- tricrómico que muestra en detalle el anclaje de fibras entre del musculo al cartilago; F- detalle de la placa de cartilago elástico.

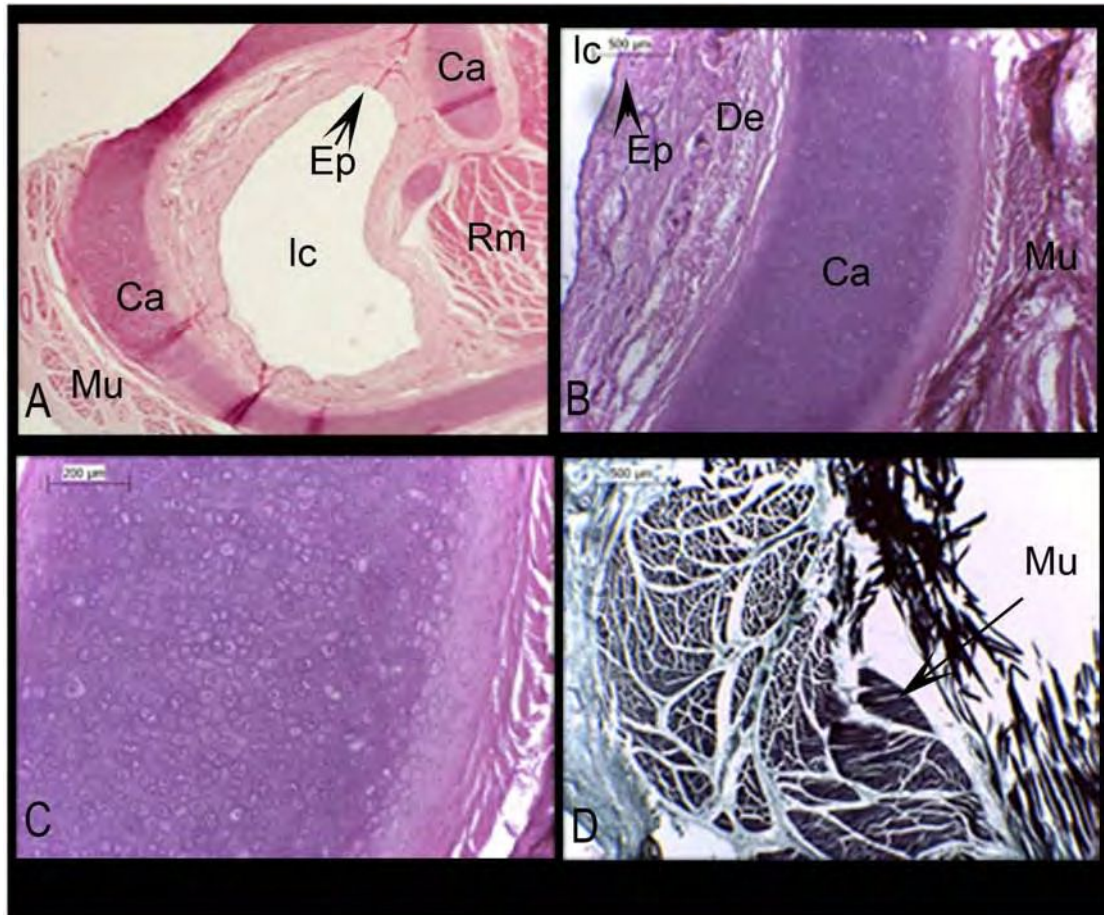


Fig.V.5. *Arctocephalus gazella*. Cortes histológicos transversales del CAE de la región medial A- vista general observado bajo lupa; B- vista de los principales tejidos que lo conforman; C- detalle del cartilago elástico; y D- detalle de un tricrómico del rodete muscular y sus haces de fibras.

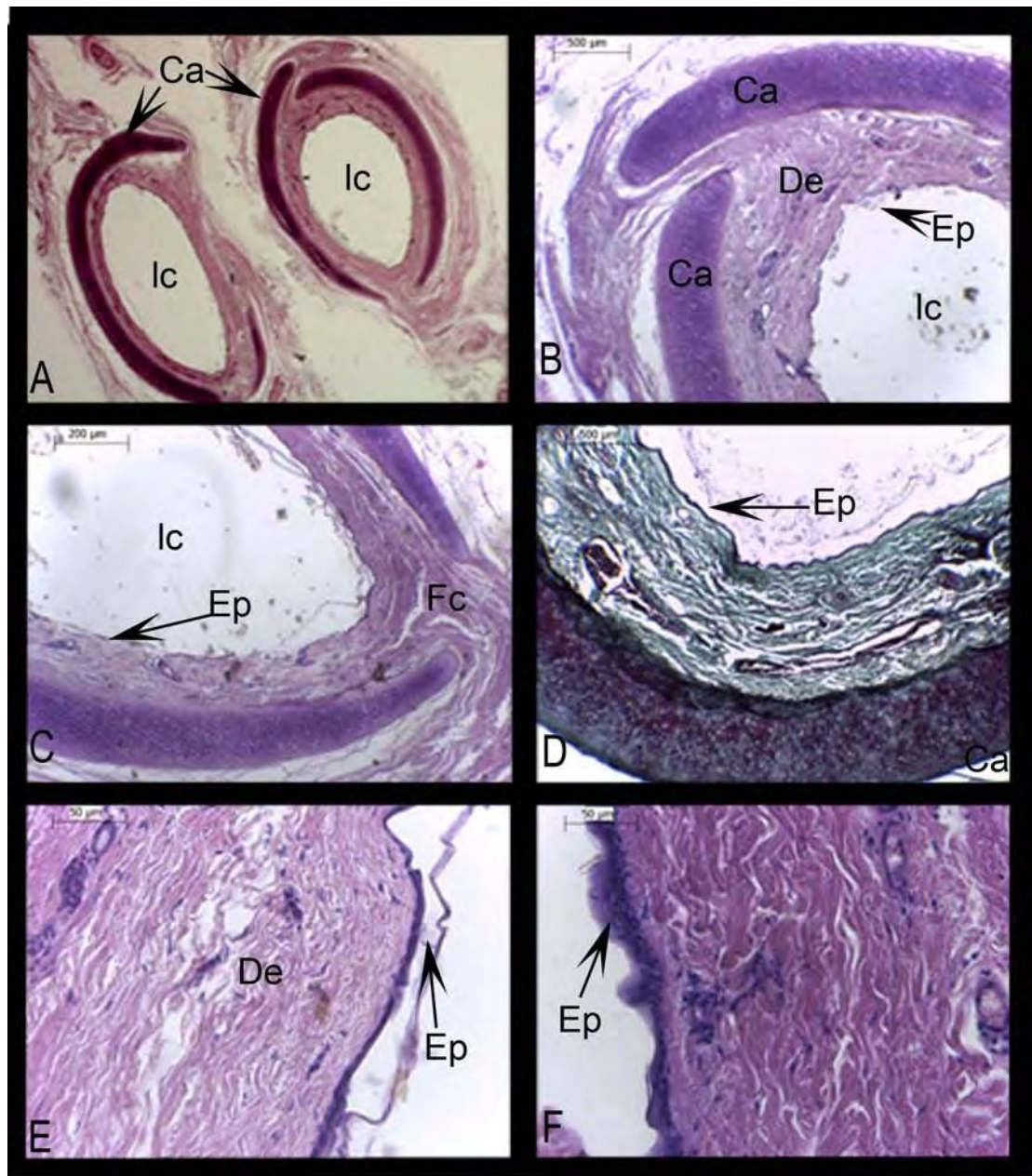


Fig. V.6. Cortes histológicos transversales del CAE de la región proximal en A-detalle de la epidermis y dermis del CAE de *Arctocephalus gazella*; observado bajo lupa. B- detalle de la epidermis del CAE de *Arctocephalus australis*; C- detalle de la placa de cartilago en *Arctocephalus gazella*; D y E- detalle de las placas cartilaginosas de *Arctocephalus australis*; F- vista general bajo lupa de las placas de cartilago en *Arctocephalus australis*.

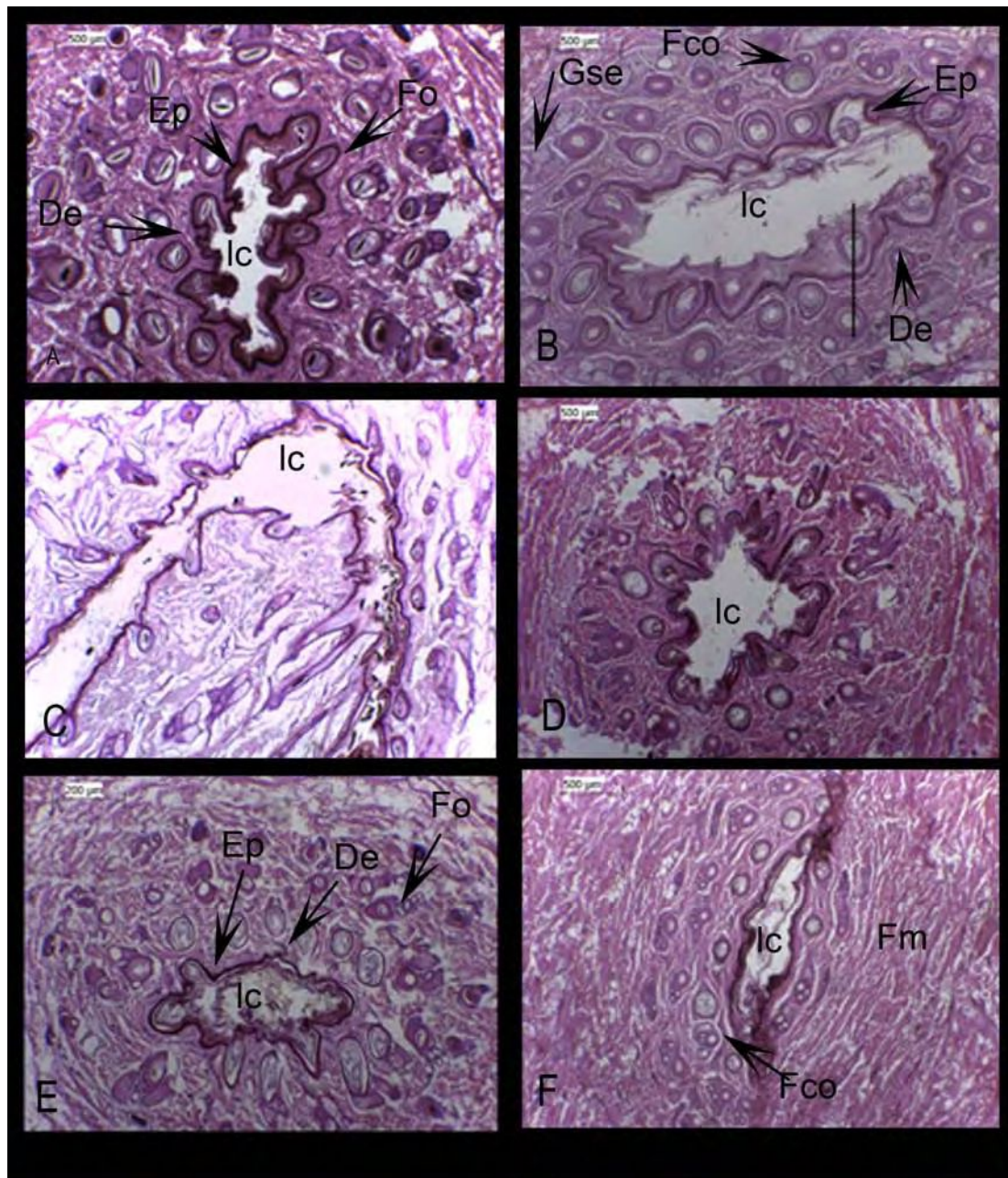


Fig.V.7. Cortes histológicos del CAE, en las regiones proximales comparadas de las diferentes especies de fócidos tratadas. A, B y C *Mirounga leonina* en diferentes estadios, el C- muestra la forma de boomerang del CAE distal que adquiere una vez que comienza a profundizarse, la parte cóncava se corresponde con la parte dorsal de la cabeza; D- *Lobodon carcinophagus*; E- *Hydrurga leptonyx*; F- *Leptonychotes weddellii*.

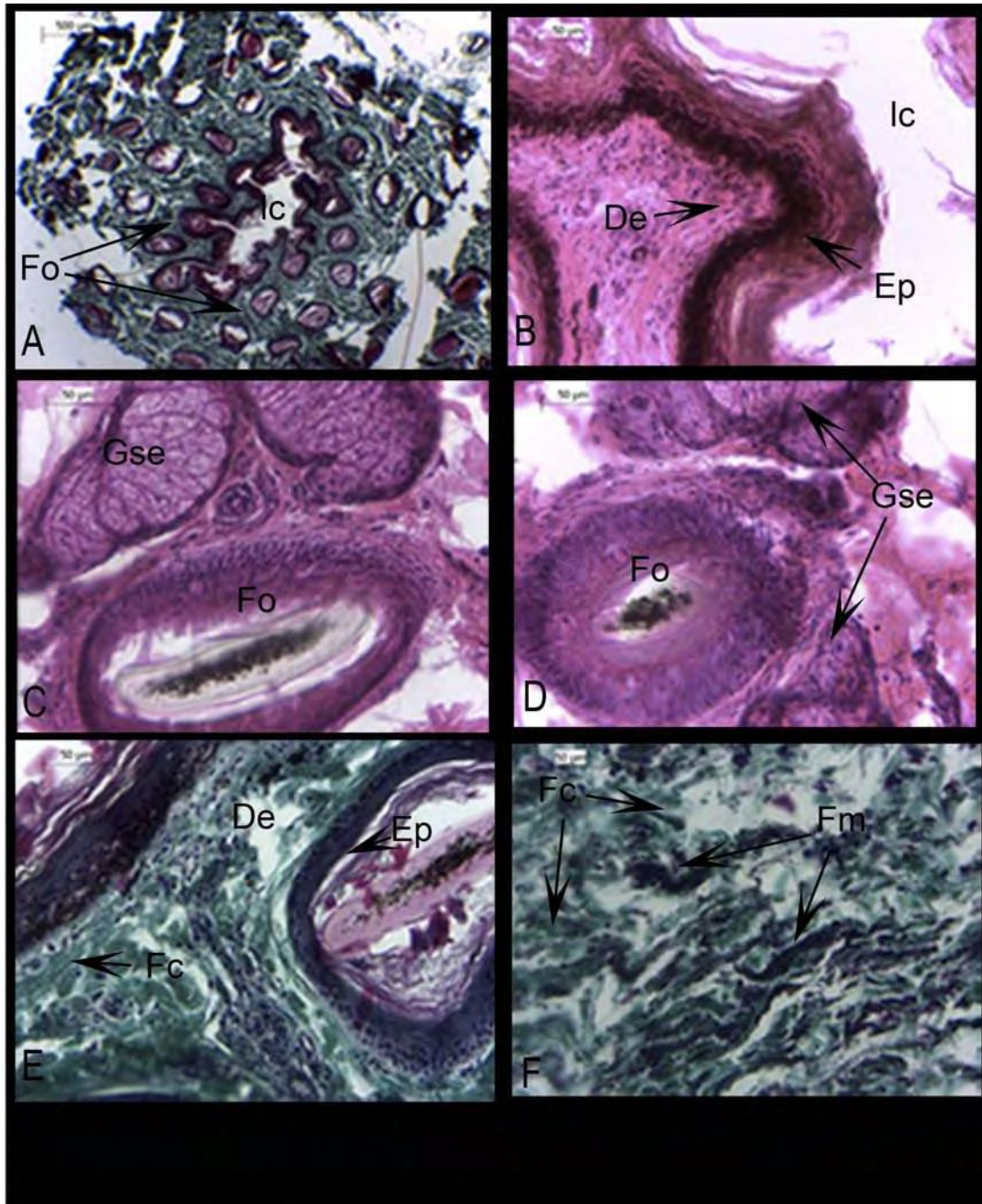


Fig. V.8. *Mirounga leonina* juvenil. Cortes histológicos de los principales tejidos de la región distal. A- vista general en un tricrómico; B- detalle de la epidermis y dermis; C- folículo piloso; D- folículo piloso con glándulas sebáceas asociadas a él; E- tricrómico que muestra detalles de la dermis-epidermis; F- tricrómico resaltando las fibras de colágeno de disposición desordenada.

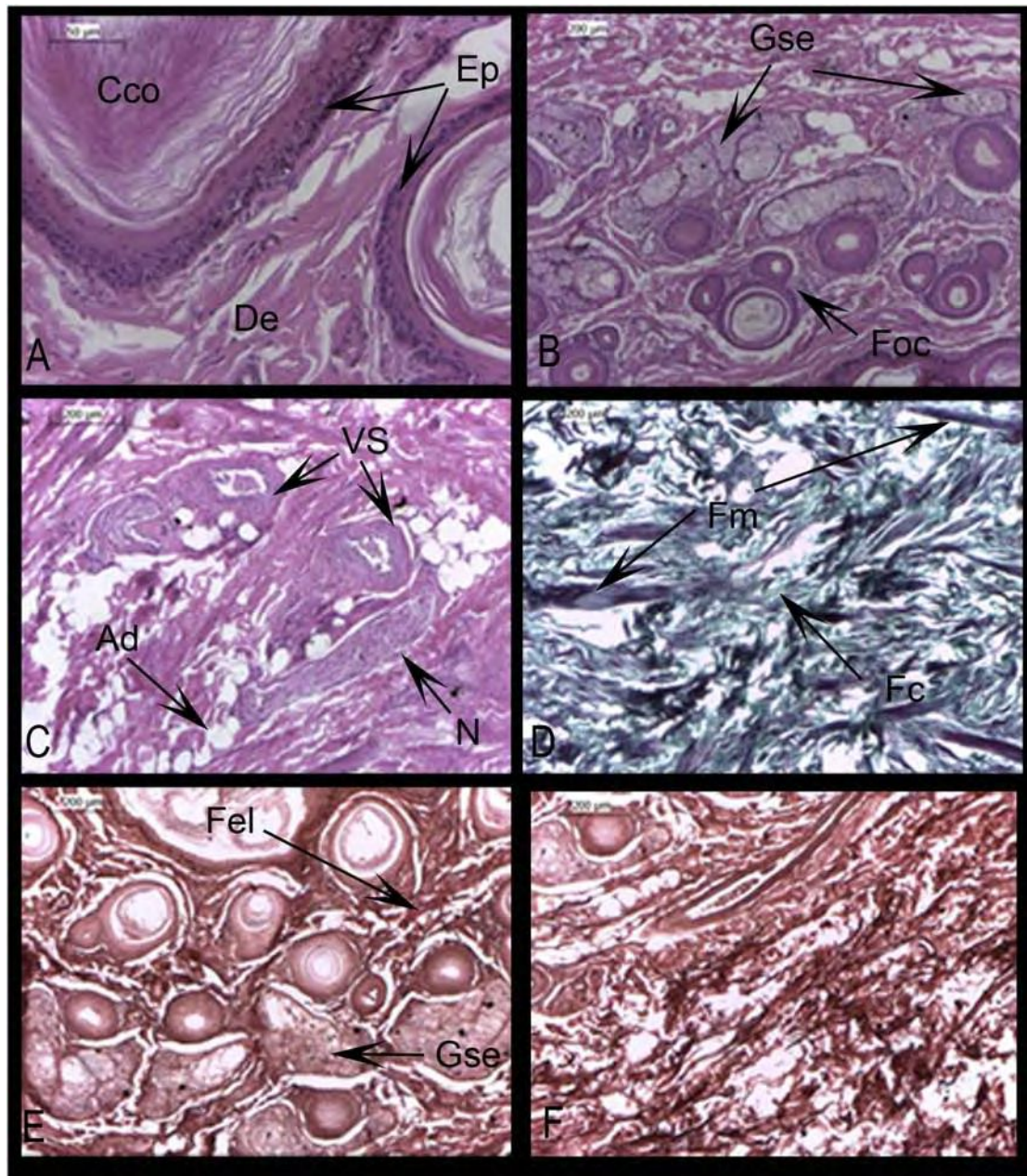


Fig. V.9: *Mirounga leonina* subadulto. Cortes histológicos de los principales tejidos de la región distal. A- detalle de la epidermis cornificada con melanina; B- detalles de folículos pilosos y las glándulas sebáceas asociadas; C- detalle de la dermis con vasos y nervios; D-tricrómico que muestra el desordenamiento de las fibras musculares en la dermis profunda; E- dermis tratada con orceína que muestra las fibras elásticas; F- Orceína que muestra las fibras en la dermis profunda.

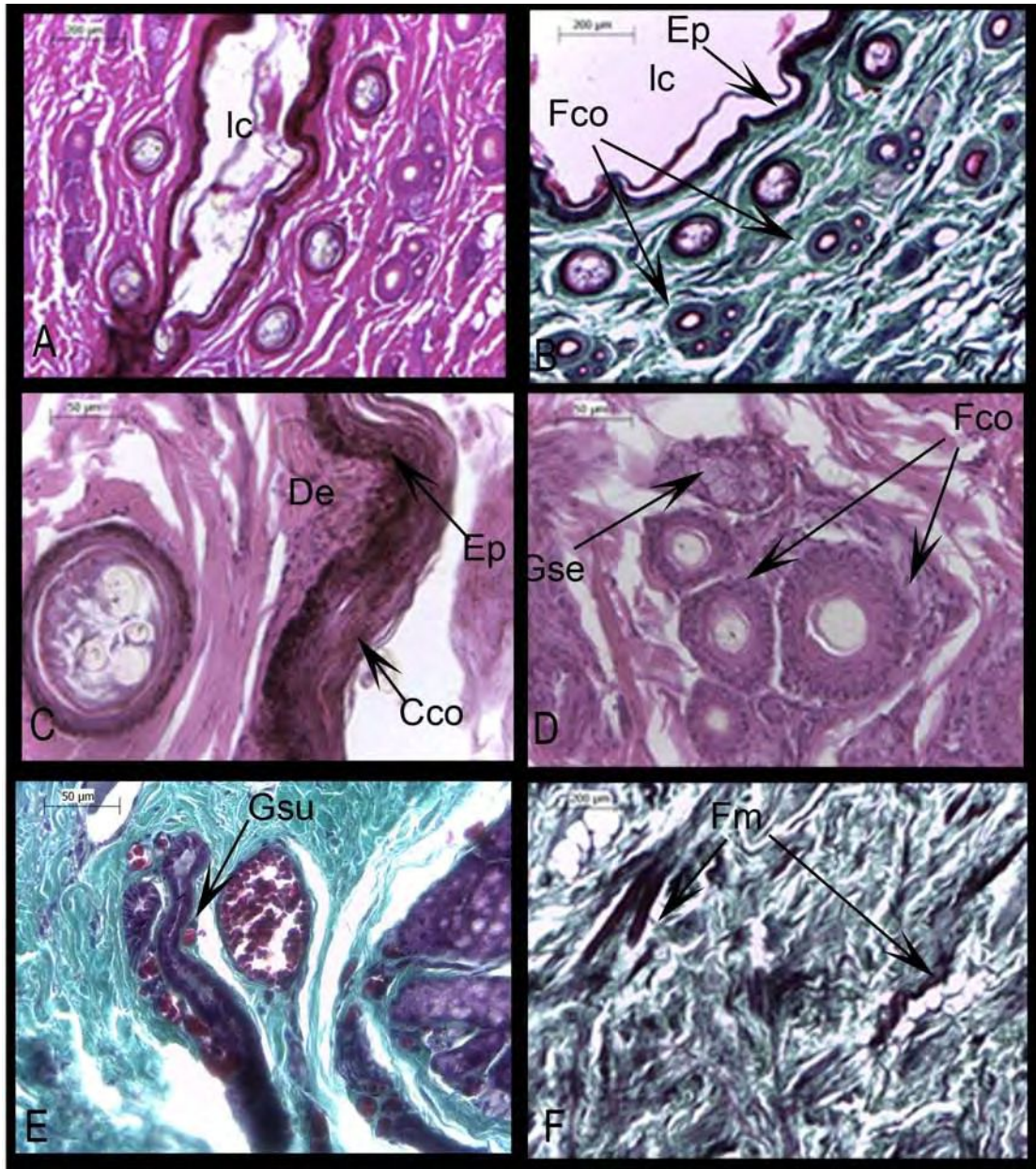


Fig. V.10: *Leptonychotes weddellii*. Cortes histológicas los principales tejidos de la región distal. A- vista general de la región; B- vista general con tricrómico donde se observa en una parte profunda con los folículos compuestos y que se agrupan hacia la luz formando uno solo; C- detalle de dermis-epidermis; D- detalle de un folículo compuesto con glándulas sebáceas asociadas; E- detalle del glándula sudorípara; F- detalle de las fibras musculares desordenadas.

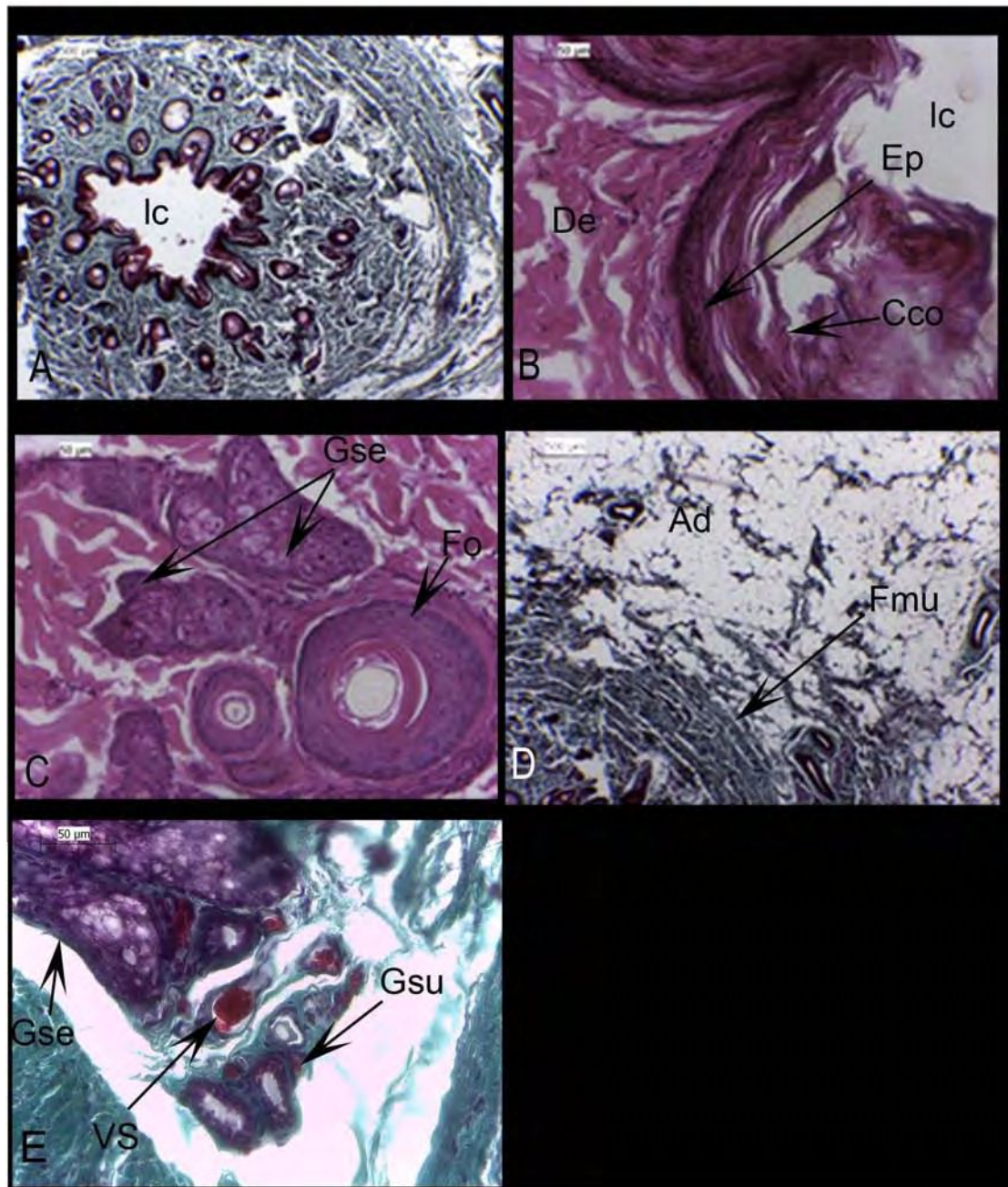


Fig. V.11: *Lobodon carcinophagus*. Cortes histológicas de los principales tejidos de la región distal. A- una vista general con tricrómico; B- detalle de la epidermis-dermis; C- detalle de un folículo compuestos con las glándulas sebáceas asociadas; D- una vista de la dermis profunda con poca cantidad de fibras musculares y gran cantidad de tejido adiposo, E- detalle de glándula sudorípara y sebáceas.

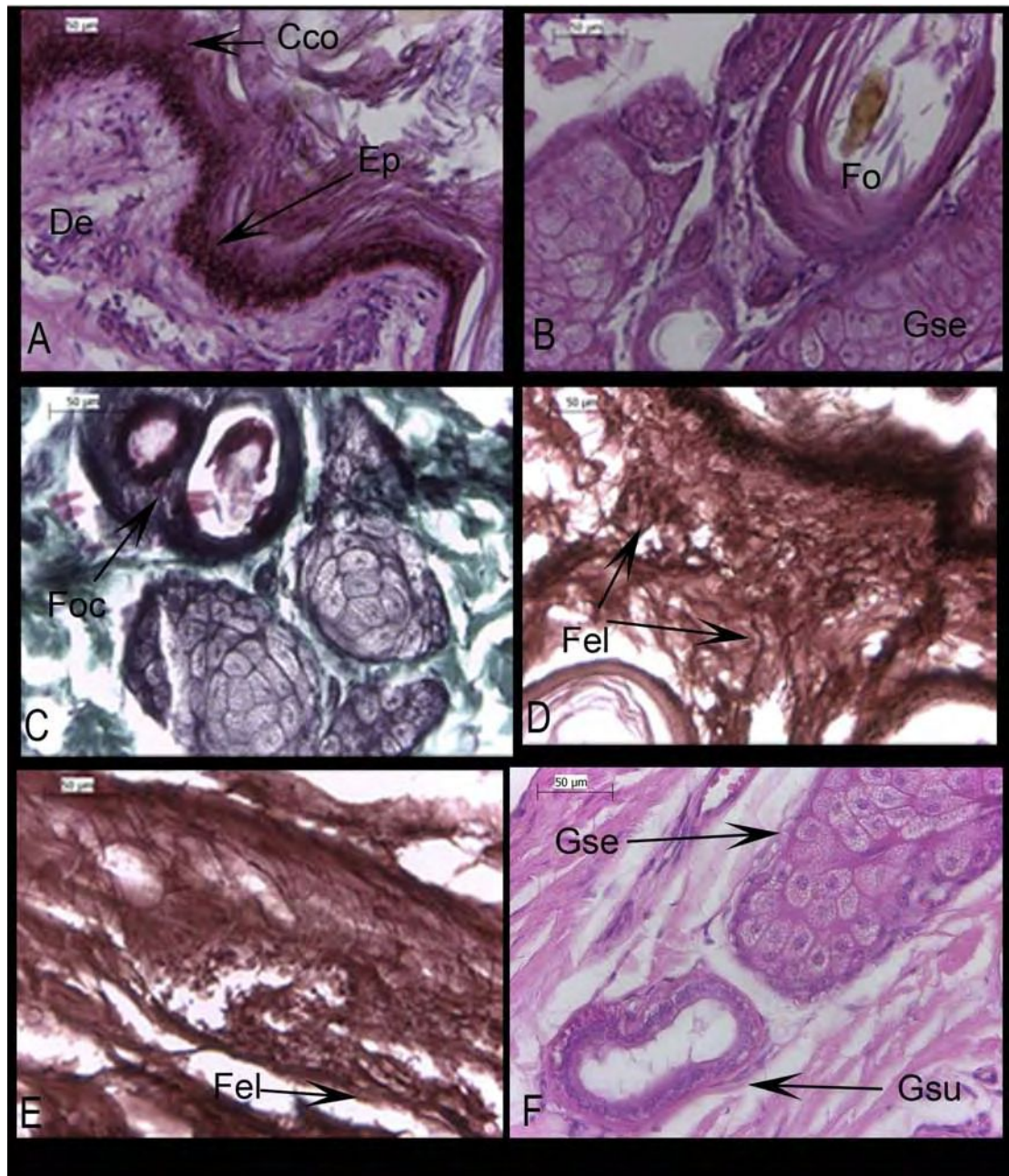


Fig. V.12. *Hydrurga leptonyx*. Cortes histológicos de la región distal. A- epidermis-dermis; B- detalles de folículo con glándula sebácea desembocando en él; C- folículo compuesto; D y E- tinción con orceína de dermis superficial con fibras elásticas abundantes, F- glándula sebácea y sudorípara.

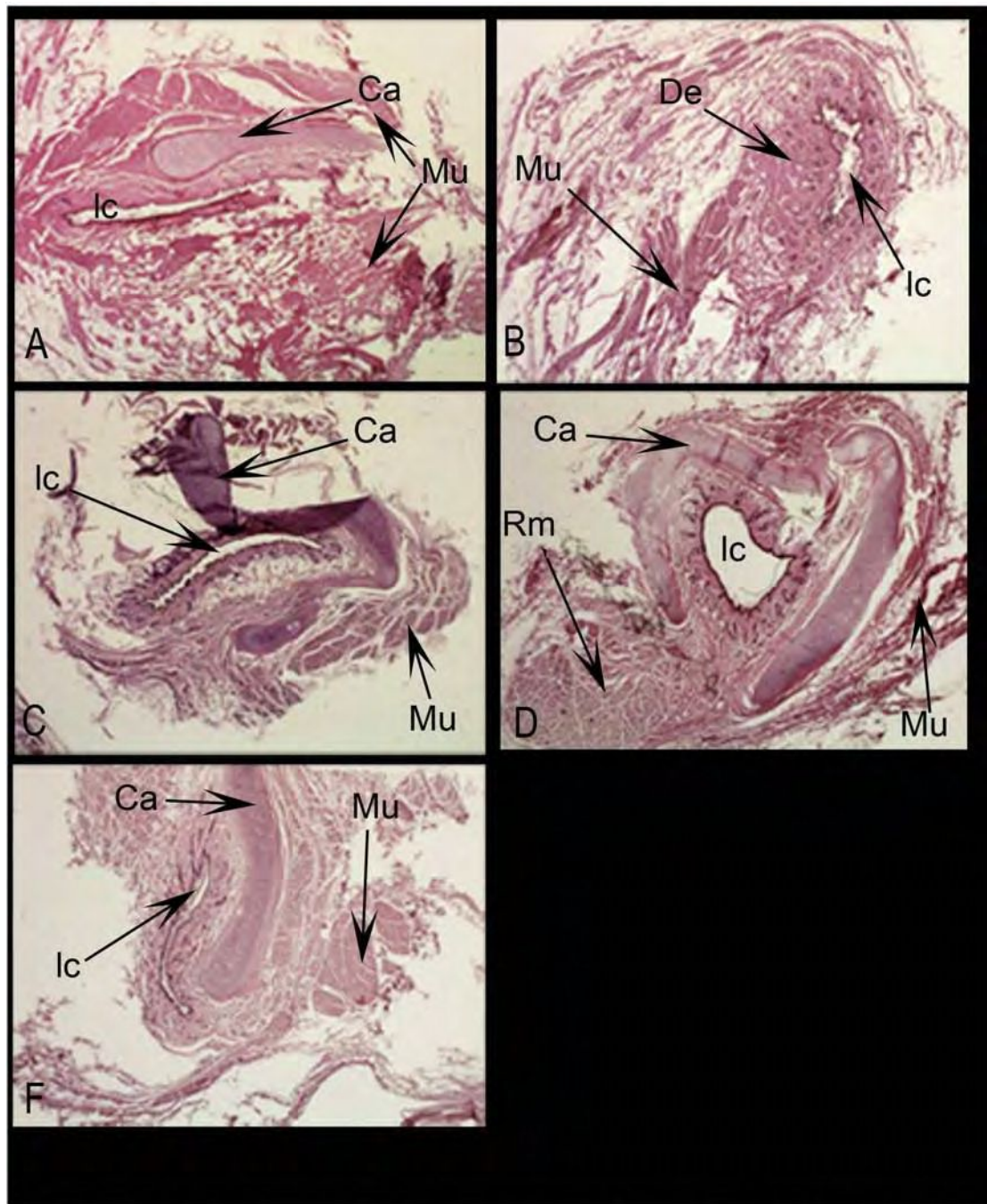


Fig.V.13 Cortes histológicos del CAE, en las regiones mediales comparadas de las diferentes especies de fócidos tratadas. A- *Mirounga leonina* juvenil (en una parte más profunda con presencia de cartilago); B- *Mirounga leonina* subadulto (en una parte más superficial con ausencia de cartilago); C- *Leptonychotes weddelli*; D- *Lobodon carcinophagus*; E. *Hydrurga leptonyx*.

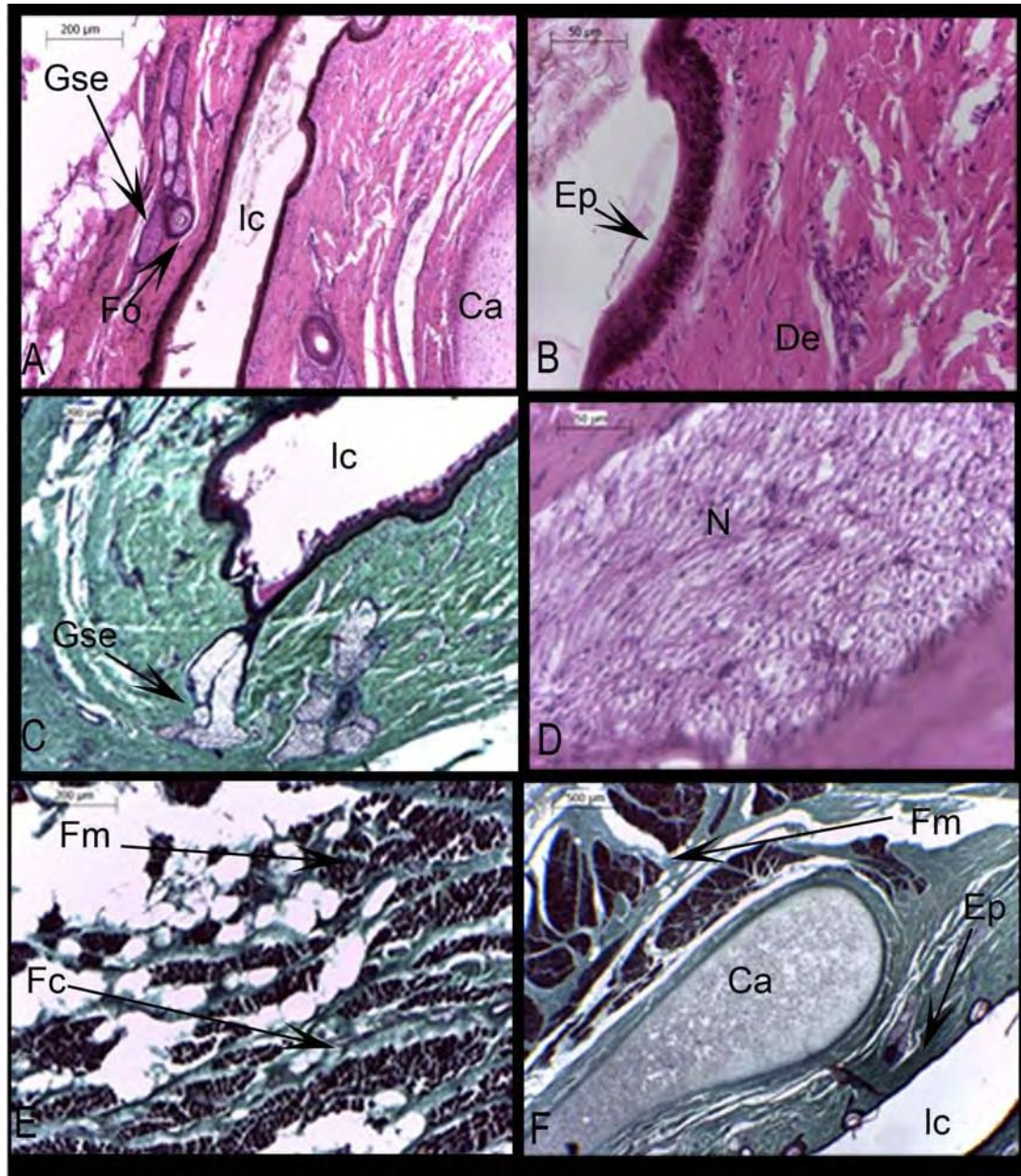


Fig. V.14. *Mirounga leonina* juvenil. Cortes histológicos de los principales tejidos de la región medial. A- vista general del conducto; B- epidermis-dermis C- detalle de las glándulas sebáceas desembocando en un folículo; D- detalle de un nervio de gran tamaño; E- detalle de fibras musculares en la dermis y tejido adiposo; F- parte de la placa de cartílago y paquetes musculares.

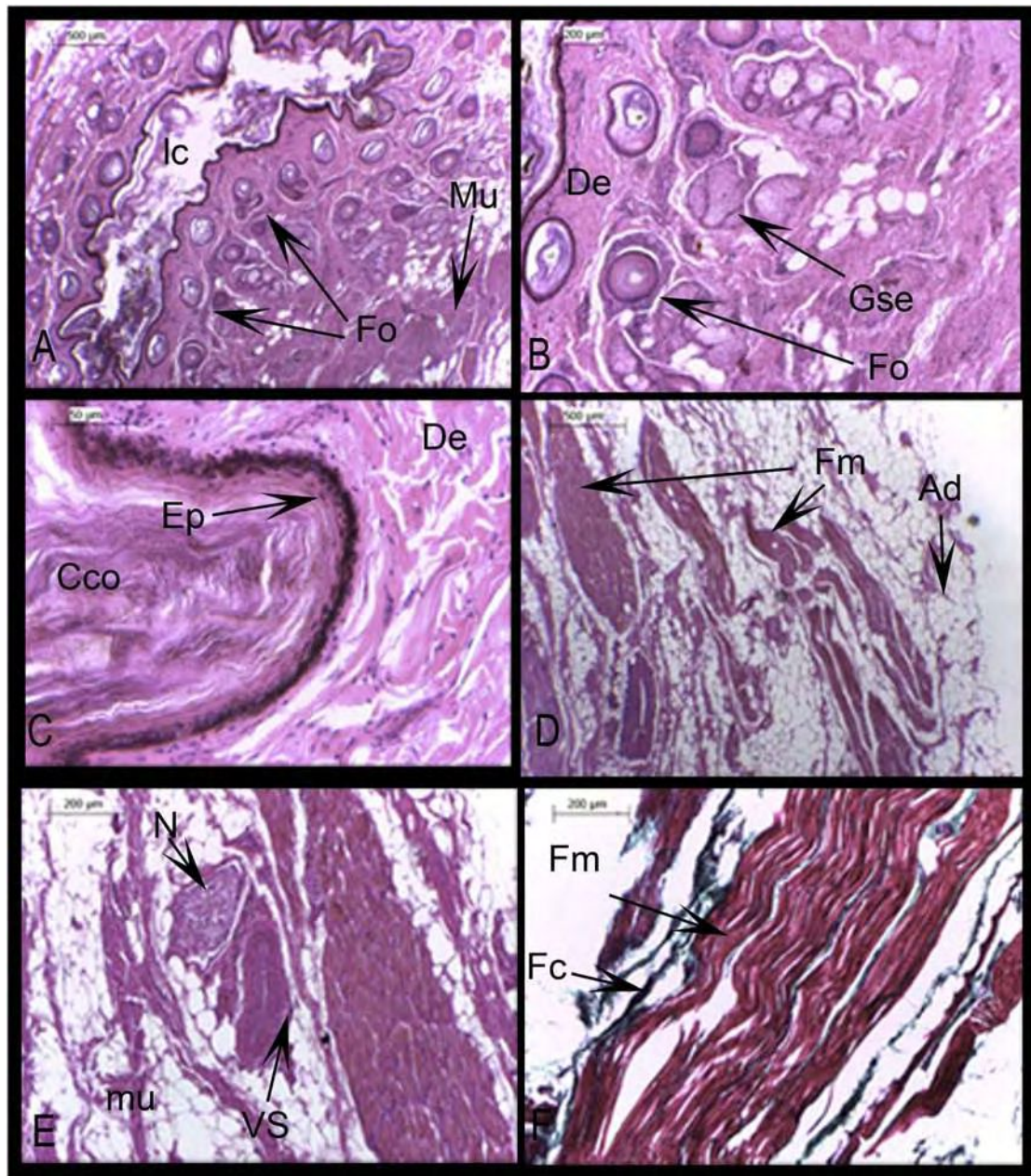


Fig.V.15. *Mirounga leonina* subadulto. Cortes histológicos de los principales tejidos de la región medial más superficial. A- vista general; B- vista general de epidermis, dermis, folículos y glándulas. C- detalle de la epidermis-dermis; D- paquetes musculares y tejido adiposo; E- detalle de los vasos y nervios y gran cantidad de tejido adiposo; F- detalle de fibras musculares.

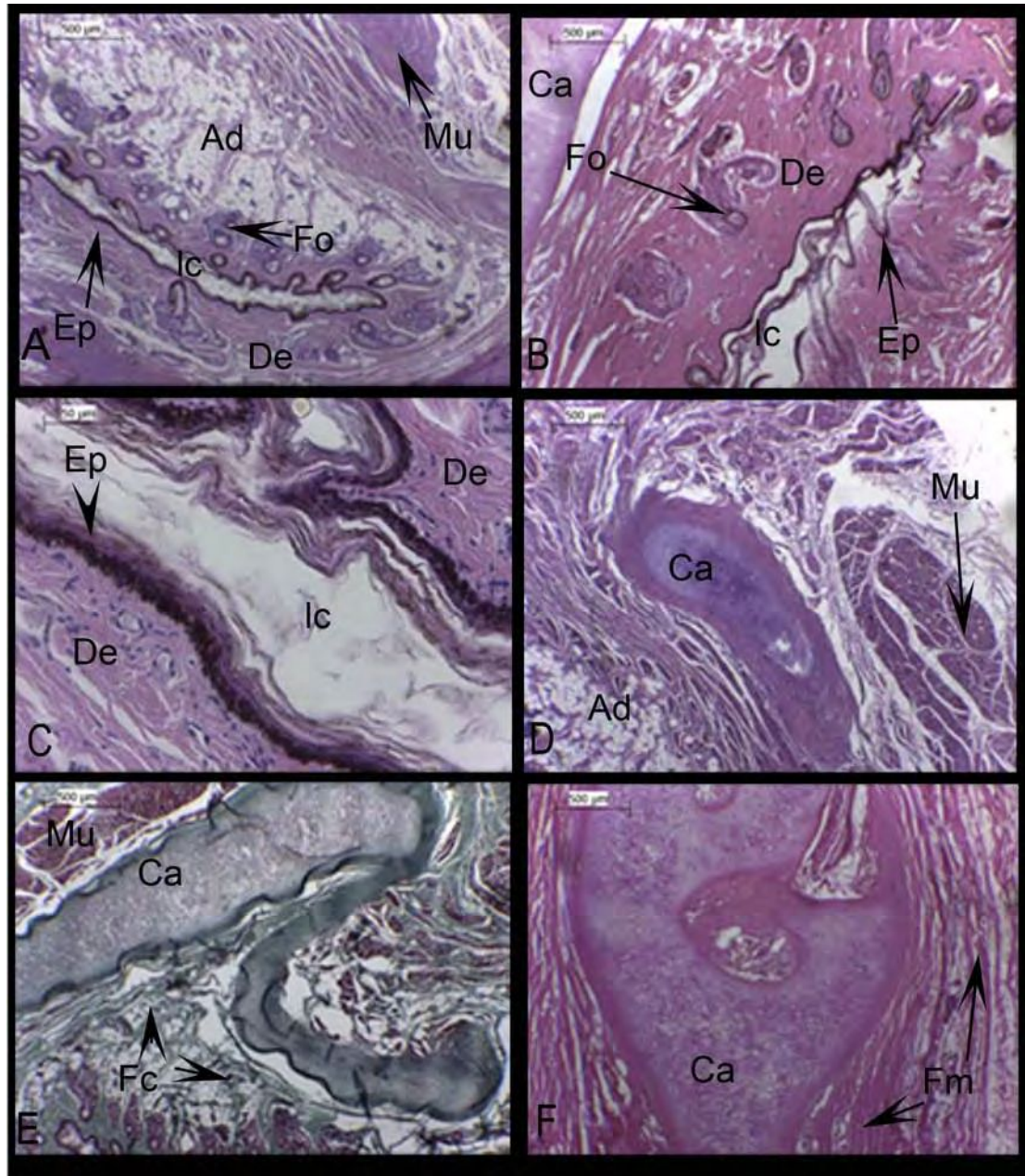


Fig. V.16. *Leptonychotes weddellii*. Cortes histológicos los principales tejidos de la región medial. A- vista general de la región; B- vista de la disposición de los folículos y las glándulas; C- detalle de epidermis con abundante melanina; D- detalle de los paquetes musculares y parte de la placa de cartílago; E- placa de cartílago; F- detalle de la placa de cartílago elástico.

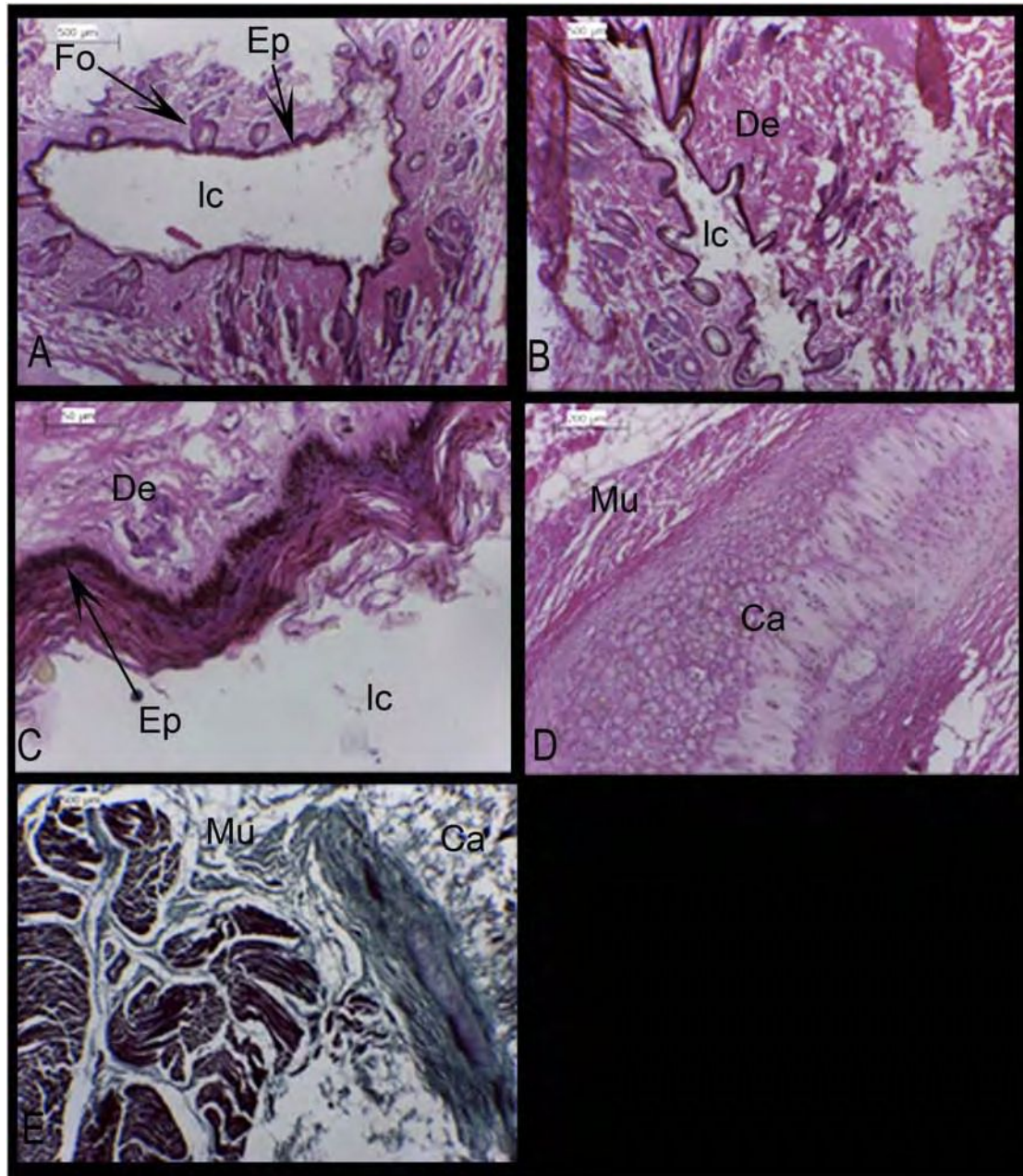


Fig. V.17. *Lobodon carcinophagus*. Cortes histológicos de los principales tejidos de la región medial. A- vista general de una parte más profunda de la región media; B- vista general de una parte más superficial de la misma región; C- detalle de epidermis-dermis; D; detalle del cartílago elástico; E-detalle de los paquetes musculares unidos al cartílago.

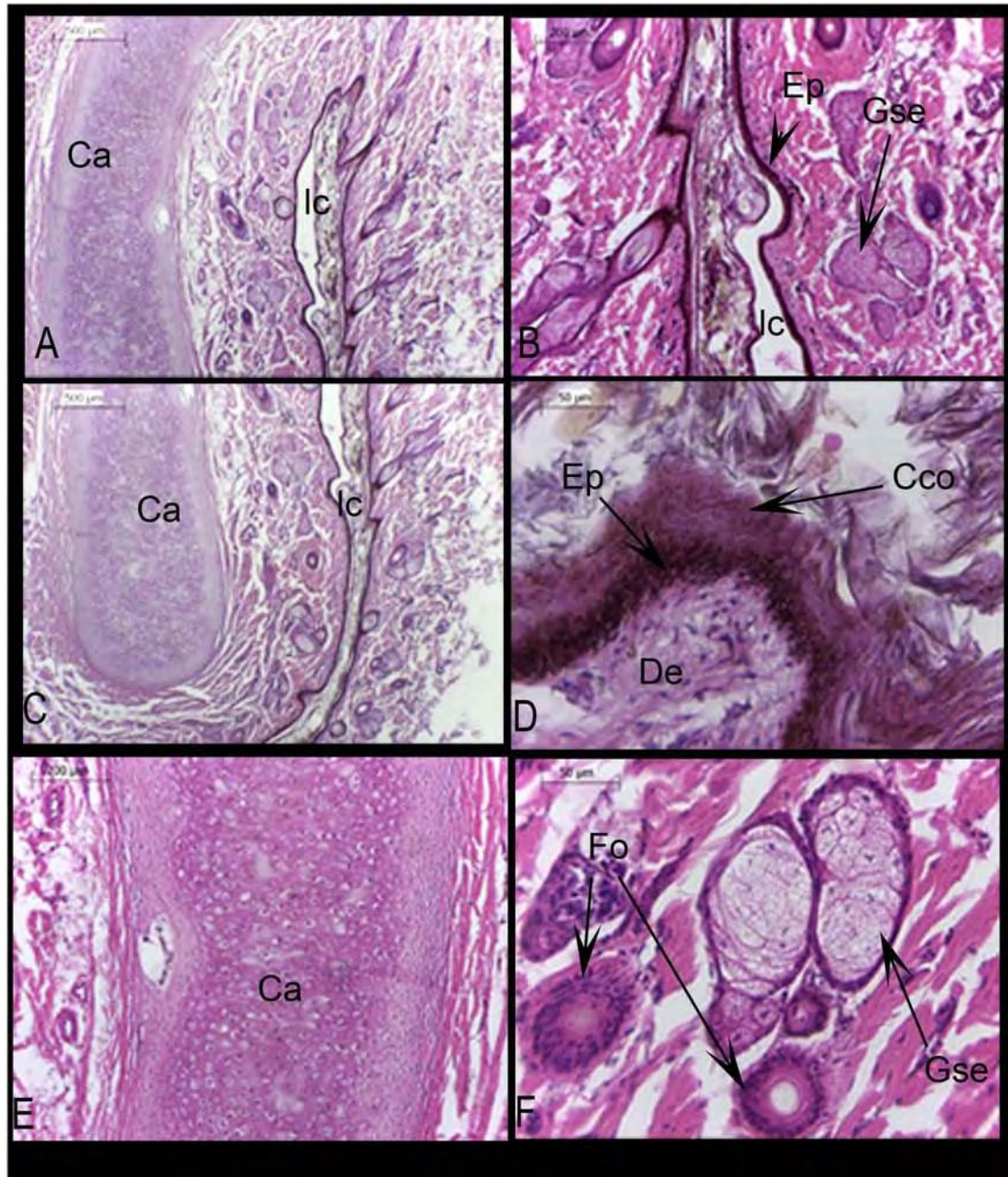


Fig. V.18. *Hydrurga leptonyx*. Cortes histológicos de la región medial. A y C muestran la vista general en dos imágenes del gran tamaño del conducto en esta región. B- detalle de la disposición de los folículos; D- detalle de epidermis-dermis E- detalle del cartílago elástico; F- detalle de folículos y glándulas sebáceas.

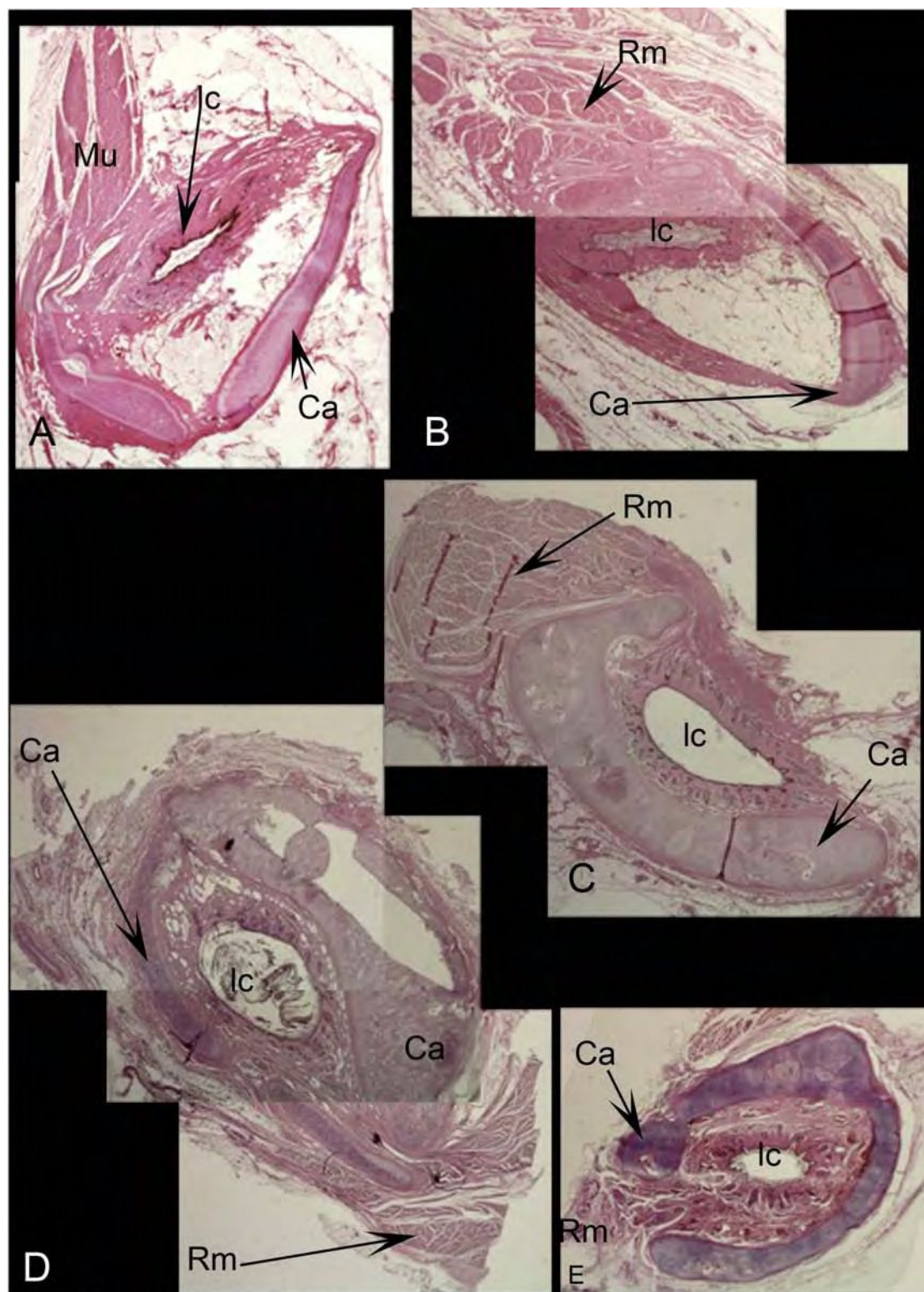


Fig.V.19. Cortes histológicas del CAE en las regiones proximales de, A-*Mirounga leonina* juvenil, B-*Mirounga leonina* subadulto, C- *Leptonychotes weddellii*, D-*Lobodon carcinophagus*, E- *Hydrurga leptonyx*.

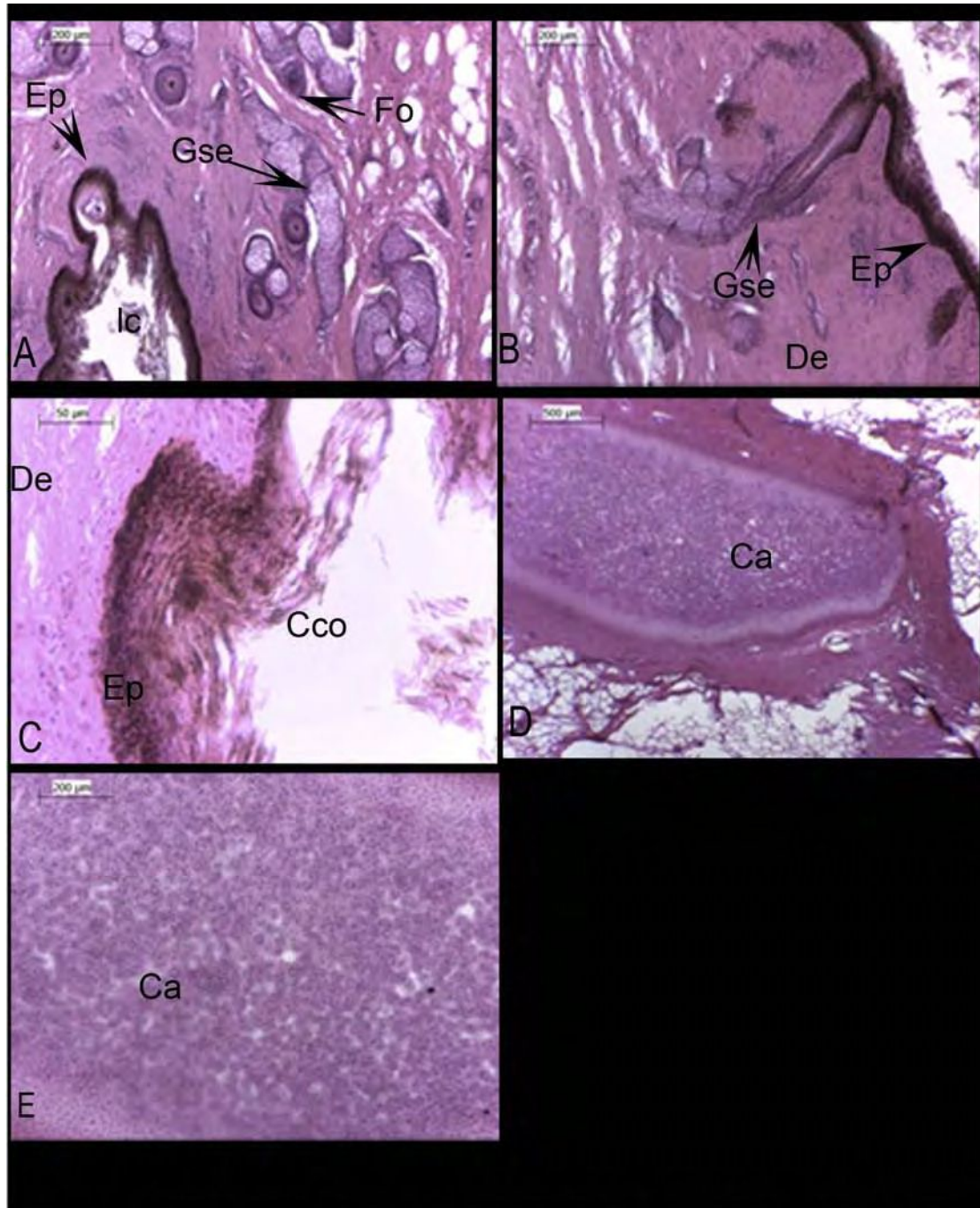


Fig. V.20. *Mirounga leonina* juvenil. Cortes histológicos de los principales tejidos de la región proximal. A- vista general de la región; B- detalle de una glándula sudorípara desembocando en un pelo; C- detalle de la epidermis-dermis; D. placa de cartílago elástico; E- detalle del cartílago elástico.

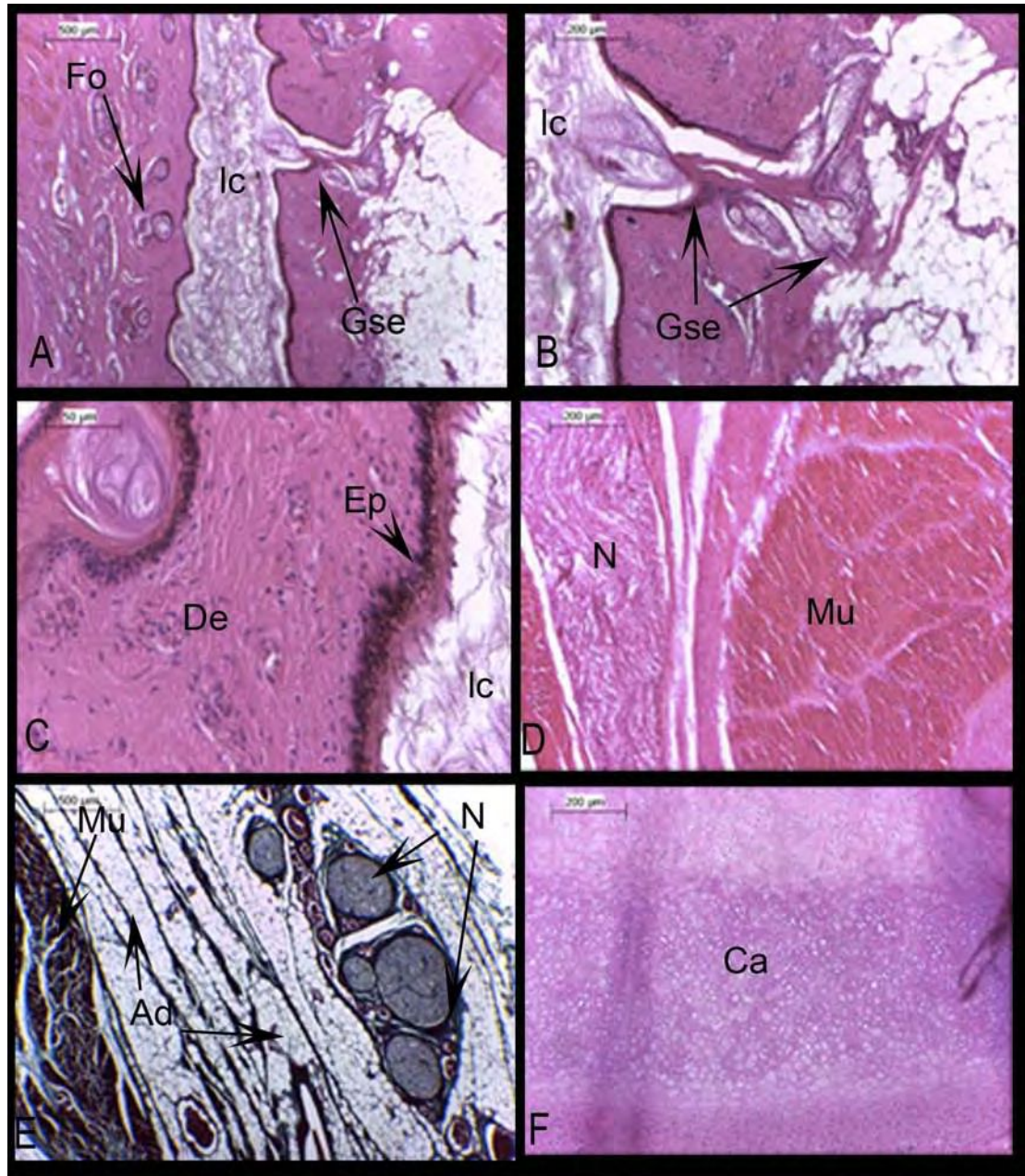


Fig. V.21. *Mirounga leonina* subadulto. Cortes histológicos de los principales tejidos de la región proximal. A- vista general de la región; B- detalle de glándula sebácea desembocando en la luz del conducto; C- detalle de la epidermis-dermis; D- detalle del gran desarrollo de paquetes musculares y nervios; E-tejido adiposo con paquetes nerviosos y abundante irrigación; F- detalle de la placa de cartílago elástico.

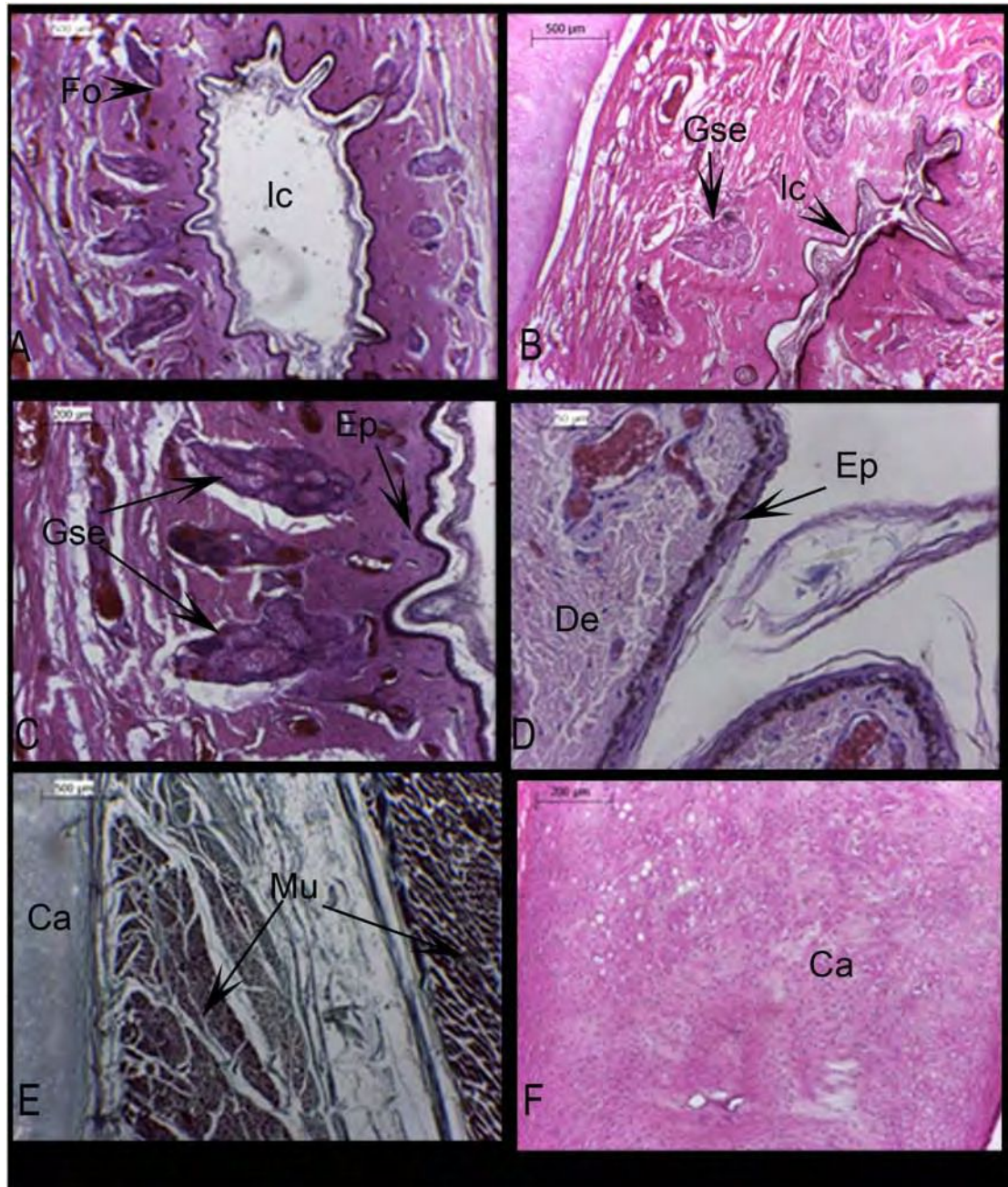


Fig. V.22. *Leptonychotes weddellii*. Cortes histológicas los principales tejidos de la región proximal. A- vista general de la región; B- detalle de la disposición de los folículos compuestos y glándulas sebáceas asociadas; C- detalle de la dermis y glándulas sebáceas; D- detalle de epidermis-dermis; E- paquetes musculares; F- detalle del cartílago.

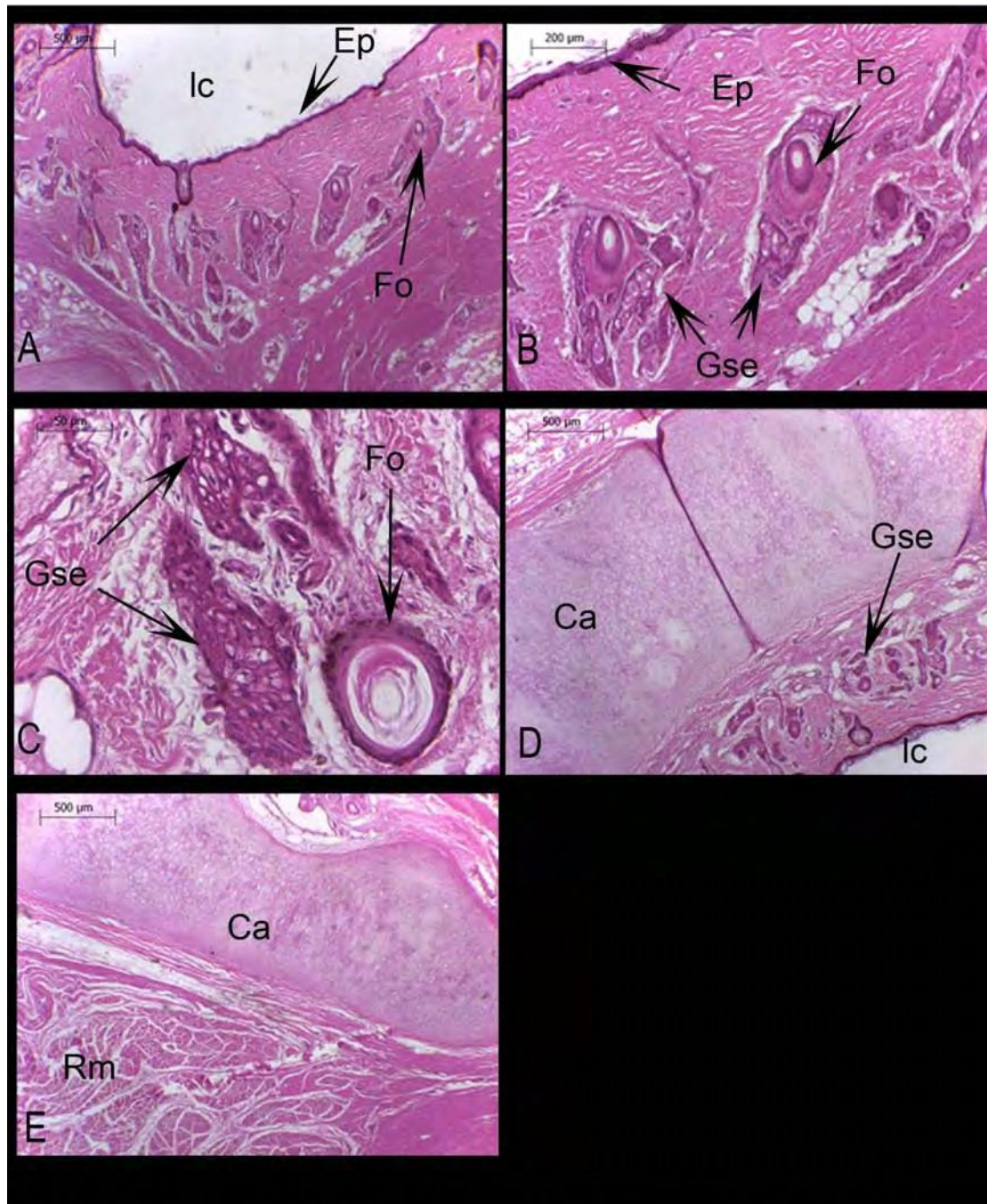


Fig. V.23. *L. obodon carcinophagus*. Cortes histológicas de los principales tejidos de la región proximal. A-vista general de la región; B- detalle de la epidermis-dermis; C- detalle de glándulas sebáceas y folículos; D-detalle del cartilago; E- detalle del cartilago y de las fibras musculares ancladas a él.

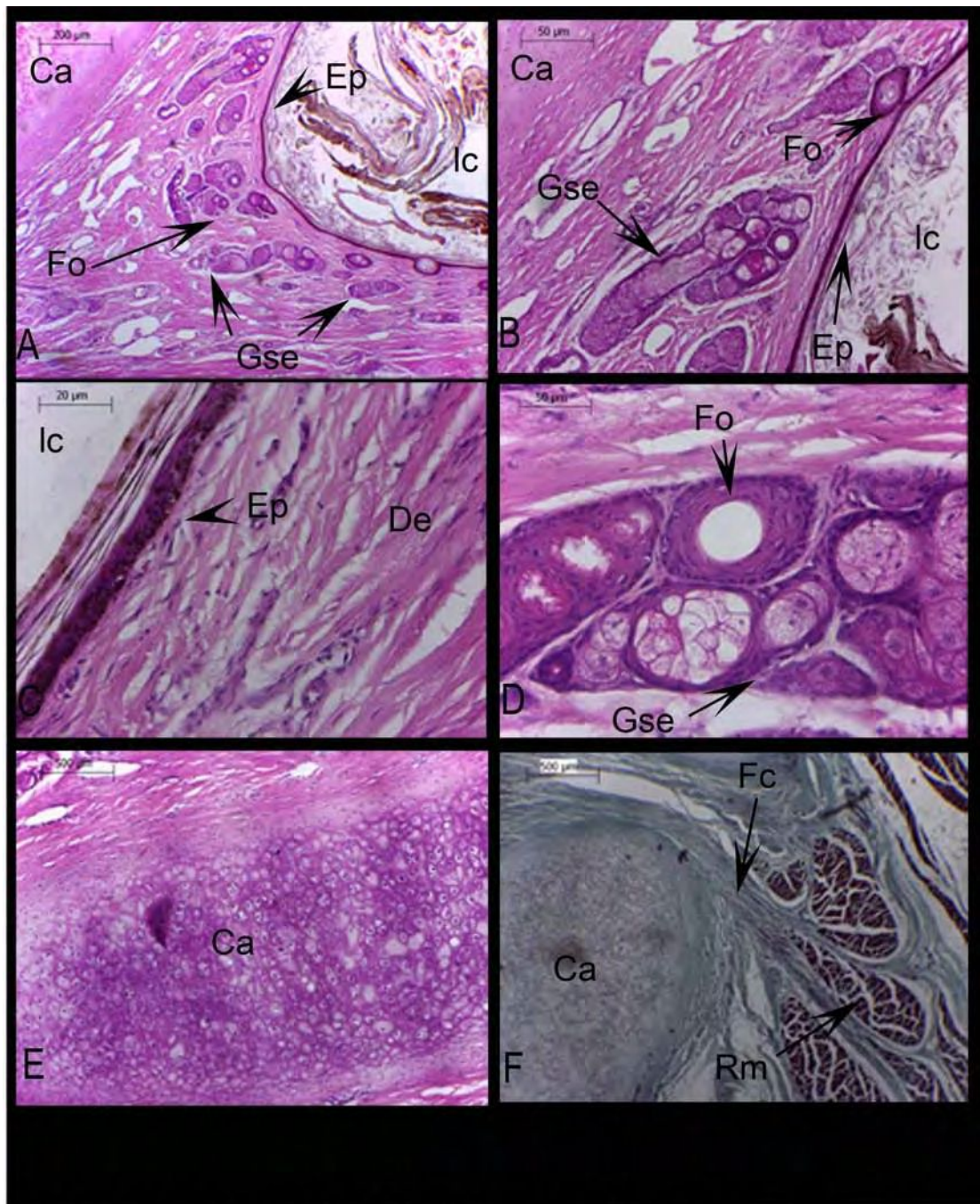
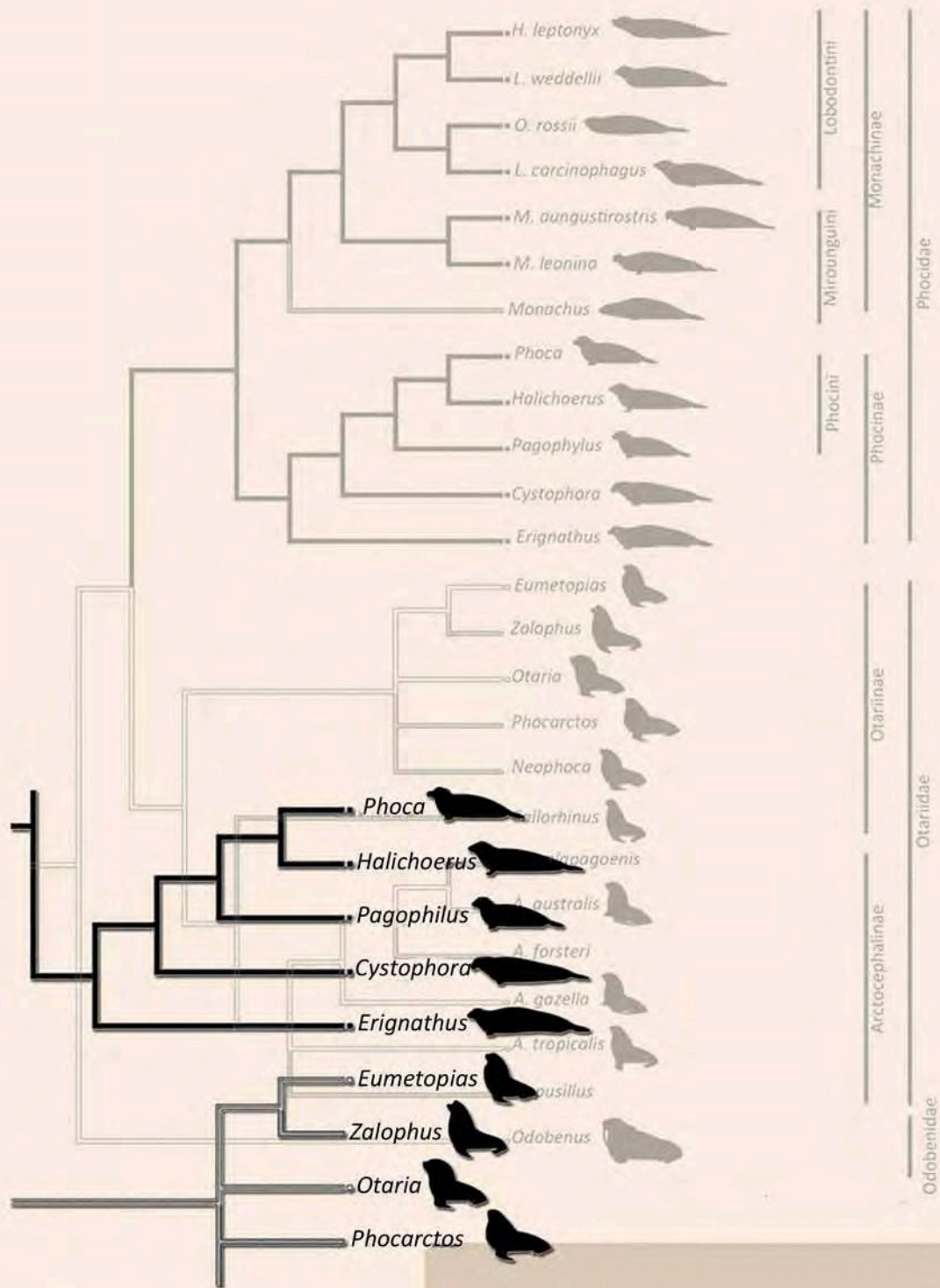


Fig.V.24. *Hydrurga leptonyx*. Cortes histológicas de la región proximal. A- vista general; B- detalle de la dermis con la disposición de los folículos compuestos; C- detalle epidermis-dermis; D detalle de folículo y glándulas sebáceas; E- detalle de la placa de cartilago elástico; F- detalle de las fibras musculares (rodete) ancladas a través de las fibras de colágeno a la placa de cartilago.



Caracteres del oído y consideraciones filogenéticas preliminares

Capítulo VI

CARACTERES DEL OÍDO Y CONSIDERACIONES FILOGENÉTICAS PRELIMINARES

VI.1 Antecedentes

Como se mencionó en el Capítulo I, ha habido un intenso debate sobre la monofilia de los pinnípedos; por un lado se ha postulado un origen monofilético (e.g. Flynn *et al.* 2000; Davis *et al.* 2004 y Arnason 1995, utilizando caracteres genéticos y moleculares; Flynn *et al.* 1988, Wyss y Flynn 1993, y Berta y Wyss 1994, utilizando caracteres morfológicos); por otro lado un origen difilético (e.g. McLaren 1960, King 1964, Ray 1976, Repenning 1976, 1980, y Tedford 1976). Además, la monofilia de cada familia ha sido discutida y hay consenso sobre su origen monofilético. Sin embargo, solo en algunos estudios filogenéticos donde se discute la monofilia de los pinnípedos, y de las familias incluidas, se han utilizado caracteres de la región temporal (ver Wyss 1987, 1988).

Durante el presente trabajo, se describieron varios caracteres morfológicos. En este contexto, en esta parte de la Discusión general se realiza un análisis filogenético preliminar a fin de conocer si a base de ese conjunto de caracteres pueden recuperarse los grupos monofiléticos ya reconocidos (familias y subfamilias) por otros autores utilizando los caracteres del grupo (A) (*vide infra*), junto a caracteres utilizados por otros autores (e.g. presencia o ausencia de pabellón auricular). Además, se optimizaron estos mismos caracteres sobre la hipótesis filogenética de Dasmahapatra *et al.* (2009), que considera a la mayoría de las especies de pinnípedos y está basada en caracteres moleculares, a fin de estudiar el comportamiento de estos caracteres (Fig.VI.1)

VI.2 Material examinado

Se utilizó para este análisis la totalidad de los ejemplares de la Tesis (1.379), ya sean cráneos completos como material fragmentario, y tanto por observación directa como a través de TACs o microCT, y sus respectivos modelos en 3D reconstruidos a partir de las mismas.

VI.3 Análisis filogenético y mapeo de caracteres

Los caracteres se dividieron en dos grupos: A. Aquellos que fueron observados en todas las especies de pinnípedos que son objeto de estudio de este trabajo de Tesis, y B. Aquellos que solo fueron observados en las especies sobre las que poseemos TACs (todas las que son objeto del presente estudio y muy pocas del resto del mundo). Dado que el grupo de caracteres (A) es el que pudo ser codificado para la gran mayoría de las especies de pinnípedos actuales (más del 90%), es el que se utilizó para responder a los dos interrogantes planteados. Los caracteres del grupo (B) también fueron utilizados para diagnosticar a los taxones objeto del presente trabajo, pero al momento fue imposible verificar el estado de cada uno de ellos que corresponde a las especies no consideradas directamente en este trabajo, por lo que su inclusión en el análisis filogenético incrementó notoriamente el número de árboles obtenidos debido a las numerosas entradas faltantes en la matriz.

Grupo de caracteres A

- 1- Ubicación del Poro Acústico Interno (PAI) sobre el petroso: (0) medio-dorsal; (1) dorso-lateral.
- 2- Fondo del Meato Acústico Interno (MAI): (0) septado; (1) no septado.
- 3- Longitud del Meato Acústico Interno (MAI): 0 corto, menor o igual que el diámetro del MAI; 1 largo, mayor o igual a dos veces el diámetro del MAI.
- 4- Morfología de la Fosa Subarcuata (FS) y la Eminencia Arqueada (EAr): (0) FS francamente cóncava y EAr bien desarrollada y angulosa; (1) FS formando una bolsa (véase Búrsula –BR-) y EAr bien desarrollada y redondeada; (2) FS levemente cóncava y EAr poco desarrollada y redondeada.
- 5- *Tegmen Tympani*: (0) bien desarrollado; (1) reducido o ausente.
- 6- Comisura Suprafacial (CSF): (0) presente; (1) ausente.
- 7- Calibre de los Canales Semicirculares (CS): (0) finos (entre 0,2 y 0,5mm); (1) gruesos (entre 1 y 2mm).
- 8- Morfología de la cara dorsal del petroso: (0) cóncava; (1) convexa.
- 9- Relación de tamaños entre el Ectotimpánico (EcT) y el Entotimpánico (EnT): (0) EcT mayor que EnT; (1) EcT menor o igual que EnT.
- 10- Superficie de la Bulla Timpánica (BT): (0) rugosa; (1) lisa.

- 11-Tubérculo Lateral del Entotimpánico (EcTT): (0) ausente; (1) presente.
- 12- Desarrollo y morfología de la Apófisis Jugular (AJ): (0) poco desarrollada y en forma de estría; (1) bien desarrollada y formando una cresta; (2) muy desarrollada y formando el Oto-tubérculo (Otb).
- 13- Abertura del Foramen Anterior del Canal Carotideo (CCAF): (0) sobre la base del cráneo; (1) al interior del cráneo.
- 14- Abertura del Foramen Posterior del Canal Carotideo (CCPF): (0) sobre el borde posterior del EnT; (1) sobre el borde mediocentral del EnT; (2) sobre el borde medioposterior del EnT; (3) sobre el borde ventral del EnT.
- 15- Morfología del Foramen Jugular (FJ): (0) oblongo con el eje mayor perpendicular al plano sagital; (1) oblongo con el eje mayor subparalelo al plano sagital.
- 16- Forámenes Centrales de la base del cráneo: (0) ausentes; (1) presentes.
- 17- Pabellón auditivo externo: (0) presente; (1) ausente.

Grupo de caracteres B

Los siguientes caracteres corresponden a la anatomía interna observada sólo a través de TACs. Resta para un futuro próximo su evaluación en el resto de las especies mundiales y un análisis que las involucre en su totalidad.

- Tamaño del Receso Epitimpánico (RE): (0) grande; (1) pequeño.
- *Receso Cupularis* (RCu): (0) presente; (1) ausente.
- *Receso Hipotympanicus* (RHp): (0) presente; (1) ausente.
- Tamaño (perímetro) del Canal Semicircular Horizontal (CSH): (0) grande; (1) pequeño.
- Espesor de la pared de la Bulla Timpánica (BT): (0) gruesa; (1) delgada.
- Número de Pars diferenciables: (0) tres; (1) cuatro.
- Recorrido del Meato Acústico Externo (MAE) en vista ventral: (0) recto; (1) curvo; (2) sinuoso.
- Longitud del Tubo de Eustaquio (TE): (0) largo (es aproximadamente del mismo del largo que el MAE); (1) corto (su longitud es de la mitad o menos del largo del MAE).
- Longitud del Canal Carotideo: (0) largo (el forámen anterior se ubica en la cara anterior del EnT y el forámen posterior en la cara posterior del mismo); (1) corto (el

forámen anterior se ubica en la cara anterior del EnT y el forámen posterior en la cara medial del mismo)

- Lámina Lateral del Canal Carotídeo (LLCA): (0) presente; (1) ausente.
- Tamaño general de los huesecillos del oído medio: (0) pequeño; (1) grande.
- Tamaño de las carillas articulares del yunque y martillo en relación al tamaño del cuerpo de los mismos: (0) grande; (1) pequeño.
- Grado de desarrollo de las ramas del estribo: (0) delgadas dejando una abertura entre ellas; (1) hipertrofiadas dejando solo un ombligo entre ellas.
- Orientación del surco formado entre las carillas articulares del martillo: 0 paralelo al eje mayor del martillo; 1 perpendicular al eje mayor del martillo.
- Presencia y morfología del surco profundo del yunque: 0 ausente; 1 presente y poco profundo; 2 presente profundo y estrecho; 3 presente profundo y medio; 4 presente profundo y ancho.
- Presencia del embudo del yunque: 0 presente; 1 ausente.
- Presencia de la fosa del brazo largo del Yunque: 0 presente; 1 ausente
- Presencia de dimorfismo sexual a nivel de las bullas timpánicas: 0 presente; 1 ausente.
- Morfología del Conducto Auditivo Externo (CAE): 0 cilíndrico; 1 cónico.

Descripción de los cladogramas obtenidos

Se obtuvieron 15 árboles de 21 pasos, en los 15 árboles se verifica la monofilia de las familias Otariidae, Phocidae y Odobenidae. Dentro de Otariidae no se resuelven las relaciones filogenéticas entre los distintos taxones excepto por el clado formado por *Arctocephalus* + *Callorhinus* que conforman la subfamilia Arctocephalinae. Por otra parte dentro de la familia Phocidae se recupera el clado formado por *Erignathus*+*Phoca*+*Cystophora*+*Halichoerus*+*Pagophylus* que conforman la subfamilia Phocinae. En ninguno de los 15 árboles obtenidos, se ha recuperado la subfamilia Monachinae.

Caracteres que sustentan los clados presentes en el árbol de consenso estricto (Fig.VI.2).

En el árbol de consenso estricto la familia Otariidae se encuentra sustentada por las siguientes sinapomorfías: 11(1); 16 (1). La subfamilia Arctocephalinae por las

sinapomorfias: 11 (1); 14 (14). Por otra parte la familia Phocidae presenta las siguientes sinapomorfias: 0 (1); 2 (1); 3 (1); 4 (1); 5 (1); 6 (1); 8 (1); 9 (1); 10 (1); 12 (1). La subfamilia Phocinae por las sinapomorfias: 13 (1); 15 (1).

VI.4 Optimización de los caracteres de oído sobre la hipótesis filogenética de Dasmahapatra et al. 2009

Sobre la topología del cladograma propuesto por Dasmahapatra et al. 2009, se le agregaron taxones que fueron estudiados en esta Tesis y que no estaban incluidos en el trabajo original (*Mirounga angustirostris*, *Otaria byronia*, *Phocarctos hookeri*, *Arctocephalus tropicalis* y *Neophoca cinerea*), y las especies de *Phoca* fueron tratadas en conjunto ya que los caracteres disponibles no las discriminan. Se utilizaron los caracteres ya descritos (*vide supra*).

VI.4.1 Análisis del comportamiento de los caracteres más significativos

Carácter 1: la ubicación del poro acústico entre medial y dorsal sobre el petroso es ancestral y se observa en otáridos y odobénidos; la ubicación del poro entre dorsal y lateral constituiría una sinapomorfía de los fócidos si se demuestra esta condición en *Monachus* (Fig.VI.3).

Carácter 2: la tabicación del fondo del meato acústico interno parece estar ampliamente difundida en los taxones estudiados; mientras que la ausencia de tabique constituye una apomorfía de *Otaria byronia* al menos con el estado de conocimiento actual (Fig.VI.4).

Carácter 3: el meato acústico interno largo es un carácter ancestral observado en el clado Otariidae + Odobenidae; el estado meato acústico corto constituiría una sinapomorfía de los fócidos si se demuestra esta condición en *Monachus* (Fig.VI.5).

Carácter 4: la *fossa subarcuata* francamente cóncava y la eminencia arqueada bien desarrollada y angulosa es un carácter ancestral presente en el clado Otariidae + Odobenidae; mientras que la conformación de una búrsula y una eminencia arqueada desarrollada y redondeada sería una sinapomorfía de los Phocidae si se demuestra esta condición en *Monachus*. La *fossa subarcuata* levemente cóncava y la eminencia arqueada poco desarrollada y redondeada constituiría una apomorfía para *Otaria byronia* al menos con el estado de conocimiento actual (Fig.VI.6).

Carácter 5: el *tegmen tympani* bien desarrollado constituye el estado ancestral y está presente en el clado Otariidae + Odobenidae (al menos con el estado de conocimiento actual), mientras que el *tegmen tympani* reducido o ausente constituiría una sinapomorfía de los Monachinae (si se demuestra esta condición en *Monachus*). En caso de confirmarse que el resto de las especies de Phocidae, que no fueron analizadas mediante TACs, presentan la misma condición que las especies australes este estado constituiría una sinapomorfía para la familia Phocidae (Fig.VI.7).

Carácter 6: la presencia de la comisura suprafacial es ancestral y se encuentra presente en el clado Otariidae + Odobenidae (al menos con el estado de conocimiento actual); su ausencia constituye una sinapomorfía de Phocidae (Fig.VI.8).

Carácter 7: la presencia de canales semicirculares de calibre fino es ancestral y se observa en otáridos y odobénidos (al menos con el estado de conocimiento actual); los canales finos serían una condición sinapomórfica de los fócidos si se demuestra esta condición en *Monachus* y de Phocidae de corroborarse también en las especies del Hemisferio Norte (Fig.VI.9).

Carácter 8: la condición en la que la cara dorsal del petroso es cóncava es el estado ancestral (presente en Odobenidae y Phocidae; siempre que se demuestre esta condición en *Monachus*); mientras que la cara convexa constituiría una sinapomorfía de los Otariidae teniendo en cuenta el estado de conocimiento actual) (Fig.VI.10).

Carácter 9: la condición en la que el EcT es mayor que el EnT, es ancestral y se encuentra presente en el clado Otariidae + Odobenidae; mientras que la condición en la que ambos huesos son de tamaño similar o bien el EnT es más grande que el EcT constituye una sinapomorfía de los Phocidae (Fig.VI.11).

Carácter 10: la presencia de una superficie de la bulla timpánica rugosa es ancestral y se observada en el clado Otariidae + Odobenidae; la superficie lisa constituye una sinapomorfía de los Phocidae (Fig.VI.12).

Carácter 11: la presencia de un tubérculo lateral del EcT es ancestral y está presente en el clado Otariidae + Odobenidae; su ausencia constituye una sinapomorfía de los Phocidae (Fig.VI.13).

Carácter 12: el estado la apófisis yugular poco desarrollada y en forma de estría es ancestral y se encuentra en el clado Otariidae + Odobenidae. El estado en que la apófisis está bien desarrollada y en forma de cresta constituye una sinapomorfía de

los Arctocephalinae + *Callorhinus*, mientras que la apófisis muy desarrollada y con formación de oto-tubérculo es sinapomórfico para los Otariinae (Fig.VI.14).

Carácter 13: la abertura del CCAF en la base del cráneo es ancestral y presente en el clado Otariidae + Odobenidae; la abertura al interior del cráneo es una condición sinapomórfica de los Phocidae (Fig.VI.15).

Carácter 14: la abertura del CCPF en el borde posterior del EnT es ancestral y presente en el clado Otariidae + Odobenidae además de en *Mirounga* y *Ommatophoca* (entre los Phocidae). La abertura localizada sobre el borde medio central del EnT es una condición sinapomórfica de los Phocinae; finalmente la abertura localizada sobre el borde ventral del EnT constituye una apomorfía de *H. leptonyx* (Fig.VI.16).

Carácter 15: el FJ oblongo con el eje mayor perpendicular al plano sagital es ancestral y se encuentra presente en Phocidae, Odobeniidae y Otariinae; la condición en la que el eje mayor es subparalelo al plano sagital constituye una sinapomorfía de los Arctocephalinae + *Callorhinus* (Fig.VI.17).

Carácter 16: la ausencia de forámenes centrales sobre la base del cráneo es una condición ancestral y se encuentra en Otariidae, Odobenidae y Monachine; la presencia es un estado sinapomórfico de la subfamilia Phocinae. (Fig.VI.18).

Carácter 17: la presencia de pabellón auricular es un estado ancestral presente en Ursidae y Otariidae, mientras que la ausencia es una sinapomorfía de los Phocidae + Odobenidae (Fig.VI.19).



Imágenes

Capítulo VI

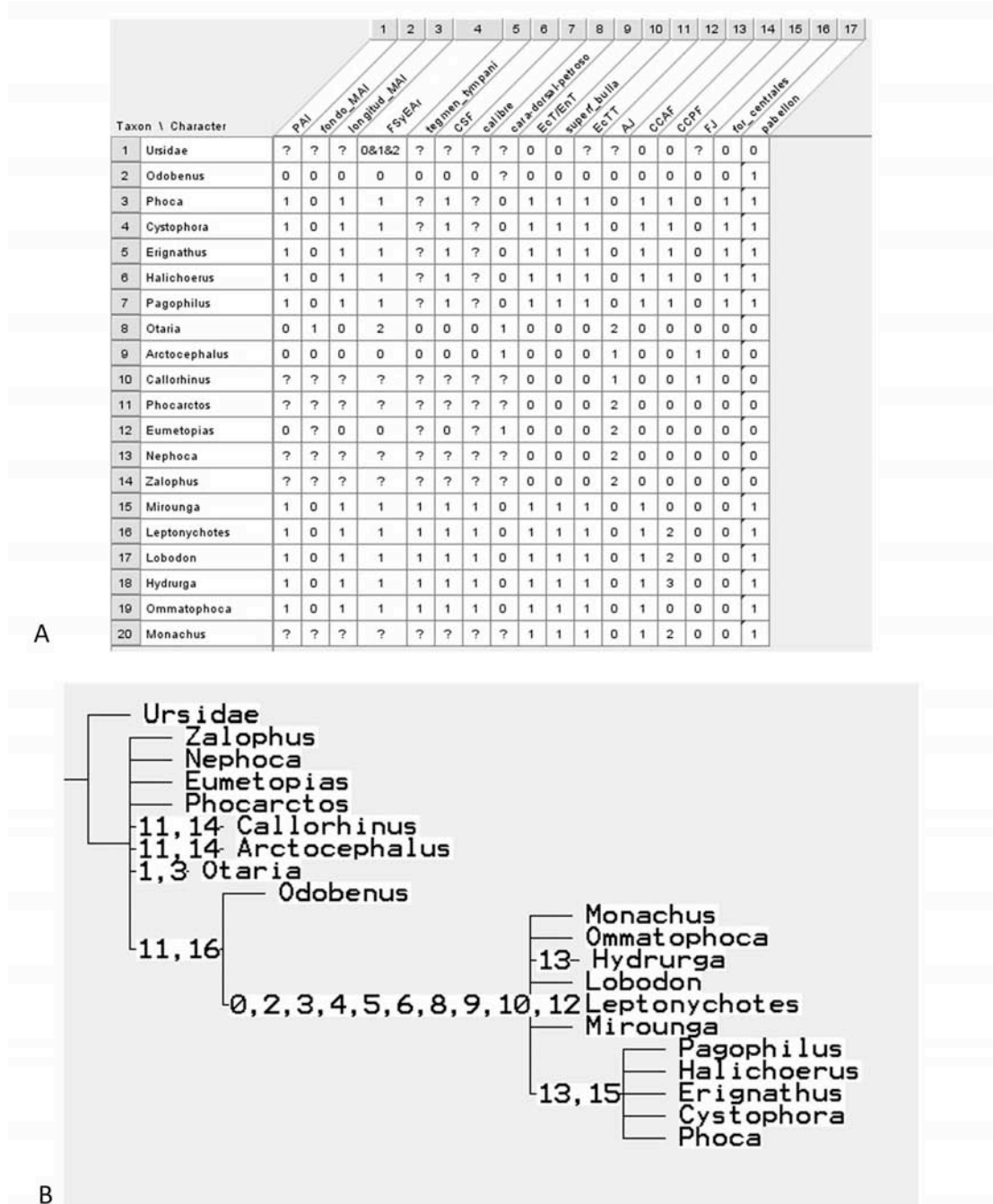


Fig.VI.1. A- matriz de caracteres del análisis filogenético preliminar, y B- árbol de consenso estricto, mostrando las sinapomorfías.

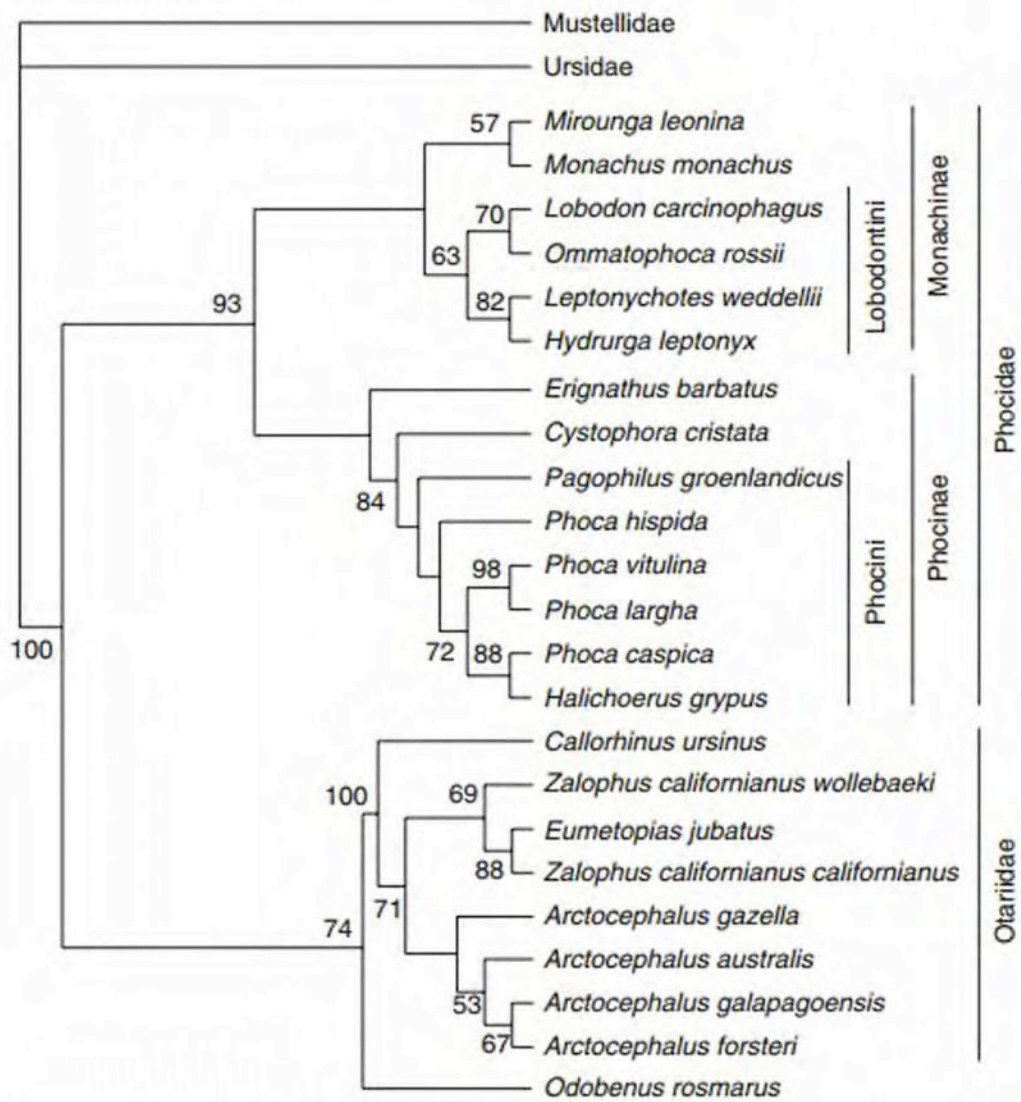


Fig.VI.2. Cladograma de consenso estricto propuesto por Dasmahapatra et al. 2009, sobre el cual se mapearon los caracteres del oído.

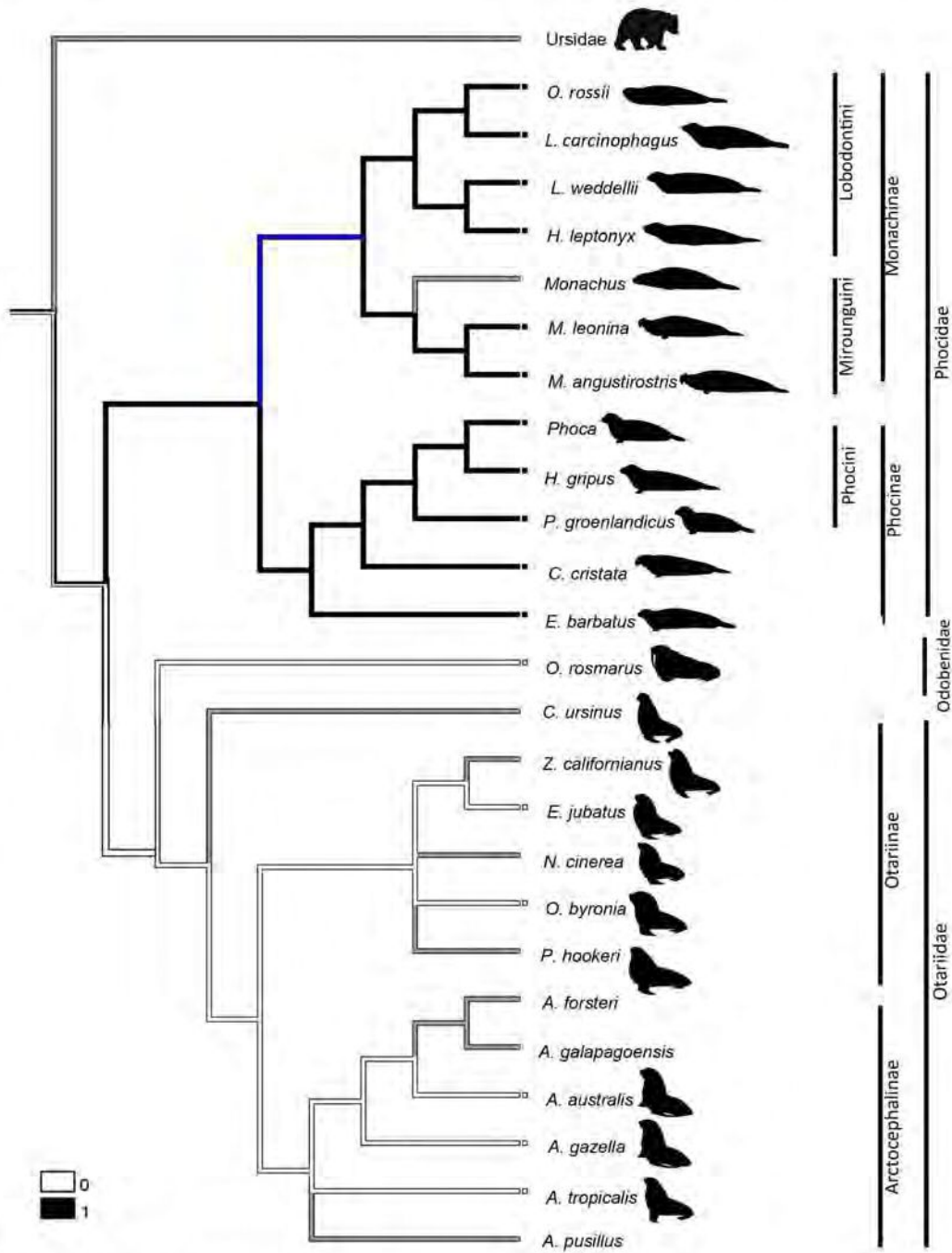


Fig.VI.3. **Carácter 1:** La ubicación del poro acústico entre medial y dorsal sobre el petroso es ancestral y se observa en otáridos y odobénidos; la ubicación del poro entre dorsal y lateral constituiría una simapomorfía de los fócidos si se demuestra esta condición en *Monachus*.

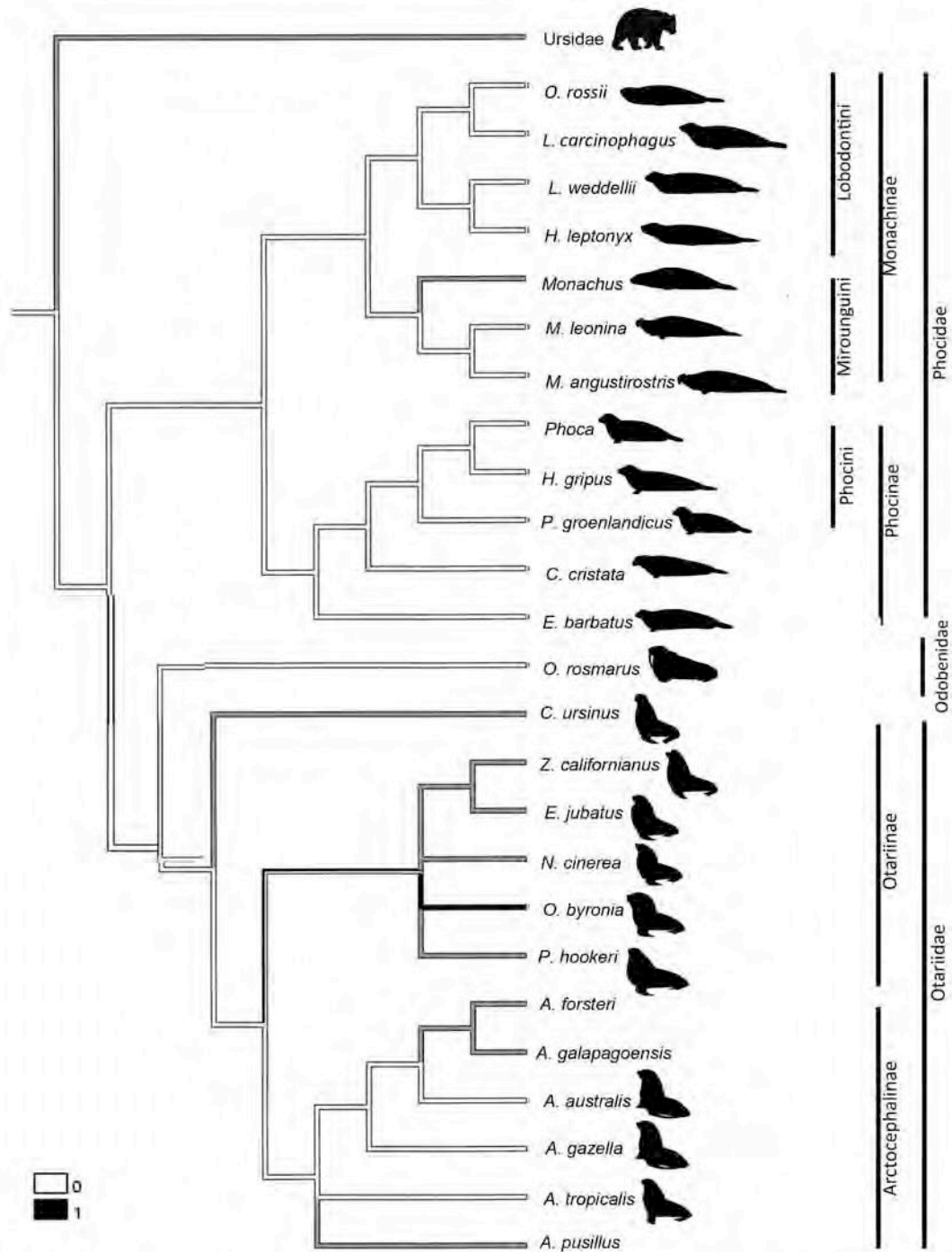


Fig.VI.4 Carácter 2: La tabicación del fondo del meato acústico interno parece estar ampliamente difundida en los taxones estudiados; mientras que la ausencia de tabique constituye una apomorfia de *Otaria byronia* al menos con el estado de conocimiento actual.

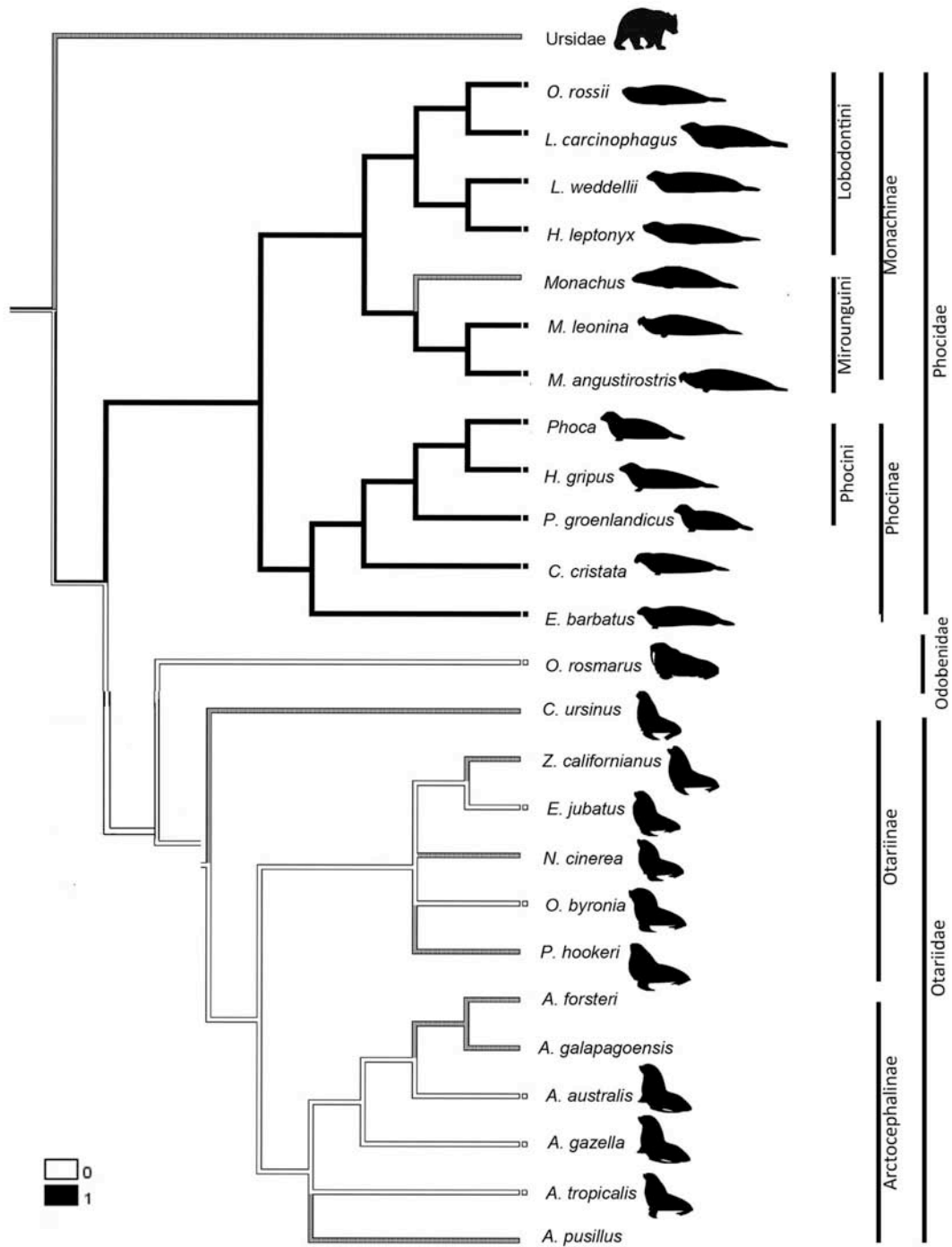


Fig.VI.5. Carácter 3: el meato acústico interno largo es un carácter ancestral observado en el clado Otariidae + Odobenidae; el estado meato acústico corto constituiría una sinapomorfía de los fócidos si se demuestra esta condición en *Monachus*.

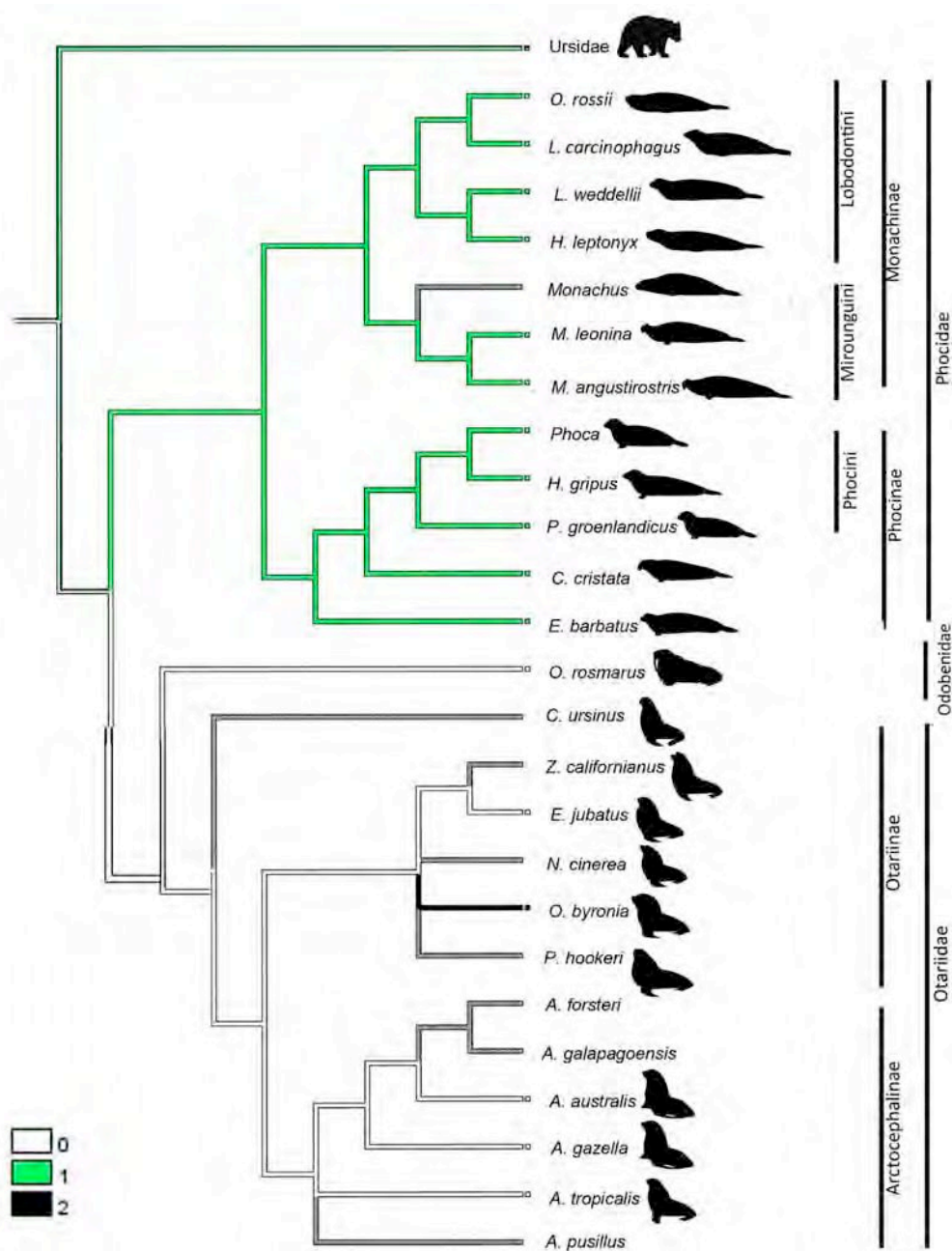


Fig.VI.6 . Carácter 4. la fosa subarcuata francamente cóncava y la eminencia arqueada bien desarrollada y angulosa es un carácter ancestral presente en el clado Otariidae + Odobenidae; mientras que la conformación de una búrsula y una eminencia arqueada desarrollada y redondeada sería una sinapomorfía de los Phocidae si se demuestra esta condición en *Monachus*. La fosa subarcuata levemente cóncava y la eminencia arqueada poco desarrollada y redondeada constituiría una apomorfía para *Otaria byronia* al menos con el estado de conocimiento actual.

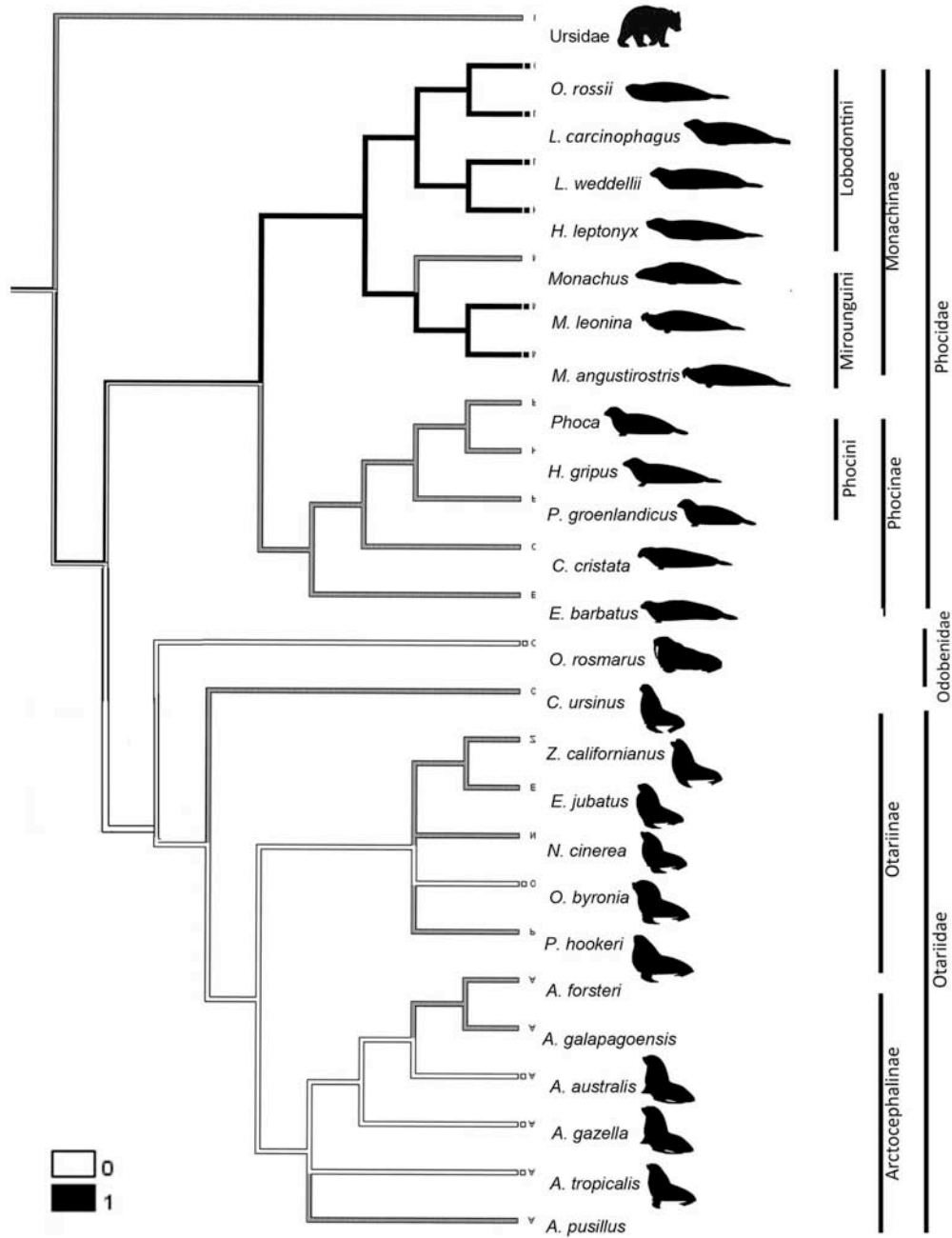


Fig.VI.7. El *tegmen tympani* bien desarrollado constituye el estado ancestral y está presente en el clado Otariidae + Odobenidae (al menos con el estado de conocimiento actual), mientras que el *tegmen tympani* reducido o ausente constituiría una sinapomorfía de los Monachinae (si se demuestra esta condición en *Monachus*). En caso de confirmarse que el resto de las especies de Phocidae, que no fueron analizadas mediante TACs, presentan la misma condición que las especies australes este estado constituiría una sinapomorfía para la familia Phocidae.

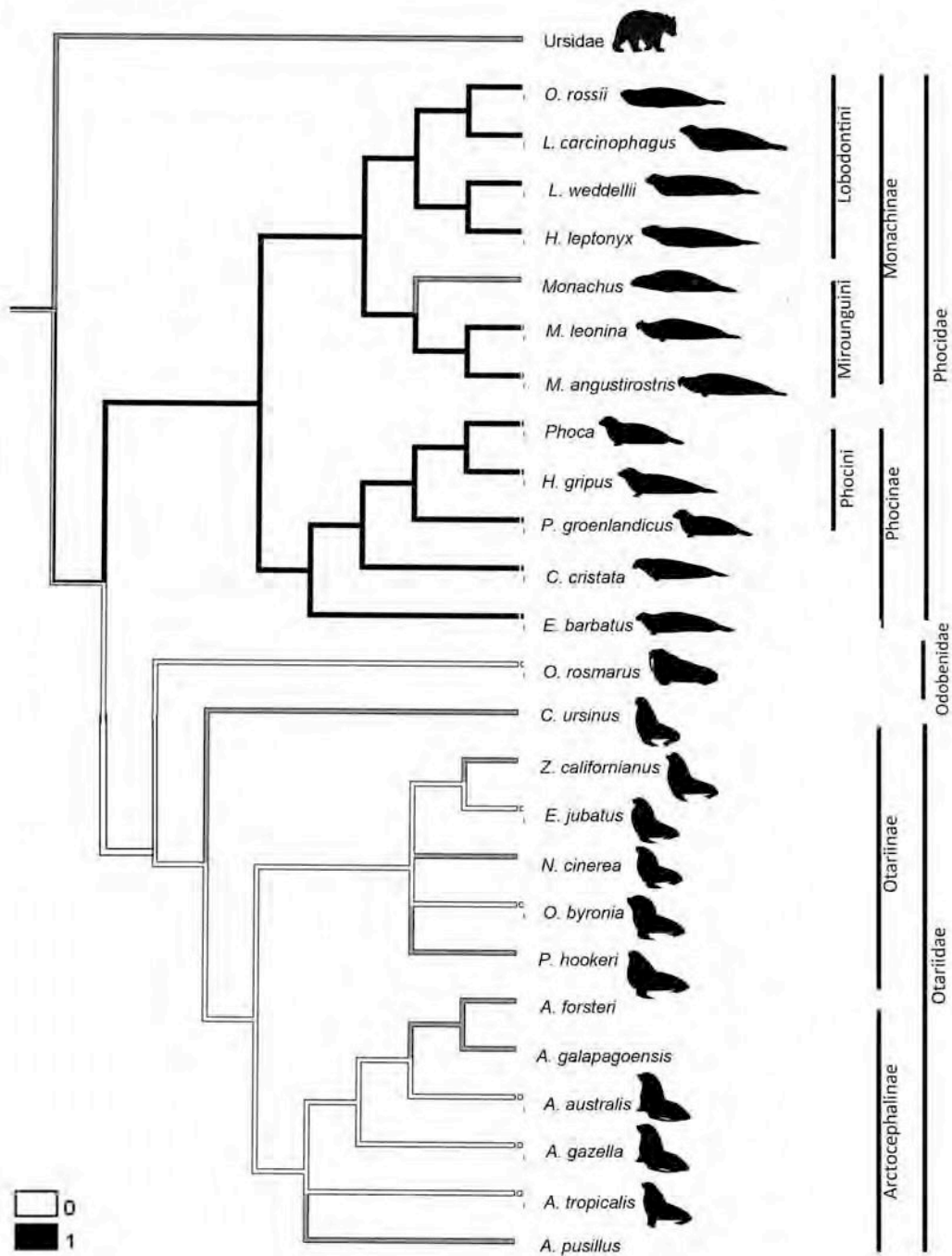


Fig.VI.8 La presencia de la comisura suprafacial es ancestral y se encuentra presente en el clado Otariidae + Odobenidae (al menos con el estado de conocimiento actual); su ausencia constituye una sinapomorfia de Phocidae.

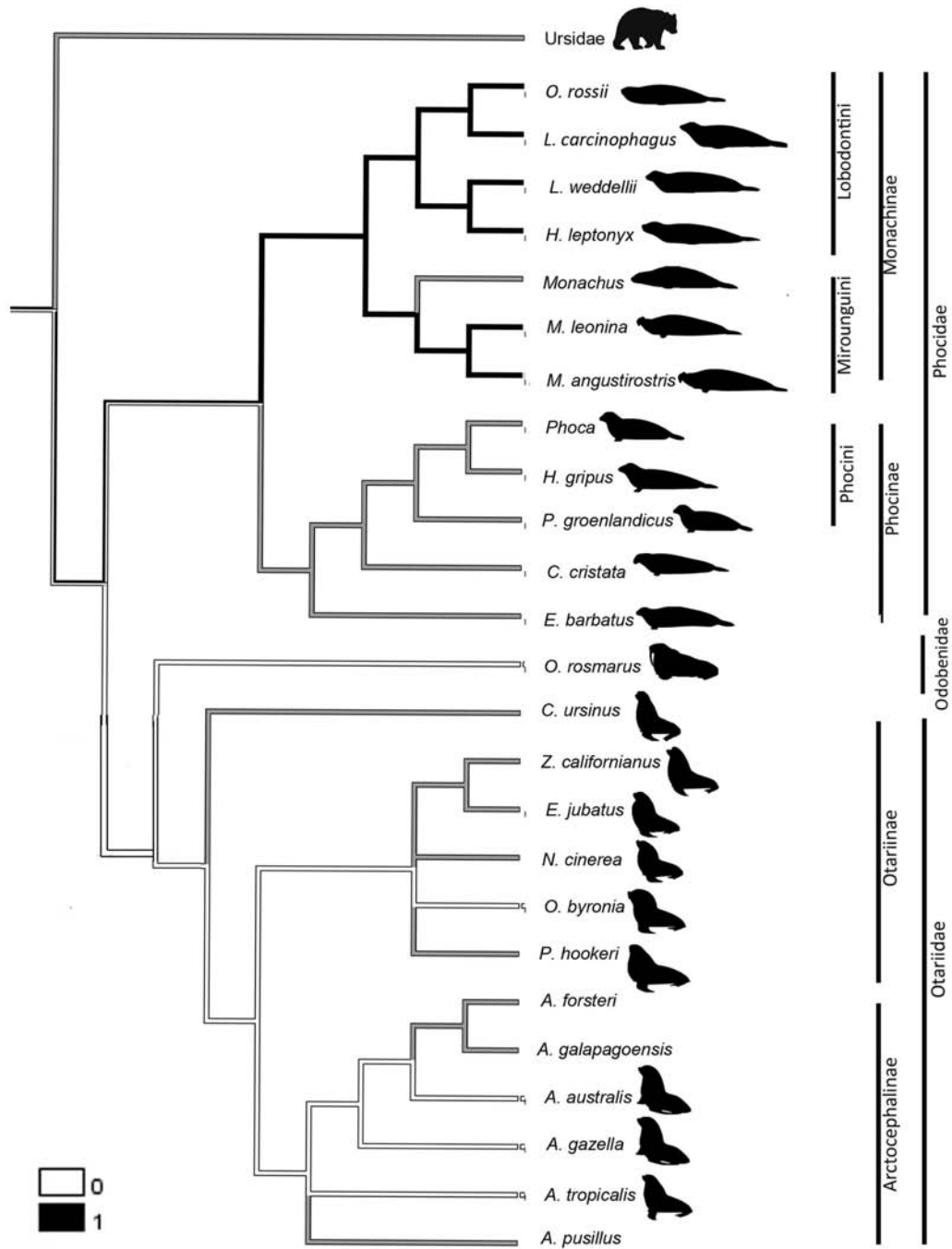


Fig.VI.9. La presencia de canales semicirculares de calibre fino es ancestral y se observa en los clados Otariidae + Odobenidae (al menos con el estado de conocimiento actual); los canales finos serían una condición sinapomórfica de los fócidos si se demuestra esta condición en *Monachus* y de Phocidae de corroborarse también en las especies del Hemisferio Norte.

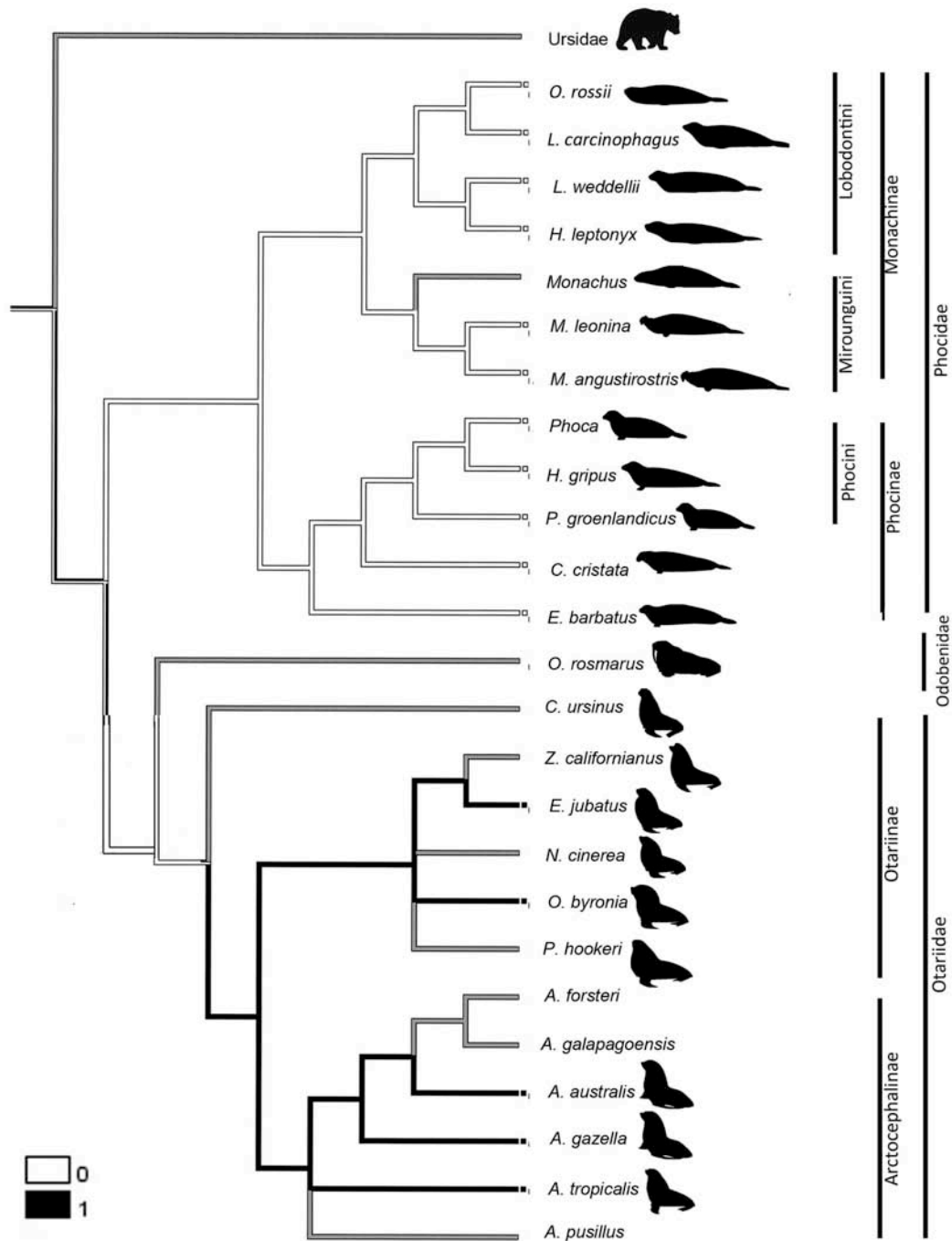


Fig.VI.10. La condición en la que la cara dorsal del petroso es cóncava es el estado ancestral (presente en Odobenidae y Phocidae; siempre que se demuestre esta condición en *Monachus*); mientras que la cara convexa constituiría una sinapomorfía de los Otariidae teniendo en cuenta el estado de conocimiento actual)

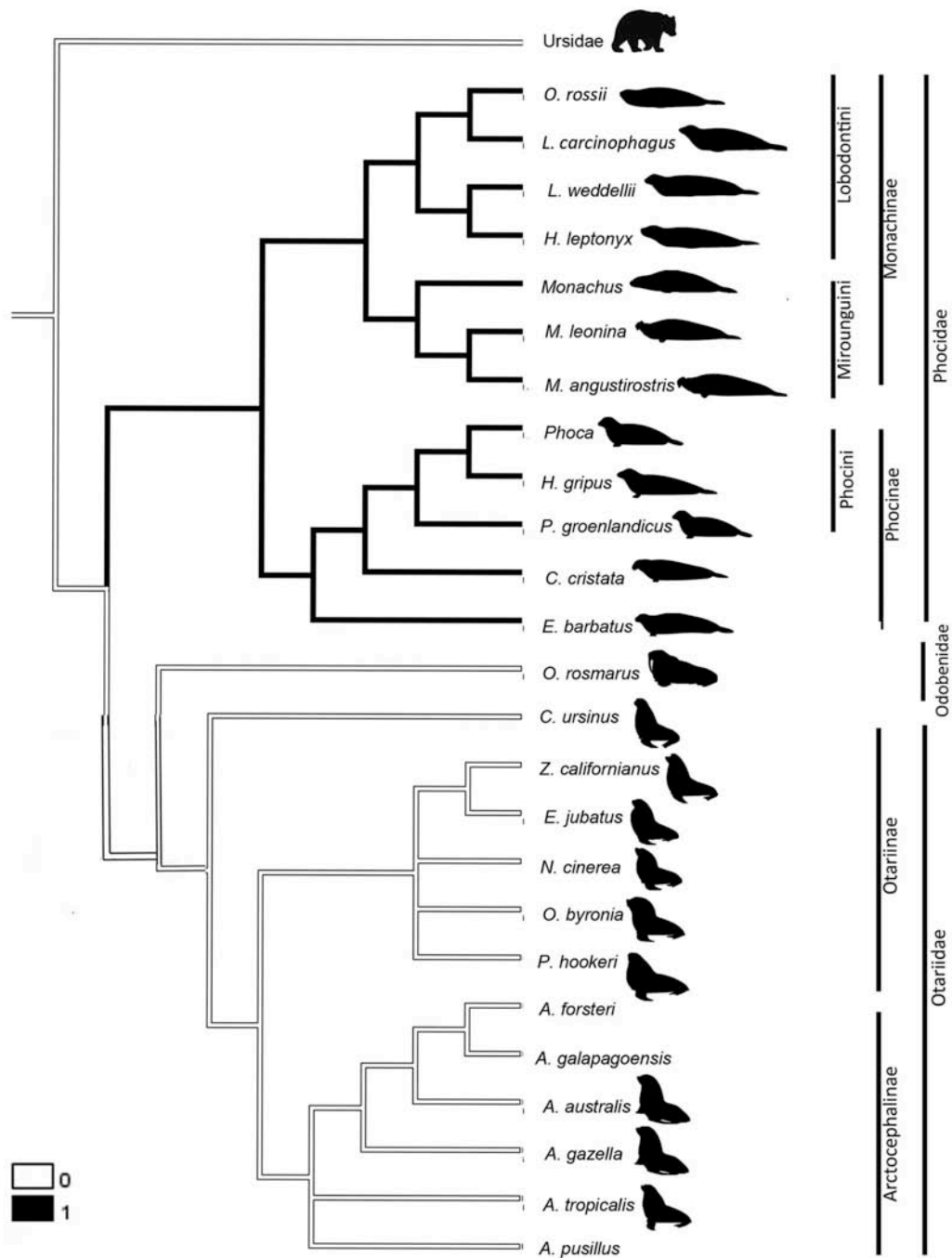


Fig.VI.11. La condición en la que el EcT es mayor que el EnT, es ancestral y se encuentra presente en el clado Otariidae + Odobenidae; mientras que la condición en la que ambos huesos son de tamaño similar o bien el EnT es más grande que el EcT constituye una sinapomorfía de los Phocidae.

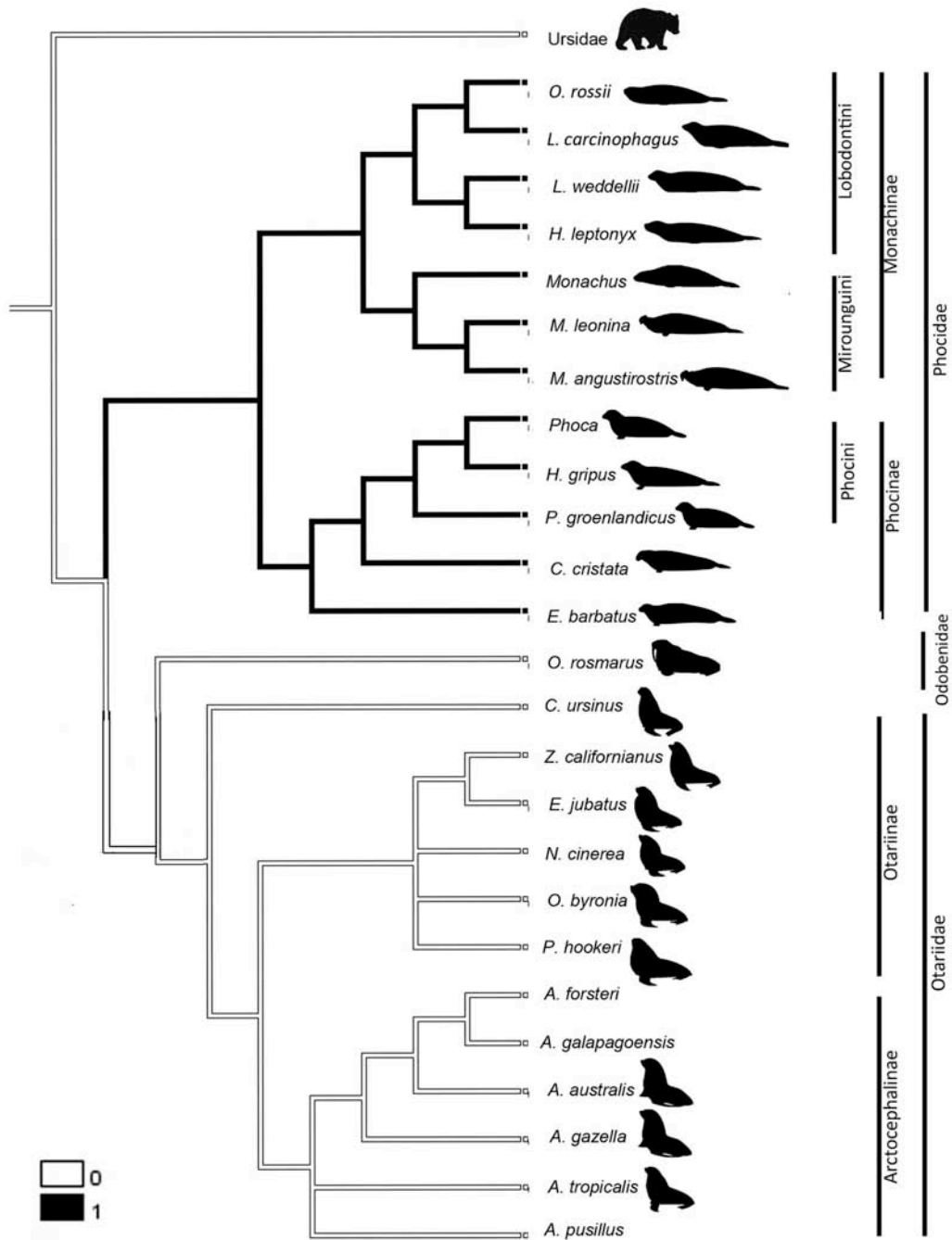


Fig.VI.12. La presencia de una superficie de la bulla timpánica rugosa es ancestral y se observada en el clado Otariidae + Odobenidae; la superficie lisa constituye una sinapomorfía de los Phocidae

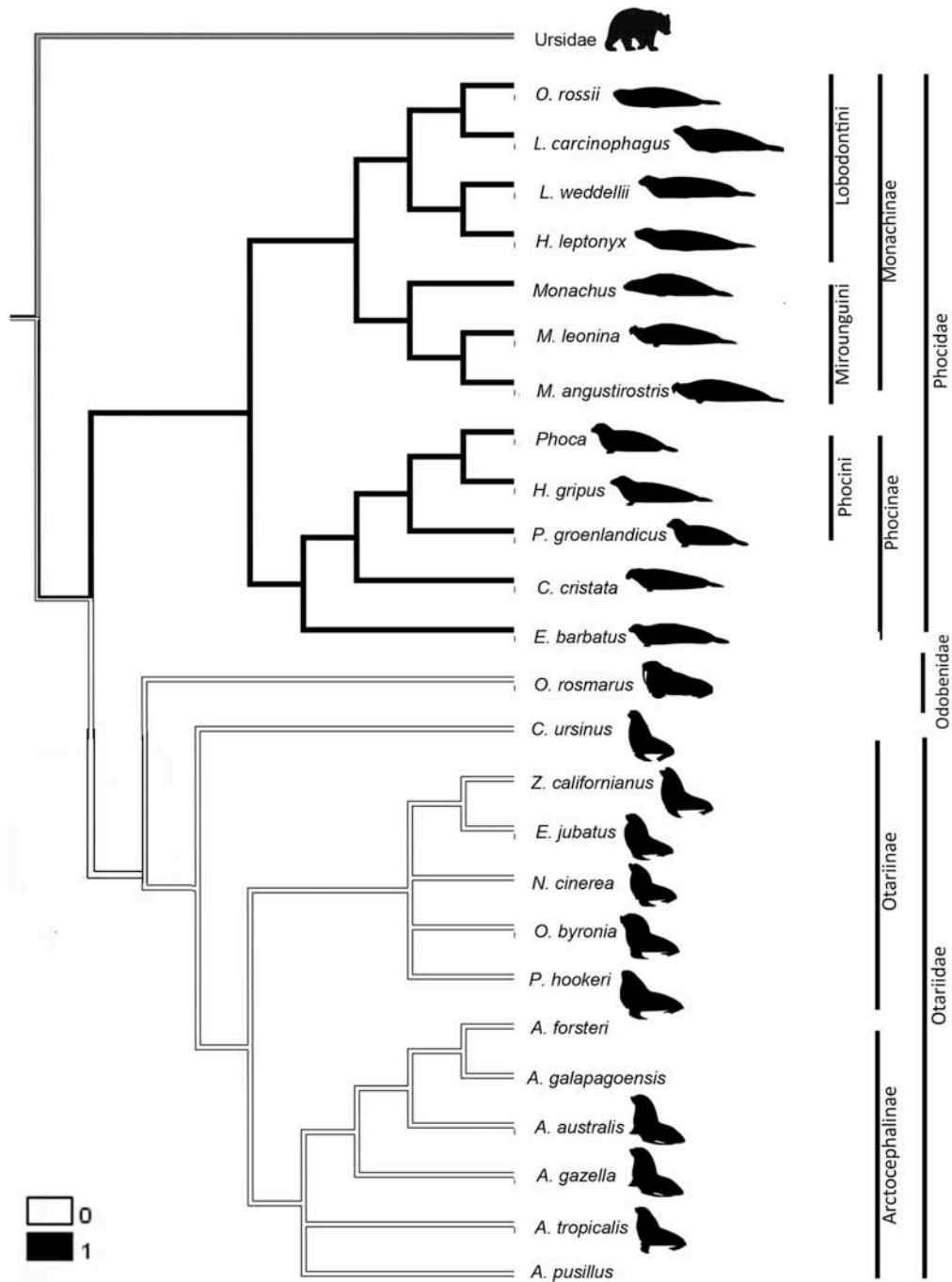


Fig. VI.13 La presencia de un tubérculo lateral del EcT es ancestral y está presente en el clado Otariidae + Odobenidae; su ausencia constituye una sinapormorfía de los Phocidae.

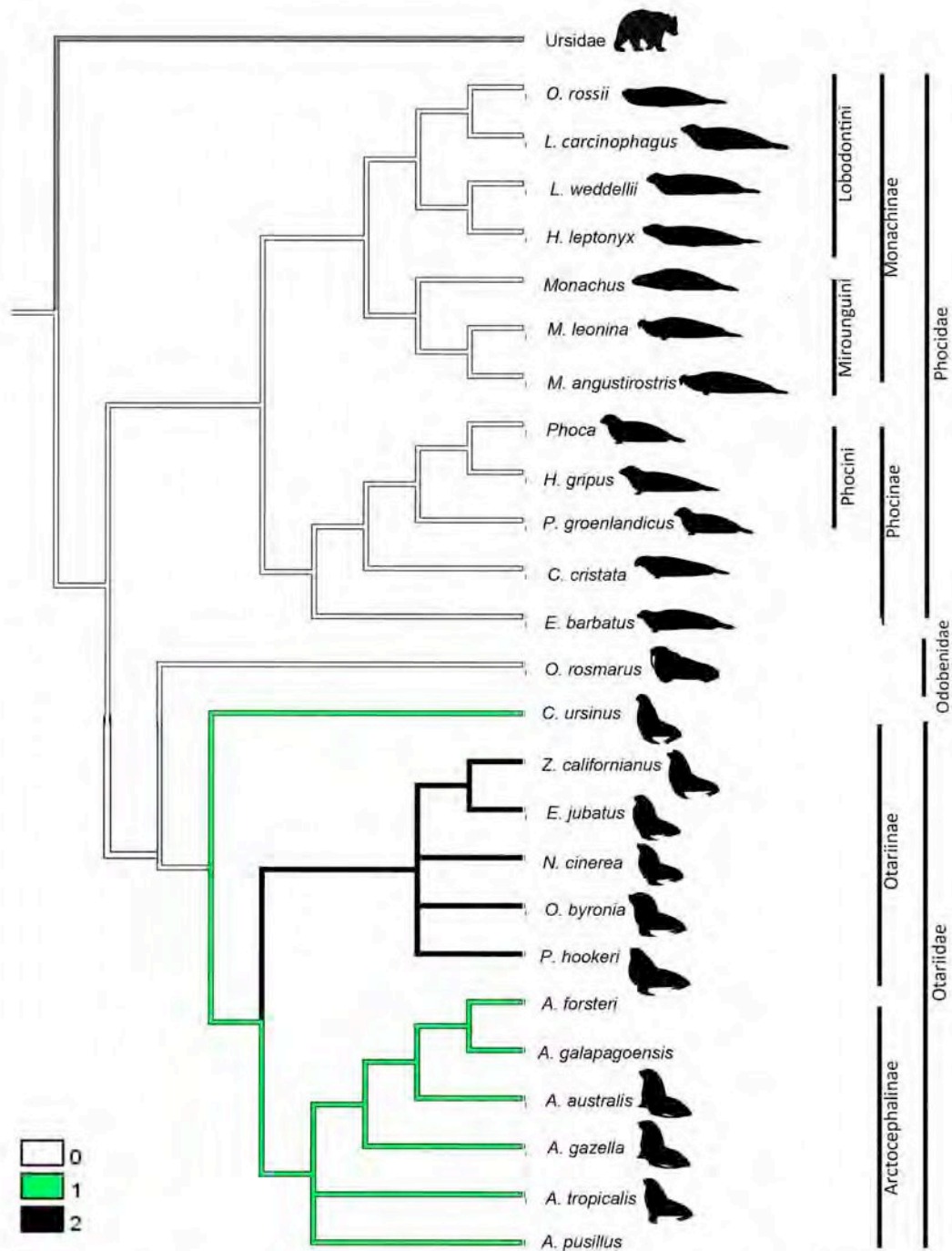


Fig.VI.14. El estado la apófisis yugular poco desarrollada y en forma de estría es ancestral y se encuentra en los clados Otariidae + Odobenidae. El estado en que la apófisis está bien desarrollada y en forma de cresta constituye una sinapomorfia de los Arctocephalinae + *Callorhinus*, mientras que la apófisis muy desarrollada y con formación de oto-tubérculo es sinapomórfico para los Otariinae .

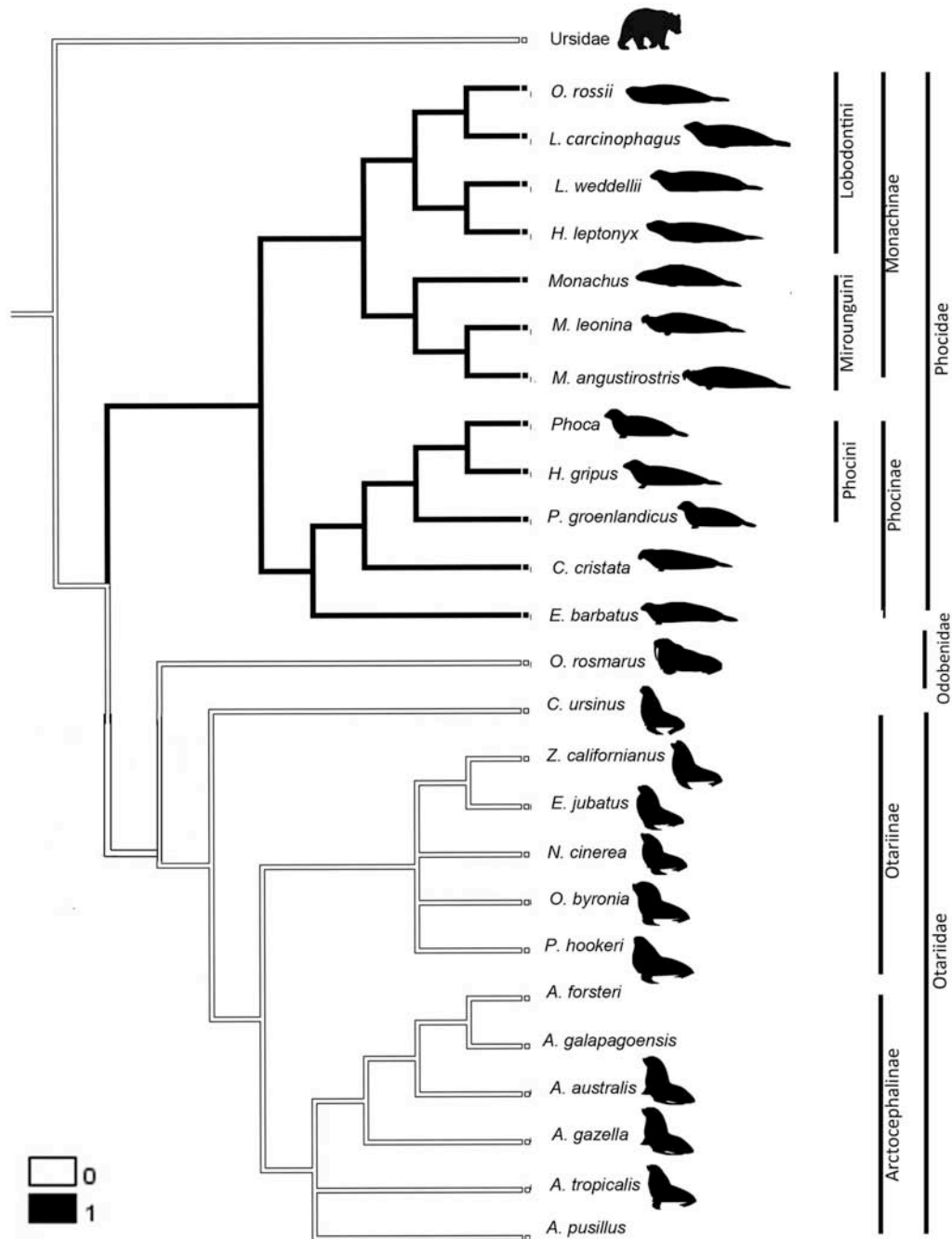


Fig.VI.15. La apertura del CCAF en la base del cráneo es ancestral y presente en el clado Otariidae + Odobenidae; la apertura al interior del cráneo es una condición sinapomórfica de los Phocidae

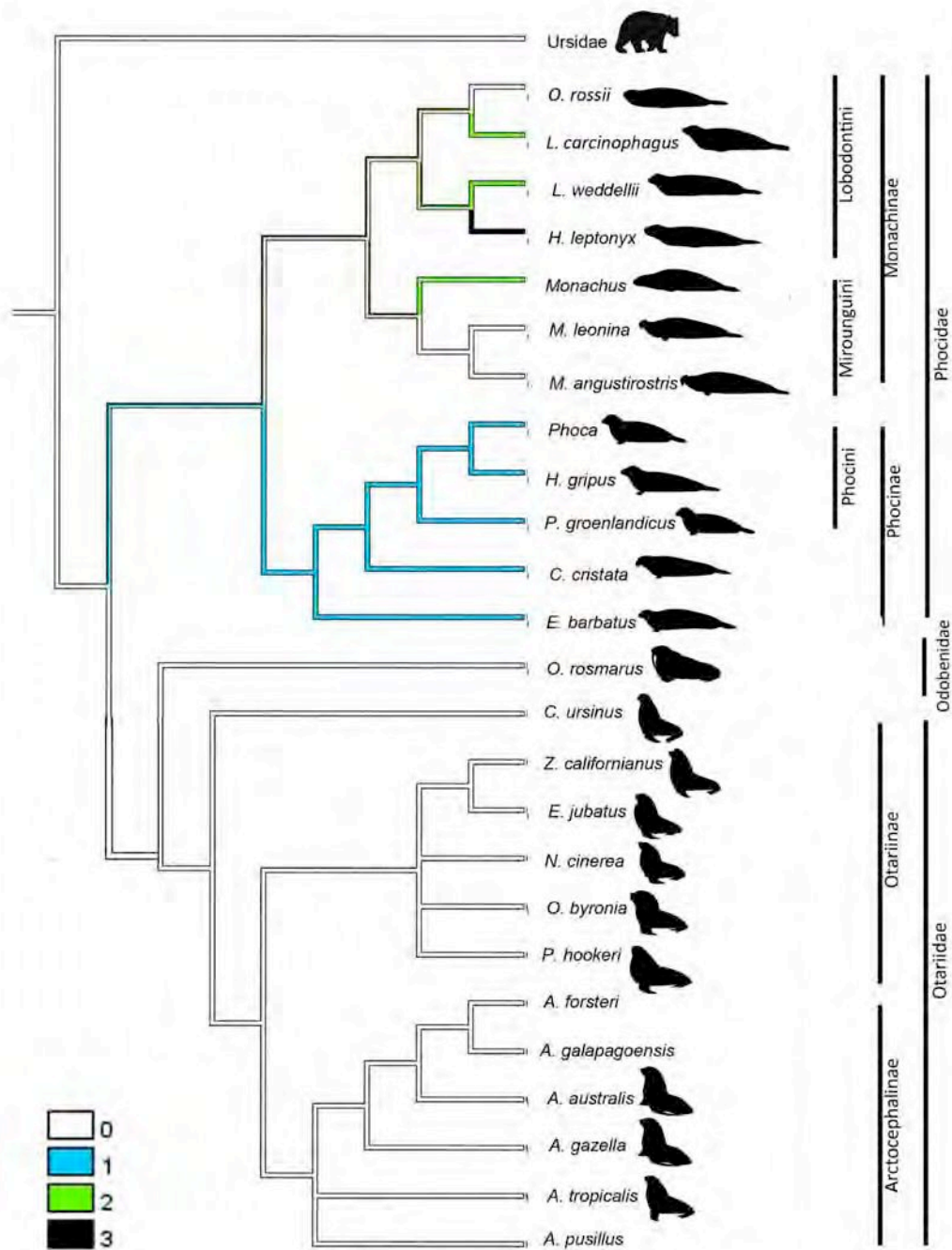


Fig.VI.16. La abertura del CCPF en el borde posterior del EnT es ancestral y presente en el clado Otariidae + Odobenidae además de en *Mirounga* y *Ommatophoca* (entre los Phocidae). La abertura localizada sobre el borde medio central del EnT es una condición sinapomórfica de los Phocinae; finalmente la abertura localizada sobre el borde ventral del EnT constituye una apomorfia de *H. leptonyx*

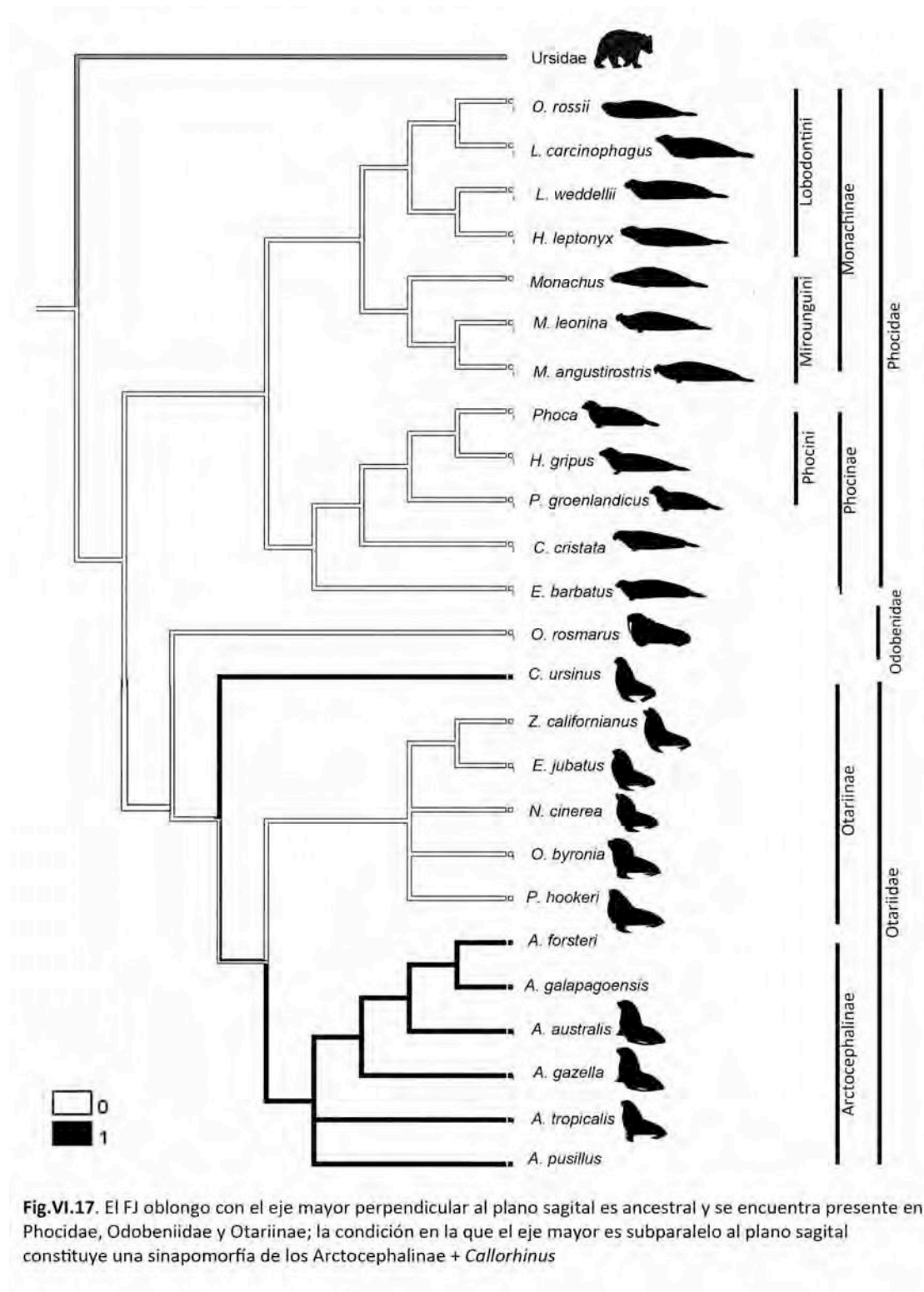


Fig.VI.17. El FJ oblongo con el eje mayor perpendicular al plano sagital es ancestral y se encuentra presente en Phocidae, Odobeniidae y Otariinae; la condición en la que el eje mayor es subparalelo al plano sagital constituye una sinapomorfía de los Arctocephalinae + *Callorhinus*

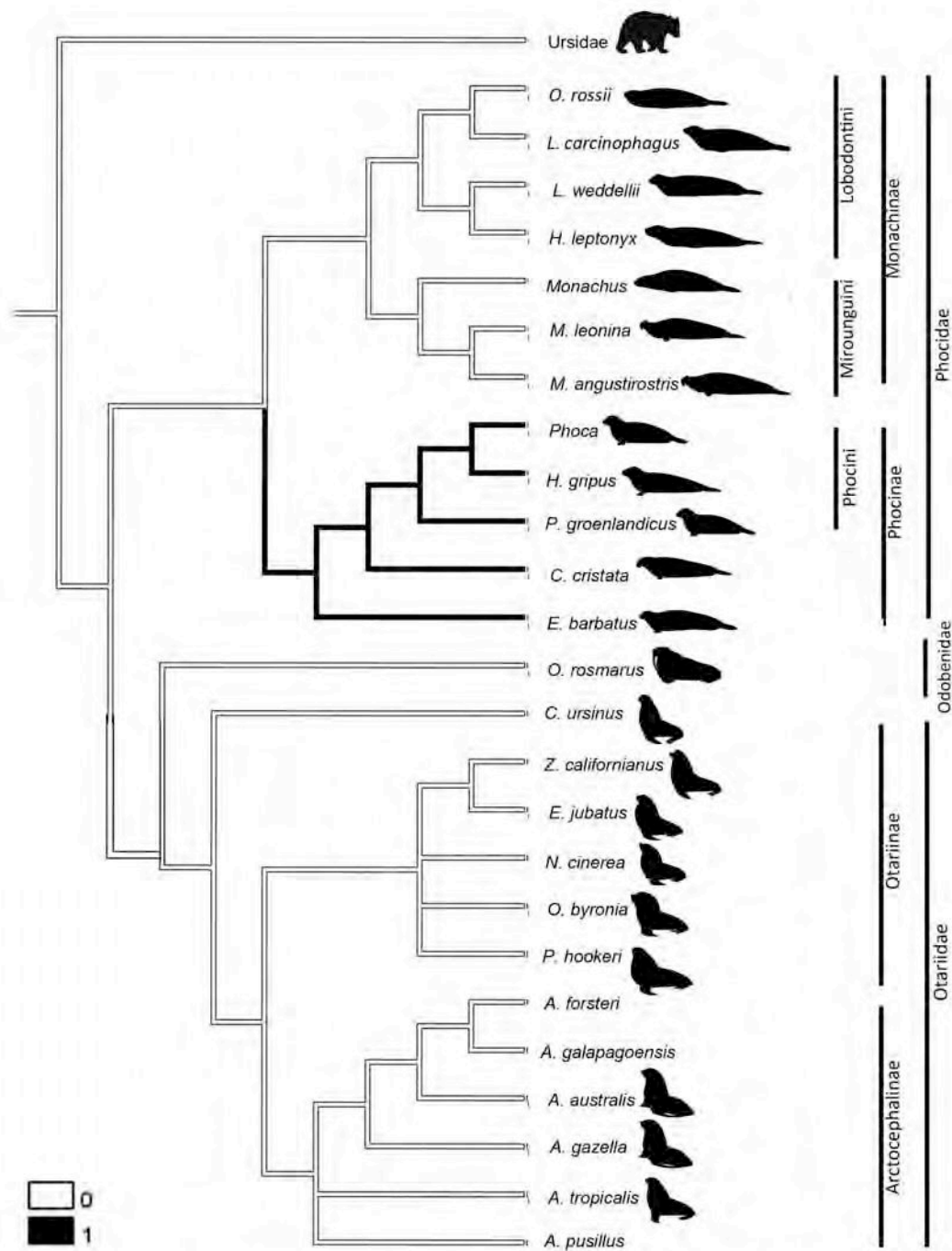


Fig.VI.18. La ausencia de forámenes centrales sobre la base del cráneo es una condición ancestral y se encuentra en Otariidae, Odobenidae y Monachine; la presencia es un estado sinapomórfico de la subfamilia Phocinae.

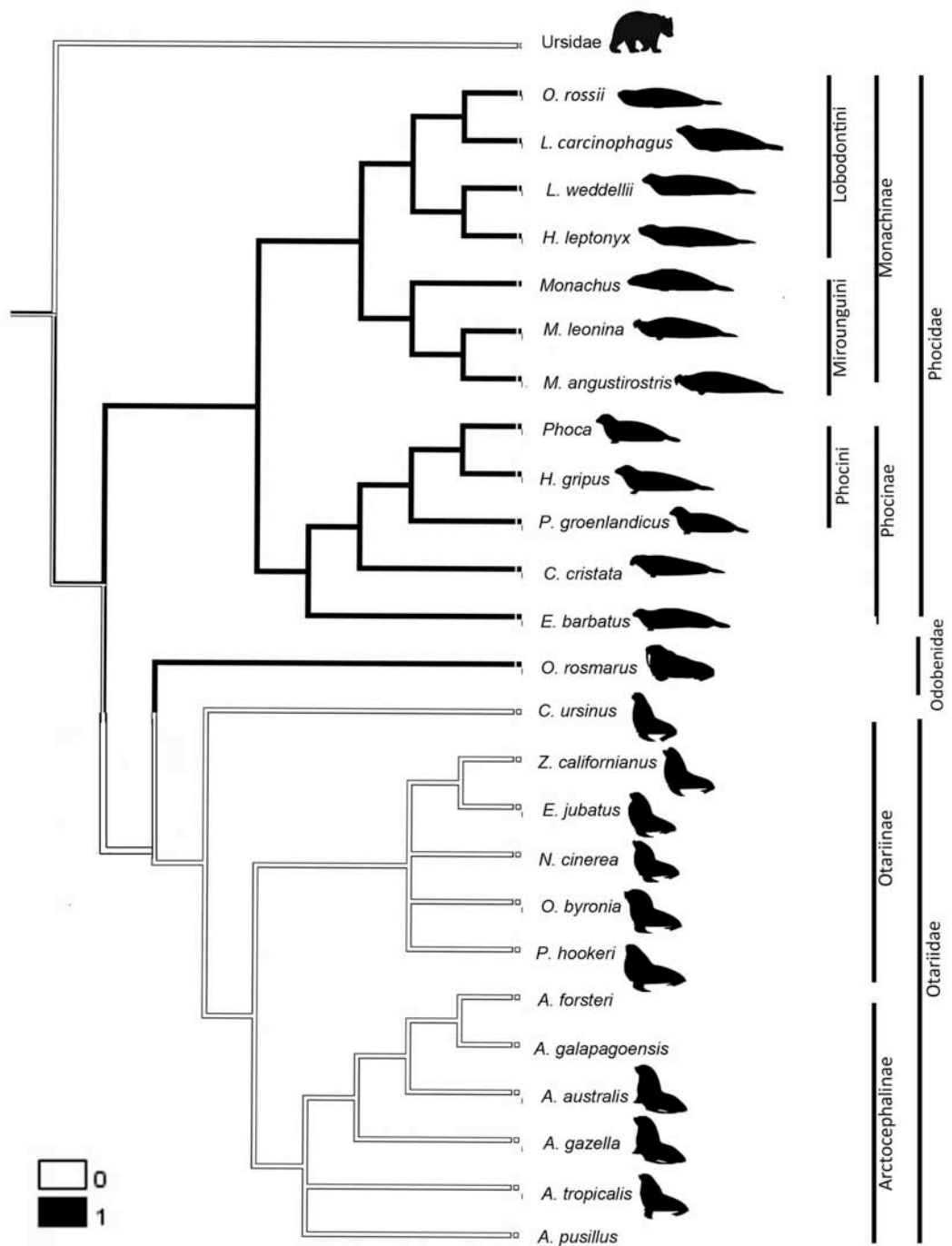


Fig.VI.19. La presencia de pabellón auricular es un estado ancestral presente en Ursidae y Otariidae, mientras que la ausencia es una sinapomorfía de los Phocidae + Odobenidae.



Discusión

Capítulo VII



DISCUSIÓN

A lo largo del presente trabajo de Tesis Doctoral los resultados se expusieron y analizaron por cada región del oído en particular, comenzando por el oído interno, siguiendo por el oído medio, y finalizando por el oído externo. El estudio comparativo de esta última región del oído no estuvo inicialmente previsto, pero se decidió incluirlo debido a la disponibilidad de material apropiado. Por lo tanto, la discusión se desarrollará para cada una de esas regiones del oído en un contexto morfológico, y se destacarán aquellas morfologías que muestren correlaciones o no con cuestiones ecológicas, etológicas y filogenéticas.

VII.1. Consideraciones ecomorfológicas

VII.1.1. Oído interno

Laberinto óseo

El laberinto óseo y el membranoso han sido estudiados a lo largo de décadas, no sólo en un sentido descriptivo de su morfología (Gray 1907, 1908), sino que además se los ha interpretado en un contexto ecológico, fisiológico, filogenético y ontogenético. Como se mencionó en el Capítulo III, el laberinto óseo, además de contener la cóclea (encargada de la percepción auditiva), está integrado por un vestíbulo que contiene el sáculo y el utrículo (los que registran los movimientos y aceleraciones lineales de la cabeza), y por el sistema de canales semicirculares (los que detectan los movimientos angulares de la cabeza).

A través de reflejos vestíbulo-espinales los canales semicirculares contribuyen a la coordinación de los movimientos de la cabeza y el cuerpo durante la locomoción (Ito y Hinoki 1991; Ito y Katsura 1992; Suzuki y Cohen 1964; Suzuki *et al.* 1964). Cabe recordar que existe un equilibrio estático en el que solo actúa la fuerza de gravedad, un equilibrio cinético generado por fuerzas de desplazamientos externas al animal y un equilibrio dinámico generado por el desplazamiento del propio cuerpo del animal, este equilibrio se logra a partir de receptores táctiles de las extremidades, propiceptores cervicales, el sistema cerebeloso, el aparato visual y los centros diencefálicos.

Los canales semicirculares

- ✓ Se ha intentado relacionar el tamaño de los canales semicirculares (perímetro) con los diferentes tipos de locomoción y con la masa corporal del animal, en



diferentes grupos de vertebrados. En las aves, se asoció el tamaño de los canales con el comportamiento locomotor general de diferentes especies, y se observó que aquellas especies más ágiles y con mayor versatilidad de movimientos (e.g. aves raptoras como los búhos, que presentan los ojos inmovilizados y gran movilidad en la cabeza) son las que tienen canales semicirculares más grandes, es decir de mayor perímetro y en las especies que presentan estabilidad en el vuelo (e.g. patos y gansos) los canales son menores (Tanturri 1933; Turkewitsch 1934).

Entre los mamíferos, por ejemplo *Bradypus tridactylus* es una especie que se caracteriza por una notable reducción de los canales semicirculares, probablemente asociado a su modo de vida sedentario y poca agilidad. Sin embargo, la reducción de los canales, en comparación con los de los mamíferos terrestres (Ketten 1992, 1997; Hyrtl 1845; Yamada y Yoshizaki 1959), también se observa en algunos cetáceos (*Eubalaena glacialis*, *Phocaena*), y esto fue interpretado como una consecuencia asociada a la vida acuática estricta. Así, la reducción de los canales en esos cetáceos estaría vinculada al acortamiento y eventual inmovilización de las vértebras cervicales, lo que limita fuertemente los movimientos de la cabeza y, consecuentemente los receptores del sistema vestibular se reducen (Ketten 1992). Otros autores (Hosokawa 1951; Pileri y Wandeler 1964) también han vinculado la reducción de los canales con la reducción de la musculatura extra-ocular en tanto existiría una disminución de los reflejos vestíbulo-oculares que resultaría en la reducción del sistema canalicular.

Con causales tan diferentes, es posible que la reducción se deba a un conjunto de factores, a los que debería sumarse la “ausencia de gravedad” en el medio acuático, y que el animal no depende del contacto con el sustrato para su desplazamiento.

La reducción de canales ha sido observada además en otros mamíferos, en los que no necesariamente la musculatura extra-ocular se encuentra reducida, ni sufren la “ausencia” del efecto de la gravedad, ni son sedentarios o poco activos, como por ejemplo algunas ratas topo (*Cryptomys* sp. y *Spalax* sp.) que aunque tienen los ojos reducidos, los canales del oído son más grandes que los de la rata común (*Rattus*). En este caso en particular, se ha relacionado el tener un mayor perímetro de los canales con la orientación de los animales en el complejo sistema de galerías, por lo que la reducción visual no sería en este caso un determinante para que el tamaño de los canales disminuyera.



En primates, Matano *et al.* (1985) observaron que en aquellas especies arborícolas más rápidas y ágiles los canales son más grandes (perímetro) que en las especies trepadoras, de movimientos más lentos, y que la diferencia más evidente se observa en el tamaño relativo del canal semicircular lateral. Los primates más rápidos con canales semicirculares más grandes son los que presentan gran movilidad del cuello (opuesto al caso de los cetáceos antes mencionado con cuellos inmóviles y canales de perímetros pequeños).

Dentro de los hominoideos se destacó una diferencia entre los canales de las especies braquiadoras que poseen canales mayores (arborícolas saltadores de rama en rama con utilización de la cola como “quinto” miembro), que los monos cuadrúpedos que son menos ágiles y visualmente orientados, y que poseen canales más pequeños. Los primeros poseen modos de locomoción rápidos y concretos, y los segundos más lentos.

- ✓ En diferentes grupos de mamíferos (e.g. primates) no sólo se analizó el tamaño (perímetro) de los canales sino que además se analizó el diámetro de su lumen, y se observó que los canales semicirculares de lumen más grueso y diámetros más grandes presentan una mayor sensibilidad (dada la cantidad de información que retorna su parte sensitiva) y una respuesta motora más lenta que aquellos que presentan un lumen menor y un diámetro pequeño; en este aspecto, la masa de endolinfa que se desplaza dentro de los canales parece ser crucial en la cantidad de impulsos generados y en el tiempo de procesamiento que requieren (véase Goldberg y Fernández 1971; Curthoys *et al.* 1977 ;Ramprashad *et al.* 1984; Blanks *et al.* 1975; Spoor y Thewissen 2008; Anliker y Buskirk 1971).

- ✓ Otra característica que se ha tenido en cuenta es la orientación de los canales y los ángulos que forman entre ellos. En los laberintos óseos de los humanos por ejemplo, los canales semicirculares, que se orientan primariamente en los tres planos ortogonales del espacio, muestran que el canal lateral está levemente orientado dorsalmente. Se ha medido el ángulo que forma con el plano de Frankfurt (el plano craneométrico determinado por los bordes inferiores de las órbitas óseas y por el borde superior del conducto auditivo, que pasa a través de las dos órbitas y de los dos tragos) y se ha observado que se encuentra inclinado unos 30° sobre el plano, con el ángulo abierto hacia adelante, quedando el extremo ampollar en un plano superior al extremo



no ampollar; esta posición es la que se adquiere cuando el sujeto mira de frente, mientras que cuando mira al piso, este canal queda paralelo al suelo. Estas angularidades de los canales respecto del plano de Frankfurt se interpretan como relativas a la postura erecta.

Se han medido los ángulos de los canales, entre sí y con el plano de Frankfurt, en otros primates antropoideos y son muy similares a los de los humanos (Cousin *et al.* 1981) y seguramente el plano natural de los canales se corresponda con el plano predominante con la posición de la cabeza durante la locomoción y el estado de alerta. Con respecto a la altura relativa entre el canal semicircular anterior y el posterior, ha sido estudiada en relación a la postura bípeda o cuadrúpeda, (Spoor *et al.* 1996) observándose por ejemplo que en dinosaurios bípedos los canales anteriores eran más altos (Stokstad 2004; Witmer *et al.* 2003), situación que también fue observada en primates, siendo los de posturas bípedas los que tenían los canales anteriores más altos (Spoor y Zonneveld 1998), y en diferentes especies de marsupiales diprotodontes (e.g. *Macropus*, que es bípedo, el canal anterior es más alto, mientras que en *Vombatus*, que es cuadrúpedo, los canales anterior y posterior son similares) (Schmelzle *et al.* 2007).

Si tratamos a los pinnípedos en este contexto de interpretaciones acerca de morfologías del laberinto y sus eventuales explicaciones podemos apreciar que en cuanto al tamaño de los canales (perímetro) existen diferencias notables entre Phocidae y Otariidae, e inclusive entre especies de cada una dentro del patrón general del grupo a que pertenezcan. Los canales más desarrollados en los otáridos son el anterior (*Otaria byronia*) y el lateral (*Arctophthalmus*), y siempre el posterior es el más pequeño; el lumen de estos canales es mucho menor que el homólogo de los fócidos (entre 0.2 y 0.5 mm) (Figs.III.11 y 12). En los fócidos, el canal de mayor tamaño es siempre el anterior y el menor es el horizontal; con respecto a la luz de los canales, varía entre 1 y 3 mm de diámetro, siendo el más grande el de *Mirounga leonina* (Fig.III.13). Si analizamos el tamaño (radio) de los canales anterior y lateral de las otras especies australes de esta familia, los de mayor tamaño son los de *Hydrurga leptonyx*, seguidos por los de *Lobodon carcinophagus*, en tanto los de *Leptonychotes weddelli* son de un tamaño intermedio, y los de *Mirounga leonina* y *Ommatophoca rossii* los de menor tamaño (Figs.III.13 a 14). Estas diferencias de tamaño (radio) podrían estar vinculadas a que tanto *L. weddelli* como *L. carcinophagus* son especies



de pack de hielo y necesitan bucear por debajo del pack largos trayectos y encontrar los respiraderos que eviten su asfixia. Así, la orientación bajo el pack debe ser tan precisa como la necesaria en un complejo sistema de galerías como el de algunos roedores. A su vez, en el caso de *H. leptonyx*, los canales grandes podrían coincidir con la agilidad y precisión en los movimientos necesaria durante la persecución de las presas. Si consideramos las relaciones propuestas acerca del tamaño de los canales (perímetro) y la movilidad de la cabeza en otros grupos de mamíferos, vemos que coincidentemente el mayor tamaño presente en los otáridos, se relaciona con los largos cuellos, al igual que *Hydrurga leptonyx*, que es el fócido con el cuello más largo y móvil. Con el mismo razonamiento, los canales más pequeños entre los fócidos, los de *Ommatophoca rossii*, coinciden con la extrema reducción del largo y movilidad del cuello.

En cuanto al lumen de los canales y la velocidad de la respuesta, también existe cierta coincidencia; los otáridos poseen movimientos más rápidos y complejos que los fócidos y los canales son de mayor diámetro y más finos, en tanto las focas presentan movimientos más lentos, respuestas no tan rápidas y de mayor precisión, y sus canales son de menor diámetro y más gruesos.

El lumen de los canales semicirculares ha sido ya analizado previamente en algunas especies de pinnípedos del Hemisferio Norte y se determinó que el tamaño del lumen de los conductos semicirculares en realidad es similar al del resto de otros mamíferos terrestres, y que es el espacio perilinfático (es decir el espacio comprendido entre el laberinto óseo y el laberinto membranoso) en realidad el que es mayor en fócidos (Gray 1908) Algunos autores han vinculado estas diferencias con la mecánica de la circulación de los fluidos dentro de los canales semicirculares (ver Rejtoe 1939; Anliker y Van Buskirk 1971), mientras que otros opinan lo contrario, ya que a pesar de que este espacio es amplio, la cantidad de fibras de tejido conectivo presente en el , impedirían la circulación fluida de la perilinfa (Dohlman y Kühn 1973; McCabe y Ryu 1973). En este sentido, probablemente el lumen de los canales del laberinto óseo, esté vinculado con dos modos diferentes de formación del laberinto en ambas familias.

En cuanto a la relación propuesta entre reducción de los músculos oculomotores y la de los canales semicirculares en los cetáceos, en los fócidos esa musculatura está muy desarrollada y los canales son menores que los de los otáridos por lo que no habría una directa relación.

No se observó una clara relación positiva entre el tamaño de los canales semicirculares y la masa corporal en las especies estudiadas, aunque aparentemente



sí en ejemplares de *M. leonina* (ver más adelante). Paradójicamente, las especies más pequeñas (e.g. *Arctocephalus*, *Otaria byronia*, *Lobodon carcinophagus*, *Hydrurga leptonyx*) son las que presentan los canales más grandes, por lo que si hubiera una relación entre masas corporales y tamaño de canales sería negativa.

Los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales sobre tamaños absolutos de laberinto óseo para *Mirounga leonina* (Gráfico III.1), muestran un claro agrupamiento por edades y por sexos, donde los machos son los que presentan los tamaños mayores de laberinto (coincidente en este caso con su mayor masa corporal), respecto a la de las hembras. Ellas presentan tamaños menores y se agrupan en el ACP con el ejemplar macho CI; el ejemplar no-nato medido, es el que presenta los valores más bajos, probablemente en relación con su edad ontogenética.

Si consideramos lo propuesto por Spoor (1998) y otros autores, en cuanto a que el tamaño del arco de los canales semicirculares sería un indicador de la agilidad en la locomoción y estaría relacionado con los movimiento acrobáticos en monos, ello podría correlacionarse con una mayor agilidad en los machos de *Mirounga leonina* que se alimentan a lo largo del borde de la plataforma y a mayores profundidades (donde buscan alimento en grietas), que en las hembras que son más pelágicas y forrajean a mayores distancias en mar abierto (Campagna *et al.* 1998).

En cuanto a la angularidad entre los canales semicirculares de los pinnípedos, el canal lateral presenta leves diferencias en cuanto a su posición respecto de los otros dos entre otáridos y fócidos estudiados. Mientras que los otáridos mantienen una relación angular típica de carnívoros terrestres, los fócidos presentan el canal lateral levemente más dorsalizado, de esta manera el ángulo que forma con el plano de Frankfurt es menor. Probablemente esta diferencia en la inclinación se deba a la postura horizontal de las focas y a la poca movilidad del cuello que prácticamente les impide adoptar la postura de un otárido, o bien la de un carnívoro terrestre, quienes pueden mantener una postura de alerta y vigilancia, y una locomoción con el cuello erguido y la cabeza flexionada, mientras que las focas no pueden. Sin embargo, entre los fócidos, *Hydrurga leptonyx* es la especie que más y mejor puede flexionar su cuello al momento de la caza, que emerge del agua a modo de “periscopio”, y coincidentemente presenta el canal lateral más horizontal que las otras especies de su familia.

En cuanto a las alturas relativas entre el canal anterior y el posterior, en los pinnípedos estudiados, como descriptor de la posición del tronco, los canales anteriores más altos se observan en las especies de Otariidae, particularmente en *Otaria byronia*, en tanto



que en los fócidos ambos canales presentan aproximadamente la misma altura. A pesar de que ambas familias son “cuadrúpedas” los otáridos levantan la parte anterior del cuerpo (el centro de gravedad está dirigido más anteriormente) y tienen canales de diferente altura relativa, mientras que en los fócidos con una postura más horizontal (con el centro de gravedad más posterior) los canales presentan una altura relativa similar.

Cóclea

La longitud de la cóclea es de desarrollo similar entre las especies estudiadas de Phocidae y Otariidae; en las reconstrucciones 3D sobre TACs, fue posible observar que ambas familias presentan dos vueltas y media. Si bien su longitud es un indicador de la gama de frecuencias que perciben, se podría especular que entonces los ejemplares de pinnípedos estudiados registrarían rangos similares, sin embargo la poca definición e información que aportan las tomografías, no es adecuado realizar inferencias de este tipo.

Búrsula y fossa subarcuata

La fossa subarcuata, excavada en el petroso e íntimamente próxima al laberinto (ver Capítulo III), es la concavidad en la que se ubica una prolongación del paraflóculo del cerebelo. Esta fosa en algunos primates adquiere un desarrollo importante, fue relacionado con el tamaño del paraflóculo necesario para la compleja coordinación que implican los movimientos rápidos del animal en su desplazamiento en ramas, y que asocia y coordina impulsos visuales con impulsos vestibulares (Jeffery *et al.* 2008; Jeffery y Spoor 2006; Gannon *et al.* 1988).

El desarrollo de la fossa subarcuata ha sido estudiado intensamente en homínidos y se ha propuesto que el paraflóculo del cerebelo coordina los músculos caudales, y que su reducción, y por ende la reducción de la fossa subarcuata, tendría relación con una reducción o pérdida de la cola. Se observó que las especies de monos que utilizan de manera más activa la cola en la locomoción presentaban fosas subarcuatas más grandes que aquellas especies que no las utilizan tanto (Gannon 1988).

El lóbulo petroso del flóculo del cerebelo, que en un mamífero completamente terrestre se apoya sobre la zona vesitbular del oído, en los pinnípedos (especialmente en los fócidos) se ve envuelto por el petroso, entre los canales, en una estructura a modo “bolsa” (la búrsula) de grandes dimensiones, en ambos sexos y todas las edades (Fig.III.13).



Se especula que la función de este gran lóbulo petroso alojado en una bursula tan amplia, estaría vinculada a la agilidad y coordinación en los movimientos en los cuales es decisiva la combinación de estímulos visuales y vestibulares (e.g. monos arborícolas).

Esta estructura bien desarrollada, no sólo se ha hallado en primates arborícolas sino también en prociónidos, algunos úrsidos, cánidos, félidos, roedores aunque en los otáridos es uno de los grupos que menos desarrollada está, particularmente en *Otaria byronia*.

En el caso de los pinnípedos en general y de los fócidos en particular, la fosa subarcuata y la bursula respectivamente, (Figs.III.7 a 10), habrían alcanzado un gran tamaño asociado con albergar ese gran lóbulo petroso flocular, probablemente desarrollado en respuesta a la necesidad de una movilidad coordinada del animal en el agua. Una natación con rápidos movimientos, precisa y controlada, es necesaria para la captura de presas ágiles a grandes profundidades (e.g. calamares y peces), donde no hay luz abundante que facilite su localización. Por otro lado, quizás el gran desarrollo de los globos oculares también influya, ya que abundante información del plano espacial visual es remitido al cerebelo con un desarrollo consecuente del área visual (esto podría pasar especialmente en *M. leonina*, *L. weddellii* y quizás también en *O. rossii*). Se puede apreciar un gradiente en el perímetro de los canales semicirculares, desde los más cortos a los más largos: siendo los más cortos los de *O. rossii*, seguidos por los de *M. leonina* (levemente más largos), los de *L. weddellii*, los de *L. carcinophagus* y *H. leptonyx*. También hay un gradiente en el tamaño de las bursulas, siendo las de *O. rossi* y las de *M. leonina* las más pequeñas, las de *L. carcinophagus* y *L. weddellii* más grandes (y similares entre sí), y las de *Hydrurga leptonyx* las mayores. (Figs.III.13 a 19).

En los otáridos sin embargo, nunca hay una bursula, en tanto el tamaño del lóbulo petroso es mucho menor que el de los fócidos y se ubica sobre la fosa subarcuata. (Figs.III.1 a 5). El desarrollo de la fosa subarcuata más marcado se observa en las especies estudiadas del género *Arctocephalus*, en tanto que en *Otaria byronia* es solo una leve depresión. En el mismo tren de cojeturas en cuanto a tamaños de lóbulo petroso y coordinación motriz surgida de la percepción visual/vestibular, esto coincide en cierta forma con los diferentes hábitos de forrajeo de las especies. Los Arctocephalinae estudiados, *A. australis*, *A. tropicalis* y *A. gazella*, lo hacen en horas nocturnas y lugares escarpados (Vaz-Ferreira, 1982), y *Otaria byronia* es una especie más pelágica y más oportunista que se alimenta cerca de la costa; posiblemente este



escaso desarrollo de la fosa subarcuata en *O. byronia* tenga alguna relación con este tipo de forrageo que presenta. En lo referente a la relación tamaño del lóbulo petroso-movilidad de la cola (vide supra), una posible explicación para el gran desarrollo de las búrsulas en los fócidos es que, aunque en los pinnípedos las largas colas de los mamíferos terrestres se hayan reducido, ellos desarrollaron una propulsión acuática promovida principalmente por el movimiento de la parte posterior del tronco. Por otro lado, la magnitud relativa del radio de los canales anterior y posterior puede estar afectado por el tamaño del lóbulo petroso (dentro de la búrsula, o de la fosa subarcuata), ya que este se encuentra rodeado por estos canales.

VII.1.2. Oído medio

En los pinnípedos se han desarrollado estudios sobre la morfología general del oído medio de algunas especies (Doran 1875; Mohl 1964; Terhune y Ronald 1971, 1972; Shusterman *et al.* 1972; Shusterman 1974 Solnsteva 1972, 1973 a y b, 1975, 1987, Hyrtl 1848; Loza *et al.* 2015).

Se sabe que, en términos generales, la morfología de la cavidad del oído medio y los huesecillos de los Otariidae es similar a la de los carnívoros terrestres, y que en Phocidae la cavidad del oído medio posee tejido cavernoso que otorga un sistema de regulación de las presiones durante el buceo, que los osículos están hipertrofiados, y que la membrana timpánica está agrandada (interpretado como una adaptación a la audición bajo el agua, véase Thewissen y Nummela 2008; Tonndorf 1968; Repenning 1972).

Las diferencias observadas en las especies de ambas familias tratadas en este trabajo de Tesis son muy marcadas, probablemente aún más que aquellas del oído interno.

Por un lado, los otáridos poseen bullas timpánicas de paredes finas, muy ornamentadas, con una cavidad timpánica pequeña respecto de la de los fócidos, con un receso epitimpánico pequeño, que a veces desarrolla un receso cupular, el ectotimpánico siempre está más desarrollado que el entotimpánico en los adultos, que crece solapando al entotimpánico, y con una gran apófisis jugular que forma un ototubérculo.

Los fócidos en cambio, poseen una bulla de paredes gruesas, con una amplia cavidad timpánica, con un receso epitimpánico grande, y mayor o semejante desarrollo del entotimpánico respecto del ectotimpánico.

Las bullas timpánicas de especies dimórficas reflejan el dimorfismo sexual, tanto en otáridos como en fócidos, observándose primariamente en el desarrollo relativo del



ectotimpánico y de las apófisis más características (e.g. AJ), y tamaño y forma de ototubérculo en los otáridos.

Además, es posible identificar a través de las bullas timpánicas las distintas clases de edad, primariamente en los otáridos, y de forma secundaria en los fócidos, según su morfología.

Las bullas de los otáridos son más grotescas y más variables (inclusive las de un mismo ejemplar), resultando difícil la identificación específica a través de ellas. Aún así, los resultados obtenidos a través de la morfometría tradicional con medidas lineales, mostraron una clara separación entre las subfamilias dentro de cada familia.

Los resultados obtenidos a través de la morfometría geométrica, muestran una clara separación de los taxones a partir de los contornos de las bullas, pero la discriminación entre subfamilias fue menos evidente que en los resultados obtenidos a partir de la morfometría tradicional.

Entre los fócidos, en *M. leonina* la morfología del contorno de la bulla en las hembras es similar en todas las clases de edad; los machos de la CIII son los que mostraron mayor diferencia morfológica, tanto con los de clases CI y CII, como con las hembras de la CIII. Coincidentemente con estas diferentes morfologías, también hay una separación bastante clara en las profundidades de buceo durante la búsqueda del alimento entre clases de edad y sexos (McIntyre 2010a, b; Campagna *et al.* 1933, 1995, 1998, 2000, 2007; Eder 2010; Hindell 1992, 1999; Jonker y Bester 1998; Field *et al.* 2007; McConnell 1992, 2002; Boyd y Arbom 1991; Lewis *et al.* 2006). En tanto las hembras y los machos de la CI realizan buceos cortos y de poca profundidad alrededor de los 100 m (McIntyre 2010 a), los de la CII no bucearían a más de 1500 m, mientras que los ejemplares macho de la CIII son los que lo hacen a las mayores profundidades registradas hasta el momento para la especie (más de 2000 m de profundidad).

Por otra parte, las diferencias morfológicas a nivel de la bulla entre machos y hembras podrían relacionarse con las diferencias en el comportamiento de ambos sexos durante la temporada reproductiva. Mientras que las hembras deben reconocer el llamado de su cachorro dentro del harén (a corta distancia), los machos participan en interacciones agonísticas en las que el reconocimiento de las vocalizaciones efectuadas por otros machos a mayores distancias es fundamental. Además, los machos se ven envueltos en luchas intraespecíficas en las que los golpes en la región póstero-lateral del cráneo son muy frecuentes e intensos.



Las demás especies de fócidos estudiadas poseen también bullas timpánicas de paredes muy gruesas, todas ellas realizan buceos más profundos y prolongados que los de los otáridos; por otra parte, la especie que menor grosor presenta en la pared de la bulla es *L. carcinopahgus* que justamente realiza buceos no muy profundos (media de 150 m, ver Fig.VI.1 y tabla VI.1).

Los ejemplares del género *Monachus* (Monachinae) presentan una amplia variedad de contornos de bulla timpánica pero mantienen los patrones generales que se describieron para las especies australes; es interesante destacar que en este género, los estadíos juveniles presentan un foramen central en el basioccipital y forámenes accesorios al Fhp (al igual que los estadíos juveniles y los adultos de Phocinae), mientras que los adultos, no los presentan, teniendo así las características propias del resto de los Monachinae.

El STA, es un forámen bien desarrollado en todas las especies, en todos los estadíos y en ambos sexos. El tubo de Eustaquio propiamente dicho, es de mayor longitud en *H. leptonyx* y *O. rossii*, mientras que en *M. leonina* y *L. weddelli* es de mayor diámetro, probablemente vinculado con la necesidad de compensar las presiones durante los buceos prolongados a grandes profundidades.

Los canales CCAF y CCPF, están bien desarrollados en todas las especies de fócidos; estos canales, están asociados a la rama carotídea que lleva sangre al encéfalo y oídos, su gran desarrollo podría estar vinculado a la fisiología del buceo y la necesidad de transportar grandes volúmenes de sangre a la cabeza.

El FPG, está ausente o muy reducido, seguramente el drenaje cefálico yugular toma otro recorrido para asegurar un retorno venoso más eficiente.

Los fócidos adquieren la forma y el tamaño definitivo de las bullas a edades tempranas del desarrollo, coincidiendo con una más temprana participación en las actividades reproductivas, en relación a los otáridos, quienes demoran más en adquirir su morfología definitiva. Es interesante que comparando solamente los sexos, las hembras de las especies dimórficas también adquieren antes la forma y el tamaño definitivo de las bullas, que los machos de la misma especie.

Respecto a los huesecillos del oído medio

Las diferencias entre la morfología de los huesecillos de las dos familias es clara, y esto podría vincularse con los diferentes rangos de adaptación a la vida acuática más estricta. Los otáridos poseen huesecillos más parecidos a los de los carnívoros terrestres, en tanto que los fócidos se alejan ya de un patrón terrestre y sufriendo



hipertrofia que los coloca en una situación intermedia con las morfologías de los cetáceos, que son los mamíferos más estrictamente acuáticos y cuyos huesecillos están muy modificados, alejados incluso de la morfología de los pinnípedos más acuáticos. Los sirénidos por su parte, también están muy adaptados a la vida acuática estricta, y también presentan una morfología “inflada” y masiva de estos huesecillos, alejada del patrón tradicional terrestre.

Desde un punto de vista estrictamente anatómico y sin implicar con ello necesariamente alguna relación filogenética, cetáceos, sirénidos y pinnípedos, más allá de sus morfologías diferentes, todos tienden a inflar los huesecillos en diferentes formas, hacerlos toscos, suprimir apófisis características y quizás generar otras propias.

Esa diferencia en el tamaño relativo de los huesecillos de las formas acuáticas y de su “deformación” respecto de las formas terrestres, tendría una correlación con la mayor afinidad al medio acuático. En este sentido (y sin implicar relaciones filogenéticas, pero sí adaptativas) se podría plantear una secuencia de cambio incremental: las formas más estilizadas y conservativas están en los cánidos y félidos por ejemplo (claramente terrestres), o inclusive en un carnívoro semi-acuático como la nutria (donde la modificación de los huesecillos es incipiente); en otáridos se observan aún más engrosados; finalmente, en fócidos, odontocetos y misticetos, es en quienes se manifiesta la máxima hipertrofia de los huesecillos.

VII.1.3. Oído externo

Con respecto a esta parte del oído, no se encontraron grandes diferencias en la histología y la morfología en general, si bien no se pudo estudiar material fresco de la totalidad de las especies abarcadas por el presente trabajo de Tesis, se pudo estudiar la región externa de la mayoría de ellas, coincidiendo en gran parte con lo observado en las especies del hemisferio norte, con la clara adaptación extrema de los fócidos que muestran una reducción absoluta del pabellón auricular, y la reducción extrema de la parte más distal del conducto auditivo externo, con el desarrollo de musculatura especial, para asegurar el cierre de del mismo durante las inmersiones. Por su parte, los otáridos presentan pabellón y el conducto auditivo presenta aproximadamente el mismo calibre en toda su extensión, pero con gran desarrollo de musculatura asociada para el cierre efectivo de conducto y del pabellón auricular, probablemente esta diferencia se deba a que las especies de esta familia no bucean a grandes



profundidades como los fócidos y por lo tanto los mecanismos de cierre no son tan estrictos.

VII.2. Ecología marina y morfometría geométrica

Coincidentemente, los Phocidae que presentan una bulla de pared gruesa tienen registros de inmersiones a grandes profundidades y por largos períodos (McIntyre 2010a, b, Campagna *et al.* 1995, 1998, 1999, 2007), en tanto que para *O. byronia* no se conocen inmersiones mayores a los 250 metros de profundidad (Werner y Campagna 1995, Thompson *et al.* 1998).

VII.3. Consideraciones sistemáticas

Los resultados obtenidos durante el desarrollo de este trabajo de Tesis, permiten diagnosticar a los pinnípedos australes estudiados a base de características morfológicas del oído. Las diagnósias de los distintos taxones son el resultado de la combinación de caracteres sinapomórficos, apomórficos y plesiomórficos y por ende no son diagnósias cladísticas estrictas..

Otariidae

Oído interno

- Laberinto óseo con canales semicirculares finos, (entre 0.2 y 0.5 mm);
- Perímetros de los canales semicirculares más grandes que en los fócidos;
- Canal semicircular horizontal es el de mayor tamaño (*Arctocephalus*) o de igual tamaño al canal semicircular anterior;
- Cara dorsal del petroso convexa;
- Petroso con el PAI de ubicación medial o medio-dorsal;
- Fondo del MAI septado y/o cribado, el cual es bien profundo;
- Eminencia arqueada del petroso de desarrollo moderado (como una leve elevación en *Otaria*), o bien más elevada y marcada internamente (*Arctocephalus*);
- Presencia de un *sulcus* o surco profundo bien desarrollado en la cara ventral;



- Fosa subarcuata superficial (*Otaria*), o profunda (*Arctocephalus*);

Oído medio

- Cuatro *pars* óseas (timpánica, escamosa, petrosa y mastoidea);
- Bullas timpánicas de contornos subtriangulares y de superficie irregular;
- Ectotimpánico más desarrollado que el entotimpánico en los adultos;
- Entotimpánico más desarrollado que el ectotimpánico en juveniles;
- El ectotimpánico crece sobre el entotimpánico por superposición
- Presencia de apófisis jugular muy desarrollada, y con una prolongación en una cresta (*Arctocephalus*) o en un oto-tubérculo (*Otaria*)
- Bulla timpánica de paredes finas;
- Volúmen de la cavidad timpánica pequeño respecto a los de fócidos;
- Recesos epitimpánicos pequeños;
- *Foramen jugulare* longitudinal (*Arctocephalus*) o transvesal (*Otaria*);
- El dimorfismo sexual se refleja en las bullas timpánicas en aquellos ejemplares más adultos;
- Huesecillos pequeños y poco modificados, similares a los de los carnívoros terrestres;
- Mango del martillo alargado y estilizado;
- Yunque con ambos brazos diferenciados y de proporciones similares.

Oído externo

- Calibre del MAE siempre constante a lo largo de su recorrido;
- El desarrollo de cartílago es constante a lo largo del recorrido de conducto;
- Paquetes musculares desarrollados en toda su extensión.

Otaria byronia

- Canales semicirculares de fino calibre, de perímetro amplio y contorno oval;
- Vestíbulo estilizado, más alto que ancho;
- El CSA es el canal de mayor perímetro de los tres;
- Ampollas óseas levemente engrosadas;
- *Crus* ósea común es larga y fina;
- *Fossa subarcuata* es una leve depresión;



- Eminencia arqueada es una leve prominencia;
- PAI es de orientación medial;
- Promontorio alargado y con digitación posterior;
- Fosa cerebellaris profunda con ala petro-mastoidea larga;
- Oto-tubérculo de la apófisis jugular de la bulla timpánica muy desarrollado y de forma esférica a angulosa, donde se aprecian diferencias sexuales y de edad;
- Bulla timpánica con gran cantidad de estrías, irregularidades y pequeños procesos;
- Entotimpánico poco visible desde la base del cráneo, se diferencia a veces, una cresta medial del entotimpánico.

Arctocephalus

- Canales de mayor diámetro que en *Otaria*;
- Perímetros menores y contorno circular;
- El CSH es el más grande
- Ampollas óseas bien engrosadas respecto de *Otaria*
- *Crus* ósea común más gruesa y corta que en *Otaria*.
- Desarrollan una cresta desde la apófisis jugular

A. australis

- *Fossa subarcuata* profunda, la más desarrollada de las especies de otáridos analizadas en esta Tesis;
- Presencia de cresta petro-mastoidea angulosa;
- PAI de ubicación medio dorsal;
- Promontorio cuadrangular;
- *Fossa cerebellaris* poco profunda y con ala petro-mastoidea corta;
- Con Vértices anteriores;
- Surco medial con dos láminas laterales (dorsal y ventral);
- Bulla timpánica con el entotimpánico rectangular visible desde la parte externa.



A. *tropicalis*

- *Fossa subarcuata* profunda (aunque menos que *A. australis*)
- Eminencia arqueada filosa y circular;
- Cresta del ala petro-mastoidea bien marcada;
- PAI de orientación más dorsal respecto de *A. australis*;
- Promontorio redondeado;
- *Fossa cerebellaris* poco profunda y ala petro-mastoidea corta;
- Lámina medial del petroso;
- Bulla timpánica con el entotimpánico no visible externamente por la gran extensión del ectotimpánico sobre él;
- Ectotimpánico de forma más globosa que las demás especies del género.

A. *gazella*

- *Fossa subarcuata* profunda y oval;
- PAI de orientación medial;
- Promontorio oval ;
- Cresta del ala petro-mastoidea desarrollada;
- Bulla timpánica con el entotimpánico que solo es posible de observar en su parte más anterior y más posterior.

Phocidae

Oído interno

- Canales semicirculares gruesos (entre 1 y 3 mm de diámetro);
- Perímetro de los canales semicirculares más pequeño que los de los otáridos;
- Los CSH son los de menor tamaño;
- Los CSA son los de mayor tamaño;
- Petroso con la cara dorsal cóncava y escalonada;
- PAI de posición dorsal a dorsolateral;



- MAI más corto que en los otáridos, con el fondo del meato más superficial y con la placa cribosa visible desde el exterior del petroso;
- *Fossa subarcuata* se profundiza formando una bolsa o bursula;
- Eminencia arqueada bien desarrollada;
- No presenta *sulcus* en la cara ventral del petroso.

Oído medio

- Tres *pars* óseas definidas (timpánica, escamosa y petrosa);
- Bullas timpánicas de contornos triangulares a cuadrangulares, globosas y de superficie lisa;
- Ectotimpánico está más o igualmente desarrollado que el entotimpánico,
- Sutura escamosa entre el ento- y el ectotimpánico como ocurre en los otáridos;
- Con tubérculo lateral del ectotimpánico;
- Bullas timpánicas de paredes gruesas, que aumentan de grosor anualmente;
- Volumen de la cavidad timpánica más grande que el los otáridos;
- Recesos epitimpánicos grandes;
- *Foramen jugulare* de recorrido transversal;
- Huesecillos engrosados, globosos;
- Yunque con gran desarrollo del cuerpo y una evidente reducción del brazo corto;
- Martillo de cabeza grande y mango corto;
- Estribo de ramas engrosadas (hasta el punto de perder su individualidad en *M. leonina*).

Oído externo

- MAE cónico, siendo de calibre pequeño en su extremo más distal y grueso en su parte más proximal;
- El cartílago aparece recién en la región media del MAE

Mirounga leonina

- Canales gruesos y perímetros más pequeños;
- El CSH es el más pequeño;



- El CSA es el más grande;
- Vestíbulo alargado;
- Promontorio engrosado dorsalmente;
- Eminencia arqueada moderada;
- Búrsula esférica con cinco digitaciones;
- Cuello, o entrada de la búrsula circular;
- PAI con dos forámenes de entrada;
- Bulla timpánica que muestra dimorfismo sexual;
- Entotimpánico más desarrollado en hembras, y aún más en machos adultos;
- Ectotimpánico más desarrollado en juveniles;
- CCPF de orientación póstero-ventral;

Leptonychotes weddellii

- Canales gruesos y perímetros pequeños
- CSH es el menor;
- Promontorio plano;
- Eminencia arqueada más desarrollada que *M. leonina*;
- Cuello, o entrada de la búrsula, de sección oval;
- PAI con dos forámenes de entrada;
- Bullas timpánicas con el ectotimpánico fuertemente bilobulado, delimitando un ombligo y una depresión “depresión de weddell”;
- CCPF de orientación medial.

Lobodon carcinophagus

- Canales semicirculares más finos que en *M. leonina* y *L. weddelli*;
- Perímetros mayores que los de dichas especies;
- Vestíbulo más estilizado que en ellas;
- Eminencia arqueada con tubérculo;
- Cuello, o entrada de la búrsula, de sección oval aplanada;
- Promontorio dorsal plano;
- PAI con dos entradas;
- Bulla timpánica con una estría en el entotimpánico;
- El ectotimpánico tiende a ser mayor y bilobulado;
- CCPF de orientación póstero-medial.

*Hydrurga leptonyx*

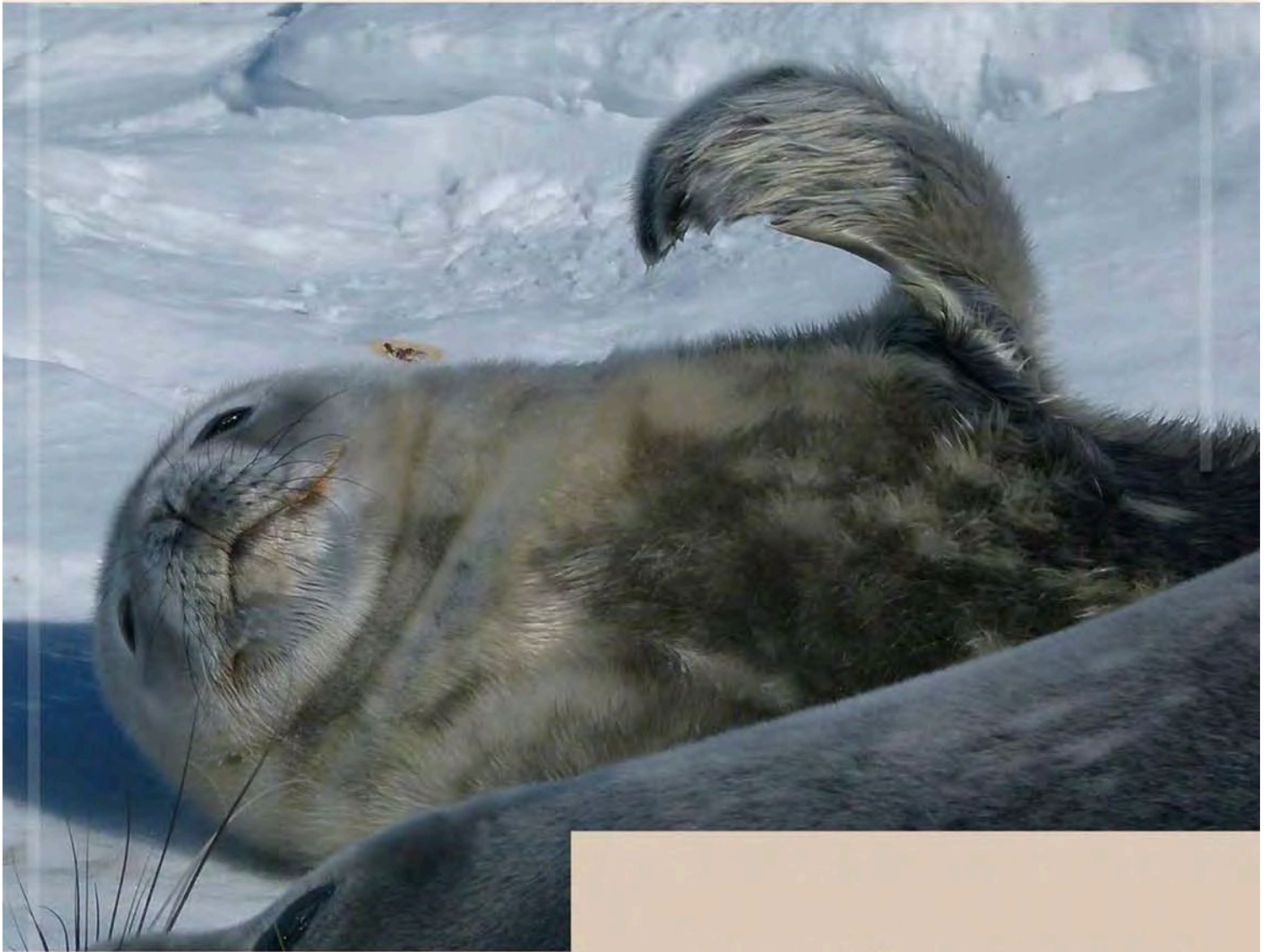
- Presenta los canales semicirculares más finos, y los perímetros más grandes;
- Los canales mayores son el CSH y el CSA;
- Vestíbulo estilizado;
- Eminencia arqueada de desarrollo similar a *L. weddellii*;
- Cuello, o abertura de la búrsula, muy estrecho;
- Promontorio dorsal plano;
- Bulla timpánica piramidal, de contorno triangular y angulosa;
- STA bien expandido anteriormente;
- CCPF dirigido bien ventralmente.

Ommatophoca rossii

- Canales semicirculares gruesos y con los perímetros más pequeños de todas las especies estudiadas;
- El canal más pequeño es el CSH;
- Petroso con una segunda prominencia;
- Con un vértice anterior fuertemente marcado en el petroso;
- Bulla timpánica de contorno triangular y con su cara anterior cóncava;
- Tubérculo lateral del ectotimpánico bien definido;
- CCPF dirigido bien posteriormente.

VII.4. Consideraciones filogenéticas

Los resultados obtenidos en el análisis preliminar (ver Cap. VI) demuestran que todos los grupos (con seguridad familias y subfamilias) pueden ser recuperados utilizando solo caracteres del oído. Téngase en cuenta que solo se ha utilizado parte del set de caracteres descripto debido a que los caracteres excluidos no se han podido codificar para todos los taxones terminales. A futuro se planea codificar los caracteres para los taxones faltantes realizando las TACs correspondientes.



Conclusiones

Capítulo VIII



CONCLUSIONES

El objetivo general de esta Tesis fue estudiar en forma comparada la morfología y ontogenia del oído medio e interno de las especies de pinnípedos que se distribuyen en la Argentina y su territorio antártico, y enfrentar su anatomía con los distintos hábitos de buceo. Persiguiendo la concreción tanto del objetivo general, como de los particulares previstos en mi Plan de Tesis original (ver Capítulo I) he arribado a las siguientes conclusiones, muchas de las cuales son producto de la extensión de esos objetivos a áreas no previstas originalmente (e.g. se ha estudiado material óseo sobre más de 1360 ejemplares pertenecientes prácticamente todas las especies vivientes de pinnípedos, se ha estudiado la morfología e histología comparada del oído externo de varias especies y, finalmente, se ha llevado a cabo tanto un análisis filogenético preliminar a base de caracteres del oído, como uno del comportamiento de esos caracteres sobre una hipótesis filogenética previa).

VIII.1 Conclusiones ecomorfológicas

Con respecto a la morfología del oído interno (laberinto), existen diferencias notables entre Otariidae y Phocidae, y estas diferencias muestran cierto grado de coincidencia con aspectos ecomorfológicos hipotetizados para otros grupos de mamíferos. Obviamente, las observaciones siguientes son las que se pueden extractar de las comparaciones realizadas, pero se deben profundizar con más ejemplares y mayor definición de imágenes.

-- En otáridos el perímetro mayor es el del canal anterior o el del lateral, y siempre el posterior es el más pequeño. En los fócidos, el canal anterior es siempre el de mayor tamaño y el menor es el horizontal, y hay diferencias en los perímetros relativos entre especies. Estas diferencias podrían vincularse a que algunas de ellas (*L. weddellii* y *L. carcinophagus*) son especies de pack de hielo y necesitan orientarse muy especialmente debajo del hielo y encontrar los respiraderos excavados por ellas mismas (separados por varios kilómetros uno del otro) para evitar la asfixia, otras (*H. Leptonyx*) donde los canales grandes podrían corresponderse con la agilidad y precisión en los movimientos necesarias durante la persecución de las presas. Coincidentemente, el perímetro de los canales es mayor en las especies que tiene cuellos largos y gran movilidad de la cabeza (otáridos e *Hydrurga leptonyx*).



Inversamente, los canales de menor perímetro entre los fócidos (*Ommatophoca rossii*) coinciden con la extrema reducción del largo y movilidad de su cuello.

--En los otáridos el lumen de los canales (entre 0.2 y 0.5 mm) es mucho menor que el de los fócidos (entre 1 y 3 mm).

-- En cuanto a la relación del lumen y perímetro de los canales con la velocidad de la respuesta en los movimientos, coincidentemente los otáridos (con movimientos más rápidos y complejos que los fócidos) presentan canales de mayor perímetro y más delgados, y las focas (de respuestas no tan rápidas, pero de mayor precisión) tienen canales de menor perímetro y más gruesos.

-- La relación propuesta entre reducción de los canales semicirculares y la de los músculos oculomotores para algunos mamíferos estrictamente acuáticos (cetáceos), no se observa claramente en los pinnípedos estudiados.

-- Los resultados del análisis de componentes principales sobre tamaños absolutos de laberinto óseo realizados sobre *M. leonina*, muestran un claro agrupamiento por edades y por sexos, y potencialmente puede ser analizado en las demás especies.

-- En cuanto a la angularidad que existe entre canales semicirculares, hay leves diferencias en la posición del canal lateral respecto de los otros dos. En otáridos mantienen una relación angular típica de carnívoros terrestres y en fócidos el canal lateral está levemente más dorsalizado. Probablemente esta diferencia se deba a la postura corporal horizontal de las focas y a la poca movilidad del cuello, frente a una locomoción con el cuello erguido y la cabeza flexionada de los otáridos. Notablemente, *H. leptonyx* es la especie que más y mejor puede flexionar su largo cuello, y coincidentemente presenta el canal lateral más horizontal que los demás fócidos.

-- A pesar que el rango de vocalizaciones es diferente en Otariidae y Phocidae, la longitud de la cóclea es similar en las especies estudiadas; en las reconstrucciones 3D sobre TACs, fue posible observar que presentan dos vueltas y media, por lo que registrarían rangos de frecuencias similares.

-- El gran lóbulo petroso flocular de los pinnípedos, se asocia a una amplia fosa subarcuata (otáridos) o a una búrscula (fócidos), probablemente en relación a la movilidad del animal en el agua que resulta de la coordinación entre la abundante información del plano espacial visual con la del laberinto, que es remitida al cerebelo.



Con respecto a la morfología del oído medio, también existen diferencias marcadas entre Otariidae y Phocidae, y alguna de ellas muestra cierto grado de coincidencia con aspectos ecomorfológicos.

-- Los otáridos poseen siempre bullas timpánicas de paredes finas, muy ornamentadas, con cavidad timpánica pequeña respecto de la de los fócidos, con un receso epitimpánico pequeño (eventualmente con un receso cupular). El ectotimpánico siempre está más desarrollado que el entotimpánico en los adultos, y crece solapándolo. Los fócidos, poseen una bulla de paredes gruesas que se engrosan año tras año, con amplia cavidad timpánica, con receso epitimpánico grande, y entotimpánico de mayor o semejante desarrollo que el ectotimpánico.

-- Las bullas timpánicas de especies dimórficas reflejan el dimorfismo sexual, tanto en otáridos como en fócidos.

-- Los resultados obtenidos a través de la morfometría geométrica, muestran una clara separación de los taxones a partir de los contornos de las bullas, pero la discriminación entre subfamilias fue menos evidente que en los resultados obtenidos a partir de la morfometría tradicional.

-- Todas las especies de fócidos estudiadas poseen bullas timpánicas de paredes muy gruesas, todas realizan buceos más profundos y prolongados que los de los otáridos, por lo que el aumento del grosor podría estar vinculado a las enormes presiones hidrostáticas que deben soportar los animales. Justamente la especie que menor grosor presenta en la pared de la bulla (*L. carcinophagus*) es la que realiza buceos de menor profundidad entre los fócidos (media de 150 m).

-- En cuanto a los perfiles de buceo y el eventual reflejo en las morfologías del contorno de las bullas, el ACP no mostró una clara relación entre ellos.

-- Los huesecillos del oído medio en otáridos y fócidos, claramente se diferencian (aunque en diferente grado) de aquellos de los mamíferos terrestres. Se hipertrofian levemente en los otáridos y francamente en los fócidos, coincidentemente con una adaptación acuática más estricta de estos últimos. Al igual que en otros mamíferos acuáticos (e.g. manatíes, cetáceos) estas modificaciones pueden asociarse a la necesidad de audición bajo el agua.

Se estudió la histología y morfología comparadas del oído externo de la mayoría de los géneros comprendidos en los objetivos del presente trabajo de Tesis Doctoral. Más allá de la diferencia en el desarrollo del pabellón auricular entre otáridos y fócidos, los



primeros tienen un conducto de diámetro bastante uniforme, en tanto los segundos muestran una muy marcada reducción del diámetro distal, al punto de abrirse en un reducido poro. A la porción de diámetro reducido de los fócidos, se asocia una musculatura fuerte y entrecruzada, que refuerza el cierre durante las inmersiones. En los otáridos, la musculatura está asociada al cierre efectivo de conducto y el repliegue del pabellón auricular.

VIII.2 Conclusiones sistemáticas

Los pinnípedos tienen características morfológicas del oído que le son propias a cada grupo taxonómico (familias, géneros y especies) motivo de estudio de este trabajo de Tesis Doctoral. Se reconocieron 36 caracteres a base de los cuales se pueden diferenciar las especies estudiadas, 17 de ellos pudieron ser observados sobre casi todas las especies de pinnípedos actuales y 19 que solo se pudieron describir en las especies motivo de la tesis debido a que solo se observan a través de TACs..

La morfología del oído medio estudiada sobre material óseo por observación directa macroscópica en las especies no motivo de este trabajo de Tesis presenta caracteres importantes para la sistemática (excepto quizás para el complejo grupo *Phoca*). Se espera que estudios más profundos, en especial del oído interno, arrojen luz sobre este tema.

La caracterización morfológica de cada especie motivo del presente trabajo de Tesis se desarrolló en el apartado VI.3 “Consideraciones Sistemáticas”.

VIII.3 Conclusiones filogenéticas

--De los numerosos caracteres morfológicos que han permitido distinguir de forma muy precisa a cada especie, género y familia (véase Capítulo VI), 17 pudieron ser codificados para la gran mayoría de las especies de pinnípedos actuales (más del 90%) y con ellos se realizaron los análisis filogenéticos preliminares.

En los cinco árboles obtenidos se verifica la monofilia de Otariidae y Phocidae; aunque dentro de Otariidae no se resuelven todas las relaciones filogenéticas entre los distintos taxones, el clado formado por *Arctocephalus* + *Callorhinus* (*Arctocephalinae*) está siempre presente; para Phocidae se recupera el clado *Erignathus*+*Phoca*+*Cystophora*+*Halichoerus*+*Pagophylus* (*Phocinae*), pero no los *Monachinae*. Sin embargo, considerando que han sido utilizados solo caracteres



extractados del oído (interno, medio y externo), la región demuestra un alto valor filogenético. Los caracteres que sustentan los clados que surgen del análisis filogenético están mencionados en el Cap. VI.

--Los 17 caracteres fueron optimizados sobre la topología del cladograma propuesto por Dasmahapatra *et al.* (2009) a base de datos moleculares y los resultados obtenidos en el análisis preliminar demuestran que al menos todos los grupos mayores pueden ser recuperados utilizando solo caracteres del oído, resaltando así su valor.

VIII.4 Hipótesis planteadas originalmente

Las hipótesis originales fueron contrastadas:

- *La morfología del oído medio e interno es una fuente de buenos caracteres para análisis filogenéticos.*

Aceptada. Los caracteres del oído (interno, medio y externo) fueron útiles para definir cada especie, y potencialmente presentan alto valor filogenético.

- *La morfología del oído medio e interno de las especies en estudio, refleja las diferentes profundidades de buceo.*

Parcialmente rechazada. Se observó que las especies que bucean a mayores profundidades presentan un patrón similar en el oído medio:

Para el oído interno no se observaron patrones claros vinculados a profundidades, aunque sí y muy claramente respecto de otros factores.

- *La morfología del oído medio e interno no presenta variación intraespecífica en especies donde ambos sexos poseen iguales hábitos de buceo.*

Aceptada. Las especies no dimórficas en las que los dos sexos no presentan diferencias en los hábitos de buceo, no presentaron diferencias evidentes en la morfología del oído.

- *Las especies en las que los machos y hembras bucean a profundidades muy diferentes presentan dimorfismo sexual en la morfología del oído medio e interno.*



Aceptada. Esto pudo corroborarse claramente en las bullas timpánicas de *M. leonina* y parcialmente también en el laberinto óseo.

- *El conocimiento de las diferencias morfológicas asociadas a los hábitos de buceo de las especies actuales puede ser utilizado para realizar inferencias paleoautoecológicas en especies fósiles.*

Aceptada. La morfología del oído interno y medio de un ejemplar fósil puede interpretarse en el contexto de los resultados de esta Tesis, ya que las estructuras analizadas aquí permitirían inferir posibles hábitos de buceo, posturales, agilidad de maniobra, etc., además de permitir una aproximación sistemática fina y un análisis de sus relaciones filogenéticas.

VIII.5. Perspectivas Futuras

Además de continuar los estudios precedentes, hay varias aristas de este estudio inicial sobre la morfología comparada del oído de Pinnipedia que serán abordadas en el corto plazo:

- 1- completar observaciones en profundidad en las especies en las que aún no he podido hacerlo, primariamente realizando los TACs correspondientes;
- 2- completar el estudio comparativo de los oídos internos, utilizando los MicroCts como herramienta de aproximación, que me permitirá extender los análisis de los laberintos óseos y su morfología;
- 3- aumentar el n de ejemplares en cada clase de edad;
- 4- extender en profundidad estudios equivalentes en Odobenidae y especies del Hemisferio Norte.
- 5- practicar MicroCts en oídos de especies extinguidas y realizar las especulaciones pertinentes.
- 6- Incluir las especies fósiles de pinnípedos de las que se conserven al menos partes de la región auditiva a fin de codificar los caracteres evaluados en esta Tesis y analizar su posición filogenética.

En principio esas serían las temáticas a continuar en las etapas postdoctorales.



Glosario y Sinónimos



GLOSARIO y SINÓNIMOS

Acueducto de Falopio o *Canalis facialis* (Canal facial): canal ubicado en la cara ventral del petroso, que lleva el nervio facial.

***Aditus ad antrum* o canal tímpano-mastoideo:** pequeña abertura que comunica la caja timpánica con el antro mastoideo.

Ala dorsal del surco medial del petroso: es la lámina que queda definida dorsal al surco medial del petroso en su cara medial en *Arctocephalus australis*.

Ala petro-mastoidea: es la extensión posterior de la fosa cerebelar posterior de la cara dorsal del petroso en forma de ala.

Ala ventral del surco medial del petroso: es la lámina que queda definida ventral al surco medial del petroso en su cara medial en *Arctocephalus australis*.

Alas epitimpánicas (epitympanic wing): forma parte del piso del meato acústico interno, corre a lo largo de la parte lateral del promontorio y emerge en la parte rostral de la ventana oval y corre a lo largo de la porción dorsal del promontorio y termina en la parte coclear.

Alero del tegmen: es una saliencia que se ubica en la cara dorso-lateral del petroso y por debajo se encuentra el foramen del N VII en los fócidos.

***Ampullae osseae* (Ampollas óseas):** son excavaciones fusiformes situadas en un extremo de los tres canales semicirculares para contener a las ampollas membranosas, ellas son ampolla ósea anterior, posterior y lateral u horizontal.

***Ampullae membranaceae* (Ampollas membranosas):** son dilataciones fusiformes de los conductos semicirculares, cerca de la unión entre el utrículo y existe una por cada conducto, en estas dilataciones existen las crestas ampulares.

***Ampullae osseae anterior* (Ampolla ósea anterior):** dilatación del canal semicircular anterior.

***Ampullae osseae lateralis* (Ampolla ósea lateral):** dilatación del canal semicircular lateral.

***Ampullae osseae posterior* (Ampolla ósea posterior):** dilatación del canal semicircular posterior.



Annexae mastoidae (Anexos mastoideos): son los espacios de aire que se encuentran en el mastoides del hombre.

Apertura externa aqueducto vestibuli (Abertura externa del conducto vestibular): es el orificio de abertura del conducto vestibular.

Apertura externa canal cochlear (Abertura externa del canalículo de la cóclea): es el orificio de abertura del canalículo coclear.

Apex partis petrosae (Vértice de la parte petrosa): extremo del hueso petroso, dirigido rostro-ventralmente.

Ápice central o posterior del petroso: es el extremo más posterior de la parte ventral del promontorio del petroso, y se ubica entre la abertura coclear y la ventana oval, (se desarrolla marcadamente en *Mirounga leonina* y *Lobodon carcinophagus*).

Ápice medial del petroso: es el extremo de la parte ventral del promontorio, que se ubica entre la cara medial propiamente dicha y la abertura del canal coclear, (se desarrolla marcadamente en *Mirounga leonina*).

Ápice lateral del petroso: es el extremo de la parte ventral del promontorio, que se ubica entre la ventana oval y la cara lateral, (se desarrolla marcadamente en *Mirounga leonina*).

Apófisis anterior del canalis caroticus: apófisis que rodea el foramen anterior del canal carotideo.

Apófisis de Eustaquio: rodea al foramen externo del tubo de Eustaquio.

Apófisis del brazo corto del yunque: es una pequeña prolongación que está presente en el brazo corto del yunque en *Arctocephalus gazella*.

Apófisis jugulare (Apófisis jugular): apófisis que se desarrolla en el ectotimpánico de los pinnípedos. Es la más conspicua en de todas y en los otáridos es donde adquiere mayor importancia, pudiendo ser diferenciada a veces en apófisis jugular anterior y posterior con formación de una cresta o un oto-tubèrculo.

Apófisis larga: presente en la parte en borde anterior de la bulla timpánica de odobenidos, probablemente formada a partir de la unión entre la apófisis de Eustaquio y la apófisis posglenoidea.

Apófisis posglenoidea: apófisis que se ubica en las inmediaciones del foramen posglenoideo, detrás de la cavidad glenoidea.



Apófisis posterior del *canalis caroticus*: apófisis que se ubica bordeando al foramen posterior del *canalis caroticus*.

***Apofisis stylomastoidea* (Apófisis estilomastoidea):** es la apófisis que rodea a la abertura del forámen estilomastoideo.

***Aqueductus cochleae o canaliculus cochleae* (Acueducto de la cóclea o canalículo coclear):** es el canal óseo que contiene al conducto perilinfático.

***Aqueductus vestibuli* (Acueducto del vestíbulo):** canal óseo que contiene al conducto endolinfático de la parte membranosa.

***Area vestibularis inferior* (Área vestibular inferior o Fosita sacular) :** ver receso esférico.

***Area vestibularis superior* (Área vestibular superior o Fosita utricular):** ver receso elíptico.

***Arteria labyrinthi* (Arteria del laberinto o arteria auditiva):** rama de la arteria basilar o de la arteria cerebelosa caudal que se introduce en el petroso por el meato acústico interno.

***Articulatio incudomallearis* (Articulación incudomaleolar):** articulación entre el cuerpo del yunque y la cabeza del martillo.

***Articulatio incudostapedia* (Articulacion incudoestapedial):** articulación entre la apófisis larga del yunque el hueso lenticular y la cabeza del estribo.

Aureola del brazo corto: es una marca circular ubicada en el brazo corto del yunque de *Lobodon carcinophagus*.

Barra de Bill: tabique horizontal en el fondo del meato acústico interno que lo separa en una parte izquierda y derecha.

***Base del modiolo* (Base del modiolo):** corresponde a la base del meato acústico interno.

***Basis cochleae* (Base coclear):** la parte más ancha de la cóclea, donde se forma la primera vuelta.

***Basis stapedi* (Base del estapedio o platina):** base del estribo que cierra la ventana vestibular.

Borde medial del petroso (*margo medialis*): borde de la cara medial del petroso que delimita las caras dorsal y ventral.



Bulla timpánica dilatación ventral que encierra la cavidad timpánica, formada endotimpánico y puede estar asociada a un segundo hueso que surge por vía condral, el endotimpánico.

Búrsula: es una bolsa o cavidad de forma variable, mayormente esférica, que se profundiza dentro del petroso, alojando al paraflóculo del cerebelo y se vincula íntimamente con los canales semicirculares del oído interno. Es homólogo a la *fossa subarcuata* de los otros mamíferos.

Arruga de la búrsula: es una constricción que se forma en el cuello de la búrsula dejando una abertura que parece obliterada, en el petroso *Hydrurga leptonyx*.

Canal aferente de la lámina espiral ver Sauvage 2000.

Canal central de la columella: es el canal de mayor tamaño por el que salen las fibras nerviosas que provienen del órgano sensorial (ver Sauvage 2000).

Canales semicircularis ossei (Canales semicirculares óseos): contienen a los conductos semicirculares del laberinto membranoso, y presentan una orientación en los tres planos ortogonales, ellos son: anterior o superior, horizontal o lateral y posterior.

Canaliculi caroticotympanici (Canaliculos carotidotimpanicos): pequeños canales, que se proyectan desde el *canalis caroticus* por la pared de la bulla timpánica.

Canaliculus chordae tympani (Canalículo para la cuerda del tímpano): canal para el paso del la cuerda del tímpano.

Canalis spiralis cochleae (Canal coclear): es el tubo que conforma la cóclea.

Canalis caroticus (Canal carotideo): es el conducto que da paso a la carótida interna, atravesando el endotimpánico.

Canalis longitudinales modioli (Canales longitudinales del modiolo): llevan fibras nerviosas hacia el canal central de la columella y la base de la cóclea, desde el ganglio espiral.

Canalis n. petrosi majoris (canal del nervio petroso mayor), ubicado en la pared rostral del hueso petroso, para el nervio petroso mayor.

Canalis n. petrosi minoris (canal del nervio petroso menor) ubicado en la pared rostral del hueso petroso, para el paso del nervio petroso menor.

Canalis semicircularis anterior (Canal semicircular anterior o superior): estos canales están perpendiculares al lateral, y son paralelos al canal posterior del oído



contario, funcionando así como pares funcionales, se estimulan cuando la cabeza gira de derecha a izquierda.

***Canalis semicircularis lateral* (Canal semicircular lateral u horizontal):** ambos canales derecho e izquierdo están en el mismo plano estos determinan el plano ortovestibular de la cabeza.

***Canalis semicircularis posterior* (Canal semicircular posterior):** es perpendicular al canal lateral y es paralelo al canal anterior del oído opuesto.

***Canalis spiralis cochlearis* (Canal espiral de la cóclea):** conducto enrollado en espiral alrededor del modíolo.

***Canalis spiralis modioli* (Canal espiral del modíolo o conducto de Rosenthal o canal espiral coclear):** espacio para el ganglio espiral de la cóclea situado en la base de la lámina espiral ósea. También llamado Criba espiroidea o tracto criboso espiral o *habénula perforata* (*Tractus spiralis foraminosus*).

***Caput mallei* (Cabeza del martillo):** parte redondeada del martillo que se articula con el yunque.

***Caput stapedis* (Cabeza del estribo o ápice del estribo):** parte del estribo que se articula con el yunque por medio del hueso lenticular.

Cara ventral del petroso, timpánica (*Facies ventralis partis petrosae*): es la cara ventral del petroso

Carillas articulares del yunque: caras o lóbulos que articulan con las caras articulares del martillo, son una mayor y una menor.

Carillas articulares del martillo: caras o lóbulos que articulan con las caras articulares del yunque, una mayor y una menor.

Cartílago auricular: cartílago que forma el pabellón auricular u oreja.

***Cavum tympani* (Cavidad timpánica):** es parte del oído medio, una cavidad que aloja a los huesecillos estribo, yunque y martillo.

***Cecum cupulare* (Ciego cupular):** es la terminación en fondo de saco del conducto coclear a nivel de la cúpula de la cóclea.

***Cecum vestibulare* (Ciego vestibular):** fondo de saco inicial del conducto coclear

***Cellulae tympanicae* (Celdas mastoideas o celdillas timpánicas):** subdivisiones de la parte ventral de la cavidad timpánica, ausentes en los carnívoros.



Chorda timpani (Cuerda del tímpano): es una rama del nervio facial.

Cochlea (Cóclea o caracol): es la estructura espiral que queda formada a partir del enrollamiento del tubo coclear, o de lo que se denomina lagena.

Collum mallei (Cuello del martillo): estrechamiento entre la cabeza y el mango del martillo.

Comisura suprafacial: parte de la cara dorsal del petroso que se ubica por encima del conducto facial.

Concavidad posterior del petroso: es una depresión que se encuentra en la cara posterior de los petrosos de los fócidos.

Conducto auditivo externo véase meato acústico externo.

Conducto auditivo interno véase meato acústico interno.

Conductos semicirculares (Ductus semicircularis): son los conductos membranosos del laberinto membranoso que se originan y terminan en el utrículo, en la mayoría de los mamíferos están ubicados en ángulos rectos entre sí.

Corpus incudis (Cuerpo del yunque o corona): parte más grande del huesecillo que se articula con el martillo.

Cresta convexa: es una elevación que separa las carillas de articulación mayor y menor de la cabeza del martillo.

Cresta interfenestralis: es el espacio entre la ventana redonda y la ventana oval de la cara ventral del hueso petroso.

Constricción del meato: es la parte más angosta del meato acústico externo en su cercanía con la *paries* membranácea de la bulla timpánica.

Cresta medial del entotimpánico: es una pequeña prominencia que se encuentra en la parte medial y ventral del endotimpánico en *Otaria byronia*.

Cresta oblicua: se encuentra por debajo de las carillas articulares de la cabeza del martillo de *M. leonina*.

Cribo spiroidea o habénula perforata (tracto espiral perforado): ver canal espiral del modiolo.

Crista ampullaris (Cresta ampullar): es una cresta que hace relieve en la ampolla membranosa y está formada por conjuntivo y fibras nerviosas, cubierta por un



neuroepitelio del que se proyectan grupos de pelos sensoriales al interior de la cúpula suprayacente.

***Crista basilaris* (Cresta basilar):** cresta del ligamento espiral que se continúa con la lámina basilar.

Crista parótica: es parte lateral del petroso que bordea al canal semicircular anterior.

***Crista partis petrosae* (Cresta de la parte petrosa):** elevación aguzada entre las caras rostral y medial del hueso petroso, en los pinnípedos se encuentra entre el meato acústico interno y la *fossa subarcuata* en la cara dorsal del petroso.

Cresta del ala petro-mastoidea: es la elevación que se forma en el ala petromastoidea de la cara dorsal del petroso en las especies de pinnípedos analizadas.

***Crista transversa* (Cresta falciforme o transversa):** divide al fondo del meato acústico interno en dos partes, superior e inferior.

***Crista vestibuli* (Cresta del vestíbulo):** cresta en la pared medial del vestíbulo que separa los recesos esférico y elíptico.

***Crura membranacea ampullaria* (Pilar membranoso ampullar):** parte de los conductos semicirculares situados entre las ampollas y el utrículo.

***crura osea* (Pilar óseo):** es la unión de los canales semicirculares óseos con el vestíbulo.

***Crura osseo ampullaria* (Pilar óseo ampullares):** extremo dilatado de canales en el vestíbulo.

***Crus anterius* (Rama anterior o Pilar rostral o Crus rostral o anterior):** rama del estribo que se une rostralmente a la cabeza y la base del mismo.

***Crus breve* (Brazo corto o Rama corta o posterior o posterior u horizontal):** es la apófisis más corta del yunque.

***Crus longum* (Brazo largo o Rama larga):** es la apófisis más larga del yunque y se orienta en la misma dirección que el mango del martillo.

***Crus membranacea commune* (Pilar membranoso común):** estructura común de dos extremos no dilatados de los conductos semicirculares anterior y posterior que desembocan en el utrículo.

***Crus membranacea simplex* (Pilar membranoso simple):** extremo simple, no dilatado, del conducto semicircular lateral.



Crus osseum commune (Pilar óseo común): rama común formada por la unión de los extremos no dilatados de los canales anterior y posterior.

Crus posterius (Rama posterior o Pilar caudal o Crus posterior): rama del estribo que se une caudalmente a la cabeza y a su base.

Cuello o abertura de la búrsula: es el poro de entrada de la misma dentro del petroso.

Cuerpo de la búrsula: es la parte más voluminosa de la misma, que se encuentra excavada en el petroso.

Cupula cochleae (Cúpula coclear o vértice del caracol): es el vértice de la cóclea

Cúpula: es una capa gelatinosa campaniforme situada sobre la cresta ampullar y formada por fibrillas que alternan con espacios endolinfáticos, para los pelos sensoriales del neuroepitelio.

Depresión circular: es una depresión circular y profunda en el ápice del estribo de *M. leonina*, adyacente a la apófisis de encastramiento del estribo.

Depresión curva: es la depresión que se encuentra en la cara dorsal del petroso de *M. leonina*, justo antes de la entrada del MAI es decir del PAI.

Depresión de Weddell: surco profundo desarrollado en el ectotimpánico de *Leptonychotes weddellii*. Esta depresión también se encuentra en otras especies de fócidos pero no está tan marcada como en *Leptonychotes weddellii*.

Depresión del acueducto: concavidad que donde se aloja la abertura del acueducto vestibular en la cara medial del hueso petroso. En general se encuentra más desarrollados en adultos de *Otaria byronia*.

Depresión del brazo largo del yunque: depresión posterior a la carilla de articulación en la base del brazo largo del yunque y que se evidencia en *Artocephalus gazella*, *Lobodon carcinophagus* y *Ommatophoca rossii*.

Depresión posterior a la carilla de articulación menor del yunque: esta depresión justo por detrás de la carilla menor del yunque se encuentra en *Lobodon carcinophagus*.

Depresión oval: depresión del ápice del estribo, que está contenida en una elevación del mismo hueso.

Depresión para la inserción muscular: depresión en la cara opuesta a la cara articular del yunque de *Leptonychotes weddellii*, *Ommatophoca rossii*, *Hydrurga leptonyx* y *Lobodon carcinophagus*.



Ductus endolymphaticus (Conducto endolinfático): está situado dentro del acueducto del vestíbulo y va desde el sáculo hasta la duramadre.

Ductus cochlearis (Conducto coclear): es la porción espiral del laberinto membranoso de sección transversal triangular, que se sitúa en el caracol o cóclea, (correspondería a la escala media y puede prestar a confusión con el canal coclear que corresponde al tubo óseo que forma la cóclea, por lo tanto aquí lo vamos a diferenciar al conducto coclear como sinónimo de escala media y canal coclear o tubo coclear a la parte ósea que conforma las vueltas de la cóclea.

Ductus endolinfaticus (Conducto endolinfático): conducto situado en el acueducto del vestíbulo y se extiende desde el sáculo hasta la duramadre.

Ductus perilymphaticus (Conducto perilinfático): conducto que comunica el espacio perilinfático próximo a la base de la cóclea con la cavidad subaracnoidea.

Ductus reuniens (Canal de Hensen o Conducto concurrente o Conducto reuniens): conductillo corto que une al sáculo con el conducto coclear.

Ductus semicircularis anterior (Conducto semicircular anterior): es el que tiene una orientación rostro-medial con respecto al cráneo.

Ductus semicircularis lateralis (Conducto semicircular lateral u horizontal): es de orientación dorsal y ligeramente caudal respecto del cráneo.

Ductus semicircularis posterior (Conducto semicircular posterior): con orientación rostro-lateral y ligeramente dorsal con respecto al cráneo.

Ductus utrículo-saccularis (Conducto utrículo-sacular): como su nombre lo indica, es el conducto que une el utrículo con el sáculo.

Ectotimpánico: es un hueso de origen dérmico, que probablemente provenga del angular o suprangular y puede formar la bulla timpánica.

Embudo del yunque: depresión cónica que existe ventralmente a las carillas articulares de los yunques de *L. weddellii*, *O. rossii*, *H. leptonyx*, *L. carcinophagus*.

Eminencia arqueada: es una elevación en el petroso en la cara dorsal, que indica la posición del canal semicircular anterior, ya que este lo recorre internamente.

Entotimpánico o endotimpánico: hueso de origen condral que participa junto con el ectotimpánico en la formación de la bulla timpánica.



Espina rostral del petroso: es una prolongación en forma de ápice que se proyecta anteriormente en desde la cara anterior del petroso, de desarrollo moderado en *Mirounga leonina* y más conspicuo en *Ommatophoca rossii*.

Escala media o coclear: ver rampa.

Escala timpánica o inferior: ver rampa.

Escala vestibular o superior o escala del vestíbulo: ver rampa.

Espiras o vueltas de la cóclea: cada una de las vueltas que forma el conducto coclear, enrollado sobre sí mismo.

Estría carotídea: surco longitudinal que recorre el endotimpánico a nivel del canal carotideo en *L. carcinopahgus*.

Estría del meato: estría que corre transversalmente en el ectotimpánico de *A. tropicalis*

Facies cerebellaris partis petrosae (Cara anterior del petroso): es la pared anterior del petroso.

Facies cerebellaris partis petrosae (Cara dorsal del petroso): es la pared dorsal del petroso.

Facies lateralis partis petrosae (Cara lateral del petroso): es la pared lateral del petroso.

Facies medialis partis petrosae (Cara medial del petroso): es la pared medial del petroso.

Facies medialis partis petrosae: cara medial del petroso.

Facies occipitalis partis petrosae (Cara posterior, mastoidea del petroso): es la cara posterior del petroso.

Facies rostralis partis petrosae: cara rostral del petroso.

Facies ventralis partis petrosae: cara ventral del petroso.

Facies lateralis partis petrosae: cara lateral del petroso.

Facies occipitalis partis petrosae: cara posterior del petroso.

Fenestra cochleae (Ventana coclear o rotunda o redonda): orificio redondeado situado en la pared interna del oído medio que comunica con la cóclea y que está tapizado por una membrana timpánica secundaria.



Fenestra vestibuli u ovalis (Ventana vestibular o foramen o ventana oval): abertura oval en la pared interna de la caja timpánica que comunica con el vestíbulo.

Fisura petro-escamosa: es el límite entre el escamoso y el petroso.

Fisura petro-timpánica: es el punto de unión entre el petroso y la parte timpánica.

Fisura tímpano-escamosa: la unión entre la parte timpánica y es escamoso .

Fisura tímpano-mastoidea: unión entre la parte timpánica y el mastoides.

Flexión del brazo largo: es una curvatura marcada sobre la parte distal del brazo largo del yunque.

Flóculo del cerebelo: es una estructura bilateral localizada en la región postero-inferior del cerebelo, este lóbulo floculonodular también recibe el nombre de arquicerebelo porque es la parte filogenéticamente más antigua del cerebelo. Tiene conexiones recíprocas con los núcleos vestibulares y reticulares y participa en el equilibrio y los movimientos oculares.

Foramen anterior del *canalis caroticus*, o *Foramen lacerum* (foramen lacerado medio o agujero rasgado) se encuentra por detrás del aliesfenoides, da paso a una rama de la carótida interna. En algunos grupos (e.g. Primates) este foramen es llamado “foramen lacerado medio”

Foramen estilomastoideo del petroso: atraviesa el petroso por su parte ventral.

Foramen externo del tubo de Eustaquio.: *sensu* Pocock (1916) o **surco para la trompa auditiva (*Sulcus Tubae auditivae*)** , es la abertura anterior ósea de la cavidad del oído medio que se continua con la trompa de Eustaquio. En otros carnívoros, e.g. prociónidos, hiénidos, úrsidos, se lo denomina “*abertura anterior del tubo auditivo*” (ver Ivanoff 2001).

Foramen hipogloso o condilar: da paso al nervio hipogloso (XII), y por su ubicación cerca de los cóndilos también es llamado condilar.

Foramen jugulare (agujero yugular): ubicado entre la *bulla timpánica* y el hueso occipital dando lugar al paso de los nervios glossofaríngeo (IX), vago (X), accesorio (XI), y la vena yugular interna; en esta especie su eje mayor es perpendicular al plano sagital. En algunos textos se lo menciona como “foramen lacerado posterior” (eg. canidos, úrsidos, procyonidos).

Foramen ovale u oval: ubicado sobre el aliesfenoides, da paso a la rama mandibular del trigémino (V₃).



Foramen posterior del *canalis caroticus* o *foramen lacerum posterior*: es una abertura posterior sobre el entotimpánico por donde pasa la carótida. En muchos trabajos, este foramen no es identificado como tal ya que en algunos otros mamíferos abre en un vestíbulo común con el *foramen jugulare*, por lo que se lo incluye con él.

Foramen postglenoideo: se encuentra inmediatamente por detrás del ángulo postero-medial de la cavidad glenoidea, por delante de la bulla timpánica, da paso a la vena yugular externa.

***Foramen rotundum* (Foramen redondo):** comunica la cavidad craneal con la fosa pterigo-palatina para dar paso el nervio maxilar.

***Foramen singulare* (Foramen singular o agujero singular de Morgani):** ubicado detrás de la fosa sacular, y da paso a las fibras de la rama ampular posterior.

***Foramen stilomastoideum* (Foramen estilomastoideum):** está ubicado pósterolátero-dorsalmente a la bulla timpánica y el proceso mastoideo; es posterioral meato acústico externo, por el pasan el nervio facial (VII), y la vena estilomastoidea que atraviesa además el oído interno.

***Fosa cerebellaris* (Fosa para el cerebelo):** es una depresión amplia dorsal al poro acústico interno, (descrita para carnívoros en general), sería homóloga a la fosa cerebellaris anterior.

***Fosa cerebellaris anterior* (Fosa cerebelar anterior):** depresión de la cara dorsal del petroso presente en el género *Arctocephalus*, bordeada anteriormente por una cresta y medialmente por la cresta petrosa.

***Fosa cerebellaris medialis* (Fosa cerebelar medial):** ubicada entre la cuarta punta y una cresta del ala petro-mastoidea.

***Fosa cerebellaris posterior* (Fosa cerebelar posterior o petromastoidea):** es una depresión posterior de la cara dorsal del hueso petroso que contacta con el mastoide.

Fosa de encastre del estribo: es una depresión en el ápice del estribo de *M. leonina* que contacta con la apófisis lenticular del yunque.

Fosa del brazo largo: depresión muy profunda en la rama del brazo largo del yunque de *Leptonychotes weddellii*.

Fosita sulciforme: está en el límite posterior de la fosa ovoide y en su parte posterior se abre al acueducto del vestíbulo (Sauvage 2000).



Fossa subarcuata : Profunda depresión dorsal al poro acústico interno, que aloja al paraflóculo del cerebelo.

Fundus meatus acusticus internus (Fondo del meato acústico interno): corresponde a la parte más profunda del meato, donde se encuentran una serie de estructuras como la barra de Bill y la cresta transversa o falciforme, que lo dividen en cuadrantes.

Ganglio vestibulococlear: ganglio formado por las fibras provenientes de las ramas vestibulares y cocleares.

Ganglion spirale cochleae (Ganglio espiral de la cóclea): acumulo de células nerviosas bipolares en el modiollo, las dendritas proceden de las células sensoriales del órgano de Corti y los axones dan lugar al nervio coclear.

Hamulus laminae spiralis (Hamulus o gancho o pico de la lámina espiral): es el extremo de la lámina espiral en forma de gancho.

Helicotrema: es una pequeña abertura en el extremo de la cóclea que comunica las rampas vestibular y timpánica del conducto coclear.

Labium limbi tympanicum (Labio timpánico del limbo): labio inferior del limbo en el lado timpánico del surco espiral interior y que se continua con la membrana basilar.

Labium limbi vestibulare (Labio vestibular del limbo): labio superior del limbo de la lámina espiral ósea, del lado vestibular del surco espiral interno y que se continúa con la membrana tectoria.

Labyrinthus membranaceus (Laberinto membranoso): sistema cerrado de cavidades y conductos membranosos rellenos de endolinfa, que se encuentra alojado en el laberinto óseo y está cubierto o bañado por perilinfa.

Labyrinthus osseus (Laberinto óseo): cavidad presente en el hueso petroso, que aloja al laberinto membranoso.

Lagena: es una prolongación ventral del sáculo que en los mamíferos se alarga y forma el conducto coclear.

Lamina basilaris (Lámina basilar o membrana basilar o lámina espiral secundaria): lámina de tejido conjuntivo que forma parte de la pared timpánica del conducto coclear que va desde la lámina espiral ósea hasta el ligamento espiral de la cóclea.

Lámina de los contornos: es la pared más lateral del tubo coclear.



Lámina espiral ósea o cresta espiral o cresta horizontal o lámina espiral (*Lamina spiralis ossea*): es la cresta que está en contacto con la pared de interna de la columella, que no llega hasta el otro extremo del tubo y se continúa con la lámina basal o basilar.

Lámina lateral del *canalis caroticus*: fina capa de hueso laminar que se proyecta desde el borde lateral del *canalis caroticus* que atraviesa la bulla timpánica, esta lámina hace de piso al hueso petroso está bien desarrollada en *M. leonina* y en menor desarrollo en las otras especies de fócidos australes.

Lámina interna del ectotimpánico: lámina del ectotimpánico que se desprende desde la parte interna del mismo hacia el interior de la cavidad timpánica, se observó en *Arctocephalus tropicalis*.

Lámina medial del petroso: es una lámina que se extiende desde la cara medial del petroso en *Arctocephalus tropicalis*.

Ligamento spirale cochleae (Ligamento espiral de la cóclea): condensación del periostio de sección transversal triangular que va desde la periferia de la cóclea a la lámina basilar.

Ligamentos ossicularum auditus (Ligamentos de huesecillos): son los ligamentos que fijan los huesecillos auditivos a las paredes de la cavidad timpánica, ellos son ligamentos del martillo, ligamentos del yunque y ligamento anular del estribo que une la base del estribo con el borde de la ventana vestibular.

Limbus laminae spiralis osseae (Limbo de la lámina espiral ósea): tejido conjuntivo denso situado sobre la superficie vestibular de la lámina espiral ósea.

Maculae saccullii (Mácula del sáculo o macula media): situada en la pared medial del sáculo.

Maculae utriculi (Mácula del utrículo o macula superior): situada en la pared medial del utrículo.

Maculae (Máculas): son áreas ovales de neuroepitelio, situadas en la pared del laberinto membranoso, encargados del control de la posición de la cabeza.

Maculae cribosae (Mácula cribosa): áreas perforadas para el paso de las fibras de los nervios.

Malleus (Martillo): el huesecillo más externo de la cadena osicular.



***Manubrium mallei* (Mango o manubrio del martillo):** apófisis del martillo en forma de mango que se encuentra incluida en la membrana del tímpano.

***Meatus acusticus externus* (Meato acústico externo):** es el conducto que corresponde a una porción del oído externo y que se continúa desde el pabellón auricular hasta la membrana timpánica.

***Meatus acusticus internus* (Meato acústico interno o conducto auditivo interno):** orificio en la porción petrosa del hueso temporal facial, intermediario y vestibulococlear y a la arteria del laberinto.

***Membrana basalis del conducto semicircularis* (Membrana basal del conducto semicircular):** capa delgada entre el epitelio y la membrana propia.

Membrana espiral o pared timpánica del conducto coclear: es la pared del conducto coclear dirigido hacia la rampa timpánica.

Membrana oval: contacta con la platina del estribo está ubicada en la cara lateral del vestíbulo.

***Membrana propria del ductus semicircularis* (Membrana propia del conducto semicircular):** capa externa mucosa de la pared de los conductos semicirculares.

Membrana redonda: corresponde a la ventana redonda.

***Membrana reticularis* (Membrana reticular):** reviste las células sensoriales del órgano espiral, formada por las prolongaciones de las células falángicas.

***Membrana statoconium* (Membrana de las estatoconías):** capa gelatinosa que cubre las células neuroepiteliales de la macula y contiene las estatoconías y pelos sensoriales de células neuroepiteliales.

***Membrana statocornium* (Membrana otolítica):** material gelatinoso ubicado sobre las maculas del sáculo y del utrículo.

Membrana tectoria: membrana que continúa al labio vestibular del limbo y está por encima del órgano de Corti y del surco espiral interno.

***Membrana tympani* (Membrana del tímpano o tímpano):** membrana semitransparente que está en el límite lateral de la cavidad timpánica y comunica con el meato acústico externo.

***Membrana vestibularis* (Membrana vestibular o de Reissner o pared vestibular):** membrana entre la rampa vestibular y coclear.



Modiolus (Columella o modíolo o columella de Breschet): es el eje formado a partir del enrollamiento del tubo o canal coclear.

Musculo stapedis (Musculo del estribo): se origina en la pared de la cavidad timpánica y se inserta en la cabeza del martillo; amortigua las vibraciones de los huesecillos.

Musculo tensor tympani (Musculo del martillo o tensor del tímpano): se origina en la pared interna de la cavidad timpánica y se inserta en la apófisis muscular del martillo.

Nervio coclear: nervio formado por varias fibras que provienen del conducto coclear, y salir mediante el meato acústico interno para unirse al nervio vestibular y formar el nervio vestíbulo-coclear.

Nervio estatoacustico o vestibulococlear o auditivo (VIII): responsable del equilibrio y la función auditiva, formado por las ramas vestibular y coclear.

Nervio facial (VII): recorre el hueso temporal ingresa por el meato acústico interno y luego se divide en tres partes, una parte que se relaciona con el vestíbulo y cóclea, un segundo segmento timpánico que recorre la caja timpánica y una tercera parte mastoidea que termina en el foramen estilomastoideo, en toda la parte intertemporal este nervio está recubierto por una envoltura que es el acueducto de Falopio.

Ombbligo del estribo: pequeña depresión conformada por el engrosamiento de las dos ramas del estribo en *Mirounga leonina*.

Ombbligo del ectotimpánico: depresión formada en el lado postero-lateral del ectotimpánico en la bulla timpánica de algunos fócidos.

Ombbligo del yunque: es una profunda depresión debajo de las carrillas de articulación del yunque en *Mirounga leonina*.

Organum spirale (Órgano de Corti u órgano espiral): estructura neuroepitelial situado sobre la pared timpánica del conducto coclear que transforma las ondas sonoras en impulsos nerviosos.

Os lenticularis (Hueso lenticular): huesecillo auditivo diminuto ubicado a nivel de la articulación entre el yunque y el estribo.

Ossicula auditus (Huesecillos auditivos): cadena de huesecillos del oído medio estribo, yunque y martillo.



Oto-tubérculo: prolongación de la apófisis yugular en forma de tubérculo se desarrolla en los otáridos.

Papila posterior del promontorio: prolongación más posterior del promontorio ventral del petroso de *Otaria byronia*.

Paries caroticus (Pared carotídea): corresponde a la pared anterior de la cavidad timpánica, en otros grupos de mamíferos no pinnípedos.

Paries de Eustaquio (Pared de Eustaquio): corresponde a la pared anterior de la cavidad timpánica en pinnípedos que no es homóloga a la pared carotídea de otros grupos.

Paries externus ductus cochlearis (Pared externa del conducto coclear): es la pared adyacente al ligamento espiral.

Paries labyrinthica (Pared laberíntica): es la pared medial de la cavidad timpánica en otros mamíferos.

Paries mastoideus (Pared mastoidea): es la pared posterior de la cavidad timpánica.

Paries membranacea (Pared membranosa): es la pared lateral de la cavidad timpánica.

Paries jugularies (Pared ventral): es la pared ventral de la cavidad timpánica.

Paries tegmentalis (Pared tegmentaria): pared dorsal de la cavidad timpánica descrita para algunos carnívoros y el hombre.

Paries petrosa-laminar: es la parte dorsal de la bulla timpánica en *Mirounga leonina*, es de doble origen ya que está conformada por la lámina lateral del canal carotídeo y por el petroso.

Paries tegmentalis o petrosa: corresponde a la pared dorsal o techo de la cavidad timpánica conformada por el *tegmen tympani* y además por el petroso en pinnípedos.

Paries entotimpanica o medial: corresponde a la pared medial de la bulla timpánica en pinnípedos, en otros grupos se denomina laberíntica.

Pars esquamosa (Parte escamosa): parte de la región auditiva que corresponde al hueso escamoso.

Pars mastoidea (Parte mastoidea): parte de la región auditiva que corresponde al hueso mastoideo se diferencia bien en otáridos.



Pars petrosa (Parte petrosa): parte de la región auditiva que corresponde al hueso petroso.

Pars timpánica (Parte timpánica): parte de la región auditiva que corresponde al hueso timpánico.

Pilar óseo simple (Crus osseum simplex): extremo no dilatado simple del canal lateral.

Pilares membranosos (Crura membranacea): Son los extremos de los conductos semicirculares que se unen al utrículo.

Pirámide: es el ángulo formado en la parte ventral de la bulla timpánica de *H. leptonyx* por el ecto y endotimpánico.

Placa cribosa: es una placa perforada por donde pasan fibras nerviosas en el fondo del meato acústico interno.

Plataforma del poro: es una repisa que se forma en la entrada del poro acústico interno del petroso en *Arctocephalus australis* y *Arctocephalus tropicalis* se extiende por su cara medial.

Plica mallearis caudalis (Pliegue malar caudal): pliegue caudal que une la parte proximal del mango del martillo con el anillo timpánico.

Plica mallearis rostralis (Pliegue malar rostral): pliegue rostral que une la parte proximal del mango del martillo con el anillo timpánico.

Pliegue del poro: es un pliegue que se encuentra en el PAI del petroso de *Arctocephalus australis*.

Poro acusticus internus (Poro acústico interno): es la abertura del meato acústico interno).

Porus acusticus externus (Poro acústico externo): abertura del meato acústico externo.

Proceso paraoccipitalis: apófisis que se desarrollan de los occipitales.

Processus retroarticularis (Proceso retroarticular): apófisis retroarticular, caudal a la fosa mandibular.

Processus lenticularis (Apófisis lenticular): es el extremo de la apófisis larga del yunque que se articula con el estribo.



Processus mastoideus (Proceso mastoides): (apófisis mastoides) apófisis ventral y caudal al meato acústico externo, se desarrolla del hueso mastoides.

Processus retroarticularis (Apófisis retroarticular): apófisis que sobresale del borde posterior de la cavidad glenoidea.

Processus rostralis (Apófisis anterior o rostral del martillo): apófisis larga del martillo que se extiende hasta la proximidad del anillo timpánico.

Processus lateralis (Apófisis lateral o corta del martillo): apófisis corta del mango del martillo.

Processus muscularis: (Apófisis muscular del martillo): apófisis del mango del martillo en la que se inserta el músculo tensor del tímpano.

Processus styloideus (Apófisis estiloides): es la parte más dorsal del arco hioideo cuando se encuentra soldada al oído.

Prominentia mallearis (Prominencia malear): elevación de la membrana del tímpano originada por la apófisis lateral del martillo.

Prominentia spiralis (Prominencia espiral): eminencia situada a nivel de la pared externa del conducto coclear y por encima del surco espiral externo.

Promontorium (Promontorio): elevación del hueso petroso que evidencia la ubicación interna de la cóclea.

Protuberancia de Ross: es una protuberancia que existe en la cara dorsal del petroso en *Ommatophoca rossii*, seguramente se corresponda con la crista petrosa.

Rampa coclear o media o escala media o coclear: parte de la cóclea entre la membrana de Reissner y la membrana basilar y contiene endolinfa.

Reborde de cara articular: rodea a la cara articular de la cabeza del martillo.

Quilla: es la elevación que separa las carillas articulares de la cabeza del martillo.

Recessus cochlearis (Receso coclear o Fosita o fosa coclear): se encuentra en la pared rostro-ventral del receso esférico para el ciego vestibular del conducto coclear, es decir que recibe la parte caudal del canal coclear.

Recessus ellipticus (Receso elíptico o Fosita ovoide o semiovoide o semioval): es el receso de la parte posterior del vestíbulo que aloja al utrículo (nomina anatómica) tiene una mancha cribosa superior por donde pasan las fibras del nervio utriculoampullar (nervio vestibular superior) destinadas al utrículo y canales lateral y superior o anterior (Sauvage 2000).



Recessus epitympanicus (Receso epitimpánico): excavación en el techo de la cavidad timpánica aloja la cabeza del martillo y el cuerpo del yunque.

Recessus hipotympanicus (Receso hipotimpánico): excavación de la pared lateral de la bulla justo por debajo del meato acústico externo.

Recessus cupularis: pequeña excavación que se ubica en la parte más dorsal del receso epitimpánico.

Recessus sphericus (Receso esférico o Fosita hemisférica o semiesférica): es una fosita en la parte anterior del vestíbulo y aloja al sáculo (Nomina anta vet). Su fondo es perforado en una mancha cribosa por donde pasan las fibras del nervio vestibular inferior (Sauvage 2000). Es la más voluminosa.

Sácculus (Sáculo): ensanchamiento o saco del laberinto membranoso, ubicado a nivel del receso esférico del vestíbulo, es de posición anterior.

Saccus endolymphaticus (Saco endolinfático): es el extremo ensanchado del conducto endolinfático.

Sáculo endolinfático (Saccus endolymphaticus): es el extremo ensanchado del conducto endolinfático.

Scala tympani (Rampa timpánica o inferior o escala timpánica): parte de la cóclea que se encuentra por debajo de la lámina basilar y la lámina espiral, se comunica con la ventana redonda y contiene perilinfa.

Scala vestibuli (Rampa vestibular o superior o escala vestibular o del vestíbulo): parte de la cóclea por encima de la membrana de Reissner, contiene perilinfa.

Seno timpánico (Senus tympani): espacio entre la ventana oval y la redonda

Septum bullae (Septo de la bulla timpánica): septo de la bulla presente en algunos grupos de carnívoros.

Sistema canalicular: ver Sauvage 2000, habla de un sistema de canales tales como canal central de la columella, canales longitudinales, canal aferente de la lámina espiral, criba espiroidal, canal Rossental.

Spatium perilymphaticum (Espacio perilinfático): espacio entre los laberintos óseo y membranoso, y es dividido por trabéculas finas excepto en las rampas.

Stapes o Estribo: es el huesecillo más interno de la cadena osicular se articula con el yunque a través del hueso lenticular.



Statoconias (Estatoconias): formaciones diminutas de carbonato de calcio que están en la superficie de las membranas otolíticas.

Stria mallearis (Estría malear): banda clara de la membrana del tímpano causada por el mango del martillo.

Stria vascularis (Estría vascular): capa gruesa de epitelio pigmentado rico en capilares se cree que secreta endolinfa.

Sulcus sigmoideus sinus (Surco del seno sigmoideo): surco que divide la *pars cochlearis* de la *pars canalicularis*, en la cara ventral del petroso.

Sulcus spiralis externus (Surco espiral externo): situado en el extremo periférico del órgano espiral a nivel de la unión de las paredes timpánica y externa del conducto coclear.

Sulcus spiralis internus (Surco espiral interno): surco entre los labios del limbo de la lámina espiral ósea y está cubierto por la membrana tectoria.

Surco de anclaje: surco presente debajo de las carillas articulares del yunque y del martillo de los pinnípedos, que funcionan como anclaje para las fibras de colágeno de ambos huesos en su articulación con el martillo.

Surco de la Eminencia: es el surco que recorre la eminencia arqueada del petroso en *Lobodon carcinophagus*

Surco lateral del cuello: surco que recorre lateralmente el cuello del martillo en *Mirounga leonina*.

Surco lenticular o surco del brazo largo: depresión que se proyecta a lo largo del brazo largo del yunque en *Mirounga leonina*.

Surco medial del petroso: surco profundo ubicado en la cara medial del petroso de *Artocephalus australis*.

Surco petro-mastoideo: surco que recorre la parte latero-posterior del ala petromastoidea de la cara dorsal y posterior del petroso.

Surco profundo del yunque: surco formado entre las dos carillas articulares del yunque que se forma en fócidos.

Tabique espiral : une las vueltas de la cóclea.

Tegmen tympani (Techo del tímpano): protrusión craneal anterior de la cresta parótica (Graupp, 1900). Forma parte del techo de la cavidad timpánica.



***Tuba pharyngotympanica* (Tubo o trompa de Eustaquio o auditiva o *tuba auditiva*):** es el tubo que comunica la cavidad timpánica con la cavidad orofaríngea.

Tubérculo de la eminencia: es una formación bulbosa de la eminencia arqueada que se manifiesta el petroso de *Lobodon carcinopahgus*.

Tubérculo lateral del ectotimpánico: es una proyección formada a partir de la constricción lateral del ectotimpánico en los fócidos.

***Umbo membranaceae tympani* (Ombligo de la membrana del tímpano):** vértice de la membrana del tímpano que se proyecta en la cavidad timpánica producido por el extremo distal del mango del martillo.

Utrículo: saco membranoso ubicado posteriormente dentro del vestíbulo, dentro del receso elíptico.

Vaso espiral (*vas spirale*): vena debajo del órgano espiral del lado timpánico de la membrana basilar.

Vaso prominente (*Vas prominens*): vaso en la prominencia espiral.

Vena del acueducto del vestíbulo: riegan el utrículo y conductos semicirculares

Vena del canalículo coclear: principalmente riega el oído interno.

Vena espiral del modiolo: irigan el modiolo.

Venas del laberinto (*V labyrinthi*): riegan el oído interno a través del canalículo coclear y el acueducto del vestíbulo.

Venas vestibulares: riegan el utrículo, sáculo y canales.

Vestíbulo (*Vestibulum*): parte del laberinto óseo que contiene al utrículo y al sáculo.

Yunque (*Incus*): es el segundo de los huesecillos de la cadena osicular, está ubicado entre el estribo y el martillo.



Apéndices

Mirounga leonina

	COLECC.	NÚMERO		COLECC.	NÚMERO		COLECC.	NÚMERO	
1	MACN	20668		50	IAA	03.4	99	MNHN	1977-20
2	MACN	24.91		51	IAA	96.1	100	IAA	AA-14a
3	MACN	13.26		52	IAA	00.9	101	IAA	AA-14b
4	MACN	24.93		53	IAA	01.14	102	IAA	AA-14c
5	MACN	24.49		54	IAA	02.16	103	IAA	AA-14d
6	MACN	24.92		55	IAA	02.27	104	IAA	AA-14e
7	MACN	22611		56	LAMAMA	ML-25	105	IAA	AA-14f
8	MACN	26222		57	LAMAMA	CNP-105	106	IAA	AA-14g
9	MACN	22614		58	LAMAMA	CNP-035	107	IAA	AA-14h
10	MACN	22612		59	LAMAMA	ML-059	108	IAA	AA-14i
11	MACN	22613		60	LAMAMA	CNP-102	109	IAA	AA-14j
12	MACN	49.52		61	LAMAMA	CNP-104	110	MLP	MLP 777-C
13	MACN	22615		62	LAMAMA	CNP-111	111	MLP	MLP-781-C
14	MLP	947		63	LAMAMA	CNP-109	112	MLP	MLP 775-C
15	MLP	26.IV.00.13		64	LAMAMA	103	113	MLP	MLP 782-C
16	MLP	1504		65	LAMAMA	CNP-101	114	MLP	MLP 779-C
17	MLP	14.IV.48.13		66	LAMAMA	CNP-037	115	MLP	MLP 783-C
18	MLP	1996		67	LAMAMA	CNP-100	116	MLP	MLP 784-C
19	MLP	1971		68	LAMAMA	ML-32	117	MLP	MLP 785
20	FMM	107		69	LAMAMA	ML-34			
21	FMM	109		70	LAMAMA	ML-28			
22	IAA	AA-A		71	LAMAMA	ML-35			
23	IAA	AA-B		72	LAMAMA	ML-36			
24	IAA	AA-C		73	LAMAMA	ML-29			
25	IAA	AA-7		74	LAMAMA	ML-30			
26	IAA	AA-6		75	LAMAMA	ML-33			
27	IAA	AA-8		76	LAMAMA	ML-23			
28	IAA	AA-2		77	LAMAMA	ML-24			
29	IAA	AA-11		78	LAMAMA	ML-26			
30	IAA	AA-10		79	LAMAMA	ML-31			
31	IAA	AA-9		80	LAMAMA	ML-1			
32	IAA	02.14		81	LAMAMA	ML-4			
33	IAA	02.19		82	LAMAMA	ML-3			
34	IAA	02.25		83	LAMAMA	ML-9			
35	IAA	02.18		84	MHNM	5767			
36	IAA	02.30		85	MHNM	5766			
37	IAA	02.28		86	MHNM	1277			
38	IAA	02.22		87	MHNM	5768			
39	IAA	02.29		88	MHNM	S/N			
40	IAA	02.20		89	MNHN	1972-647			
41	IAA	02.26		90	MNHN	1971-113			
42	IAA	02.23		91	MNHN	2012-983			
43	IAA	02.24		92	MNHN	1972-652			
44	IAA	02.17		93	MNHN	2012-986			
45	IAA	02.21		94	MNHN	1978-347			
46	IAA	02.12		95	MNHN	2012-985			
47	IAA	99.5		96	MNHN	1972-651			
48	IAA	00.8		97	MNHN	1939-449			
49	IAA	03.5		98	MNHN	1972-142			

*Hydrurga leptonyx**Leptonychotes weddellii*

	COLECC.	NÚMERO
1	MACN	20396
2	MACN	13.15
3	MLP	30.XII.02.10
4	MLP	26.IV.00.14
5	MLP	14.IV.48.11
6	MLP	691
7	MLP	1327
8	MLP	1059
9	MLP	24.IX.01.20
10	IAA	95.01
11	LAMAMA	HL-1
12	MNHM	357
13	UFCS	1125
14	USNM	269533
15	USNM	270315
16	USNM	270326
17	USNM	275205
18	USNM	15758
19	USNM	550360
20	USNM	550358
21	USNM	275208
22	USNM	277255
23	USNM	396931
24	USNM	550359
25	USNM	571676
26	MNHN	1926-72
27	MNHN	126-74
28	MNHN	1926-73
29	MNHN	1955-173
30	MNHN	1955-129
31	MNHN	1952-208
32	MNHN	1955-128
33	MNHN	1883-1751
34	MNHN	1876-706
35	MNHN	1973-190
36	MNHN	1983-47
37	MNHN	1884-1152
38	MNHN	1971-116
39	MNHN	1962-383
40	MNHN	1982-799
41	MNHN	1978-346
42	MNHN	1971-117
43	MNHN	A10545
44	MNHN	A3579
45	MNHN	A10544
46	AC	36
47	AC	153

	COLECC.	NÚMERO
1	MACN	19.19
2	MACN	42.34
3	MACN	4226
4	MACN	49251
5	MACN	22854
6	MACN	20626
7	MACN	20628
8	MACN	49253
9	MACN	13.27
10	MACN	22610
11	MACN	49252
12	MLP	30.XII.02.24
13	MLP	14.IV.48.12
14	IAA	01.13
15	IAA	08.13
16	IAA	02.15
17	IAA	02.13
18	UDELAR	352
19	UDELAR	S/N
20	USNM	269529
21	USNM	269526
22	USNM	269528
23	USNM	270317
24	USNM	395814
25	USNM	270320
26	USNM	359812
27	USNM	270318
28	USNM	395813
29	USNM	269530
30	USNM	270319
31	USNM	395811
32	USNM	550118
33	USNM	395815
34	USNM	504875
35	USNM	550076
36	USNM	484887
37	USNM	395816
38	USNM	504871
39	USNM	484879
40	USNM	395810
41	USNM	484884
42	USNM	550074
43	USNM	550075
44	USNM	550118
45	USNM	504874
46	USNM	504873
47	USNM	504872
48	MNHN	1926-59
49	MNHN	1926-56

	COLECC.	NÚMERO
50	MNHN	1926-57
51	MNHN	1924-75
52	MNHN	1926-58
53	MNHN	1926-62
54	MNHN	1926-60
55	MNHN	1926-61
56	MNHN	1926-70
57	MNHN	1926-69
58	MNHN	1926-61
59	MNHN	1926-63
60	MNHN	1926-68
61	MNHN	1926-66
62	MNHN	1926-65
63	MNHN	1926-67
64	MNHN	1998-015
65	MNHN	2005-204
66	MNHN	2012-990
67	MNHN	2012-987
68	MNHN	2012-989
69	MNHN	2012-998
70	MNHN	1908-23
71	MNHN	1908-22
72	MNHN	1971-120
73	MNHN	2012-991
74	AC	35

Lobodon carcinophagus

	COLECC.	NÚMERO
1	MACN	19.2
2	MLP	474
3	MLP	30.XII.02.11
4	MLP	1194
5	MLP	160
6	MLP	22.III.99.10
7	IAA	530
8	IAA	AA-12
9	IAA	AA-13
10	IAA	00-10
11	IAA	527
12	CENPAT	LC-1
13	CENPAT	LC-2
14	CENPAT	LC-3
15	UDELAR	S/N
16	USNM	504744
17	USNM	270324
18	USNM	36586
19	USNM	275204
20	USNM	504742
21	USNM	115285
22	USNM	310693
23	USNM	269532
24	USNM	269722
25	USNM	270325
26	USNM	504743
27	USNM	504740
28	USNM	504745
29	USNM	504741
30	USNM	550077
31	USNM	550078
32	USNM	270385
33	USNM	550080
34	USNM	550083
35	MNHN	1926-52
36	MNHN	1926-45
37	MNHN	1926-48
38	MNHN	1926-46
39	MNHN	1926-51
40	MNHN	1926-47
41	MNHN	1926-50
42	MNHN	1926-54
43	MNHN	1926-44
44	MNHN	1926-49
45	MNHN	2005-263
46	MNHN	1982-790
47	AAC	763-C
48	AAC	790-C
49	AAC	764-C

Ommatophoca rossii

	COLEC.	NÚMERO
1	MACN	
2	MACN	48260
3	USNM	270316
4	USNM	275206
5	USNM	270321
6	USNM	302975
7	USNM	339989
8	MNHN	1974-76

Mirounga angustirostris

	COLECC.	NÚMERO
1	USNM	260867
2	USNM	A21890
3	MVZ	184140

Cystophora cristata

	COLEC.	NÚMERO
1	USNM	188928
2	USNM	188927
3	USNM	188931
4	USNM	188924
5	USNM	188932
6	USNM	188925
7	USNM	188930
8	USNM	188929
9	USNM	188935
10	USNM	188934
11	USNM	188936
12	USNM	188933
13	USNM	188937
14	USNM	188940
15	USNM	188941
16	USNM	188938
17	USNM	188909
18	USNM	188906
19	USNM	188908
20	USNM	188907
21	USNM	188913
22	USNM	188915
23	USNM	188914
24	USNM	188912
25	USNM	188917
26	USNM	188916
27	USNM	188904
28	USNM	188905
29	USNM	188903
30	USNM	188900
31	USNM	16022
32	USNM	20954
33	USNM	172681
34	USNM	188876
35	USNM	188872
36	USNM	199103
37	USNM	269128
38	USNM	257030
39	USNM	550377
40	USNM	550378
41	USNM	550444
42	MNHN	1990-689
43	MNHN	1987-1990
44	MNHN	1985-1989
45	MNHN	1940-1227
46	NMB	C2498
47	NMB	8885
48	NMB	9609
49	NMB	8884

Erignathus barbatus

	COLECC.	NÚMERO
1	USNM	6570
2	USNM	15685
3	USNM	119500
4	USNM	16116
5	USNM	6569
6	USNM	3512
7	USNM	7106
8	USNM	20783
9	USNM	21466
10	USNM	21467
11	USNM	16117
12	USNM	107497
13	USNM	188830
14	USNM	188828
15	USNM	188827
16	USNM	16112
17	USNM	230949
18	USNM	230948
19	USNM	230950
20	USNM	230951
21	USNM	227088
22	USNM	225796
23	USNM	227087
24	USNM	227086
25	USNM	219776
26	USNM	220150
27	USNM	188832
28	USNM	188836
29	USNM	188837
30	USNM	550411
31	USNM	396801
32	USNM	300704
33	NMB	CIII 1137
34	NMB	10164
35	NMB	10238
36	ZM-UZH	10149

Halichoerus grypus

	COLECC.	NÚMERO
1	USNM	38210
2	USNM	4717
3	USNM	6573
4	USNM	19837
5	USNM	36279
6	USNM	446405
7	USNM	38237
8	USNM	38139
9	USNM	35291
10	USNM	395049
11	USNM	504481
12	USNM	504480
13	USNM	504479
14	USNM	504297
15	USNM	446414
16	USNM	446416
17	USNM	504211
18	USNM	446413
19	USNM	572807
20	MNHN	1990-21
21	MNHN	1990-22
22	MNHN	1951-437
23	MNHN	1962-4155
24	MNHN	1990-22
25	MNHN	1991-724
26	MNHN	1991-723
27	NMB	10256
28	NMB	10266

Monachus schuiislandi

	COLECC.	NUMERO
1	USNM	334577
2	USNM	395787
3	USNM	395788
4	USNM	243844
5	USNM	334574
6	USNM	334575
7	USNM	334573
8	USNM	243849

Monachus monachus

	COLECC	NÚMERO
1	USNM	181250
2	USNM	23250
3	USNM	219059
4	USNM	243838
5	USNM	143839
6	USNM	243840
7	USNM	243843
8	USNM	243842
9	MNHN	1982-143
10	MNHN	1982-145
11	MNHN	1982-146
12	MNHN	1982-142
13	MNHN	1982-144
14	MNHN	1982-147
15	MNHN	1938-523
16	MNHN	1964-276
17	MNHN	1947-136

Monachus tropicalis

	COLECC.	NÚMERO
1	USNM	100363
2	USNM	100359
3	USNM	100360
4	USNM	100361
5	USNM	100356
6	USNM	100358
7	USNM	100362
8	USNM	100365
9	USNM	100367
10	USNM	100366
11	USNM	100364
12	USNM	100369
13	USNM	100368
14	USNM	102530
15	USNM	102529
16	USNM	102523
17	USNM	102524
18	USNM	100371
19	USNM	102532

Phoca groenlandica

	COLECCIÓN	NÚMERO
1	USNM	3505
2	USNM	3503
3	USNM	881
4	USNM	14011
5	USNM	1634
6	USNM	188765
7	USNM	99436
8	USNM	188768
9	USNM	188773
10	USNM	188770
11	USNM	188774
12	USNM	188767
13	MNHN	1865-184
14	MNHN	1853-22
15	MNHN	A3571
16	MNHN	1883-1542
17	MNHN	A12240
18	MNHN	A2921
19	MNHN	A2898
20	ZM-UZH	10150
21	ZM-UZH	10151

Phoca caspica

	COLECCIÓN	NÚMERO
1	USNM	34617
2	USNM	34616
3	USNM	341615

Phoca fasciata

	COLECCIÓN	NÚMERO
1	USNM	39949
2	USNM	504960
3	USNM	571367
4	USNM	16484
5	USNM	311771
6	USNM	504959

Phoca vitulina

	COLECCIÓN	NÚMERO
1	USNM	75642
2	USNM	188826
3	USNM	82820
4	USNM	38223
5	USNM	49911
6	USNM	82821
7	USNM	253802
8	USNM	146429
9	USNM	127599
10	USNM	131457
11	USNM	136751
12	USNM	146430
13	USNM	146431
14	NMB	CIII 1135
15	NMB	C219I
16	NMB	C157I
17	NMB	CIII246
18	NMB	C2192
19	NMB	C3590
20	NMB	6440
21	NMB	10297
22	NMB	10140
23	NMB	10139
24	NMB	7564
25	NMB	8929
26	ZM-UZH	11768
27	ZM-UZH	10148
28	ZM-UZH	10147
29	ZM-UZH	17973
30	ZM-UZH	17628
31	ZM-UZH	17206
32	ZM-UZH	13856
33	ZM-UZH	13857
34	ZM-UZH	11917
35	ZM-UZH	13849
36	ZM-UZH	17612
37	ZM-UZH	17451
38	ZM-UZH	17284
39	ZM-UZH	17573
40	ZM-UZH	20228
41	ZM-UZH	20227

Phoca hispida

	COLECCIÓN	NÚMERO
1	USNM	305091
2	USNM	550199
3	USNM	305090
4	USNM	305087
5	USNM	305089
6	USNM	550210
7	USNM	30588
8	USNM	305078
9	USNM	230884
10	USNM	230880
11	USNM	230888
12	USNM	230882
13	MNHN	1934-45
14	ZM-UZH	10153
15	NMB	10202
16	NMB	10208
17	NMB	10206
18	NMB	10203
19	NMB	10204

Otaria byronia

COLECC.	NÚMERO	COLECCIÓN	NÚMERO	COLECC.	NÚMERO			
1	MACN	217.40	50	FMM	109	99	LAMAMA	OF 249
2	MACN	30232	51	FMM	110	100	LAMAMA	OF 68
3	MACN	30.236	52	MLP	26.IV.00.6	101	LAMAMA	OF 275
4	MACN	21.739	53	MLP	26.IV.00.5	102	LAMAMA	OF 104
5	MACN	20595	54	MLP	26.IV.00.9	103	LAMAMA	OF 106
6	MACN	21737	55	MLP	26.IV.00.7	104	LAMAMA	OF 48
7	MACN	20596	56	MLP	26.IV.00.8	105	LAMAMA	OF 101
8	MACN	22853	57	MLP	1886	106	LAMAMA	OF 87
9	MACN	13.11	58	MLP	27.X.97.14	107	LAMAMA	OF 70
10	MACN	20573	59	MLP	26.IV.00.11	108	LAMAMA	OF 294
11	MACN	20578	60	MLP	26.IV.00.2	109	LAMAMA	OF 301
12	MACN	21738	61	MLP	26.IV.00.1	110	LAMAMA	OF 108
13	MACN	20572	62	MLP	49	111	LAMAMA	OF 76
14	MACN	20579	63	MLP	465	112	LAMAMA	OF 74
15	MACN	25138	64	MLP	628	113	LAMAMA	OF 63
16	MACN	22608	65	MLP	1531	114	LAMAMA	OF 67
17	MACN	21742	66	MLP	8.X.01.8	115	LAMAMA	OF 107
18	MACN	20592	67	MLP	1060	116	LAMAMA	OF 66
19	MACN	50.52	68	MLP	1331	117	LAMAMA	OF 102
20	MACN	21744	69	MLP	1532	118	LAMAMA	OF 65
21	MACN	25102	70	MLP	1328	119	LAMAMA	OF 110
22	MACN	21743	71	MLP	1330	120	LAMAMA	OF 304
23	MACN	25-45	72	MLP	1332	121	LAMAMA	OF 45
24	MACN	22609	73	MLP	4.X.94.4	122	LAMAMA	OF 103
25	MACN	20420	74	MLP	14.IV.48.9	123	LAMAMA	OF 122
26	MACN	22852	75	MLP	7.VII.50.1	124	LAMAMA	OF 111
27	MACN	24967	76	MLP	26.XII.02.34	125	LAMAMA	OF 75
28	MACN	24944	77	MLP	26.XII.02.36	126	LAMAMA	SIN N°
29	MACN	27,27	78	MLP	26.IV.00.10	127	UFSC	1341
30	MACN	21984	79	MLP	26.IV.00.3	128	UFSC	1162
31	MACN	13.13	80	MLP	26.XII.02.35	129	UFSC	1161
32	MACN	41226	81	MLP	404	130	UFSC	1055
33	MACN	25168	82	MLP	41	131	UFSC	1168
34	MACN	28851	83	MLP	1526	132	UFSC	1152
35	MACN	13.14	84	MLP	82	133	UFSC	1140
36	MACN	22371	85	MLP	453	134	UFSC	1134
37	MACN	24851	86	MLP	1968	135	UFSC	1171
38	MACN	20583	87	MLP	475	136	MCN	2700
39	MACN	23.26	88	LAMAMA	OF 247	137	MCN	2697
40	MACN	21.995	89	LAMAMA	OF 270	138	MCN	2701
41	MACN	24733	90	LAMAMA	OF340	139	MCN	2807
42	MACN	21471	91	LAMAMA	OF 341	140	MCN	2698
43	MACN	1030	92	LAMAMA	OF 345	141	MCN	2686
44	MACN	23574	93	LAMAMA	OF 386	142	MCN	2612
45	FMM	3B	94	LAMAMA	OF 290	143	MCN	2696
46	FMM	6	95	LAMAMA	OF 302	144	MCN	2616
47	FMM	97	96	LAMAMA	OF 274	145	MCN	2704
48	FMM	101	97	LAMAMA	OF 115	146	MCN	2846
49	FMM	106	98	LAMAMA	OF 276	147	MCN	2560

Otaria byronia (cont.)

COLECC.	NÚMERO	COLECC.	NÚMERO		
148	MCN	2528	197	UDELAR	1204
149	MCN	2525	198	UDELAR	1193
150	MCN	2505	199	UDELAR	1192
151	MCN	2526	200	UDELAR	2132
152	MCN	2610	201	MHNM	7358
153	MCN	2533	202	MHNM	6453
154	MCN	2460	203	MHNM	6711
155	MCN	2521	204	MHNM	6555
156	MCN	2462	205	MHNM	7088
157	MCN	2603	206	MHNM	7087
158	MCN	2691	207	MHNM	7216
159	MCN	2695	208	MHNM	7221
160	MCN	2703	209	MHNM	6930
161	MCN	2944	210	MHNM	6447
162	MCN	2604	211	MHNM	6945
163	MCN	2601	212	MHNM	6714
164	MCN	2619	213	MHNM	6947
165	MCN	2622	214	MHNM	6448
166	MCN	2602	215	MHNM	6454
167	MCN	2524	216	MHNM	6946
168	MCN	2693	217	MHNM	6938
169	MCN	2885	218	MHNM	6937
170	MCN	2838	219	MHNM	6710
171	MCN	2837	220	MHNM	6170
172	MCN	2629	221	MHNM	6104
173	MCN	2990	222	MHNM	6092
174	MCN	2860	223	MHNM	6125
175	UDELAR	1191	224	MHNM	6127
176	UDELAR	1889	225	MHNM	6095
177	UDELAR	1188	226	MHNM	6083
178	UDELAR	1181	227	MHNM	6167
179	UDELAR	332	228	MHNM	6121
180	UDELAR	1171	229	MHNM	6124
181	UDELAR	360	230	MHNM	6144
182	UDELAR	331	231	MHNM	5848
183	UDELAR	46	232	AC	169 AC
184	UDELAR	29	233	AAC	784 C
185	UDELAR	28	234	AAC	783 C
186	UDELAR	1526	235	MPPMa	4233
187	UDELAR	2237	236	MPPMa	4234
188	UDELAR	2236	237	MPPMa	4013
189	UDELAR	1581	238	MPPMa	4227
190	UDELAR	1586			
191	UDELAR	1525			
192	UDELAR	1202			
193	UDELAR	1205			
194	UDELAR	1203			
195	UDELAR	1196			
196	UDELAR	1194			

Arctocephalus australis

COLEC. NÚMERO			COLECC. NÚMERO			COLECC. NÚMERO		
1	MACN	25192	50	LAMAMA	Aa16	99	UFSC	1154
2	MACN	28261	51	LAMAMA	Aa 3	100	UFSC	1156
3	MACN	20569	52	LAMAMA	Aa 12	101	UFSC	1153
4	MACN	20570	53	LAMAMA	Aa 1	102	UFSC	1151
5	MACN	23297	54	LAMAMA	Aa 17	103	UFSC	1164
6	MACN	24732	55	LAMAMA	Aa 7	104	UFSC	1165
7	MACN	20563	56	LAMAMA	Aa 8	105	UFSC	1166
8	MACN	28260	57	LAMAMA	Aa 5	106	UFSC	1167
9	MACN	21998	58	LAMAMA	Aa 2	107	UFSC	1169
10	MACN	20568	59	LAMAMA	Aa 4	108	UFSC	1170
11	MACN	21863	60	LAMAMA	Aa 9	109	UFSC	1228
12	MACN	29769	61	LAMAMA	Aa 15	110	UFSC	1276
13	MACN	21861	62	LAMAMA	Aa 14	111	UFSC	1308
14	MACN	20566	63	LAMAMA	Aa 10	112	UFSC	1283
15	MACN	21862	64	LAMAMA	Aa 11	113	UFSC	1305
16	MACN	23851	65	UFSC	1015	114	UFSC	1282
17	MACN	23848	66	UFSC	1040	115	UFSC	1274
18	FMM	1A	67	UFSC	1042	116	UFSC	1263
19	FMM	4	68	UFSC	1043	117	UFSC	1260
20	FMM	M 22-93	69	UFSC	1056	118	UFSC	1272
21	FMM	M 46-94	70	UFSC	1064	119	UFSC	1323
22	FMM	95	71	UFSC	1063	120	UFSC	1348
23	FMM	90	72	UFSC	1135	121	UFSC	1337
24	FMM	M 42-06	73	UFSC	1136	122	UFSC	1345
25	FMM	2	74	UFSC	1137	123	UFSC	1362
26	FMM	M 13-95	75	UFSC	1131	124	UFSC	1364
27	FMM	96	76	UFSC	1133	125	UFSC	1387
28	FMM	91	77	UFSC	1057	126	UFSC	1320
29	FMM	105	78	UFSC	1111	127	UFSC	1325
30	FMM	108	79	UFSC	1096	128	UFSC	1343
31	MLP	1058	80	UFSC	1113	129	UFSC	1349
32	MLP	1193	81	UFSC	1139	130	UFSC	1388
33	MLP	14.IV.48.10	82	UFSC	1144	131	UFSC	1374
34	MLP	12.XI.02.13	83	UFSC	1141	132	UFSC	1335
35	MLP	14.IV.48.14	84	UFSC	1142	133	UFSC	1363
36	MLP	1325	85	UFSC	1145	134	UFSC	1378
37	MLP	1326	86	UFSC	1128	135	UFSC	1380
38	MLP	1061	87	UFSC	1143	136	UFSC	1392
39	MLP	27.X.97.17	88	UFSC	1147	137	UFSC	1391
40	MLP	1198	89	UFSC	1150	138	UFSC	1402
41	MLP	1231	90	UFSC	1148	139	UFSC	1367
42	LAMAMA	Aa 22	91	UFSC	1146	140	UFSC	1389
43	LAMAMA	Aa 21	92	UFSC	1149	141	UFSC	1396
44	LAMAMA	Aa 25	93	UFSC	1157	142	MCN	533
45	LAMAMA	Aa 23	94	UFSC	1159	143	MCN	2886
46	LAMAMA	Aa 20	95	UFSC	1163	144	MCN	2650
47	LAMAMA	Aa 24	96	UFSC	1158	145	MCN	2498
48	LAMAMA	Aa 19	97	UFSC	1160	146	MCN	2633
49	LAMAMA	Aa 18	98	UFSC	1155	147	MCN	2647

A. australis (cont.)

	COLECCIÓN	NÚMERO
148	MCN	2621
149	MCN	2606
150	MCN	2699
151	MCN	2507
152	MCN	2457
153	MCN	1021
154	MCN	2530
155	MCN	2688
156	MCN	2537
157	MCN	2635
158	MCN	2644
159	MCN	2689
160	MCN	2638
161	MCN	2684
162	MCN	2706
163	MCN	2682
164	MCN	2839
165	MCN	3403
166	MCN	2627
167	MCN	2649
168	MCN	2707
169	MCN	2692
170	MCN	2687
171	MCN	247
172	MCN	2634
173	MCN	2875
174	MCN	2639
175	MCN	2614
176	MCN	2625
177	MCN	2630
178	MCN	2600
179	MCN	2523
180	MCN	2628
181	MCN	2500
182	MCN	2636
183	MCN	2495
184	MCN	2529
185	MCN	2509
186	MCN	2833
187	MCN	2683
188	MCN	2685
189	MCN	3458
190	MCN	2702
191	MCN	2690
192	MCN	2694
193	MCN	2834
194	MCN	2461
195	MCN	2522
196	MCN	2497

	COLECCIÓN	NÚMERO
197	MHNM	6126
198	MHNM	6129
199	MHNM	6128
200	MHNM	6169
201	MHNM	6152
202	MHNM	6153
203	MHNM	6130
204	MHNM	6123
205	MHNM	6118
206	MHNM	6142
207	MHNM	6171
208	MHNM	6141
209	MHNM	6444
210	MHNM	7215
211	MHNM	2493
212	MHNM	6449
213	MHNM	5492
214	MHNM	6951
215	MHNM	6949
216	MHNM	6941
217	MHNM	6445
218	MHNM	6712
219	MHNM	6948
220	MHNM	6450
221	MHNM	7217
222	MHNM	7214
223	MHNM	6950
224	MHNM	6952
225	MHNM	2526
226	MHNM	2509
227	MHNM	2516
228	MHNM	2508
229	MHNM	2514
230	MHNM	2513
231	MHNM	2512
232	MHNM	2511
233	MHNM	2510
234	MHNM	2502
235	MHNM	2503
236	MHNM	2505
237	MHNM	2950
238	MHNM	7629
239	MHNM	7628
240	MHNM	5780
241	UDELAR	361
242	UDELAR	358
243	UDELAR	362
244	UDELAR	359
245	UDELAR	351

	COLECCIÓN	NÚMERO
246	UDELAR	353
247	UDELAR	349
248	UDELAR	27
249	UDELAR	336
250	UDELAR	24
251	UDELAR	25
252	UDELAR	435
253	UDELAR	433
254	UDELAR	434
255	UDELAR	1530
256	UDELAR	1538
257	UDELAR	1532
258	UDELAR	1523
259	UDELAR	1527
260	UDELAR	1529
261	UDELAR	1522
262	AC	AC 4
263	AAC	165 C
264	MMPMa	4014
265	MMPMa	4016
266	MMPMa	4073
267	MMPMa	4080
268	MMPMa	4081
269	MMPMa	4084
270	MMPMa	4085
271	MMPMa	4094
272	MMPMa	4098
273	MMPMa	4143
274	MMPMa	4228

Arctocephalus gazella

	COLECC.	NÚMERO
1	MACN	21354
2	MACN	21996
3	MACN	21857
4	MACN	21351
5	MACN	21353
6	MACN	21754
7	MACN	20436
8	MACN	21756
9	MACN	21062
10	MACN	21757
11	MACN	21350
12	MACN	16512
13	MACN	21061
14	MACN	21858
15	MACN	21060
16	MACN	21860
17	MACN	21755
18	MACN	21352
19	MACN	21760
20	MACN	21349
21	MACN	21859
22	MACN	21758
23	MACN	21759
24	MACN	23666
25	MACN	21761
26	MACN	16513
27	MLP	25.VI.02.23
28	MLP	25.VI.02.16
29	MLP	25.VI.02.18
30	MLP	25.VI.02.19
31	MLP	25.VI.02.21
32	MLP	25.VI.02.22
33	MLP	25.VI.02.20
34	MLP	25.VI.02.17
35	MLP	25.VI.02.12
36	MLP	25.VI.02.13
37	MLP	25.VI.02.10
38	MLP	25.VI.02.11
39	MLP	25.VI.02.15
40	MLP	25.VI.02.14
41	MLP	25.VI.02.9
42	MLP	25.VI.02.8
43	IAA	AA-4
44	IAA	AA-3
45	IAA	AA-5
46	IAA	AA-1
47	IAA	02.3
48	IAA	02.5
49	IAA	02.6

	COLECC.	NÚMERO
50	IAA	02.7
51	IAA	02.8
52	IAA	02.9
53	IAA	05.1
54	IAA	05.2
55	IAA	05.3
56	IAA	06.1
57	IAA	06.2
58	IAA	06.3
59	IAA	08.2
60	IAA	08.1
61	IAA	08.4
62	IAA	08.5
63	IAA	08.6
64	IAA	11.11
65	IAA	11.1
66	IAA	11.12
67	IAA	11.2
68	IAA	11.10
69	IAA	99.4
70	IAA	11.3
71	IAA	11.4
72	IAA	11.5
73	IAA	11.9
74	IAA	02.4
75	IAA	00-7
76	IAA	91-1
77	IAA	91-12
78	IAA	00-4
79	IAA	00-1
80	IAA	00-5
81	IAA	00-3
82	IAA	02.8
83	IAA	03.1
84	IAA	03.2
85	IAA	03.3
86	IAA	01.3
87	IAA	01.1
88	IAA	01.7
89	IAA	01.4
90	IAA	01.11
91	IAA	91.3
92	IAA	01.8
93	IAA	01.10
94	IAA	02.91
95	IAA	00.6
96	IAA	02.11
97	IAA	01.9
98	IAA	02.1

	COLECC.	NÚMERO
99	IAA	02.2
100	IAA	02.6
101	UDELAR	2102
102	MNHN	1955-148
103	MNHN	1972-643
104	MNHN	2011-2069
105	MMPMa	4083
106	MMPMa	4087
107	LAB	786-C
108	LAB	787-C
109	LAB	788-C
110	LAB	789-C

Arctocephalus tropicalis

	COLECC.	NÚMERO
1	MM	M 21-96
2	MM	1B
3	MM	102
4	MM	103
5	MCN	2637
6	MCN	2631
7	MCN	2504
8	MCN	2620
9	MCN	2458
10	MCN	2605
11	MCN	2642
12	MCN	2648
13	MCN	2611
14	MCN	2609
15	MCN	2511
16	MCN	2499
17	MCN	2496
18	MCN	2607
19	MCN	2623
20	MCN	2617
21	MCN	2646
22	MCN	2608
23	MCN	2615
24	MCN	2626
25	MCN	2641
26	MCN	2520
27	MCN	2510
28	MCN	2506
29	MCN	2632
30	MCN	2463
31	MCN	2640
32	MCN	2613
33	MCN	2502
34	MCN	2503
35	UFSC	1016
36	UFSC	1017
37	UFSC	1132
38	UFSC	1120
39	UFSC	1212
40	UFSC	1237
41	UFSC	1241
42	UFSC	1242
43	UFSC	1280
44	UFSC	1277
45	UFSC	1255
46	UFSC	1319
47	UFSC	1342
48	UFSC	1382
49	UFSC	1340

	COLECC.	NÚMERO
50	UFSC	1338
51	UFSC	1405
52	UDELAR	2104
53	UDELAR	2103
54	MHNM	3080
55	MHNM	3386
56	MHNM	6140
57	MHNM	6143
58	MNHN	1986-70
59	MNHN	1875-635
60	MNHN	1963-30
61	MNHN	2001-001
62	MNHN	1986-72
63	MNHN	1875-636
64	MNHN	1877-32
65	MNHN	1986-73
66	MNHN	1875-623
67	MNHN	1875-105
68	MNHN	1986-71
69	MNHN	1966-25
70	MNHN	1962-4151
71	MNHN	1971-118
72	MNHN	1978-334
73	MNHN	1976-383
74	MNHN	1962-4147
75	MNHN	1961-4148
76	MNHN	1952-4153
77	MNHN	1962-4150
78	MNHN	1962-4152
79	MNHN	1976-376
80	MNHN	1976-385
81	MNHN	1976-381
82	MNHN	1976-377
83	MNHN	1976-378
84	MNHN	1972-646
85	MNHN	1961-959
86	MNHN	1976-380
87	MMPMa	4142
88	MMPMa	4082

Zalophus californianus

	COLECC.	NÚMERO
1	USNM	14410
2	USNM	259655
3	USNM	200847
4	USNM	81523
5	USNM	105124
6	USNM	49509
7	USNM	35383
8	USNM	83710
9	USNM	81514
10	USNM	83691
11	USNM	259651
12	USNM	252144
13	USNM	255019
14	USNM	259653
15	USNM	259654
16	USNM	276054
17	USNM	276052
18	USNM	395725
19	USNM	283926
20	USNM	504613
21	USNM	395724
22	USNM	396917
23	NMB	10743
24	NMB	10815
25	NMB	5468
26	NMB	S/N
27	NMB	10940
28	NMB	10554

Zalophus wollebaeki

	COLECC.	NÚMERO
1	MNHN	1962-1148
2	MNHN	1964-1152
3	MNHN	1962-1144
4	MNHN	1962-1147
5	MNHN	1962-1158
6	MNHN	1962-1156
7	MNHN	1973-293
9	MNHN	1962-1150
10	MNHN	1962-1145
11	MNHN	1961-1141
12	MNHN	1962-1146
13	MNHN	1964-1142
14	MNHN	1962-1155
15	MNHN	1952-1151
16	MNHN	1962-1149

*Phocarctos hookeri***COLECCIÓN NÚMERO**

1	USNM	344982
2	USNM	344983
3	USNM	344981
4	USNM	344986
5	USNM	344985
6	USNM	344980
7	USNM	484526
9	USNM	344987
10	MNHN	1875-517
11	MNHN	1876-426
12	MNHN	1926-389
13	MNHN	1875-716

*Callorhinus ursinus***COLECCIÓN NÚMERO**

1	USNM	285693
2	USNM	285690
3	USNM	285700
4	USNM	258695
5	USNM	285691
6	USNM	285689
7	USNM	285696
9	USNM	285688
10	USNM	285682
11	USNM	285671
12	USNM	285694
13	USNM	285672
14	USNM	285669
15	USNM	286130
16	USNM	286158
17	USNM	286152
18	MHNM	43
19	MHNM	42

*Arctocephalus puillus***COLECCIÓN NÚMERO**

1	UDELAR	1515
2	MNHN	1966-218
3	MNHN	1974-103
4	MNHN	1966-219
5	NMB	8577
6	NMB	10697
7	NMB	10696
9	NMB	10447
10	NMB	6575

*Eumetopias jubatus***COLECCIÓN NUMERO**

1	USNM	7140
2	USNM	3631
3	USNM	8162
4	USNM	4701
5	USNM	4702
6	USNM	15660
7	USNM	15861
8	USNM	8163
9	USNM	86064
10	USNM	38228
11	USNM	49438
12	USNM	114830
13	USNM	131894
14	USNM	131895
15	USNM	133235
16	NMB	8727
17	NMB	7061
18	NMB	6501
19	NMB	10158
20	NMB	7559
21	NMB	6534

*Arctocephalus forsteri***COLECCIÓN NUMERO**

1	MNHN	1879-261
2	MNHN	1987-260
3	MNHN	1877-626

*Neophoca cinerea***COLECCIÓN NUMERO**

1	USNM	484832
2	USNM	504729
3	USNM	571463
4	MNHN	A10273
5	MNHN	A3568

Odobenus rosmarus

COLECCIÓN **NÚMERO**

1	USNM	291093
2	USNM	291094
3	MNHN	1935 263
4	MNHN	1922 302
5	MNHN	1933 561
6	MNHN	1928 312
7	MNHN	1961 61
8	NMB	C1420
9	NMB	2895
10	NMB	8818
11	NMB	9181
12	NMB	17548
13	ZN UZH	17548

Edades en OTARIIDAE

<i>Arctocephalus gazella</i>										
Colección	Número	Lugar	Sexo					Descalcificado con Fórmico		
				Anillos externos	Anillos ext. lavado	Líneas dentina	Líneas cemento	Diente	DENTINA	CEMENTO
IAA	00-3	ORCADAS	M	8	9	9	11	C	-	-
IAA	00-4	ORCADAS	M	8	8	9	9			
IAA	00-5	ORCADAS	M	7	8	8	8			
IAA	00-7	JUBANY	M	5	5	6	6			
IAA	01-1	JUBANY	M	7	8	11	9	C	11	
IAA	01-2	JUBANY	M	6	8	9	8			
IAA	01-3	JUBANY	M	8	9	13	10	C	13	
IAA	01-4	JUBANY	M	7	7	8	7	C	10	6
IAA	01-5	JUBANY	M	7	8	9	8			
IAA	01-6	JUBANY	M	9	9	12	11			
IAA	01-7	JUBANY	M	8	9	10	10			
IAA	01-8	JUBANY	M	-	-	-	-		-	-
IAA	01-9	ORCADAS	M	8	9	10	11			
IAA	01-11	ORCADAS	M	8	9	9	9			
IAA	01-12	ORCADAS	M	8	9	10	10	C	14	
IAA	02-1	ORCADAS	M	7	8	9	7	C	9	
IAA	02-2	ORCADAS	M	-	-	-	10			
IAA	02-3	JUBANY	M	9	9	11	8	C	12	
IAA	02-4	-	.	-	-	-	-			
IAA	02-5	JUBANY	M	7	11	15	12	C	13	
IAA	02-6	JUBANY	M	8	9	10	9			
IAA	02-7	JUBANY	M	6	6	7	8	C	8	
IAA	02-8	JUBANY	M	5	5	5	4	C	6	5
IAA	02-9	JUBANY	M	7	8	11	8	C	15	
IAA	02-10	JUBANY	M	-	-	-	-			
IAA	02-11	ORCADAS	M	-	-	-	7			
IAA	03-1	JUBANY	M	4	5	?	?			

IAA	03-2	JUBANY	M	9	10	11	12			
IAA	03-3	JUBANY	M	8	8	9	9	C	8	
IAA	05-1	ORCADAS	M	-	-	-	8			
IAA	05-2	ORCADAS	M	-	-	-	8	PC	7	-
IAA	05-3	ORCADAS	M	-	-	-	-			
IAA	05-4	ORCADAS	M	-	-	-	7			
IAA	06-1	ORCADAS	M	-	-	-	-			
IAA	06-2	ORCADAS	M	-	-	-	-			
IAA	06-3	ORCADAS	M	-	-	-	-			
IAA	08-1	JUBANY	M	7	8	9	9			
IAA	08-2	ORCADAS	M	8	9	12	-			
IAA	08-4	ORCADAS	M	9	10	10	9	C	11	
IAA	08-5	ORCADAS	M	7	8	8	8			
IAA	08-6 o 08-7	JUBANY	M	8	9	10	8			
IAA	08-7 o 08-7 bis	ORCADAS	M	8	9	9	9			
IAA	09-1	ORCADAS	M	2-3	3	-	-			
IAA	09-2	ORCADAS	M	-	-	-	AL MENOS 9			
IAA	09-3	ORCADAS	M	-	-	-	-			
IAA	09-4	ORCADAS	M	7	8	9	8	C	10	-
IAA	09-5	ORCADAS	M	7	7	8	8			
IAA	09-6	ORCADAS	M	7	8	9	8			
IAA	09-8	ORCADAS	M	6	8	9	10			
IAA	09-9	ORCADAS	M	6	7	6	6			
IAA	09-10	ORCADAS	M	8	8	11	11	C	13	
IAA	99-1	JUBANY	M	8	9	11	11			
IAA	99-2	JUBANY	M	9	10	10	8			
IAA	99-3	JUBANY	M	8	9	10	9			
IAA	91-3	ORCADAS	M	-	-	6	8			
IAA	91-4	ORCADAS	M	7	8	9	7	C	12	
IAA	09-7	-	.	-	-	-	-			
IAA	"2"	ORCADAS	M	-	6	7	7			
IAA	"8"	ORCADAS	M	7	9	9	7	C	9	-
IAA	"9"	ORCADAS	M	9	9	10	-	C	10	
IAA	"10"	ORCADAS	M	3	4	-	-			

MACN	21761	-	M	MAS DE 7	10	11	ROTO			
MACN	21859	-	M	8	8	8	8		9	
MACN	23666	ORCADAS	M	7	8	9	7	C	8	5
MACN	21352	SHETLAND DEL SUR	M	5	6	7	-		6	
MACN	21860	-	M	8	10	10	10			
MACN	21760	-	M	8	10	10	8	C	13	7
MACN	21062	-	.	7	9	10	8		10	
MACN	21354	-	M	5	8	8	MAS DE 4		10	
MACN	21754	-	M	9	10	12	ROTO		12	
MACN	16513	-	M	2	3	-	-			
MACN	21351	-	M	7	9	13	11		13	
MACN	21353	-	M	8	9	-	-			
MACN	21858	-	M	7	8	9	8	C	8	7
MACN	21996	-	M	7	8	8	7			
MACN	21757	-	M	5	9	8	7		9	
MACN	21756	-	M	MAS DE 7	8	9	9		7	
MLP	25.VI.02.8	-	.	-	-	-	-			
MLP	25.VI.02.9	ORCADAS	M	-	8	9	7	C	-	7
MLP	25.VI.02.10	ORCADAS	M	-	-	-	6			
MLP	25.VI.02.11	ORCADAS	M	-	-	-	-			
MLP	25.VI.02.12	ORCADAS	M	-	-	-	10			
MLP	25.VI.02.13	ORCADAS	M	8	9	12	AL MENOS 6	C		
MLP	25.VI.02.14	ORCADAS	M	-	-	7	10			
MLP	25.VI.02.15	ORCADAS	M	-	-	-	10			
MLP	25.VI.02.16	TIERRA DEL FUEGO	M	-	-	-	10			
MLP	25.VI.02.17	ORCADAS	M	-	-	-	9-12			
MLP	25.VI.02.18	ORCADAS	M	-	-	-	12			
MLP	25.VI.02.19	ORCADAS	M	-	-	-	10			
MLP	25.VI.02.20	ORCADAS	M	-	-	-	10	PC	-	7
MLP	25.VI.02.21	ORCADAS	M	AL MENOS 5	-	-	7			
MLP	25.VI.02.22	ISLA 25 DE MAYO	M	10	10	12	10		14	-
MLP	25.VI.02.23	ORCADAS	M	-	-	-	10			
MLP	25.VI.02.24	ISLA MEDIA LUNA	M	8	9	8	7			
MLP	1911	ORCADAS	M	7	8	7	ROTO			

MLP	1912	ORCADAS	M	-	-	-	-			
MMPma	4087	MAR DELPLATA	F	-	-	1	-			
MMPma	4083	CLAROMECO	F	8	8	8	AL MENOS 3			
MMPma	4142	CLAROMECO	F	-	-	-	-			
MMPma	4082	MAR DELPLATA	F	8	7	7	5			

<i>Arctocephalus australis</i>										
								Descalcificado con Fórmico		
Colección	Número	Lugar	Sexo	Anillos externos	Anillos ext. lavado	Líneas dentina	Líneas cemento	Diente	DENTINA	CEMENTO
Cat. Anat.	Ac 4		-	-	-	2	2	-		
MACN	20569	-	M	-	-	1	-	CS	-	-
MACN	29769	-	M	-	-	6	6	PEDACITO	-	4-5
MACN	25192	-	F	-	1	1	1	CS		
MACN	28261	-	-	-	1	1	1	C	1-2	-
MACN	21861	-	F	-	MAS DE 7	10	8	C (CORTE LONG)	10	-
MACN	28260	-	F?	-	0-1	0-1	-	C		
MACN	24732	-	M	9	11	9	8	I	10	8
MACN	20563	-	M	-	0-1	0-1	0-1			
MACN	21998	-	F	-	-	2	10			
MACN	20570	-	M	-	-	1-2	1	PC	2	-
MACN	23297	-	F	-	-	-	7	PC	MAS DE 7	-
MACN	28261	-								
MACN	20566	-	M	-	-	-	10			
MACN	21997	-	M	LEVES LINEAS	-	1	-			
MLP	1493	-	-	-	0-1	-	-	C	2	-
MLP	1061	PTO. LA PLATA	M	7	7	-	8	C		
MLP	1325	-	M	-	4	5-6	-			
MLP	14.IV.48.14	-	M	-	-	-	7	PC	-	7
MLP	1193	-	F	1	-	-	-			
MLP	14.IV.48.10	-	M	-	-	2	3			

MLP	12.XI.02.13	-	F	-	1	-	2	C	1-2	-
MMPma	4014	MAR CHIQUITA	M	-	-	10	9			
MMPma	4073	NECOCHEA	M	-	-	5	6	-	6	-
MMPma	4080	CLAROMECO	F	-	-	8	8	CORTE TRANS.	6 O MAS	-
MMPma	4081	CLAROMECO	M	-	-	-	4	CORTE TRANS.	7	-
MMPma	4084	CLAROMECO	M	-	-	-	-			
MMPma	4085	CLAROMECO	M	-	-	1	1			
MMPma	4094	MAR DEL PLATA	F	-	-	-	-			
MMPma	4143	CLAROMECO	M	-	-	-	7	CORTE TRANS.	6	-
MMPma	4228	MAR CHIQUITA	F	-	-	-		PC		
MMPma	4142	CLAROMECO	F	-	-	-	8			
MMPma	4154	-	M	-	-	1	2	I O PC		

Otaria flavescens										
Colección	Número	Lugar	Sexo	Anillos externos	Anillos ext. lavado	Líneas dentina	Líneas cemento	Descalcificado con Fórmico		
								Diente	DENTINA	CEMENTO
Cat. Anat.	AC 169	-	F	-	-	-	-	I, C ??	7-8	-
MACN	41226	-	M	5	7	9	9	I	11	-
MACN	22851	-	M	-	6	8	9	I	-	6
MACN	159	-	M	-	11	10	12	C	12	-
MACN	20573	GOLFO SAN JOSE	F	-	7-8	7	7	I	8	-
MACN	22853	-	F	-	5	11	9	I?	7-8	-
MACN	13.11	-	F	-	-	12	13	I, C	11	-
MACN	20578	PUNTA INDIIO	F	-	-	9	9	I, C	7-8	-
MACN	20572	-	F	-	-	12	10	I, C	11	-
MACN	20596	-	F	-	-	10	12	I, C	11	-
MACN	21737	-	F	-	7	7	8	I, C	7	-
MACN	21738	-	F	-	6	6	6	I, C	7	-
MACN	22608	-	F	-	-	8	8	I, C	11	-
MACN	50.52	-	M	4-5	5	6	6	C	6	
MACN	22609	-	M	-	6	5	5	C	7	
MACN	13.13	-	M	-	-	10	11	C	10-11	

MACN	25168	-	M	-	-	MAS DE 12	AL MENOS 15	C (CORTE TRANS)	11	
MACN	23.26	TIERRA DEL FUEGO	M	-	-	-	15	C (CORTE TRANS)	12	
MACN	21994	-	M	-	-	-	15	C (CORTE TRANS)	11-12	
MACN	22371	-	M	-	-	7	6	C (CORTE TRANS)	4	
MACN	21984	-	M	-	-	14	13	C (CORTE TRANS)	13	
MACN	21744	-	M	3	-	-	4	C	1	
MACN	20583	-	M	-	-	-	10	C (CORTE TRANS)	6	6
MACN	21743	-	M	-	-	4	5	PC O I	6	5
MACN	25138	-	F	-	-	-	6	PC O I	5-6	
MACN	20420	-	M	-	-	-	6	PC O I	6	
MACN	25.45	MONTE HERMOSO	M	-	-	-	4-5	C	AL MENOS 6	-
MACN	24733	-	M	-	-	-	11	PC	MAS DE 5	-
MACN	20592	-	M	-	-	4	6	PC	3	
MACN	24731	-	M	-	-	0	0	PC	0-1	
MACN	20588	-	M	-	-	2	2	PC	3	
MACN	27.27	-	M	-	-	-	11	PC	9-10	
MACN	22852	-	M	-	-	5	5	I		
MACN	13.14	-	M	-	-	-	13	I		
MACN	21740	-	F	-	-	-	1	I		
MACN	21739	-	F	-	-	-	1	PC		
MACN	23574	-		PEDACITOS				-	-	-
MACN	20594	-	M	-	-	1	0	C	0-1	-
MACN	28261	-	M	-	-	0	-	-	-	-
MLP	41	ZOO LA PLATA	F	-	-	-	11	PC O I	-	5
MLP	49	PUERTO LA PLATA	M	-	-	-	10	I	7-8	-
MLP	404	-	M	-	-	-	14	??	13	-
MLP	453	CHUBUT	M	-	-	-	11	I	10	-
MLP	465	-	F	-	-	-	10-14	I, C ??	12-13	-
MLP	475	-	F	-	-	-	AL MENOS 14	C	13	-
MLP	1060	-	F	-	-	-	7	PC	6	-
MLP	1328	-	M	-	-	-	12-8	I	11	-
MLP	1330	CHUBUT	M	-	-	-	MAS DE 13	I	10	-
MLP	1332	-	M	6-7	8-9	-	10	?	9	-
MLP	1526	-	M	10	10	-	MAS DE	PC	10	-

							10(16)			
MLP	1531	ZOO LA PLATA	F	5	-	-	MAS DE 4	PC	6	-
MLP	1532	-	M	-	-	-	MAS DE 12	PC	-	-
MLP	1886	ZOO LA PLATA	F	-	-	-	14	PC	12	-
MLP	1968	RIO NEGRO	F	-	-	-	13	C (CORTE TRANS)	9	-
MLP	4.X.94.4	BS. AS.	M	-	-	-	15	C (CORTE TRANS)	MAS DE 10	-
MLP	7.VII.50.1	-	F	6	6	4	5	C (CORTE TRANS)	4	-
MLP	8.X.01.8	MAR DEL PLATA	M	-	-	-	5	PC	4	-
MLP	12.XI.02.13	MAR DEL TUYU	F	-	-	-	2	I, C ??	2	-
MLP	14.IV.48.10	-	M	-	3	2	5	NO ESTA!!		
MLP	14.IV.48.9	-	M	-	-	-	6	PC C/T ??	7	-
MLP	26.IV.00.1	-	M	-	-	-	11	I (CORTE TRANS)	12	11
MLP	26.IV.00.3	-	M	-	-	-	16	I (CORTE TRANS)	12	14
MLP	26.IV.00.4	-	M	8	8	-	-	???	13	-
MLP	26.IV.00.5	-	F	-	-	-	3	C	3	
MLP	26.IV.00.6	-	M	2	3	2-3	4	C	7	
MLP	26.IV.00.7	-	F	-	-	-	14	PC	7	7
MLP	26.IV.00.8	-	M	-	-	-	10	I	10	-
MLP	26.IV.00.9	-	F	-	-	-	3	PC	2	-
MLP	26.IV.00.10	-	M	-	-	MAS DE 10	16	C (CORTE TRANS)	8	11
MLP	26.IV.00.11	-	M	7	8	8	8	C (CORTE TRANS)	7-8	7
MLP	26.XII.02.34	-	M	-	-	-	MAS DE 10	I (CORTE TRANS)	8	10
MLP	26.XII.02.36	-	M	-	-	8	8	I (CORTE TRANS)	12	-
MLP	27.X.97.14	USHUAIA	?	-	-	-	16	???	10	-
MLP	628	ZOO LA PLATA	F	-	-	3	4	I	3	-
MLP	82	-	M	-	-	-	10	??	3	-
MLP	26.IV.00.2	-	M	-	-	-	-	???	7	8
MLP	1331	-	M	-	-	-	-	-	-	-
MLP	26.XII.00.35	-	M	-	-	-	-	-	-	-
MMPma	4234	MAR CHIQUITA	M	-	-	13	-	C (CORTE TRANS)	17	MAS DE 14
MMPma	4013	GRAL. PUEYRREDON	M	-	-	-	-	C (CORTE TRANS)	10	-
MMPma	4233	MAR CHIQUITA	M	-	-	-	12	???	11	-
MMPma	4086	MAR CHIQUITA	M	-	-	-	9	PC	8	-

Edades en PHOCIIDAE

<i>Mirounga leonina</i>										
Colección	Número	Lugar	Sexo					Descalcificado con Fórmico		
				Anillos externos	Anillos ext. lavado	Líneas dentina	Líneas cemento	Diente	DENTINA	CEMENTO
IAA	00-8	ISLA NELSON	M	7	7	8	10	I	9	-
IAA	00-9	Base Carlin	F	5	5	4	4	C	4	-
IAA	02-12	Base Carlin	F	7	8	11	9	C	10	-
IAA	02-16	ORCADAS	M	-	-	2	-	PC	2	-
IAA	03-4	Base Carlin	F	7	8	12	-	C	12	-
IAA	03-5	Base Carlin	F	10	11	9	8	C	10	-
IAA	96-1	Base Carlin	F	5	5	5	4	C	5	-
IAA	99-5	Base Carlin	M	7	7	11	12	C feta	10	-
IAA	S/N	-	F	7	8	8	7	-	-	-
IAA	02-14	Base Carlin	M	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-16	ORCADAS	-	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-17	Base Carlin	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-18 (321 st)	Base Carlin	M	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-19 (347 st)	Base Carlin	M	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-20 (260 st)	Base Carlin	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-21 (319 st)	Base Carlin	M	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-22	Base Carlin	M	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-23	Base Carlin	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-24 (253 st)	-	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-26 (263 st)	Base Carlin	M	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-28	Base Carlin	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-29 (220 st)	Base Carlin	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	02-30 (318 st)	Base Carlin	M	-	-	1	-	-	-	-
IAA	AA-2	-	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	AA-6	-	M	-	-	1	-	C	1	-
IAA	AA-7	-	F	-	-	1	-	-	-	-

IAA	AA-8	-	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	AA-9	-	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	AA-10	-	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	AA-11	-	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	10	-	F	-	-	1	-	-	-	-
IAA	13	-	F	-	-	-	-	-	-	-
IAA	S/N 1	-	M	-	-	-	-	-	-	-
IAA	S/N 2	-	M	-	-	-	-	-	-	-
IAA	02-25	-	F	-	-	-	-	-	-	-
MACN	49.52	-	F	1	2	2	-	C	3	-
MACN	13.26	-	M					I	10	-
MACN	24.91	-	M					C	9	9
MACN	20434	-	F					C	13	-
MACN	20608	-	M					C feta	5	-
MACN	22611	-	F					C	4	-
MACN	22614	-	F					C	6-7	
MACN	22615	-	F					-	-	-
MACN	26222	-	M					C	5	-
MACN	24.24	-	M					C	6	9
MACN	22612	-	F					PC	10	-
MLP	947	-	M					C feta	9	-
MLP	1504	-	M					PC	-	-
MLP	26.IV.00.13	-	M					C feta	6	-

<i>Leptonychotes weddellii</i>										
Colección	Número	Lugar	Sexo	Anillos externos	Anillos ext. lavado	Líneas dentina	Líneas cemento	Descalcificado con Fórmico		
								Diente	DENTINA	CEMENTO
Cat. Anatomía	35	-	-	-	-	10	9	-	9-10	-
IAA	01-13	Base Carlin	-	-	-	-	-	C	3-4	-
IAA	02-13	Base Carlin	INDET	-	-	11	12	PC	7	12 !!
IAA	02-15	ORACDAS	-	-	-	2	-	C	2	-
IAA	08-3	ORCADAS	-	2	2	2	2	C	2	-

MACN	13.27	-	-	-	-	3	3	I	4	-
MACN	19.19	-	-	-	-	VER	4	C	4	-
MACN	20628	-	-	-	-	-	6	C	11	-
MACN	22610	-	-	-	6	10	9	-	9	-
MACN	22854	-	-	-	-	2	2	C	3	-
MACN	49251	-	-	-	-	8	6	C	7-8	-
MACN	4226	-	-	-	-	-	8	PC	7-8	-
MACN	4234	-	-	-	-	6	5	PC	4-5	-
MACN	20626	-	-	-	-	-	10	PC	8-9	-
MLP	31.XII.02.23	-	-	-	-	-	10	-	10	-
MLP	14.IV.42.12	-	-	4	-	3	3	C	2-3	-
SCAGLIA	4229	-	-	-	-	14	11	C	15	-

<i>Hydrurga leptonyx</i>										
Colección	Número	Lugar	Sexo	Anillos externos	Anillos ext. lavado	Líneas dentina	Líneas cemento	Descalcificado con Fórmico		
								Diente	DENTINA	CEMENTO
IAA	95-01	ISLA MEDIA LUNA	-	-	-	15	14	C	10	-
MACN	13.17	-	-	-	-	0-1	0	C	1-2	-
MACN	20435	-	-	-	-	MAS DE 10	13	I	10	-
MACN	10.6	-	-	-	-	9	MAS DE 6	PC	9	-
MACN	20396	-	-	-	-	13	15	PC	9-10	-
MACN	32208	-	-	-	-	6	6	I	6	-
MACN	32209	-	-	-	-	6	6	PC	7	-
MACN	49250	-	-	-	-	-	7-13	PC	6	-
MLP	26.IV.00.14	-	-	-	-	5	4	-	-	-
MLP	14.IV.48.11	-	-	-	-	7	9	C	10	-
MLP	30.XII.02.10	-	-	-	-	-	5	C	4	-
MLP	1059	-	-	-	-	16	14	C	15-16	-
MLP	691	-	-	-	-	10	10	C	12-13	-
MLP	1327	-	-	-	-	7	-	C	6	-

<i>Lobodon carcinophagus</i>										
								Descalcificado con Fórmico		
Colección	Número	Lugar	Sexo	Anillos	Anillos	Líneas	Líneas	Diente	DENTINA	CEMENTO
				externos	ext. lavado	dentina	cemento			
IAA	00.10	Base Carlini	-	-	-	4	4		1	
IAA	AA.12	-	-	-	-	5	3		2	
IAA	AA.13	-	-	-	-	4	-		1	
IAA	13-3	-	-	-	-	4	-	PC	5	6
MACN	19.20	-	-	-	-	5	5	PC	2	-
MACN	20605	-	-	-	-	-	3	PC	1	-
MACN	24492	-	-	-	-	9	10	PC	8	-
MLP	474	-	-	-	-	-	14	PC	14	-
MLP	22.III.99.10	-	-	4	-	4	2	PC	6	-
MLP	30.XII.02.11	-	-	MAS DE 10	-	16	23 !!!!	C	20	-

<i>Lobodon carcinophagus</i> DE MARAMBIO										
								Descalcificado con Fórmico		
Colección	Número	Lugar	Sexo	Anillos	Anillos	Líneas	Líneas	Diente	DENTINA	CEMENTO
				externos	ext. lavado	dentina	cemento			
IAA	524	MARAMBIO	F						9	
IAA	526	MARAMBIO	M					PC	7	
IAA	528	MARAMBIO	INDET	FALTA					5	
IAA	529	MARAMBIO	F					C-PC	4	
IAA	530	MARAMBIO	F					PC	12	
IAA	531	MARAMBIO	M	FALTA					-	
IAA	532	MARAMBIO	F					C?	5	
IAA	533	MARAMBIO	F					PC	6	
IAA	534	MARAMBIO	F	FALTA					-	
IAA	535	MARAMBIO	F					PC	7	

IAA	539	MARAMBIO	F	FALTA					8	
IAA	540	MARAMBIO	F	FALTA					6	
IAA	541	MARAMBIO	INDET					PC	6-7	
IAA	542	MARAMBIO	F					PC	4	
IAA	543	MARAMBIO	F					PC	10	
IAA	544	MARAMBIO	INDET	FALTA					4	
IAA	545	MARAMBIO	M					PC	3	
IAA	546	MARAMBIO	F					PC	5-9	
IAA	548	MARAMBIO	F	FALTA					5-8	
IAA	549	MARAMBIO	F					PC	3-4	
IAA	581	MARAMBIO	F					PC	6	
IAA	582	MARAMBIO	INDET	FALTA					10	
IAA	583	MARAMBIO	M	FALTA					AL MENOS 5	
IAA	584	MARAMBIO	F					PC	110	
IAA	585	MARAMBIO	INDET					PC	13	
IAA	586	MARAMBIO	INDET					PC	14	
IAA	587	MARAMBIO	F					PC	4	
IAA	588	MARAMBIO	F					PC	4	
IAA	590	MARAMBIO	M					PC	5	
IAA	780	MARAMBIO	INDET					PC	AL MENOS 10	

Material examinado de oído interno, oído medio y oído externo

	TACs	Micro CT	Desgaste
<i>Mirounga leonina</i>			
IAA- 01.14	X		
IAA-	X		
IAA-	X		
IAA-02.16	X		
IAA-03.5	X		
IAA-00.8	X		
IAA-00.9	X		

Leptonychotes weddellii

IAA-02.13	X		
IAA-02.15	X		
IAA-08.3	X		
IAA 09 11		X	

Hydrurga leptonyx

MACN 13.17	X		
MACN 20396	X		
MLP 26.IV.00.14	X		
MLP 14.IV.48.11	X		
MLP 30.XII.02.1	X		

Lobodon carcinophagus

IAA 530	X		
MLP 22.III.99.10	X		
AAC 542		X	

Ommatophoca rossii

MACN	X		
MACN	X		

Mirounga angustirostris

MVZ 184140	X		
------------	---	--	--

	TACs	Micro CT	Desgaste
<i>Otaria byronia</i>			
MLP	X		
MLP	X		
ACC a			X
ACC b			X
AAC (donacion)			X
LAMAMA 112		X	

Arctocephalus australis

MLP 1326		X	
MLP s/n	X		
MLP s/n	X		
MCN 2820		X	

Arctocephalus gazella

AAC 789-C		X	
MCN 2820		X	
IAA	X		
IAA	X		

Arctocephalus tropicalis

MCN 2648	X		
MCN 2623	X		
MCN 2506	X	X	
MCN 24.99	X		
MCN 2632	X		
MCN 2496		X	

Cabezas con material blando

<i>Mirounga leonina</i>	IAA 1
<i>Mirounga leonina</i>	IAA 2
<i>Mirounga leonina</i>	IAA 3
<i>Mirounga leonina</i>	IAA 4
<i>Leptonychotes weddellii</i>	IAA 5
<i>Hydrurga leptonyx</i>	IAA 6
<i>Lobodon carcinophagus</i>	IAA 7
<i>A. gazella</i>	MM 1
<i>A. gazella</i>	C 1
<i>A. gazella</i>	IAA 8
<i>A. australis</i>	C2



Bibliografía



BIBLIOGRAFÍA

- Adams, D.C., Nistri, A.** (2010). Ontogenetic convergence and evolution of foot morphology in European cave salamanders (Family: Plethodontidae). *BMC Evol Biol* 10, 216.
- Adams, D.C., Otárola-Castillo, E.** (2013). Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods Ecol Evol* 4, 393–399.
- Adams, D.C., Rohlf F.J., Slice D.E.** (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. *Ital J Zool* 71,5–16.
- Adams, D.C., Rohlf F.J., Slice D.E.** (2013) A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix* 24, 8.
- Aguayo, A., and Maturana R.** (1973). Presencia de lobo marino común *Otaria flavescens* en el litoral chileno. *Biol. Pesq. Chile, Santiago* (Chile) 6:45-75.
- Alloing-Séguier, L., Sánchez-Villagra, M. R., Lee, M. S., & Lebrun, R.** (2013). The bony labyrinth in diprotodontian marsupial mammals: diversity in extant and extinct forms and relationships with size and phylogeny. *Journal of Mammalian Evolution*, 20(3), 191-198.
- Anas, R.E.** (1970). Accuracy in assigning ages to fur seals. *J. Wildl. Manag.* 34: 844–852.
- Anliker, M., & Buskirk, W. V.** (1971). The role of perilymph in the response of the semicircular canals to angular acceleration. *Acta oto-laryngologica*, 72(1-6), 93-100.
- Árnason, U., K. Bodin, A. Gullberg, C. Ledje, and S. Mouchaty** (1995). “A Molecular View of Pinniped. Relationships with Particular Emphasis on the True Seals.” *J. Mol. Evol.* 40: 78–85.
- Arnaudo, M. E., Soibelzon, L. H., Bona, P., & Schubert, B.** (2014). First Description of the Auditory Region of a Tremarctinae (Ursidae, Mammalia) Bear: The Case of *Arctotherium angustidens*. *Journal of Mammalian Evolution*, 21(3), 321-330.
- Baldi, R.** (1992) Efecto del espacio disponible sobre el comportamiento social y el éxito reproductivo del elefante marino del sur, *Mirounga leonina*, en la Patagonia. Puerto Madryn, Argentina: Tesis de Grado, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia.
- Barnes, L. G.** (1992). “A New Genus and Species of Middle Miocene Enaliarctine Pinniped (Mammalia: Carnivora) from the Astoria Formation in Coastal Oregon.” *Nat. Hist. Mus. LA. Cty., Contrib. Sci.* 431: 1–27.
- Barnes, L.G.** (1989). “A New Enaliarctine Pinniped from the Astoria Formation, Oregon, and a Classification of the Otariidae (Mammalia: Carnivora).” *Nat. Hist. Mus. L.A. Cty., Contrib. Sci.* 403: 1–28.
- Beaumont, G.** (1968) Note sur la region auditive de quelques Carnivores. *Arch Sci* 21, 211–224
- Beck, C. A., Bowen, W. D., McMillan, J. I., & Iverson, S. J.** (2003). Sex differences in the diving behaviour of a size-dimorphic capital breeder: the grey seal. *Animal Behaviour*, 66(4), 777-789.



- Beentjes, M. P.** (1990). "Comparative Terrestrial Locomotion of the Hooker's Sea Lion (*Phocartos hookeri*) and the New Zealand Fur Seal (*Arctocephalus forsteri*): Evolutionary and Ecological Implications." *Zool. J. Linn. Soc.* 98: 307–325.
- Bengtson J.L., Stewart B.S.** (1997). Diving patterns of a Ross seal (*Ommatophoca rossii*) near the eastern coast of the Antarctic peninsula. *Polar Biol.* 18:214-218.
- Bengtson, J. L. and Siniff, D. B.** (1981). Reproductive aspects of female crab-eater seals (*Lobodon carcinophagus*) along the Antarctic Peninsula. *Canadian Journal of Zoology* 59: 92-102.
- Bengtson, J. L. and Stewart, B. S.** (1992). Diving and haulout behavior of crab-eater seals in the Weddell Sea, Antarctica, during March 1986. *Polar Biology* 12: 635-44.
- Bengtson, J.L.** (1988). Long-term trends in the foraging patterns of females Antarctic fur seals at South Georgia. Pages 286-91 in Sahrhage, D. (Ed.) *Antarctic Ocean and Resources Variability*. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg.
- Benoit, J., Crumpton, N., Merigeaud, S., & Tabuce, R.** (2014). Petrosal and bony labyrinth morphology supports paraphyly of Elephantulus within Macroscelididae (Mammalia, Afrotheria). *Journal of Mammalian Evolution*, 21(2), 173-193.
- Berge, C. Penin, X.** (2004). Ontogenetic allometry. Heterochrony, and interspecific differences in the skull of African apes, using tridimensional procrustes analysis. *Am J Phys Anthropol* 124, 124–138.
- Berns CM, Adams DC** (2013) Becoming different but staying alike: patterns of sexual size and shape dimorphism in bills of hummingbirds. *Evol Biol* 40, 246–260.
- Berta, A. Sumich J.M., Kovacs, K.M.** (2006). *Marine Mammals: Evolutionary Biology*. 2nd edn. Burlington and California, USA: Elsevier
- Berta, A.** (1991). "New *Enaliarctos* (Pinnipedimorpha) from the Oligocene and Miocene of Oregon and the Role of "Enaliaretids" in Pinniped Phylogeny." *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 69: 1–33.
- Berta, A.** (1994). "New Specimens of the Pinnipediform *Pteronarctos* from the Miocene of Oregon." *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 78: 1–30.
- Berta, A., & Adam, P. J.** (2001). Evolutionary biology of pinnipeds. *Secondary adaptation of tetrapods to life in the water*, 235-260.
- Berta, A., and A. R.Wyss** (1994). "Pinniped Phylogeny." *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.* 29: 33–56.
- Berta, A., and P. Adam** (2001). Evolutionary biology of pinnipeds. In "Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water" (J-M. Mazin and V. de Buffrenil, eds.), pp. 235–260. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen, Germany.
- Bester, M.N.** (1980). The southern elephant seal (*Mirounga leonina*) at Gough Island. *S Afr J Zool* 15, 235–239.
- Bester M.N., Lenglar, P.Y.** (1982). An analysis of the southern elephant seal *Mirounga leonina* breeding population at Kerguelen. *S Afr J Antarct Res* 12, 11–16.
- Bester, M. N.** (1987). Subantarctic fur-seal, *Arctocephalus tropicalis*, at Gough Island (Tristan Da Cunha group). *NOAA Technical Report NMFS* 51: 57-60.
- Bester, M. N.** (1990). Reproduction in the male sub-Antarctic fur-seal *Arctocephalus tropicalis*. *Journal of Zoology*, London 222: 177-85.
- Bester, M. N.** (1995). Reproduction in the female Subantarctic fur-seal, *Arctocephalus*



- Biacabe, B., Mom T., Avan P., Bonfils, P.** (2000). Anatomía funcional de las vías auditivas. Encyclopédie Médico-Chirurgicale-E-20-022-A-10.
- Billet, G., Hautier, L., & Lebrun, R.** (2015). Morphological diversity of the bony labyrinth (inner ear) in extant xenarthrans and its relation to phylogeny. *Journal of Mammalogy*, gyv074.
- Blanks, R. H. I., Curthoys, I. S., & Markham, C. H.** (1975). Planar relationships of the semicircular canals in man. *Acta oto-laryngologica*, 80(1-6), 185-196.
- Blix, A. S., & Nordøy, E. S.** (2007). Ross seal (*Ommatophoca rossii*) annual distribution, diving behaviour, breeding and moulting, off Queen Maud Land, Antarctica. *Polar Biology*, 30(11), 1449-1458.
- Boäs, J.E.** (1912). Ohrknorpel and äusseres Ohr der Säudetiere: Eina Vergleichend-anatomischa Untersuchung. Nielsen and Lyduche, Copanhangen.
- Boeuf, B. J. L., Costa, D. P., Huntley, A. C., & Feldkamp, S. D.** (1988). Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Journal of Zoology*, 66(2), 446-458.
- Bonner, W. N.** (1981) Southern fur seals- *Arctocephalus*. In Handbook of marine mammals. Vol. 1, The walrus, sea lions, fur seals and sea otters, ed. S.H. Ridway and R.J. Harrison, 161-208. London : Academic Press.
- Bookstein, F., Schäfer, K., Prossinger, H., Seidler, H., Fieder, M., Stringer, C., & Recheis, W.** (1999). Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern Homo by morphometric analysis. *The Anatomical Record*, 257(6), 217-224.
- Bookstein, F.L.** (1997). Landmark methods for forms without landmarks: localizing group differences in outline shape. *MedImage Anal* 1, 225–243.
- Bowen, W.D., Sergeant, D.E. y & Oslashritsland, T.** (1983). Validation of age estimation in the harp seal, *Phoca groenlandica*, using dentinal annuli. *Canadian Journal of Fisheries. Aquatic Sciences* 40:1430-1441.
- Bowen, W.D.** (1991). Behavioral ecology of pinniped neonates. In "The Behaviour of Pinnipeds"(D.Renouf, ed.), pp. 66–127. Capman & Hall, New York.
- Boyd, I.L., Arnbom, T.** (1991). Diving behavior in relation to water temperature in the southern elephant seal: foraging implications. *Polar Biol* 11, 259–266.
- Boyd, I.L., y Roberts, J.P.** (1993). Tooth growth in male Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) from South Georgia—indicator of long-term growth history. *J Zool (Lond)*. 229:177–190.
- Boyd, I.L., Croxall, J.P., Lunn, N.J., y Reid, K.** (1995). Population demography of Antarctic fur seals: the costs of reproduction and implications for life-histories. *J. Anim. Ecol.* 64: 505–518.
- Burns, J.J.** (1981). Bearded seal *Erignathus barbatus* Erxleben, 1777. *Handbook of marine mammals*, 2, 145-170.
- Burns, J.J.** (1981). Ribbon seal *Phoca fasciata* Zimmerman, 1783. In "Handbook of Marine Mammals," (S.H. Ridgway and R. J. Harrison, eds.), pp. 89–109. Academic Press, London.
- Burns, J. J., & Fay, F. H.** (1970). Comparative morphology of the skull of the ribbon seal, *Histiophoca fasciata*, with remarks on systematics of Phocidae. *Journal of Zoology*, 161(3), 363-394.
- Burton, H.R.** (1985). Tagging studies of male southern elephant seals (*Mirounga leonina* L.) in the Vestfold Hills area, Antarctica, and some aspects of their



- behaviour. In *Studies of sea mammals in south latitudes*. Ling, J. K. and Bryden M. M. (eds). South Australian Museum, Adelaide, pp. 19-30.
- Campagna, C., Fedak, M.A., McConnell, B.J.** (1999). Post-breeding distribution and diving behavior of adult male southern elephant seals from Patagonia. *J Mammal* 4, 1341–1352.
- Campagna, C., Boeuf, B. L., Blackwell, S. B., Crocker, D. E., & Quintana, F.** (1995). Diving behaviour and foraging location of female southern elephant seals from Patagonia. *Journal of Zoology*, 236(1), 55-71.
- Campagna, C., Le Boeuf, B.J., Cappelletto, H.L.** (1988b). Group raids: a mating strategy of male southern sea lions. *Behav* 105:224–249
- Campagna, C., Lewis, M.** (1992). Growth and distribution of a southern elephant seal colony. *Marine Mammals Sci* 8, 387–396.
- Campagna, C., Lewis, M., Baldi, R.** (1993). Breeding biology of southern elephant seals in Patagonia. *Marine Mammals Sci* 9, 34–47.
- Campagna, C., Piola, A. R., Marin, M. R., Lewis, M., Zajaczkovski, U., & Fernández, T.** (2007). Deep divers in shallow seas: Southern elephant seals on the Patagonian shelf. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54(10), 1792-1814.
- Campagna, C., Quintana, F., Le Boeuf, B. J., Blackwell, S., & Crocker, D. E.** (1998). Diving behaviour and foraging ecology of female southern elephant seals from Patagonia. *Aquat Mamm* 4, 1–11.
- Campagna, C., Rivas, A.L., Marin, M.R.** (2000). Temperature and depth profiles recorded during dives of elephant seals reflect distinct ocean environments. *J Mar Syst* 24, 299–312.
- Campagna, C.** (1985.) The breeding cycle of the Southern Sea Lion, *Otaria bironia*. *Marine Mammal Science*, 1 (3):210-218.
- Campagna, C., & Le Boeuf, B. J.** (1988a). Reproductive behaviour of southern sea lions. *Behaviour*, 104(3), 233-261.
- Campagna, C., Werner, R., Karesh, W., Marin, M. R., Koontz, F., Cook, R., & Koontz, C.** (2001). Movements and location at sea of South American sea lions (*Otaria flavescens*). *Journal of Zoology*, 255(2), 205-220.
- Canevari, M., Vaccaro, O.** (2007). Guía de mamíferos del sur de América del Sur. Ed. L.O.L.A. (Literature of Latin América). Pp 413
- Carlini, A.R., Poljak, S., Daneri, G.A., et al.** (2006). The dynamics of male harem dominance in southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at the South Shetland Islands. *Polar Biol* 29, 796–805.
- Carlson, (2014).** Embriología humana y del desarrollo 5ª edición. Ed El.s.e.v.i.e.r. pp 521. ISBN: 978-84-9022-463-2
- Carrick, R. Ingham, E.S.,** (1962). Studies on the southern elephant seal, *Mirounga leonina*. (L). II canine tooth structure in relation to function and age determination. *C.S.I.R.O. wildl. Res. (Australia)* 7 (2):102-18+ 8 pls.
- Carrick, R., Csordas, S. E. and Ingham, S. E.** (1962 a). Studies on the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.) IV. Breeding and development. *CSIRO Wildlife Research* 7: 161-197.
- Carrick, R., Csordas, S. E. Ingham, S. E. and K Keith** (1962b). Studies on the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.) part 3. The annual cycle in relation



- to age and sex. *Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization CSIRO Wildlife Research* 7: 119-160
- Casaux, R., Baroni, A. Ramon, A.** (2006). The diet of the Weddell seal *Leptonychotes weddelli* at the Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Polar Biol.* 29:257-262.
- Casaux, R., Baroni, A. Carlini, A.** (1997). The diet of the Weddell seal *leptonychotes weddelli* at Harmony Point, South Shetland Islands. *Polar Biol* 18:371-375.
- Caughley, G.** (1977). Analysis of vertebrate populations. John Wiley & Sons, Chichester, U.K.
- Clarke, M. R. and MacLeod, N.** (1982). Cephalopod remains in the stomachs of eight Weddell seals. *Br. Antarct. Surv. Bull* N° 57, pp 33-40
- Claude, J.** (2008). Morphometrics with R. New York, USA: Springer.
- Condy, P.R.** (1979). Annual cycle of the southern elephant seal *Mirounga leonina* (Linn.) at Marion Island. *S Afr J Zool* 14, 95–102.
- Costa, D.P. and Crocker, D.E.** (1996). Foundations for ecological research west of the Antarctic peninsula Antarctic Research Series, Vol. 70, pages 287-301.
- Cousin, R. P., Fenart, R., & Deblock, R.** (1981). Variations ontogéniques des angles basi-crâniens et faciaux. Etudes comparatives chez Homo et chez Pan. *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 8(2), 189-212.
- Crespo, E.A.** (1984). Dimorfismo sexual en los dientes caninos en los craneos del lobo marino del sur, *Otaria flavescens* (shaw) (pinnipedia, Otariidae). *Rev. Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia e instituto Nacional de investigacion de las Ciencias Naturales. Zoologia*, tomo XIII, N° 25. Pag 243-254.
- Curthoys, I. S., Blanks, R. H. I., & Markham, C. H.** (1977). Semicircular canal functional anatomy in cat, guinea pig and man. *Acta oto-laryngologica*, 83(1-6), 258-265.
- Dabin, W., G. Beuplet, E. Crespo and C. Guinet.** 2004. Age structure, growth and demographic parameters in breeding-age female subantarctic fur seals, *Arctocephalus tropicalis*. *Canadian Journal of Zoology* 82:1043–1050.
- Dasmahapatra, K. K., Hoffman, J. I., & Amos, W.** (2009). Pinniped phylogenetic relationships inferred using AFLP markers. *Heredity*, 103(2), 168-177.
- Davis, C. S., I. Delisle, I. Stirling, D. B. Siniff, and C. Strobeck.** (2004). "A Phylogeny of the Extant Phocidae Inferred from Complete Mitochondrial DNA Coding Regions." *Mol. Phylogenet. Evol.* 33: 363–377.
- De Beer, G.R** (1937). The Development of the Vertebrate Skull, Clarendon Press, Oxford.
- DeMaster, D. P.** (1979). Weddell seal. In *Mammals in the seas. Vol II. Pinniped Species Summaries and Report on Sirenians*. FAO Fisheries Series No. 5, Food and Agriculture Organization, Rome, pp. 130-4.
- DeMaster, D. P.** (1979). Weddell seal. In *Mammals in the seas. Vol II. Pinniped Species Summaries and Report on Sirenians*. FAO Fisheries Series No. 5, Food and Agriculture Organization, Rome, pp. 130-4
- Deméré, T. A.** (1994). "Two New Species of Fossil Walruses (Pinnipedia: Odobenidae) from the Upper Pliocene San Diego Formation, California." *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.* 29: 77–98.



- Deméré, T. A., A. Berta, and P. J. Adam** (2003). "Pinnipedimorph Evolutionary Biogeography." *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 279: 32–76.
- Diamante V.** (2004). Otorrinolaringología y afecciones conexas. Ed. El Ateneo pp 1-591
- Dohlman, G. F., & Kuehn, L. A.** (1973). The role of the perilymph in semicircular canal stimulation. *Acta oto-laryngologica*, 75(2-6), 396-404.
- Doidge, D. W. and Croxall, J. P.** (1985). Diet and energy budget of the Antarctic fur-seal, *Arctocephalus gazella*, at South Georgia. In *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Siegfried, W. R., Condy, P. R. and Laws R. M. (eds). Springer-Verlag, Berlin, pp. 543-50.
- Doidge, D. W. and Croxall, J. P.** (1989). Factors affecting weaning weight in Antarctic fur-seals *Arctocephalus gazella* at South Georgia. *Polar Biology* 9: 155-60.
- Doran, A.H.G** (1879). The mammalian ossicula auditus. *Transaction of the Linnean Society London Zoology*, 2nd Ser. 1:371-497.
- Dryden, I.L., Mardia, K.V.** (1998). Statistical Shape Analysis. Chichester: Wiley.
- Echteler, S.M., Fay, R.R., Popper, A.N.** (1994). Structure of the mammalian cochlea. In: Fay RR, Popper AN (eds), *Comparative Hearing: Mammals*. New York: Springer-Verlag, pp. 134–171.
- Eder, B.E., Lewis, M.N., Campagna, C., et al.** (2010). Evidence of demersal foraging from stable isotope analysis of juvenile elephant seals from Patagonia. *Mar Mamm Sci* 26, 430–442.
- Eisenberg, J.F.** (1989). An introduction to the Carnivora. In: *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. (ed. Gittleman JL), pp. 1–9, Ithaca, NY: Cornell University Press.
- English, A. W.** (1974). *Functional Anatomy of the Forelimb in Pinnipeds*. PhD thesis, University of Illinois MedCenter, Chicago.
- English, A.W.** (1976). "Limb Movements and Locomotor Function in the California Sea Lion (*Zalophus californianus*)."
J. Zool. Soc. London 178: 341–364.
- Erguen., B., Baykara, M., Polat, C.** (2013). An investigation on magnetic imaging findings of the inner ear: A relationship between the internal auditory canal, its nerves and benign paroxysmal positional vertigo. *Biomedical Signal Processing and Control* 9 (2014) 14-18.
- Erickson, A. W. and Hanson, M. B.** (1990). Continental estimates and population trends of Antarctic ice seals. In *Antarctic ecosystems: ecological change and conservation*. Kerry, K. R. and Hempel, G. (eds). Springer-Verlag, Berlin, pp. 253-64.
- Evans, K. y M. Hindell.** (2004). The age structure and growth of female sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in southern Australian waters. *Journal of Zoology (London)* 263:237–250.
- Falabella, V., Lewis, M., Campagna, C.** (1999). Development of cardiorespiratory patterns associated with terrestrial apneas in freeranging southern elephant seals. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72: 64-70.
- Fawcett, E.** (1918). The Primordial Cranium of *Pœcillophoca Weddelli* (Weddell's Seal), at the 27 mm. CR Length. *Journal of anatomy*, 52(Pt 4), 412.



- Fay, F. H.** (1981). Walrus-*Odobenus rosmarus*. In "Handbook of Marine Mammals," Vol. 1 (S. H. Ridgway, and R. J. Harrison, eds.), pp. 1–23. Academic Press, London.
- Feldkamp, S. D., DeLong, R. L., & ANTONELIS, G.** (1983). Diving behavior of California sea lions (*Zalophus californianus*). In *Proceedings of the fifth biennial conference on the biology of marine mammals* (Vol. 5).
- Field, I.C., Bradshaw, J.A., Van den Hoff J, et al.** (2007). Age-related shifts in the diet composition of southern elephant seal expand overall foraging niche. *Mar Biol* 150, 1441–1452.
- Fleischer, G.** (1978). Evolutionary principles of the mammalian middle ear. *Adv Anat Embryol Cell Biol* 55, 1–70.
- Fleischer, G.** (2013). *Evolutionary principles of the mammalian middle ear* (Vol. 55). Springer Science & Business Media.
- Flower, W.H.** (1869). On the value of the characters of the Carnivora, and on the systematic position of *Bassaris* and other disputed forms. *Proc Zool Soc Lond* 37, 4–37.
- Flynn, J. J., M. A. Nedbal, J. W. Dragoo, and R. L. Honeycutt** (2000). "Whence the Red Panda? *Mol.mPhylogenet. Evol.* 170: 190–199.
- Flynn, J. J., N. A. Neff, and R. H. Tedford** (1988). Phylogeny of the Carnivora. In "The Phylogeny and Classification of the Tetrapods" (M. J. Benton, ed.), Vol. 2, pp. 73–116. Clarendon Press, Oxford.
- Gales, N.J., Coughram, D. & Queale, L. F.** (1992). Records of Subantarctic fur seals *Arctocephalus tropicalis* in Australia. *Aust. Mammal.* 15: 135-138.
- Galimberti, F., Boitani, L.** (1999). Demography and breeding biology of a small, localized population of southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Mar Mamm Sci* 15, 159–178.
- Gannon P. Eden AR, Laitman JT** (1988) The subarcuate fossa and cerebellum of extant primates: Comparative study of a skull-brain interface. *American Journal of Physical Anthropology* 77:143-164.
- Gaupp E.** (1900). Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. *Anatomische Ergebnisse* 10:847-1001
- Gaupp, E., & Semon, R.** (1908). *Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von Echidna aculeata var. typica*. Fischer.
- Gavrilov, R.** (1858). *Curso de Anatomía y Fisiología comparadas*. Imprenta de la Universidad Nacional de Tucumán (R Argentina).
- Gazo, M., Lydersen, C., & Aguilar, A.** (2006). Diving behaviour of Mediterranean monk seal pups during lactation and post weaning. *Marine Ecology Progress Series*, 308, 303-309.
- Gentry, R. L., & Kooyman, G. L. (Eds.)**. (2014). *Fur seals: maternal strategies on land and at sea*. Princeton University Press.
- Ginsburg, L.** (1966). Les amphicyons des Phosphorites du Quercy. *Ann Paleontol* 52, 23–64.
- Gjertz, I., Kovacs, K. M., Lydersen, C., & Wiig, Ø.** (2000a). Movements and diving of adult ringed seals (*Phoca hispida*) in Svalbard. *Polar Biology*, 23(9), 651-656.



- Gjertz, I., Kovacs, K. M., Lydersen, C., & Wiig, Ø.** (2000b). Movements and diving of bearded seal (*Erignathus barbatus*) mothers and pups during lactation and post-weaning. *Polar Biology*, 23(8), 559-566.
- Goldberg, J. M., & Fernandez, C.** (1971). Physiology of peripheral neurons innervating semicircular canals of the squirrel monkey. I. Resting discharge and response to constant angular accelerations. *J Neurophysiol*, 34(4), 635-660.
- Goldsworthy, S.D.** (1991). *Status report on eared seals (Otariidae) in Australia and its territories*. Prepared for the Australian National Parks and Wildlife Service, *Endangered Species program*, 18pp.
- Goldsworthy, S.D.; Shaughnessy, P.D.** (1995a). Subantarctic fur seal *Arctocephalus tropicalis* (Gray, 1872). In the mammals of Australia. Strahan, R. (ed.). Reed Books, Chatswood, pp. 683-4.
- Goldsworthy, S.D.; Shaughnessy, P.D.** (1995b). Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* (Peters, 1875). In the mammals of Australia. Strahan, R. (ed.). Reed Books, Chatswood, pp. 378-80.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C.** (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774-786.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Källersjö, M., Oxelman, B., & Szumik, C. A.** (2003). Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19(4), 324-332.
- Gordon, K.** (1981). "Locomotor Behaviour of the Walrus (*Odobenus*)."*J. Zool. Soc. London* 195: 349–367.
- Graham, S.F.** (1967). Seal ears. *Science* 155, 489.
- Gray, H.** (1858). *Gray's anatomy. Anatomy, descriptive and surgical*. 15th revised edition. Gramercy Books, Random House Value Publishing
- Gray, A. A.** (1907). *The Labyrinth of Animals. Including Mammals, Birds, Reptiles and Amphibians.*[With Plates and a Hand Stereoscope.]. J. & A. Churchill.
- Gray, A. A.** (1908). *The labyrinth of animals: including mammals, birds, reptiles and amphibians* (Vol. 2). J. & A. Churchill.
- Green, B., Fogerty, A., Libke, J., Newgrain, K. and Shaughnessy, P.** (1993). Aspects of lactation in the crab-eater seal (*Lobodon carcinophagus*).*Australian Journal of Zoology* 41: 203-13.
- Green, K. and Burton, H. R.** (1993). Comparison of the stomach contents of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie and Heard Islands. *Marine Mammal Science* 9: 10-22.
- Green, K. Williams R, Handasyde K. A. Burton HR and Shaughnessy, P D** (1990). Interspecific and intraspecific differences in the diets of fur-seals *Arctocephalus* species (Pinnipedia: Otariidae), at Macquarie Island. *Australian Mammalogy* 13:193-200.
- Green, K., Burton, H. R. and Williams, R.** (1989). The diet of Antarctic fur-seals *Arctocephalus gazella* (Peters) during the breeding season at Heard Island. *Antarctic Science* 1: 317-24.
- Green, K., Williams, R. and Burton, H. R.** (1991). The diet of Antarctic fur-seals during the late autumn and early winter around Heard Island. *Antarctic Science* 3: 359-61.



- Guinet, C., Jouventin, P., & Georges, J. Y.** (1994). Long term population changes of fur seals *Arctocephalus gazella* and *Arctocephalus tropicalis* on subantarctic (Crozet) and subtropical (St. Paul and Amsterdam) islands and their possible relationship to El Niño Southern Oscillation. *Antarctic Science*, 6(04), 473-478.
- Gunz, P., Mitteroecker, P.** (2013). Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix* 24, 7.
- Gunz, P., Ramsier, M., Kuhrig, M., Hublin, J. J., & Spoor, F.** (2012). The mammalian bony labyrinth reconsidered, introducing a comprehensive geometric morphometric approach. *Journal of anatomy*, 220(6), 529-543.
- Hakoyama, H., Boeuf, B. J. L., Naito, Y., & Sakamoto, W.** (1994). Diving behavior in relation to ambient water temperature in northern elephant seals. *Canadian journal of zoology*, 72(4), 643-651.
- Hemilä, S., Nummela, S., Berta, A., & Reuter, T.** (2006). High-frequency hearing in phocid and otariid pinnipeds: An interpretation based on inertial and cochlear constraints. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 120(6), 3463-3466.
- Hindell, M.A., Bryden, M.M.** (1992). Physiological implications of continuous, prolonged, and deep dives of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Can J Zool* 70, 370–379.
- Hindell, M.A., McConnell, B.J., Fedak, MA, et al.** (1999). Environmental and physiological determinants of successful foraging by naïve southern elephant seal pups during their first trip to sea. *Can J Zool* 77, 1807–1821.
- Hindell, M. A.** (1991). Some life-history parameters of a declining population of southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Journal of Animal Ecology* 60: 119-34.
- Hofman, R.J., Reichle, R.A., Siniff, D.B. and Muller-Schwarze** (1977). The leopard seal (*Hydrurga leptonyx*) at Palmer Station, Antarctica. In *adaptations within Antarctic ecosystems*, ed. G. A. Llano, 769-782. Proceedings of the Third SCAR Symposium on Antarctic Biology, Aug. 26-30. 1974. Washington, D.C.: Smithsonian Institution.
- Hofman, R. J.** (1979). Leopard seal. In *Mammals in the seas. Vol II. Pinniped Species Summaries and Report on Sirenians*. FAO Fisheries Series No. 5, Food and Agriculture Organization, Rome, pp. 125-9.
- Holmes, E. E., y A. E. York.** (2003). Age structure to detect impacts on threatened populations: A case study with Steller sea lions. *Conservation Biology* 17:1794–1806
- Hosokawa, H.** (1951). On the extrinsic eye muscles of the whale, with special remarks upon the innervation and function of the musculus retractor bulbi. *Sci. Rep. Whales Res. Inst*, 6, 1-33.
- Hough, J.R.** (1948). The auditory region in some members of the Procyonidae, Canidae, and Ursidae. Its significance in the phylogeny of the Carnivora. *Bull Am Mus Nat Hist* 92, 67–118.
- Hough, J.R.** (1952). Auditory region in North American Felidae: significance in phylogeny. *Geol Surv Prof Pap* 243, 95–115.
- Huber, E.** (1934). Anatomical notes on Pinnipedia and cetacean. In *Marine mammals: contributions to paleontology*. Packard, Kellogg, and Huber. Carnegie Institute, Washington, D.C. 44:105-136.



- Hunt, R.M. Jr** (1974). The auditory bulla in Carnivora: an anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. *J Morphol* 143, 21–76.
- Hyrtl, J.** (1845). *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere*. F. Ehrlich.
- Hyrtl, J.** (1848). *Zur vergleichenden Anatomie der Trommelhöhle*. K.-K. Hof-u. Staatsdr..
- Ito, M., & Katsura, Y.** (1992). Inferred glacio-eustatic control for high-frequency depositional sequences of the Plio-Pleistocene Kazusa Group, a forearc basin fill in Boso Peninsula, Japan. *Sedimentary Geology*, 80(1-2), 67-75.
- Ito, S., & Hinoki, M.** (1991). Human and animal semicircular canal function during circular walking. *Acta Oto-Laryngologica*, 111(sup481), 339-342.
- Ivanoff, D.V.** (2000). Origin of the septum in the canid auditory bulla: evidence from morphogenesis. *Acta Theriol* 45, 253–270.
- Ivanoff, D.V.** (2001). Partitions in the carnivorian auditory bulla: their formation and significance for systematics. *Mamm Rev* 31, 1–16.
- Jeffery, N., Ryan, T.M., Spoor, F.** (2008). The primate *subarcuate fossa* and this relationship to the semicircular canals part II: Adult interspecific variation. *Journal of Human Evolution* 55: 326-339. ELSEVIER Ltd doi: 10.1016/j.jhevol.2008.02.010
- Jeffery, N., Spoor, F.** (2006). The primate fossa and this relationship to the semicircular canals part I: prenatal growth. *Journal of Human Evolution* 51: 537-549.
- Jeffery, N., & Spoor, F.** (2006). The primate *subarcuate fossa* and its relationship to the semicircular canals part I: prenatal growth. *Journal of human evolution*, 51(5), 537-549.
- Jeffery, N., Ryan, T. M., & Spoor, F.** (2008). The primate subarcuate fossa and its relationship to the semicircular canals part II: Adult interspecific variation. *Journal of human evolution*, 55(2), 326-339.
- Johansen, E.** (1967). Ultrastructure of dentine, p. 35-73. In: A. E. W. Xliles [ed.] *Structural and chemical organization of teeth*. Vol. 11. Academic Press, London, England.
- Johnstone, G. W.** (1982). Zoology. In *Expedition to the Australian Territory of Heard Island and McDonald Islands 1980*. Veenstra, C. and Manning, J. (compilers). Division of National Mapping Technical Report 31, pp. 33-9.
- Jonker, F.C., Bester, M.N.** (1998). Seasonal movements and foraging areas of adult southern female elephant seals, *Mirounga leonine*, from Marion Island. *Antarct Sci* 10, 21–30.
- Kastak, D., Schusterman, R.J.** (1999). In-air and underwater hearing sensitivity of a northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*). *Can J Zool* 77, 1751–1758.
- Kastak, D., & Schusterman, R. J.** (1998). Low-frequency amphibious hearing in pinnipeds: Methods, measurements, noise, and ecology. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 103(4), 2216-2228.
- Kastak, D., & Schusterman, R. J.** (1999). In-air and underwater hearing sensitivity of a northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*). *Canadian Journal of Zoology*, 77(11), 1751-1758.



- Kelly, C.D., Folinsbee, K.E., Adams, D.C., et al.** (2013). Intraspecific sexual size and shape dimorphism in an Australian freshwater fish differs with respect to a biogeographic barrier and latitude. *Evol Biol* 40, 408–419.
- Kerley, G. H. I.** (1985). Pup growth in the fur-seals *Arctocephalus tropicalis* and *A. gazella* at Marion Island. *Journal of Zoology, London* 205:315-24.
- Ketten, D. R.** (1992). The marine mammal ear: specializations for aquatic audition and echolocation. In *The evolutionary biology of hearing* (pp. 717-750). Springer New York.
- Ketten, D. R.** (1997). Structure and function in whale ears. *Bioacoustics*, 8(1-2), 103-135.
- King, J.E.** (1964). *Seals of the World*, London: British Museum (Natural History).
- King, J. E.** (1969). The identity of the furseals of Australia. *Australian Journal of Zoology* 17: 841-53.
- King, J. E.** (1983). *Seals of the world*. British Museum (Natural History), London 2nd ed., 240 pp.
- Klevezal, G. y Stewart, B.S.** (1994). Patterns and calibration of layering in tooth cementum of female northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *Journal of Mammalogy* 75(2): 483-87.
- Koen Alonso, M., Crespo, E.A., Pedraza, S.N., Garcia, N.A., Coscarella, M.A.** (2000). Food habits of the South American sea lion *Otaria Flavescens*, of Patagonia Argentina, *Fish Bull.* 98:250-263.
- Kooyman, G. L.** (1966). Maximum diving capacities of the Weddell seal, *Leptonychotes weddelli*. *Science* 151:1553-1554.
- Kooyman, G. L.** (1975). A comparison between day and night diving in the Weddell seal. *Journal of Mammalogy* 56:563-574.
- Kooyman, G. L.** (1981a). *Weddell seal, consummate diver*. Cambridge University Press, Cambridge, x + 135pp.
- Kooyman, G.** (1981b). Leopard seal, *Hydrurga leptonyx*. In "Handbook of Marine Mammals, Vol. 2, Seals" (S. H. Ridgway and R. J. Harrison, eds.), pp. 261–274. Academic Press, London.
- Koretsky, I. A.** (2001). "Morphology and Systematics of Miocene Phocinae (Mammalia: Carnivora) from Paratethys and the North Atlantic Region." *Geol. Hung. Ser. Palaeontol.* 54: 1–109.
- Koretsky, I., and A. E. Sanders** (2002). "Paleontology from the Late Oligocene Ashley and Chandler Bridge Formations of South Carolina, 1: Paleogene Pinniped Remains; The Oldest Known Seal (Carnivora: Phocidae)." *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 93: 179–183.
- Kosygin, G. M.** (1971). Feeding of the bearded seal *Erignathus barbatus nauticus* (Pallas) in the Bering Sea during the spring-summer period. *Izvestiya TINRO*, 75, 144-151.
- Kubota, K.M.D., Nagasaki, A.D, Matsumoto, K. y Tsuboi, M.** (1961). Histological studies on the growth layers in the maxillary canines of fur seals as an indicator of age. Part 1. The teeth at the age of one to nine year. *The Bulletin of Tokyo Medical and Dental University* 8(3): 261-285.



- Kuhn, C. E., McDonald, B. I., Shaffer, S. A., Barnes, J., Crocker, D. E., Burns, J., & Costa, D. P.** (2006). Diving physiology and winter foraging behavior of a juvenile leopard seal (*Hydrurga leptonyx*). *Polar Biology*, 29(4), 303-307.
- Kummer, B., & Neiss, S.** (1957). Das Cranium eines 103 mm langen Embryos des südlichen See-Elefanten (*Mirounga leonina* L.). *Morph. Jb*, 98, 288-346.
- Ladevèze, S., Asher, R. J., & Sánchez-Villagra, M. R.** (2008). Petrosal anatomy in the fossil mammal *Necrolestes*: evidence for metatherian affinities and comparisons with the extant marsupial mole. *Journal of Anatomy*, 213(6), 686-697.
- Lagman, J.** (1981). Embriología Médica. 4ta Edición Editorial Médica Panamericana. *Buenos Aires*, 60-64.
- Laws, R.M.** (1953a). A new method of determination in mammals with special reference to elephant seal (*Mirounga leonina* L.) Falkland Is. Dep. Surv. Sci. Rep. 2:1-11 + 1 pl
- Laws, R.M.** (1953b). The elephant seal (*Mirounga leonina* L.). growth and age Falkland Is. Dep. Surv. Sci. Rep. 8:1-62 + 5 pls.
- Laws, R.M.** (1957). On the growth rates of Leopard seal, *Hydrurga leptonyx* (De Blainville, 1820). *Saugetier. Mitt.* 5(2): 49-55.
- Laws, R.M.** (1958). Growth rates and ages of crabeater seal. *Lobodon carcinophagus*. Jacquinet and Pushceran, Proc. Zool.Soc.Lond. 130(2): 275-88.
- Laws, R.M.** (1962). Age determination of pinnipeds with special reference to growth layers in the teeth. *Saugetier. Mitt.* 27.
- Laws, R.M.** (1956). The elephant seal (*Mirounga leonina*, Linn.), II: general, social and reproductive behavior. Falkland Isl Depend Surv Sci Rep 13, 1-88.
- Laws, R.M.** (1993). Identification of species. In: *Antarctic Seals. Research Methods and Techniques.* (ed. Laws RM), pp. 1-28, Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Laws, R.M.** (1994). History and present status of southern elephant seal populations. In *Elephant Seals: Population Ecology, Behavior, and Physiology* (eds Le Boeuf BJL, Laws RM), 49-65. Univ California Press, Berkeley, Los Angeles, London.
- Laws, R. M.** (1979a). Southern elephant seal. In *Mammals in the seas. Vol II. Pinniped Species Summaries and Report on Sirenians.* FAO Fisheries Series No. 5, Food and Agriculture Organization, Rome, pp. 106-9.
- Laws, R. M.** (1979b). Crab-eater seal. In *Mammals in the seas. Vol II. Pinniped Species Summaries and Report on Sirenians.* FAO Fisheries Series No. 5, Food and Agriculture Organization, Rome, pp. 115-9.
- Laws, R. M.** (1984). Seals. In *Antarctic ecology.* Laws, R. M. (ed.). Academic Press, London., vol. 2: 621-715.
- Laws, R. M. and Hofman, R. J.** (1979). Ross seal. In *Mammals in the seas. Vol II. Pinniped Species Summaries and Report on Sirenians.* FAO Fisheries Series No. 5, Food and Agriculture Organization, Rome, pp. 120-4.
- Le Boeuf, B. J.** (1991). Pinniped mating systems on land, ice and in the water: emphasis on the Phocidae. In *The behaviour of pinnipeds.* Renouf, D.(ed.). Chapman and Hall, London, pp. 45-65.



- Le Boeuf, B. J., Crocker, D. E., Blackwell, S. B., Morris, P. A., & Thorson, P. H.** (1993). Sex differences in diving and foraging behaviour of northern elephant seals. In *Symp. Zool. Soc. Lond* (Vol. 66, pp. 149-178).
- Lewis, R.O., Conne, I T., Lewis, M., et al.** (2006). Sex-specific foraging strategies and resource partitioning in the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Proc Biol Sci* 273, 2901–2907.
- Lewis, M., Campagna, C., Quintana, F., & Falabella, V.** (1998). Estado actual y distribución de la población del elefante marino del sur en la Península Valdés, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 5(1), 29-40.
- Ling, J.K., Bryden, M.M.** (1981). Southern elephant seal *Mirounga leonina* Linnaeus, 1758. In: *Handbook of Marine Mammals, Vol. 2 Seals.* (eds Ridgway SH, Harrison RJ), pp. 297–327, London: Academic Press.
- Lloyd, F.L., Testa, W., Calvert, W.** (1988). Notes on the winter feeding of Creaveater and Leopard seals near the Antarctic peninsula. *Polar Biology* 8:475-478.
- Lowry, M.S. y Folk R.L.** (1990). Sex determination of the California sea lion (*Zalophus californianus*) from canine teeth. *Marine Mammal Science* 6(1): 25-31.
- Loza, C.M., Tarnawsky, B.A., Menucci, J.A., Negrete, J., Carlini, A.A.** (2011). Dimorfismo sexual cráneo-dentario en los primeros estadios post-natales del desarrollo en *Mirounga leonina* (Phocidae, Carnivora). XXIV Jornadas Argentinas de Mastozoología, SAREM, La Plata, resúmenes, pp. 117.
- Loza, C. M., Scarano, A. C., Soibelzon, L. H., Negrete, J., & Carlini, A. A.** (2015). Morphology of the tympanic-basiscranial region in *Mirounga leonina* (Phocidae, Carnivora), postnatal ontogeny and sexual dimorphism. *Journal of anatomy*, 226(4), 354-372.
- Luo, Z.** (1989). The petrosal structures of Multituberculata (Mammalia) and the molar morphology of early Arctocyoniidae (Condylarthra, Mammalia). *Unpublished Ph. D. dissertation, University of California, Berkeley*, 426.
- LUO, Z. X., Ruf, I., & Martin, T.** (2012). The petrosal and inner ear of the Late Jurassic cladotherian mammal *Dryolestes leiriensis* and implications for ear evolution in therian mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166(2), 433-463.
- Luo, Z., & Eastman, E. R.** (1995). Petrosal and inner ear of a squalodontoid whale: implications for evolution of hearing in odontocetes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(2), 431-442.
- Luo, Z., & Marsh, K.** (1996). Petrosal (periotic) and inner ear of a Pliocene kogiine whale (Kogiinae, Odontoceti): implications on relationships and hearing evolution of toothed whales. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(2), 328-348.
- Macrini, T. E., Flynn, J. J., Croft, D. A., & Wyss, A. R.** (2010). Inner ear of a notoungulate placental mammal: anatomical description and examination of potentially phylogenetically informative characters. *Journal of Anatomy*, 216(5), 600-610.
- Maddison, W., & Maddison, D.** (2009). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.6. Computer program and documentation distributed by the author [OL].
- Majluf, P.** (1987). South American fur seal, *Arctocephalus australis*. *Perú. Páginas 33-35, en JP Croxall y RL Gentry (eds.), Status, biology and ecology of fur seáis. NOAA Technical Report NMFS*, 51.



- Malinzak, M. D., Kay, R. F., & Hullar, T. E.** (2012). Locomotor head movements and semicircular canal morphology in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(44), 17914-17919.
- Mansfield, A.W.** (1991). Accuracy of age determination in the grey seal *Halichoerus grypus* of eastern Canada. *Marine Mammal Science* 7(1): 44-49.
- Mansfield, A.W. y Fisher, H.D.** (1960). Age determination in the Harbour seal, *Phoca vitulina* L. *Nature* 186: 92-93.
- Marsh, S.E.** (2001). Morphometric analyses of ears in two families of the pinnipeds. PhD Dissertation, Rice University, The Massachusetts Institute of Technology and The Woods Hole Oceanographic Institution.
- Matano, S., Stephan, H., & Baron, G.** (1985). Volume comparisons in the cerebellar complex of primates. *Folia Primatologica*, 44(3-4), 171-181.
- Mate, B.R.** (1973). Population kinetics and related ecology of the northern sea lion, *Eumetopias jubatus*, and the California sea lion, *Zalophus californianus*, along the Oregon coast. Ph.D. diss., Univ. of Oregon, Eugene.
- Mate, B.R.** (1975). Annual migration of the sea lions *Eumetopias jubatus* and *Zalophus californianus* along the Oregon U.S. coast. *Rapp. Pv. Reun. Cons. Int. explor. Mer* 169:455-461
- McCabe, B. F., & Ryu, J. H.** (1973). Does perilymph modify cupula deflection?. *Acta oto-laryngologica*, 75(2-6), 405-407.
- McCann, T.S.** (1981). Population structure and social organization of southern elephant, *Mirounga leonina* (L). *Biol J Linn Soc* 14, 133-150.
- McClure, T. D., & Daron, G. H.** (1971). The relationship of the developing inner ear, subarcuate fossa and paraflocculus in the rat. *American Journal of Anatomy*, 130(2), 235-249.
- McConnell, B., Chambers, C., Fedak, M.A.** (1992). Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarct Sci* 4, 393-398.
- McConnell, B., Fedak, M., Burton, H., et al.** (2002) Movements and foraging areas of naïve, recently weaned southern elephant seal pups. *J Anim Ecol* 71, 65-78.
- McIntyre, G.T.** (1972). The trisulcate petrosal pattern of mammals. In (T. Dobzhansky, MK. Hecht, and WC Steere, eds). *Evolutionary Biology*, 6:275-303.
- McIntyre, T., Bruyn, P.J.N., Anson, I.J., et al.** (2010a). A lifetime at depth: vertical distribution of southern elephant seals in the water column. *Polar Biol* 33, 1037-1048.
- McIntyre, T., Tosh, C.A., Plottz, J., Bornemann, H., Bester, M.N.** (2010b). Segregation in a sexually dimorphic mammal: a mixed-effects modeling analysis of diving behavior in southern elephant seals. *Mar Ecol Prog Ser* 412, 293-304.
- McLaren, I.A.** (1960). Are the pinnipeds biphyletic? *Systematic Zoology* 9:18-28.
- McMahon, C., Bester, M.N., Burton, H.R., et al.** (2005). Population status, trends and a re-examination of the hypotheses explaining the recent declines of the Southern elephant seal *Mirounga leonina*. *Mamm Rev* 35, 82-100.
- McMahon, C., Bester, M.N., Burton, H.R., Hindell, M.H., Bradshaw, W.** (2005). Population status, trends and a re-examination of the hypotheses explaining the



- recent declines of the Southern elephant seal *Mirounga leonina*. *Mam Rev* 35, 82-100.
- Mennucci, J. A., Negrete, J., Juárez, M. A., Santos, M. M., Coria, N. R., & Márquez, M. E.** (2012,). Seasonal variation in the number of breeding females of Southern Elephant Seal, at 25 de Mayo/King George Island. In *XXXII SCAR and Open Science Conference. Portland, Oregon*.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M., et al.** (2004). Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *J Hum Evol* 46, 679–697.
- Modig, A.O.** (1996). Effects of body size and harem size on male reproductive behaviour in the southern elephant seal. *Anim Behav* 51, 1295–1306.
- Mohl, B.** (1967). Frequency discrimination in the common seal and discussion of the concept of upper hearing limit. In *Underwater Acoustics* (ed Albers V), Volume 2, pp. 43-54. NY Plenum Press.
- Mohl, B.** (1968). Auditory sensitivity of the common seal in air and water. *J Aud Res* 8, 27–38.
- Møhl, B.** (1964). Preliminary studies on hearing in seals. *Vidensk. Medd. Dansk. Naturh. Foren*, 127, 283-294.
- Molina-Schiller, D.M.** (2000). Age and cranial development of the South American fur seal, *Arctocephalus australis* Zimmermann, 1783) (Carnivora: Otariidae) in the coast of Rio Grande do Sul, Brazil. Master Thesis. Fundação Universidade Federal do Rio Grande (FURG). Rio Grande, RS, Brazil. 117pp.
- Muizon, C.** (1981). *Les Vertébrés Fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Part 1. Recherche sur les Grandes Civilisations*, Mem. No. 6. Instituts Francais d'Études Andines, Paris.
- Muizon, C.** (1982). "Phocid Phylogeny and Dispersal." *Ann. S. Afr. Mus.* 89(2): 175–213.
- Negrete, J., Carlini, A.R., Ferrari, R.H., et al.** (2012). Notes on the behaviour of precocious elephant seal (*Mirounga leonina*) males in harems at the South Shetland Islands, Antarctica (Comunicación). *Contribuciones Científicas del Instituto Antártico Argentino*, Contribución No. 549, pp. 1–7.
- Negrete, J., Juarez M.A., Ferrari, H.R., et al.** (2011). Comportamiento agonístico en machos de elefante marino del sur (*Mirounga leonina*, Carnivora: Phocidae) en la Isla 25 de Mayo, Antártida. *Acta Zool Lilloana* 55, 247–260.
- Negrete, J., Soibelzon, E., Márquez, M. E., Loza, C. M., Acosta, W., Lusky, J., & Pecoraro, M.** (2015). Aggregation of mummified adult crabeater seals (Pinnipedia: Phocidae) in the eastern Antarctic Peninsula: age and sex structure, taphonomy and cause of death. *Antarctic Science*, 27(03), 274-280.
- Ni, X., Flynn, J. J., & Wyss, A. R.** (2012). Imaging the inner ear in fossil mammals: High-resolution CT scanning and 3-D virtual reconstructions. *Palaeontol Electron*, 15, 18A.
- Nishiwaki y Yagi** (1953). On the age and growth of teeth in a dolphin. *Prodelphinus careoleus albus*. *Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo* 8: 133-146.
- Nomina Anatomica Veterinaria** (2012). International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 5th ed (revised version). Hannover (Germany), Columbia, MO (USA), Ghent (Belgium), Sapporo (Japan): Editorial Committee.



- Nordøy, E. S., Folkow, L. and Blix, A. S.**(1995). Distribution and diving behaviour of crab-eater seals (*Lobodon carcinophagus*) off Queen Maud Land. *Polar Biology* 15: 261-8.
- Nummela S** (1995) Scaling of the mammalian middle ear. *Hear Res* 85, 18–30.
- Nummela, S., & Sánchez-Villagra, M. R. (2006). Scaling of the marsupial middle ear and its functional significance. *Journal of Zoology*, 270(2), 256-267.
- Odell, D.K.** (1975.) Breeding biology of the California sea lion (*Zalophus californianus*). Reports et procès-verbeaux des Réunions Conseil International pour l'Exploration de la Mer. 169: 374-78
- Odend'hal S, Poulter, T.C.** (1966). Pressure regulation in the middle ear cavity of the sea lions: a possible mechanism. *Science* 153, 768–769.
- Oosthuizen, W.H.** (1997). Evaluation of an effective method to estimate age of Cape fur seals using groundtooth sections. *Marine Mammal Science* 13: 683.693.
- Øritsland, T.** (1970). Sealing and seal research in the south-west Atlantic pack ice, Sept. -Oct. 1964. In *Antarctic ecology*. Holdgate, M. W. (ed.). Academic Press, London, vol. 1, pp 367-76.
- Øritsland, T.** (1977). Food consumption of seals in the Antarctic pack ice. In *Adaptations within Antarctic ecosystems*. Llano, G. A.(ed.). Smithsonian Institution, Washington DC, pp. 749-68.
- Palenque, Rocabado, G., Gamboa Estrada, J., & Dávalos Crespo, F.** Desarrollo de la Embriología como ciencia. *Cuadernos Hospital de Clínicas*, 125.
- Payne, M.R.** (1977b). Growth of a fur seal population. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B279:67-79
- Payne, M.R.** (1979b). Growth in the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazelle*, *Journal of Zoology* (London) 187:1-20.
- Payne, M.R.** (1977a). Growth in the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella*. *J Zool.* 187:1–20.
- Payne, M.R.** (1978). Population size and age determination in the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella*. *Mamm Rev.* 8:67–73.
- Perez, S.I., Bernal, V., Gonzalez, P.N.** (2006). Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *J Anat* 208, 769–784.
- Perrin, W.F., y Myrriick KR.** [ed.] (1980). Age determination of toothed whales and sirenians. *Rep. Int. Whal. Comm. Spec. Issue No. 3*: 229 p.
- Pilleri, G., & Wandeler, A.** (1964). Ontogenese und funktionelle Morphologie des Auges des Finnwals *Balaenoptera Physalus* L. *Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae*, 1-74.
- Pocock, R.I.** (1916). The tympanic bulla in hyenas. *Proc Zool Soc Lond* Vol. 86, 303–307.
- Pocock, R.I.** (1921). The external characters and classification of the Procyonidae. *Proc Zool Soc Lond* Vol. 91, 389–422.
- Pocock, R.I.** (1929). The structure of the auditory bulla in the Procyonidae and the Ursidae, with a note on the bulla of Hyaena. *Proc Zool Soc Lond* 98, 963–974.



- Pocock, R. I.** (1922). On the external characters of some hystricomorph rodents. In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 92, No. 2, pp. 365-427). Blackwell Publishing Ltd.
- Poulter, T. C.** (1966). The use of active sonar by the California sea lion. *J. Audit. Res*, 6, 165-173.
- R Development Core Team** (2013) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Version 3.0.2. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <http://cran.R-project.org>.
- Ramprashad, F.** (1975). Aquatic adaptations in the ear of the harp seal *Pagophilus groenlandicus* (Erleben, 1777). *Rapp Pv Reun Cons Int Explor Mer*, 169, 102-111.
- Ramprashad, F., & Ronald, K.** (1977). A surface preparation study on the effect of methyl mercury on the sensory hair cell population in the cochlea of the harp seal (*Pagophilus groenlandicus* Erleben, 1777). *Canadian journal of zoology*, 55(1), 223-230.
- Ramprashad, F., Corey, S., & Ronald, K.** (1971). The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erleben, 1777). XIII. The gross and microscopic structure of the auditory meatus. *Canadian journal of zoology*, 49(2), 241-248.
- Ramprashad, F., Landolt, J. P., Money, K. E., & Laufer, J.** (1984). Dimensional analysis and dynamic response characterization of mammalian peripheral vestibular structures. *American journal of anatomy*, 169(3), 295-313.
- Ray, C.E.** (1976). Geography of phocid evolution, *Systematic Zoology* 25:391-406.
- Rejtö, A.** (1939). Die Rolle der Perilymphe in der Entstehung des kalorischen Nystagmus. *Acta Oto-Laryngologica*, 27(3), 270-280.
- Repenning, CA** (1972) Underwater hearing in seals: functional morphology. In: *Functional Anatomy of Marine Mammals*, Vol. 1. (ed. Harrison RJ), pp. 307–331, London: Academic Press.
- Repenning, C. A.** (1972). Underwater hearing in seals: functional morphology. *Functional anatomy of marine mammals*, 1, 307-331.
- Repenning, C. A., and R. H. Tedford** (1977). "Otarioid Seals of the Neogene." *Geol. Surv. Prof. Pap. (U.S.)* 992: 1–93.
- Repenning, C.A.** (1972). Underwater hearing in seals: Functional morphology. In *Functional anatomy of marine mammals*, vol.1, ed. R. J. Harrison, 307-331. London: Academic Press.
- Repenning, C.A.** (1976). Adaptive evolution of sea lions and walruses. *Systematic Zoology* 25:375-390.
- Repenning, C.A.** (1980). Warm blooded life in cold ocean currents. *Oceans* 13:18-24.
- Riedman, M.L. and Estes J.A.** (1988) Predation on seabirds by sea otters, *Can. J. Zool.* 66:1396-1402.
- Riedman, M.L.** (1990). *The Pinnipeds: Seals, Sea Lions and Walruses*. University of California Press, Berkeley.
- Rogers, T., & Bryden, M. M.** (1995). Predation of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) by leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) in Prydz Bay, Antarctica. *Canadian Journal of Zoology*, 73(5), 1001-1004.
- Rohlf, F.J.** (1999). Shape statistics: procrustes superimpositions and tangent spaces. *J. Classif* 16, 197–223.



- Rohlf, F.J., Marcus, L.F.** (1993). A revolution in morphometrics. *Trends Ecol Evol* 8, 129–132.
- Rohlf, F.J., Slice, D.** (1990). Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39, 40–59.
- Rohlf, R.J.** (2009). TPSDIG, version 2.12. Stony Brook: Department of Ecology and Evolution, State University of New York <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Rosas, F.C.W., Haimovici, M., and Pinedo, M.C.** (1993). Age and growth of the South American sea lions, *Otaria flavescens* (Shaw, 1800) in Southern Brazil. *J. Mammal.* 74: 141–147.
- Ross M, y Wojciech P.** (2012) *Histología. Texto y Atlas color con Biología Celular y Molecular.* 6° edición. Ed. Panamericana. Pp. 1-974.
- Rounsevell, D.** (1988). Periodic irruptions of itinerant leopard seals within the Australasian sector of the Southern Ocean, 1976-86. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 122: 189-91.
- Rounsevell, D. and Eberhard, I.** (1980). Leopard seals, *Hydrurga leptonyx* (Pinnipedia), at Macquarie Island from 1949 to 1979. *Australian Wildlife Research* 7: 403-15.
- Rounsevell, D. and Pemberton, D.** (1994). The status and seasonal occurrence of leopard seals, *Hydrurga leptonyx*, in Tasmanian waters. *Australian Mammalogy* 17: 97-102
- Rubinstein, D., Sandberg, E.J., Cajade-Law, A.G.** (1996). Anatomy of the facial and vestibulocochlear nerves in the internal auditory canal. *AJNR Am J Neuroradiol* 17:1099-1105,
- Sánchez-Villagra, M. R., & Schmelzle, T.** (2007). Anatomy and development of the bony inner ear in the woolly opossum, *Caluromys philander* (Didelphimorphia, Marsupialia). *Mastozool Neotrop*, 14, 53-60.
- Sauvage J.P, Puyraud S., Roche O., Rahman A.** (2000). Anatomía del oído interno. Encyclopédie Médico-Chirurgicale-E-20-020-A-10.
- Scheffer, V.B.** 1950. Growth layers on the teeth of pinnipedia as an indication of age. *Science* (Wash., D.C.), 112: 309–311.
- Schmelzle, T., Nummela, S., & Sánchez-Villagra, M. R.** (2005). Phylogenetic transformations of the ear ossicles in marsupial mammals, with special reference to diprotodontians: a character analysis. *Annals of Carnegie Museum*, 74(3), 189-200.
- Schmelzle, T., Sánchez-Villagra, M. R., & Maier, W.** (2007). Vestibular labyrinth diversity in diprotodontian marsupial mammals. *Mammal Study*, 32(2), 83-97.
- Schusterman, R. J.** (1974). Auditory sensitivity of a California sea lion to airborne sound. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 56(4), 1248-1251.
- Schusterman, R. J.** (1981). Behavioral capabilities of seals and sea lions: A review of their hearing, visual, learning and diving skills. *Psychological Record*, 31, 125-143.
- Schusterman, R. J.** (1987). Audiometric assessment of northern fur seals, *Callorhinus ursinus*. *Marine Mammal Science*, 3(1), 31-53.
- Schusterman, R. J., Balliet, R. F., & Nixon, J.** (1972). UNDERWATER AUDIOGRAM OF THE CALIFORNIA SEA LION BY THE CONDITIONED VOCALIZATION TECHNIQUE1. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 17(3), 339-350.



- Schytte Blix A, Nordoy ES.** (2007). Ross seal (*Ommatophoca rossii*) annual distribution, diving behavior, breeding and moulting, off Queen Maud Land, Antarctica. *Polar Biolo.* 30:1449-1458.
- Scott, J. H., y Symons N.B.B.** 1974. Introduction to dental anatomy. Churchill Livingstone, Edinburgh.
- Shaughnessy, P. D. and Kerry, K. R.** (1989). Crab-eater seals *Lobodon carcinophagus* during the breeding season: observations on five groups near Enderby Land, Antarctica. *Marine Mammal Science* 5: 68-77.
- Shaughnessy, P. D., Shaughnessy, G. L. and Fletcher, L.** (1988). Recovery of the fur-seal population at Macquarie Island. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 122: 177-87.
- Shiller, D.M. Pinedo, M.C.** (2004). Growth layer Patterns in *Arctocephalus australis* canine teeth: evaluation of techniques for age determination. *LAJAM* 3 (2): 107-108.
- Silcox, M. T., Bloch, J. I., Boyer, D. M., Godinot, M., Ryan, T. M., Spoor, F., & Walker, A.** (2009). Semicircular canal system in early primates. *Journal of Human Evolution*, 56(3), 315-327.
- Siniff, D. B. and Stone, S.** (1985). The role of the leopard seal in the tropho-dynamics of the Antarctic marine ecosystem. In *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Siegfried, W. R., Condy, P. R. and Laws, R. M. (eds). Springer-Verlag, Berlin, pp. 555-60
- Slip, D. J.** (1995). The diet of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from Heard Island. *Canadian Journal of Zoology* 73: 1519-28.
- Slip, D. J., Hindell, M. A. and Burton, H. R.** (1994a). Diving behavior of southern elephant seals from Macquarie Island: an overview. In *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology*. Le Boeuf, B. J. and Laws, R. M (eds). University of California Press, Berkeley, pp. 253-70.
- Soibelzon, L.H. y Bond, M.** (2014). Revisión de los Carnívoros (Carnivora, Mammalia) Acuáticos y Continentales del Mioceno de la Mesopotamia Argentina. In: Noriega, I y Brandoni, D. *El Neógeno de la Mesopotamia argentina* pp. 170-178. Ameghiniana.
- Sokolov, V. E.** (1982). *Mammal skin*. Univ of California Press.
- Solntseva, G.N.** (1972). Comparative anatomical peculiarities of the middle ear structure in terrestrial, semi aquatic and aquatic mammals. Abstr 5th AllUnion Conf Mar Mam Res Makhachkala 2, 216–220. Abstract (in Russian).
- Solntseva, G.N.** (1973a). Biomechanical features of the middle ear in terrestrial, semi-aquatic and aquatic mammals. 8th Un Acoust Conf Moscow 128, 29–32. Abstract.
- Solntseva, G.N.** (1973b). Morphological and biomechanic features of the middle ear of the Caspian seal (*Pusa caspica*). In: Dolk. pp. 74–76, Astrakhan: Sessii Kasp NIRKH porabotam za 1972.
- Solntseva, G.N.** (1975). Morphofunctional peculiarities of the auditory organ in terrestrial, semi-aquatic and aquatic mammals. *Zool Zhurn* 44, 1529–1539.
- Solntseva, G.** (2013). Adaptive features of the middle ear of mammal in ontogeny. *Acta Zoologica Bulgarica*, 65, 101-116.



- Solntseva, G. N.** (1987). [Morphological adaptation of the peripheral region of the acoustic analyzer in echolocating Cetaceae during pre-and postnatal development]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 298(1), 219-224.
- Solntseva, G. N.** (2006). Organs of hearing and equilibrium during ontogenesis of mammals. *Russian Journal of Developmental Biology*, 37(5), 282-300.
- Solntseva, G. N.** (2007). *Morphology of the auditory and vestibular organs in mammals, with emphasis on marine species* (No. 4). Pensoft Publishers.
- Solntseva, G. N.** (2009). [Inner ears (auris interna) of mammals in ontogenesis]. *Ontogenez*, 41(2), 120-137.
- Solntseva, G. N.** (2010). Morphology of the inner ear of mammals in ontogeny. *Russian journal of developmental biology*, 41(2), 94-110.
- Solntseva, G. N.** (2011). The middle ear in the ontogenesis of mammals. *Russian Journal of Developmental Biology*, 42(6), 412-425.
- Spoor F, Leakey M.** (1996). Absence of the subarcuate fossa in cercopithecids. *Journal of Human Evolution*. 31, 569-575.
- Spoor, F; Thewissen, JGM;** (2008) Balance: Comparative and functional Anatomy in Aquatic Mammals. In: Thewissen, JGM and Nummela, S, (eds.) **Sensory Evolution on the Threshold, Adaptions in Secondarily Aquatic Vertebrates.** (pp. 257-284). University of California Press: Berkeley.
- Spoor, F. R. E. D., & Zonneveld, F. R. A. N. S.** (1995). Morphometry of the primate bony labyrinth: a new method based on high-resolution computed tomography. *Journal of Anatomy*, 186(Pt 2), 271.
- Spoor, F., & Zonneveld, F.** (1998). Comparative review of the human bony labyrinth. *American journal of physical anthropology*, 107(S27), 211-251.
- Spoor, F., & Zonneveld, F.** (1998). Comparative review of the human bony labyrinth. *American journal of physical anthropology*, 107(S27), 211-251.
- Spoor, F., Bajpai, S., Hussain, S. T., Kumar, K., & Thewissen, J. G.** (2002). Vestibular evidence for the evolution of aquatic behaviour in early cetaceans. *Nature*, 417(6885), 163-166.
- Spoor, F., Garland, T., Krovitz, G., Ryan, T. M., Silcox, M. T., & Walker, A.** (2007b). The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(26), 10808-10812.
- Spoor, F., Hublin, J. J., Braun, M., & Zonneveld, F.** (2003). The bony labyrinth of Neanderthals. *Journal of Human Evolution*, 44(2), 141-165.
- Spoor, F., Leakey, M. G., Gathogo, P. N., Brown, F. H., Antón, S. C., McDougall, I., ... & Leakey, L. N.** (2007a). Implications of new early Homo fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya. *Nature*, 448(7154), 688-691.
- Spoor, F., Wood, B., & Zonneveld, F.** (1994). Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion. *Nature*, 369(6482), 645-648.
- Spoor, F., Wood, B., & Zonneveld, F.** (1996). Evidence for a link between human semicircular canal size and bipedal behaviour. *Journal of Human Evolution*, 30(2), 183-187.
- Starck, D.** (1967). Le crâne des Mammifères. *Traité de zoologie*, 16(part 1), 405-549.



- Struntz, D. J.W. A. McLellan, R. M. Dillaman, J. E. Blum, J. R. Kucklick, and D. A. Pabst** (2004). "Blubber Development in Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*)."*J. Morphol.* 259: 7–20.
- Suzuki, J. I., & Cohen, B.** (1964). Head, eye, body and limb movements from semicircular canal nerves. *Experimental neurology*, 10(5), 393-405.
- Suzuki, J. I., Cohen, B., & Bender, M. B.** (1964). Compensatory eye movements induced by vertical semicircular canal stimulation. *Experimental neurology*, 9(2), 137-160.
- Tanturri, V.** (1933). Zur anatomie und physiologie des labyrinthes der Vögel.*Monatsschrift für Ohrenheilkunde und Laryngo-Rhinologie*, 67, 1-27.
- Tarnawski, B. A., Cassini, G. H., & Flores, D. A.** (2014). Allometry of the postnatal cranial ontogeny and sexual dimorphism in *Otaria byronia* (Otariidae).*Acta theriologica*, 59(1), 81-97.
- Tarnawski, B. A., Flores, D., Cassini, G., & Cappozzo, L. H.** (2015). A comparative analysis on cranial ontogeny of South American fur seals (Otariidae: Arctocephalus). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 173(1), 249-269.
- Tarnawsky, B.A., Cassini, G.H., Flores, D.A.** (2013). Skull allometry and sexual dimorphism in the ontogeny of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Can J Zool* 92, 19–31.
- Tedford, R.H** (1976). Relationships of pinnipeds to other carnivores (Mammalia), *Systematic Zoology* 25:363-374
- Terhune, J. M., & Ronald, K.** (1971). The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erleben, 1777). X. The air audiogram. *Canadian journal of zoology*, 49(3), 385-390.
- Terhune, J. M., & Ronald, K.** (1972). The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erleben, 1777). III. The underwater audiogram. *Canadian Journal of Zoology*, 50(5), 565-569.
- Testa, J. W., Siniff, D. B., Croxall, J. P. and Burton, H. R.** (1990). A comparison of reproductive parameters among three populations of Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*). *Journal of Animal Ecology* 59: 1165-75.
- Thenius, E.** (1949). Zur Revision der Insektivoren des steirische Tertiärs. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs II. Sitzungsberichte Osterr Ak Wiss math naturwissensch Klasse Abt I 159, 671–693.
- Thewissen, J. G., & Nummela, S.** (2008). *Sensory evolution on the threshold: adaptations in secondarily aquatic vertebrates*. Univ of California Press.
- Thompson, D., Duck, C. D., McConnell, B. J., & Garrett, J.** (1998). Foraging behaviour and diet of lactating female southern sea lions (*Otaria flavescens*) in the Falkland Islands. *Journal of Zoology*, 246(2), 135-146.
- Thomsassin JM, Dessi P, Danvin JB, Forman C** (2008) Anatomía del oído medio. EMC (Elsevier Masson SAS, París) Oto-rhino-laryngologie, DOI 20-015-A-10.
- Tonndorf, J.** (1968). A new concept of bone conduction. *Archives of Otolaryngology*, 87(6), 595-600.
- Tran Ba Huy P, Teissier N** (2011) Embriología del oído medio. EMC (Elsevier Masson SAS, París) Oto-rhino-laryngologie, doi: 20-005-A-30.
- Trillmich, F. Koyman G. L., Majluf, P. and Sanchez-Grinan** (1986). Attendance and diving behavior of South American fur seals during El niño in 1983. In *Fur seals:*



- maternal strategies on land and at sea*, ed. R.L Gentry and Koyman , 153-167, Princeton, NJ.: Princeton Univ. Press.
- tropicalis*. *Marine Mammal Science* 11: 362-75.
- Turkewitsch, B. G.** (1934). Zur Anatomie des Gehörorgans der Vögel (Canales semicirculares). *Anatomy and Embryology*, 103(5), 551-608.
- Van der Klaauw CJ** (1931). The auditory bulla in some fossil mammals. *Bull Am Mus Nat Hist* 62, 1–135.
- Van Kampen, P.N.** (1905). Die Tympanalgegend des Säugetierschadels. *Morph Jahrb* 34, 321–722.
- Vaz G L, Davis R W, Croxall J P** (1986). Diving behavior of Antarctic fur seals. In *Fur seals: Maternal Strategies on land at sea* , ed. R.L Gentry and G.L Kooyman, 115-125. Princeton, N.J. Princeton Univ. Press.
- Vaz-Ferreira R. (1979)**. South American fur seal. In *Mammals in the seas*. Vol. 2. Pinniped species summaries and reports on sirenians, 34-36. Food and Agriculture Organization (FAO)) Fisheries Series no. 5. Rome: United Nations FAO.
- Vaz-Ferreira R. (1982)**. *Arctocephalus australis* Zimmerman, South American fur seal. In *Mammals in the seas*. Vol. 4, Small cetaceans, seals, sirenians and others, 497-508. Food and Agriculture organization (FAO) Fisheries Series no. 5. Rome: United Nations FAO.
- Vaz-Ferreira R. and Ponce de Leon A. (1987)** South American fur seal, *Arctocephalus australis*, in Uruguay . In *Status, biology and ecology of fur seals*, ed. J Croxall an R.L Gentry, 29-32. Proceedings of an International Symposium and Workshop, Cambridge, England, Apr. 23-27, 1984. NOAA Technical Report NMFS 51.
- Voit, M.** (1909). Das Primordialcranium des Kainingchens. *Anatomy and Embryology*, 38(3), 425-616.
- Waele C y Tran Ba Huy P.** (2002). Anatomía de las vías vestibulares centrales. Encyclopédie Médico-Chirurgicale-E-20-038-A-10.
- Walker, T. R., Boyd, I. L., McCafferty, D. J., Huin, N., Taylor, R. I., & Reid, K.** (1998). Seasonal occurrence and diet of leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) at Bird Island, South Georgia. *Antarctic Science*, 10(01), 75-81.
- Wartzok, D.R; Elsner, B.P Kelly; G. Mimken, and T. Quakenbush.** (1987). Visual, acoustic, and vibrissae contributions to under-ice navigation by ringed seals, *Phoca hispida*. In *Proceedings of the seventh biennial conference on the biology of marine mammals*, Dec.5-9, Miami, Florida.
- Webster, D.** (1966). Ear structure and function in modern mammals. *Amer. J. Zool.* 6, 451–466
- Werner R Campagna C** (1995). Diving behaviour of lactating southern sea lions (*Otaria flavescens*) in Patagonia. *Canadian Journal of Zoology*, 1995, 73(11): 1975-1982, 10.1139/z95-232
- Wible JR** (2010) Petrosal anatomy of the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Ann Carnegie Mus* 79, 1–28.
- Wible, J. R.** (1990). Petrosals of Late Cretaceous marsupials from North America, and a cladistic analysis of the petrosal in therian mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(2), 183-205.



- Wible, J. R.** (2010). Petrosal anatomy of the nine-banded armadillo, *Dasypos novemcinctus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Annals of Carnegie Museum*, 79(1), 1-28.
- Wilson, D.E. y Mittermeier R.** 2014. Handbook of the Mammals of the World, Volume 4: Sea Mammals (Handbook of Mammals of the World). Lynx Ed. 614pp.
- Wyss, A.** (1987). The walrus auditory region and the monophyly of pinnipeds. *Am Mus Novit* 2871, 1–32.
- Wyss, A.** (1988). On 'Retgression' in the evolution of the phocinae and phylogenetic affinities of the monk seals. *Am Mus Novit* 2924, 1–40.
- Wyss, A.R., Flynn, J.J.** (1993). A phylogenetic analysis and definition of the Carnivora. In: *Mammal Phylogeny: Placentals*. (eds Szalay FS, Novacek MJ, McKenna MC), pp. 32–52, New York, Springer- Verlag.
- Wyss, A. R., and J. Flynn** (1993). A phylogenetic analysis and definition of the Carnivora. In "Mammal Phylogeny: Placentals" (F. S. Szalay, M. J. Novacek, and M. C. McKenna, eds.), pp. 32–52. Springer- Verlag, New York.
- Yamada, M. U. N. E. S. A. T. O., & Yoshizaki, F. U. M. I. H. I. K. O.** (1959). Osseous labyrinth of Cetacea. *Sci Rep Whales Res Inst, Tokyo*, 14(291304), 3.
- York, A.** 1994. The population dynamics of northern sea lions, 1975–1985. *Marine Mammal Science* 10:38–51.
- Zelditch, M., Swiderski, D., Sheets, D., et al.** (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists*. London, UK: Elsevier Academic Press.

Doctorando Lic. Loza, Cleopatra Mara



*“Después de todo tu eres la única muralla
si no te saltas nunca darás un solo paso”
Luis Alberto Spinetta*