



Universidad
Católica de
Valencia
San Vicente Mártir

TFG

TRABAJO FIN DE GRADO

**GRADO EN
VETERINARIA**

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA:

**“ADAPTACIONES ANATÓMICAS DE LOS
DELFINES AL MEDIO MARINO”**

Alumno: Ana Fátima Cabrera Méndez

Tutor: Ramiro Soler Castillo

Curso académico 2020-2021



Facultad de Veterinaria
y Ciencias Experimentales
Universidad Católica de Valencia
San Vicente Mártir

Agradecimientos

En primer lugar, quisiera agradecer este trabajo a Ramiro Soler, el mejor director que hubiese podido desear. Gracias por confiar en mí y aceptarme como alumna de TFG a las alturas que eran, estando tan ocupado y teniendo tú hora peninsular y yo insular. Por corregirme, aconsejarme y motivarme en todo momento, ya que sin ti este trabajo nunca hubiese visto la luz.

A Manuel Arbelo, mi tutor en las prácticas externas del IUSA. Gracias por darme la oportunidad de realizar mis prácticas con vosotros en la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, sin vuestra ayuda no hubiese podido entender de la manera en que lo he hecho la anatomía de los delfines y de demás especies marinas.

A mis hermanos Manu, Mónica y Marga, a toda mi familia, a mis amigos y a todos aquellos que confiaron en mí y me apoyaron a lo largo de estos años de carrera. Especialmente gracias a Joan en este último duro curso de trabajo y pandemia, por estar a mi lado, escucharme en todo momento y hacer que mis días grises no lo fueran tanto.

A Pachi, por enseñarme lo que significa de verdad ser veterinario y la grandeza de esta profesión desde antes incluso de que yo pueda recordar.

A todos los animales que se cruzaron en mi camino a lo largo de mi vida y que me han hecho amarlos y respetarles hasta el punto de querer hacer de ellos mi profesión.

A Calpe y a sus costas, donde me crie y aprendí a admirar el mar y a todos aquellos seres vivos que en él habitan, que han sido la inspiración para este trabajo.

*Pero sobretodo y destacadamente, **gracias a Manolo y a Margarita**, mis padres. Gracias y mil gracias de todo corazón por todo vuestro apoyo y por vuestro gran esfuerzo económico para que esté hoy aquí cumpliendo mi sueño de ser veterinaria. Nunca habría podido llegar hasta aquí sin vuestra paciencia, motivación y comprensión, especialmente después de haberme dado ya todo vuestro cariño en mi primera carrera. Sé que ha sido duro, pero gracias por estar ahí en todo momento y por no dudar de mí ni un segundo, ni siquiera en aquellos momentos en los que ni yo misma creía que fuera capaz. No puedo evitar emocionarme al escribiros estas palabras, que se quedan muy cortas para describir lo maravillosos que sois y lo muchísimo que os quiero.*

Muchas gracias a todos por apoyarme desde el principio porque cada letra de este trabajo tiene un poquito de todos y sin vosotros nunca hubiese sido posible.

Índice de contenido

1. Resumen y palabras clave (Summary and key words)	1
2. Introducción	2
3. Objetivos	3
3.1. Objetivo general.....	3
3.2. Objetivos específicos.....	3
4. Metodología	4
4.1. Búsqueda de información.....	4
4.2. Criterios de inclusión.....	5
4.3. Criterios de exclusión.....	5
4.4. Gestión de la información.....	5
5. Revisión bibliográfica: Resultados	8
5.1. Generalidades y evolución.	8
5.1.1. Características del medio acuático.....	8
5.1.2. Adaptaciones al medio acuático.....	9
5.2. Tegumento	11
5.3. Aparato locomotor	14
5.3.1. Aparato locomotor pasivo.....	15
5.3.1.1. Cráneo.....	15
5.3.1.2. Columna vertebral.....	19
5.3.1.3. Costillas y esternón.....	21
5.3.1.4. Miembros torácicos.....	22
5.3.1.5. Miembro pelviano.....	23
5.3.2. Aparato locomotor activo.....	23
5.3.2.1. Músculos del cráneo y cuello.....	24
5.3.2.2. Músculos espinales.....	25
5.3.2.3. Músculos del tórax y el abdomen.....	25
5.4. Buceo: Aparato respiratorio y circulatorio	26
5.4.1. Aparato respiratorio.....	27
5.4.1.1. Vías respiratorias altas.....	27
5.4.1.2. Laringe.....	29
5.4.1.3. Tráquea y bronquios.....	29
5.4.1.4. Pulmones.....	31
5.4.2. Aparato circulatorio.....	31

5.6	Aparato digestivo y glándulas anejas.....	34
	5.6.1. Cavidad bucal.....	34
	5.6.2. Faringe y esófago.....	34
	5.6.3. Estómagos.....	34
	5.6.4. Intestino.....	35
	5.6.5. Hígado.....	36
	5.6.6. Páncreas.....	36
	5.6.7. Bazo.....	36
5.7	Aparato urinario.....	37
	5.7.1. Riñones.....	37
	5.7.2. Uréteres y vejiga urinaria.....	38
5.8	Aparato reproductor.....	39
	5.8.1. Aparato reproductor masculino.....	39
	5.8.2. Aparato reproductor femenino.....	40
6.	Conclusiones.....	42
7.	Referencias bibliográficas	43

Índice de tablas

1.	Tabla 1.....	5
2.	Tabla 2.....	7

Índice de figuras

1.	Figura 1.....	4
2.	Figura 2.....	8
3.	Figura 3.....	11
4.	Figura 4.....	12
5.	Figura 5.....	12
6.	Figura 6.....	13
7.	Figura 7.....	14
8.	Figura 8.....	14
9.	Figura 9.....	15
10.	Figura 10.....	16
11.	Figura 11.....	17
12.	Figura 12.....	18

13. Figura 13.....	18
14. Figura 14	19
15. Figura 15.....	19
16. Figura 16.....	20
17. Figura 17.....	21
18. Figura 18.....	22
19. Figura 19.....	23
20. Figura 20.....	24
21. Figura 21.....	25
22. Figura 22.....	26
23. Figura 23.....	28
24. Figura 24.....	28
25. Figura 25.....	29
26. Figura 26.....	29
27. Figura 27.....	30
28. Figura 28.....	31
29. Figura 29.....	32
30. Figura 30.....	33
31. Figura 31.....	33
32. Figura 32.....	35
33. Figura 33.....	37
34. Figura 34.....	37
35. Figura 35.....	38
36. Figura 36.....	38
37. Figura 37.....	39
38. Figura 38.....	40
39. Figura 39.....	41

1. Resumen:

La adaptación a la vida acuática ha orientado la evolución anatómica de los delfines. Es por ello que estos animales han debido adaptar su musculatura y esqueleto, hasta el punto incluso de perder estructuras, a una forma ahusada más hidrodinámica y desarrollar complejos sistemas de vascularización para poder mantener su temperatura corporal en el medio acuático. Por otro lado, el aparato respiratorio se ha adaptado también para mantener los grandes tiempos de inmersión y las altas presiones a las que son sometidos, e incluso han sido capaces de desarrollar un casi exclusivo sistema de ecolocalización altamente eficaz. Estas, entre muchas otras adaptaciones anatómicas, han conseguido que los delfines hayan podido sobrevivir en un medio tan hostil como el marino durante toda su existencia en el planeta.

Palabras clave:

Delfines, delfínidos, cetáceos, mamíferos marinos, medio acuático, anatomía, adaptaciones anatómicas.

Summary:

Adaptation to aquatic life has guided the anatomical evolution of dolphins. In such a way and broadly speaking, these animals have had to adapt their musculature and skeleton, to the point of even losing structures, to a more hydrodynamic tapered shape and had developed complex vascularization systems to be able to maintain their body temperature in the aquatic environment. On the other hand, the respiratory system has also been adapted to maintain long immersion times and the high pressures to which they are subjected to. Also, they have even been able to develop an almost exclusive, highly effective echolocation system. These, among many other adaptations, have made it possible for dolphins to survive in an environment as hostile as the marine environment throughout their existence on the planet.

Key words

Dolphins, delphinidae, cetaceans, marine mammals, aquatic environment, anatomy, anatomical adaptations.

2. Introducción

Dentro de la clase *Mammalia*, del orden *Artiodactyla*, infraorden *Cetacea*, suborden *Odontoceti* y familia *Delphinidae*, encontramos el género *Delphinus*. Este género se refiere al mamífero marino comúnmente conocido como delfín. Este taxón cuenta con el mayor número de miembros dentro de los cetáceos, con aproximadamente 34 especies dentro de él, completamente adaptados a la vida acuática, especialmente marina. También existen algunas especies de delfines de agua dulce o de río, que no se tratarán en la presente revisión bibliográfica.

Se caracterizan principalmente por poseer dientes, por comprender un tamaño pequeño mediano (en comparación a otros tipos de mamíferos marinos) presentando longitudes máximas de hasta 10 metros, por presentar una aleta dorsal prominente y por sus numerosas adaptaciones al medio acuático, que representan un alto nivel de evolución (Laitman, 2007; Reidenberg, 2007). Dichas adaptaciones, representan el objeto de estudio de la siguiente revisión bibliográfica.

Estos animales han resultado misteriosos para el hombre desde tiempos lejanos. Ya en la antigua Grecia, Aristóteles escribió el llamado *Historia Animalium* en el que se establecían las diferencias entre las ballenas y los delfines, este libro se llevó a cabo mediante la observación de los animales y la disección de algunos de ellos (Bianucci y Landini, 2007). Se le considera el primero en separar taxonómicamente a los delfines de los peces (Romero, 2012). A través de los siglos, múltiples estudiosos de todo el mundo publicaron libros acerca de la anatomía y fisiología de los delfines. Destaca entre ellos el anatomista inglés William Henry Flower, probablemente el primero que planteó un enfoque “darwiniano” de la anatomía de los cetáceos, afirmando que estos compartían algunas características esqueléticas con los animales ungulados conocidos (Flower, 1867). La descripción e interpretación funcional más detallada acerca de cetáceos probablemente fue dada por Georg Boenninghaus entre 1902 y 1903, quien publicó exhaustivos trabajos a cerca de la anatomía craneal de diversas marsopas y que, hoy en día no han sido superados en cuando a lo que aspectos topográficos se refiere (Cozzi *et al.*, 2017).

Los trabajos más relevantes desde el siglo XX hasta hoy fueron realizados por diversos autores, muchos de los cuales se citan a lo largo de esta revisión bibliográfica. Gracias a todos estos autores se tienen hoy conocimientos amplios de los delfines y su anatomía, aunque muchos aspectos de estos animales siguen siendo todavía un misterio para el hombre.

El delfín ha sido un ser que aparece en leyendas desde los tiempos de Homero, que describió en uno de sus libros, como Telémaco, fue rescatado por un delfín. Así como esta, muchas otras historias, leyendas y cuentos antiguos describen desde la antigüedad la

admiración del hombre por estos animales. Principalmente por su carácter gregario, su conducta epimelética, su elevada inteligencia, su comportamiento poco agresivo e incluso amistoso con respecto a la interacción con el ser humano y, por supuesto, debido a su impresionante anatomía y capacidad de inmersión prolongada.

Resulta inquietante plantearse que, tras centenares de años de intriga y admiración por estos animales, sea el hombre su principal amenaza hoy en día. De hecho, numerosos estudios, como por ejemplo los realizados por los cetólogos Perrin *et al.* (1987) y Klima (1999) durante la época de los años 60 y 70 se realizaron a partir de delfines salvajes cazados únicamente con objeto de investigación. A partir de la década de los 70 la mayoría de países del mundo comenzaron a aplicar normativas legales a cerca de la protección de los mamíferos marinos.

Los estudios actuales de los delfines intentan estar más asociados a la combinación de métodos de interacción con ellos en su medio natural, mediante el uso de tecnología o a la crianza y observación de los mismos en cautividad (Würsing *et al.*, 2009).

El trabajo que se presenta es, por tanto, una revisión bibliográfica basada en la evidencia científica recopilada por múltiples autores a lo largo de los años acerca de la anatomía de los delfines y cómo esta ha evolucionado hasta adaptarse por completo a la vida marina.

3.Objetivos

3.1. Objetivo general:

El objetivo general del siguiente trabajo es describir y comprender las diferentes adaptaciones anatómicas al medio marino que han sufrido los delfines a lo largo del proceso evolutivo en comparación con otros mamíferos terrestres comunes que nunca sufrieron estos cambios morfológicos para sobrevivir en su entorno.

3.2. Objetivos específicos:

- Entender el medio de vida y las condiciones externas a las que se somete el cuerpo del delfín.
- Realizar un estudio completo de cada sistema/aparato del delfín.
- Evidenciar qué similitudes se presentan con respecto a la anatomía de los mamíferos terrestres.
- Evidenciar qué adaptaciones anatómicas han sufrido con respecto a sus predecesores terrestres.

4. Metodología

4.1. Búsqueda de la información

Previamente a la búsqueda de artículos científicos en bases de datos de acceso público y/o de acceso universitario, se consultaron diferentes libros, recomendados por expertos en mamíferos marinos, de la biblioteca de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria y del Instituto Universitario de Sanidad Animal y Seguridad Alimentaria (IUSA) perteneciente al Centro Atlántico de Investigación de Cetáceos (división de Histopatología y Patología Animal), también ubicado en Las Palmas de Gran Canaria. Gracias a ellos, se obtuvo información detallada y verificada a cerca de la anatomía de los delfines.

Posteriormente, se revisaron un total de 84 artículos científicos, en su mayoría publicados en lengua inglesa, obtenidos de diferentes revistas y extraídos de las bases de datos de “PubMed”, “Scribd”, “Scielo” y “ScienceDirect” principalmente. Estos artículos se usaron como apoyo y para completar la información obtenida en los libros ampliando ciertos conceptos y puntos a lo largo de la revisión bibliográfica. Además, se utilizaron diferentes conceptos claves en función del apartado a analizar, añadiendo siempre como palabras principales “*anatomy*”, “*dolphin*”, “*cetacean*” o “*marine mammals*” (Figura 1).

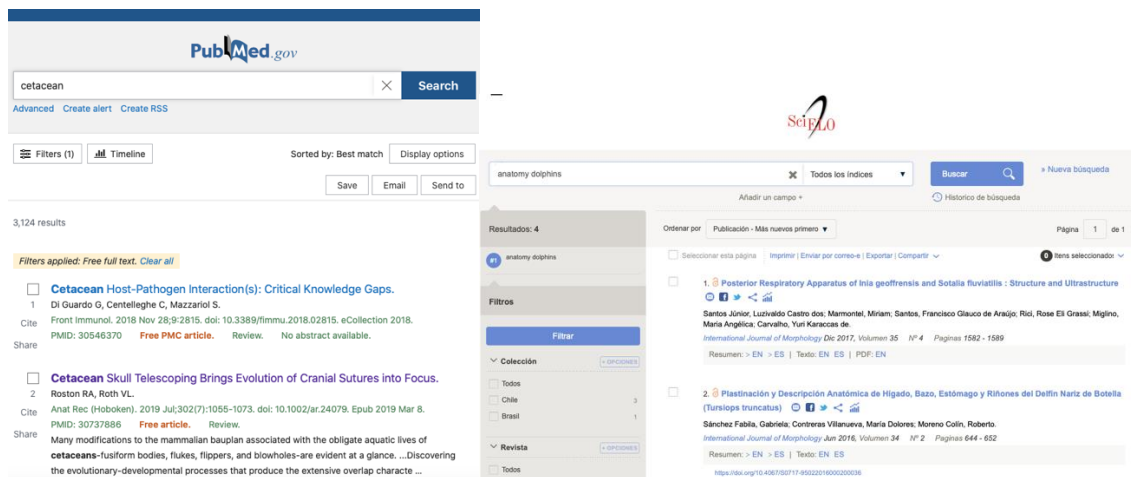


Figura 1. Ejemplo de búsqueda bibliográfica en PubMed y Scielo, utilizando las palabras clave “cetacean” y “anatomy dolphins”

Este proceso de selección bibliográfica se llevó a cabo durante un periodo de tiempo comprendido entre los meses de enero a julio de 2021.

4.2. Criterios de inclusión

- Artículos publicados en inglés y/o en castellano.
- Documentos que guarden relación relevante a cerca de los objetos planteados en esta revisión bibliográfica.
- Trabajos de investigación corroborados por revistas y/o asociaciones de ámbito científico.
- Artículos de acceso completo.

4.3. Criterios de exclusión

- Artículos cuyo acceso al texto completo se encuentre restringido.
- Artículos que no hayan sido publicados por revistas de ámbito científico.
- Artículos en habla no inglesa y/o castellana.

4.4. Gestión de la información

La gestión de la información se organizó en diferentes carpetas atendiendo a grandes rasgos al índice establecido al comienzo la revisión bibliográfica. De tal forma que, de los 84 artículos científicos consultados en total, se utilizaron 24 de ellos, publicados desde principios del siglo XX hasta la actualidad, para la elaboración del presente trabajo. De los cuales, 11 fueron utilizados para el desarrollo de la introducción, las generalidades y la evolución de los delfines, 3 para el aparato locomotor, 4 para digestivo, 4 para respiratorio, 1 para urinario y 1 para reproductor.

De las revisiones de cada uno de los siguientes artículos se extrajo información suficiente para el entendimiento, definición, desarrollo y/o complemento de los temas y conceptos establecidos en la presente revisión bibliográfica.

Tabla 1. Resumen de artículos seleccionados para la revisión bibliográfica desde 1989 hasta 2021..

AUTOR	TÍTULO	REVISTA	AÑO
García de los Ríos y Loshuertos <i>et al.</i>	Comparative Anatomy of the Nasal Cavity in the Common Dolphin <i>Delphinus delphis</i> L., Striped Dolphin <i>Stenella coeruleoalba</i> M. and Pilot Whale <i>Globicephala melas</i> T.: A Developmental Study	MDPI	2021

García de los Ríos y Loshuertos <i>et al.</i>	Endoscopic Study of the Oral and Pharyngeal Cavities in the Common Dolphin, Striped Dolphin, Risso's Dolphin, Harbour Porpoise and Pilot Whale: Reinforcer with others Diagnostic and Anatomic Techniques	MPDI	2021
Todd N.	Echolocation 101: How dolphins see with sound	Whale Scientists	2020
Roston, R., Roth, V.	Cetacean Skull Telescoping Brings Evolution of Cranial Sutures into Focus	The Anatomical Record.	2019
Carrillo Pérez M., Paredes Gil, R.	Cetáceos: Evolución, Anatomía y Fisiología	Gobierno de Canarias	2018
Churchill, M. <i>et al.</i>	Evolution of Cranial Telescoping in Echolocating Whales (Cetacea: <i>Odontoceti</i>)	National Science Foundation	2018
Hocking D.P. <i>et al.</i>	A behavioural framework for the evolution of feeding in predatory aquatic mammals.	Royal Society Publishing	2017
Park T., <i>et al.</i>	Ultrasonic hearing and echolocation in the earliest toothed whales	Royal Society Publishing	2016
Contreras M. <i>et al.</i>	Descripción Anatómica de Cinco Órganos Internos del Delfín Nariz de Botella (<i>Tursiops truncatus</i>), a Través de la Técnica de Plastinación.	International Journal of Morphology	2015
Brzica H. <i>et al.</i>	New aspects on the laryngeal anatomy of the bottlenose dolphin (<i>Tursiops truncatus</i>)	Veterinarski Arhiv	2015
Ivancic, M. <i>et al.</i>	Computed Tomography and Cross-Sectional Anatomy of the Thorax of the Live Bottlenose Dolphin (<i>Tursiops truncatus</i>)	The Anatomical Record	2014
Whitlow W. L.	Echolocation in Dolphins with a Dolphin-Bat Comparison	Bioacoustics	2012
Marx F. G., Uhen, M.D.	Climate, Critters, and Cetaceans: Cenozoic Drivers of the Evolution of Modern Whales	Sciencemag	2010
Rigway S.H., Whitlow, A.	Hearing and Echolocation in Dolphins	Elsevier (Encyclopedia of Neuroscience) ResearchGate	2010
Baisre <i>et al.</i>	Mamíferos Marinos	Academia	2009
Lucero <i>et al.</i>	Análisis osteológico de ejemplares delfín de Frase (<i>Lagenodelphis hosei Fraser, 1956</i>) provenientes de la costa de la provincia de Buenos Aires, Argentina.	Revista de biología marina y oceanografía	2009
Koopman H.N, Zahorodny, Z.P.	Life history constrains biochemical development in the highly specialized odontocete echolocation system	Proceedings of the Royal Society	2008

Uhen, M. D.	Evolution of Marine Mammals: Back to the sea after 300 million years	American Association for Anatomy	2007
Colangelo P. <i>et al.</i>	Accessory Spleens in Cetaceans: a morphopathological study in three bottlenose dolphins (<i>Tursiops truncatus</i>) and one Risso's dolphin (<i>Grampus griseus</i>)	Conference Paper of the ECS (European Cetacean Society) in Poland	2006
Molero, A., Carbó, R.	Comportamiento acústico de la Bulla Timpánica en el <i>Tursiops Truncatus</i>	Revista de acústica	2005
Thomas, J.A. <i>et al.</i>	Echolocation in Bats and Dolphins	The Quarterly Review of Biology	2004
Kenney, R.	How Can Sea Mammals drink Saltwater?	Scientific American	2001
Robeck <i>et al.</i>	Defining basic reproductive physiology, including reproductive anatomy, reproductive endocrinology and estrus induction of captive delphinids	ProQuest Dissertations Publishing	1996
Würsig, B.	Cetaceans	Science	1989

Tabla 2. Libros seleccionados para la revisión bibliográfica, ordenados por año de publicación

AUTOR	TÍTULO	AÑO
Plön <i>et al.</i>	CRC. Handbook of Marine Mammal Medicine (3ª Edición)	2020
Cozzi, <i>et al.</i>	Atlas of the Anatomy of Dolphins and Whales (3ª Edición)	2019
Cozzi, <i>et al.</i>	Anatomy of dolphins: insights into body structure and function (7ª Edición)	2017
Berta, <i>et al.</i>	Marine mammals.: evolutionary biology (3ª Edición)	2015
Perrin, <i>et al.</i>	Encyclopedia of marine mammals (2ª Edición)	2009
Reynolds, J. E., y Rommel, S. A.	Biology of Marine Mammals	1999

5. Revisión bibliográfica: Resultados

5.1. Generalidades y evolución

Los antecesores de los delfines fueron mamíferos terrestres ungulados artiodáctilos que vivieron hace unos 60 millones de años (Cozzi *et al.*, 2017). Su estrecha relación con los *Artiodactylia* es clara gracias a la elaboración de estudios moleculares que indican que los cetáceos están relacionados con los hipopótamos (*Hippopotamidae*) (Price *et al.*, 2005). Por esta razón, los cetáceos, se encuentran actualmente dentro de los *Artiodactylia*, y el grupo completo, en los libros de texto modernos se denomina *Cetartiodactyla* (Price *et al.*, 2005).

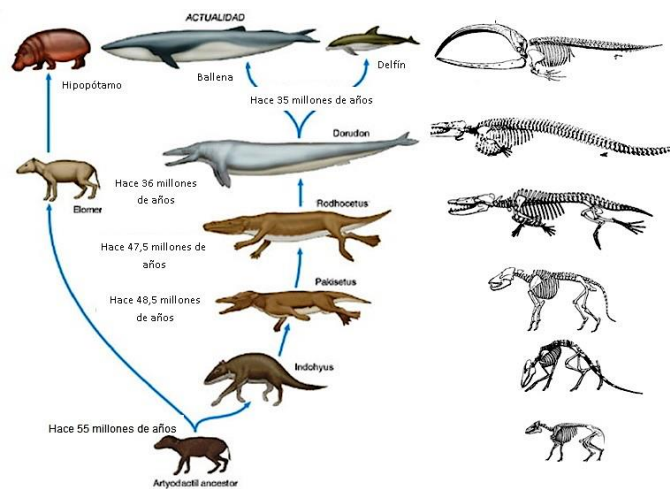


Figura 2. Evolución de los Cetartiodactyla. Fuente: <http://anselmoramosescoabar.blogspot.com/2016/02/evolucion-de-las-ballenas.html>. Recuperado el 1/03/2021

5.1.1. Características del medio acuático marino.

Para comenzar a entender las diferentes adaptaciones por las que han pasado estos animales hasta llegar a desarrollar su anatomía actual, debemos analizar, en primer lugar, el tipo de medio al que han debido adaptarse y sus características principales.

En el caso del medio marino, la densidad y la viscosidad, son 60 veces mayor que la del aire a la misma temperatura, lo que implica una mayor resistencia al movimiento y flotabilidad, por lo cual se debe emplear más energía para cualquier tipo de actividad. Según el coeficiente de conductividad térmica, se pierde 25 veces más temperatura corporal en el agua que en el aire a la misma temperatura ambiental (Marx *et al.* 2010). Se debe tener en cuenta también la presión hidrostática, cada 10 metros de profundidad aumenta una atmosfera de presión. La baja disponibilidad de oxígeno y de visibilidad por falta de luz a ciertas profundidades también se encuentran dentro de los factores limitantes para la vida en este medio. Los mamíferos tienen

que salir a respirar fuera del agua y por ello desarrollar estrategias para limitar las veces que suben a la superficie (Uhen 2007).

5.1.2. Adaptaciones al medio acuático.

Para que los delfines actuales pudieran adaptarse a las características de su entorno, debieron desarrollar una serie de evoluciones anatómicas y fisiológicas a lo largo del tiempo, según han descrito Carrillo y Paredes (2018), las más importantes, las cuales, podrían resumirse en los siguientes puntos:

- a) Forma corporal: el cuerpo de los delfines evolucionó hasta convertirse en completamente hidrodinámico, para poder facilitar los movimientos y desplazarse en un medio mucho más denso
- b) Pérdida de temperatura: Los delfines sufren al sumergirse en el agua una constante pérdida de calor corporal. Por ello, todos poseen una capa de grasa gruesa bajo la piel y además, en las aletas, en las cuales no se encuentra esta capa de grasa, poseen un sistema de intercambio a contracorriente arterio-venoso que va a facilitar la regulación de la temperatura corporal en el caso de que fuese necesario.
- c) Buceo: El hecho de que los delfines puedan permanecer durante largos períodos de tiempo bajo el agua se debe a varias mejoras adoptadas para la inmersión:
 - El control de la respiración voluntaria y rápida con un gran aprovechamiento del oxígeno (8-12% frente al 4% en mamíferos terrestres).
 - La presentación del doble de eritrocitos en sangre que los mamíferos terrestres (7-11 millones/mm³) y de 2-9 veces más mioglobina en los músculos.
 - Notable bradicardia y una redistribución del flujo sanguíneo durante las inmersiones.
- d) Los delfines han debido modificar o adquirir nuevas formas de percibir su entorno acuático mediante:
 - **Oído:** La parte más notable es la ausencia de pabellón auricular y la presencia de un pequeño orificio que representa el oído externo para mejorar la forma hidrodinámica del cuerpo. Algunos estudios señalan que estos animales son capaces de oír tanto dentro como fuera del agua, llenándose de agua el conducto auditivo para la audición acuática y vaciándose para la aérea.

Pero otros expertos opinan que la audición se produce gracias a los huesos craneales y a su disposición y fisiología, pudiéndose producir la recepción del sonido gracias a una parte del hueso mandibular que actúa como ventana acústica.

- **Tacto:** utilizan la piel como sensor de presión, conteniendo esta una multitud de terminaciones nerviosas. Se destaca el aumento de barorreceptores alrededor de la zona del espiráculo, para determinar cuándo este se encuentra en el medio aéreo y así poder realizar las inspiraciones.
- **Vista:** los delfines cuentan con una musculatura ocular muy potente que les permite modificar sus cristalinos, para poder así ver de manera nítida tanto en medios acuáticos como aéreos. Por otro lado, para poder visualizar a grandes profundidades, donde la luz solar no llega a alcanzar, han desarrollado unas grandes pupilas que les permita ver en la casi oscuridad total.
- **Gusto y olfato:** No existe constancia de que sean capaces de apreciar olores bajo el agua y apenas poseen receptores olfativos. Sin embargo, se ha comprobado que en algunas especies aparecen una serie de estructuras asemejadas a papilas gustativas, por lo que sí serían capaces de detectar ciertos sabores.

e) **Ecolocalización:** Esta forma especial de comunicación acústica en el medio acuático es exclusiva de los odontocetos (Kellog 1959, Noravis *et al.*, 1961). Con ella, el animal es capaz de emitir información y detectar las modificaciones producidas en el medio (Scano *et al.*, 2005). Estos animales presentan grandes cantidades de grasa en el cráneo y la mandíbula. El mayor acúmulo de este tipo de grasas (cuya composición es muy diferente a la de las grasas del resto del cuerpo) se presenta en la parte frontal del cráneo creando una especie de órgano denominado melón. Esta grasa también se haya en relativamente elevada cantidad a la altura de las ramas mandibulares. Los sonidos o “chasquidos” son producidos por los delfines mediante sus fosas nasales y se transmiten a través del medio por un cuerpo céreo lenticular que se encuentra situado en el melón. Las ondas sonoras emitidas rebotan contra aquello que encuentren en su camino y al volver, son canalizadas por la grasa mandibular que actúa como una especie de ventana acústica hasta el oído. Mediante la producción y recepción de estos sonidos, el cerebro del delfín es capaz de procesar e interpretar esta información hasta crear una especie de imagen completa del entorno (Todd, N., 2020; Park T., *et al.*, 2017; Whitlow, W., L. 2012; Rigway S.H. y Whitlow, A. 2010; Thomas, J., A., 2004).

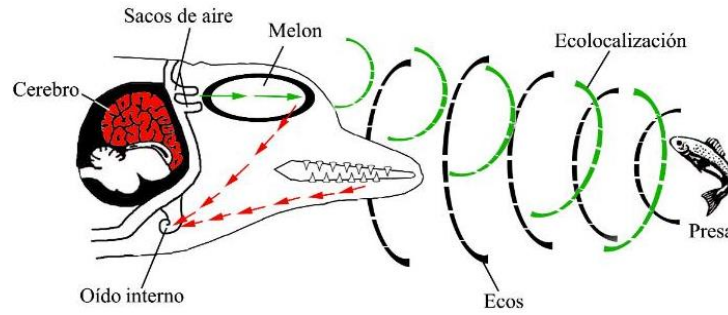


Figura 3. Proceso de ecolocalización en delfín. (Modificado de Castro P y Huber ME, *Marine Biology*, Mc Graw Hill Ed.)
 Fuente: <http://www.encuentros.uma.es/encuentros81/ecolocalizacion.html>. Recuperado el 4/372021

5.2. Tegumento

El tegumento delimita al animal de su entorno ofreciéndole protección, aislamiento térmico, capacidad de flotación y formación de estructuras propulsoras. Además de las funciones comunes como protección, regulación del calor y percepción sensorial, la piel del cuerpo del delfín se adapta para proporcionar una máxima hidrodinámica y una mínima resistencia a la fricción. El grosor de la piel varía entre grupos y especies y también en función de la localización en el propio cuerpo y de la edad del animal (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019).

La estructura de la piel y la grasa (“blubber”) de los delfines es altamente organizada y compleja. De igual manera que en los mamíferos, la piel también está dividida en epidermis, dermis e hipodermis (Berta *et al.*, 2015).

Cozzi *et al.*, (2017) describieron que la piel de los delfines tiene una textura suave y gomosa sin glándulas (excepto glándulas mamarias) ni pelos, a excepción de los delfines recién nacidos que poseen pelos alineados en una sola banda a ambos lados del hocico, sin glándulas accesorias asociadas con estos folículos (Figura 4). Se cree que estos pelos tengan propiedades táctiles y puedan derivar de las vibrisas de los mamíferos terrestres (Reidenger and Laitman, 2009) teniendo una función sensorial para captar en los primeros días de vida dónde se encuentran los surcos mamarios de las madres e ir a lactar. Los delfines pierden estos pelos poco después del nacimiento.



Figura 4. Pelos vibrisales en hocico de cría de delfín. Fuente: *Atlas of the Anatomy of Dolphins and Whales (3ª Edición) Cozzi et al.*

La epidermis de los cetáceos se caracteriza por la falta de queratina y por la interdigitación de las “crestas cutáneas” y la “cresta rete” con las papilas dérmicas. El espesor de la epidermis varía según la especie, la edad y la ubicación, y presenta estrato córneo, espinoso y basal. Los estratos celulares están bastante simplificados en comparación con los mamíferos terrestres, no hay ni estrato granuloso ni lúcido y la mayor parte de la epidermis está formada por estrato espinoso (Reidenberg y Laitman, 2009).

En el estrato córneo se encuentran las antes citadas “crestas cutáneas”, localizadas en la parte más superficial, al parecer, estas se encuentran relacionadas con la hidrodinámica del animal y/o con el sentido del tacto (Shoemaker y Ridgway, 1991).

La “cresta rete” por su parte, se encuentra localizada en sentido axial en la parte más profunda de la epidermis y comprende una serie de proyecciones longitudinales hacia medial en forma de colgajos, uniformemente largas y moderadamente gruesas que se entrelazan con las papilas dérmicas, orientadas en sentido opuesto (Figura 5). Este entrelazado, permite una gran renovación celular debido al aumento del área de las células germinales (crestas epidérmicas y papilas dérmicas) que mantienen la limpieza del animal y reducen las oportunidades de parasitismo (Bergstresser y Taylor, 1977).

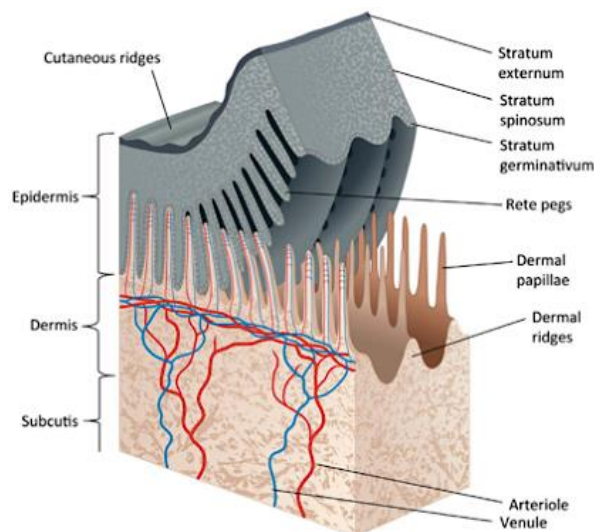


Figura 5. Representación de las capas de la piel en delfines. Recuperado de: *Anatomy of dolphins: insights into body structure and function.* (Cozzi et al.)

En la dermis encontramos una gran cantidad de tejido conectivo denso e irregular, bien vascularizado y con muchas células adiposas que se continúan con la hipodermis (Berta *et al.*, 2015). Esta hipodermis, está compuesta de gran cantidad de grasa de ballena o capa “blubber” con multitud de haces de colágeno (Figura 6).



Figura 6. Epidermis e hipodermis (blubber). Fuente: <https://mmapl.ucsc.edu/normal-anatomy-harbor-porpoise/integument-harbor-porpoise>. Recuperado el 5/472021

Según Cozzi *et al.*, 2017, la capa “blubber” o grasa de ballena es multifactorial, ayudando así al aislamiento térmico, a la flotabilidad y teniendo también una importante función como reserva y fuente de energía. La capa “blubber” presenta una gran cantidad de adipocitos, esto da sostén a toda la grasa que esculpe al animal y tiene función de aislante térmico. El “blubber” varía de grosor y contenido lipídico en función de la especie, sexo, estación, etc. Además, a menor temperatura del hábitat del delfín, mayor será el grosor de la capa. En la zona de las aletas pectorales, dorsal y caudal la capa “blubber” es mucho más fina que en el resto del cuerpo. Esto es debido a que, en ocasiones, a los delfines les interesa disipar el calor, por lo que las aletas del animal trabajan como “ventanas térmicas”, permitiendo refrigerar la sangre del cuerpo (Sokolov, 1982).

Cabe destacar, que los delfines no solo basan su termorregulación en las ventanas térmicas de las aletas, sino que cuentan también con dos sofisticados sistemas de retorno venoso: unas venas superficiales bajo la epidermis que permiten la pérdida de calor, y unas arterias profundas rodeadas por pequeñas venas, formando un plexo en el que la sangre venosa, más fría, se calienta por radiación desde la sangre arterial, limitando la pérdida de calor corporal (Sokolov, 1982) (Figura 7).

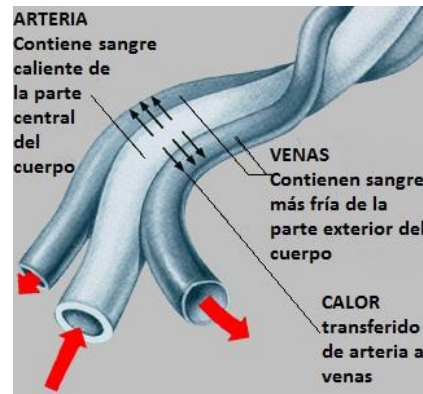


Figura 7. Plexo venoso para regulación de la temperatura corporal en delfines. Fuente: <http://delfinesyhormigas.blogspot.com/2012/07/delfines-y-temperatura.html>. Recuperado el 5/4/2021

Además, según relatan Shoemaker y Ridway (1991), el delfín, cuenta con unas pequeñas ondulaciones superficiales que no se aprecian macroscópicamente y cuya función es direccionar el flujo para que este sea lo más energéticamente eficaz siendo más perpendiculares en la parte anterior y más oblicuas en la parte posterior. Así limitan la pérdida de energía mediante la fricción (Figura 8).

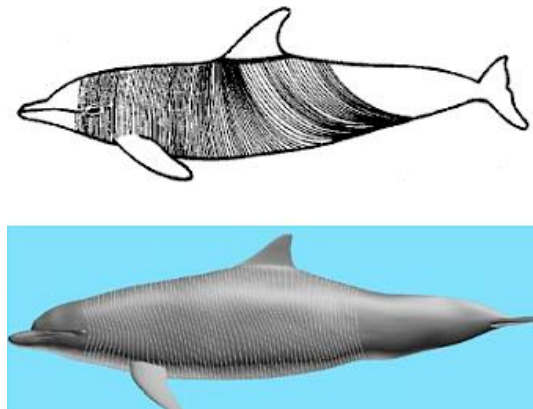


Figura 8. Visión general de la distribución de las ondulaciones superficiales en *Tursiops truncatus*. Fuente: *Atlas of the Anatomy of Dolphins and Whales*.

5.3. Aparato locomotor

La arquitectura básica del sistema musculoesquelético de los delfines, sus diferentes estructuras y organización de sus componentes son muy parecidas a la de los mamíferos terrestres, pero en estos animales, cada parte ha sido específicamente moldeada para la adaptación al medio acuático e incluso algunas partes, como las extremidades posteriores, se han perdido con el tiempo hacia la evolución. Gracias a esta evolución, se producen y transmiten

las fuerzas mecánicas requeridas para el movimiento a través del medio acuático (Uhen, M.D., 2007 y Würsig, B., 1989).

A nivel morfológico, externamente, los delfines presentan una serie de adaptaciones evolutivas que los mantiene ligados totalmente a la vida acuática. Su forma ahusada les permite desplazarse por el agua de una manera totalmente hidrodinámica, lo cual les diferencia enormemente de los mamíferos terrestres. Estos se encuentran dotados de una piel lisa de la cual solo sobresalen una aleta dorsal y un par de aletas pectorales como modificación de los miembros torácicos y una completa transformación del tercio posterior con pérdida de los miembros pelvianos y formación de un pedúnculo caudal en disposición horizontal que le permite impulsarse de forma eficaz (Cozzi *et al.*, 2019).

5.3.1. Aparato locomotor pasivo.

Los huesos de los delfines contienen un alto contenido en grasa, una característica muy útil que les permite aumentar su flotabilidad (Gray *et al.*, 2007). La matriz ósea tiene una densidad general moderada-baja, aunque existen algunas excepciones en algunos huesos, como el caso del hueso timpanoperiótico (Molero, A., Carbó, R., 2005), cuya densidad es mucho mayor que la de los huesos circundantes del cráneo, incluso durante el desarrollo fetal. Esta característica específica del hueso timpanoperiótico puede estar relacionada con la necesidad de un desarrollo temprano del aparato auditivo, esencial para la percepción del sonido en el agua y, en consecuencia, para el establecimiento inmediato del vínculo madre-cría (Park T., *et al.* 2016 y Rigway S.H., 2010).

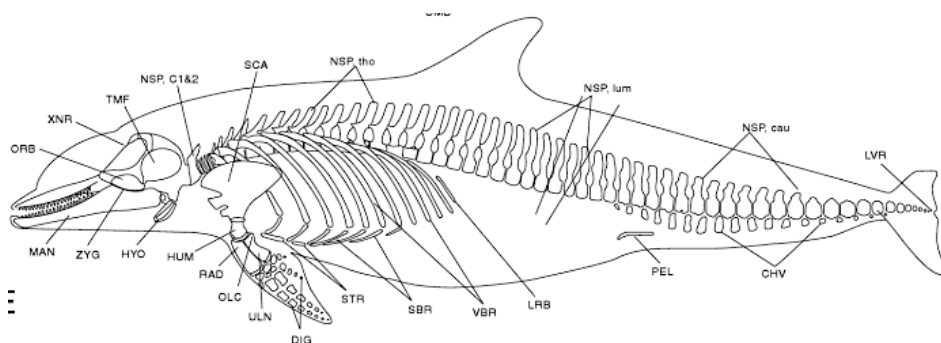


Figura 9. Imagen esquemática del esqueleto de un delfín y sus partes. Fuente: <https://www.emaze.com/> Recuperado el 7/4/2021

5.3.1.1. Cráneo.

El cráneo de los delfines sufrió un proceso de alargamiento hacia rostral, llamado “telescopización” o “telescopaje” (Miller, 1923), por lo tanto, los huesos faciales se han

modificado y adquirido una forma parecida a la de un telescopio (Cozzi *et al.*, 2017; Berta, *et al.* 2015; Rommel *et al.*, 2009). Por otro lado, Berta *et al.*, (2015) puntualiza también que los huesos posteriores del cráneo se han achatado (Figura 10).

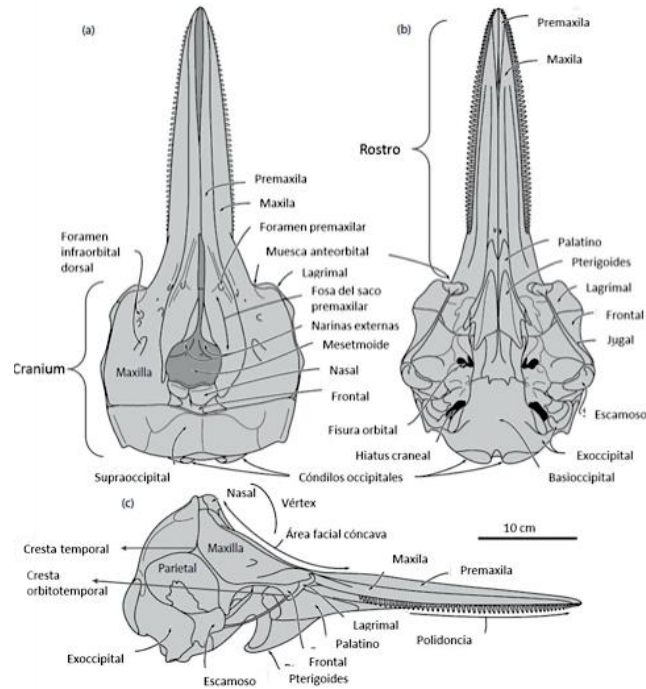


Figura 10. Imagen esquemática del cráneo de delfín en diferentes vistas. Fuente: <https://rid.unrn.edu.ar/>. Recuperado el 6/4/2021

Además, la forma del cráneo del delfín es bilateralmente asimétrica y muy diferente a la de la mayoría de los mamíferos terrestres (McLeod *et al.*, 2007). El lado derecho se encuentra más desarrollado que el izquierdo (Berta *et al.*, 2015), supuestamente debido a que el lado derecho se utiliza para la producción de sonidos y el izquierdo para la respiración (Norris, 1964; Wood, 1964; Mead, 1975). Otra teoría establecida por Berta *et al.*, (2015) también sugiere que este hecho es así debido al posicionamiento de la laringe (el aparato respiratorio y digestivo no se encuentran comunicados), de forma que estos puedan tragar sus presas sin comprometer su respiración (Roston, R. y Roth, V., 2019) (Churchill, M. *et al.*, 2018).

La nariz de los delfines se localiza casi vertical al hueso maxilar, por lo tanto, la elongación de los huesos mandibulares no se corresponde con una expansión de las cavidades nasales y tampoco es funcional para la masticación, ya que los delfines simplemente atrapan y tragan sus presas enteras. La elongación del cráneo parece estar más relacionada con el hecho de necesitar un gran número de dientes para la captura de presas o para el espacio necesario para albergar el melón, que se localiza dorsal al hueso maxilar (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019).

Los huesos maxilares y mandibulares son largos y dan implante a raíces de dientes uniformes con forma de cono, ideales para atrapar rápidamente a sus presas. La dentición puede ser homogénea en ambos maxilares u homogénea en el maxilar superior y heterogénea en el inferior (Uhen, 2009). Estos no se diferencian en incisivos, caninos, premolares y molares como en la mayoría de los mamíferos y solo cuentan con un conjunto de dientes, es decir, conservan sus primeros dientes (“dientes de leche”) durante toda su vida. Estos comienzan a formarse antes del nacimiento y erupcionan cuando la cría tiene pocas semanas de vida (Lucero *et al.*, 2009).

La mandíbula de los delfines es hueca y fina y consiste solamente en el cuerpo mandibular (*corpus mandibulae*). La rama mandibular, la cual está presente en mamíferos terrestres, está ausente en delfines. El foramen mandibular está repleto de tejido blando adiposo, denominado cuerpo graso (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019) (Figura 11). Este cuerpo graso recubre, a parte del foramen mandibular, la parte caudal de la mandíbula, que es más delgada que en otros mamíferos y se denomina “pan bone”. Al estar en estrecho contacto tanto el agujero mandibular como el pan bone y el cuerpo mandibular con el oído interno, todas estas estructuras participan en la percepción de sonidos formando una especie de “ventana acústica”.



Figura 11. Grasa mandibular en delfín. Imagen de elaboración propia en IUSA.

El cóndilo mandibular de los odontocetos está alojado en la parte posterior de la mandíbula y su tamaño es más reducido que en otros mamíferos según Cozzi *et al.*, (2017 y 2019) y Berta *et al.* (2015). En mamíferos terrestres, la unión temporomandibular se produce mediante un proceso de condilartrosis, pero, en los delfines se produce una sindesmosis (Mead y Fordyce, 2009), una articulación fibrosa que une los huesos. Por otro lado, el hueso temporal y el proceso condilar se unen por solo un disco fibroso que además no contiene una cápsula articular con líquido sinovial ya que, los cetáceos según Cozzi *et al.* (2017 y 2019) y Berta *et al.*

(2015) no necesitan realizar movimientos rítmicos mandibulares para masticar, al contrario que la mayoría de mamíferos terrestres, ya que estos degluten a sus presas sin masticación (Figuras 12 y 13).

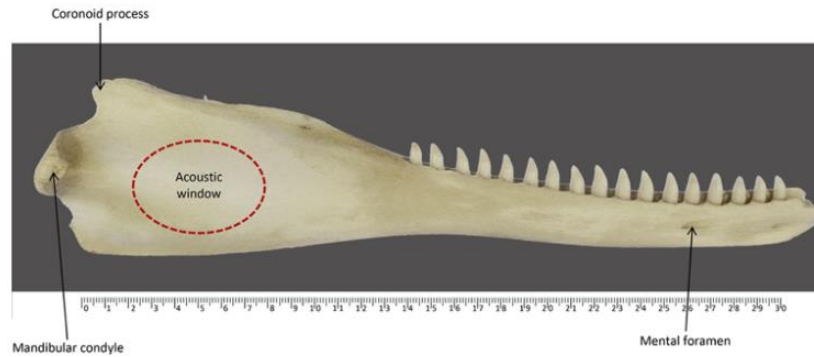


Figura 12. Cara lateral de la mandíbula de *T. truncatus*. *Anatomy of Dolphins* (Cozzi et al.).

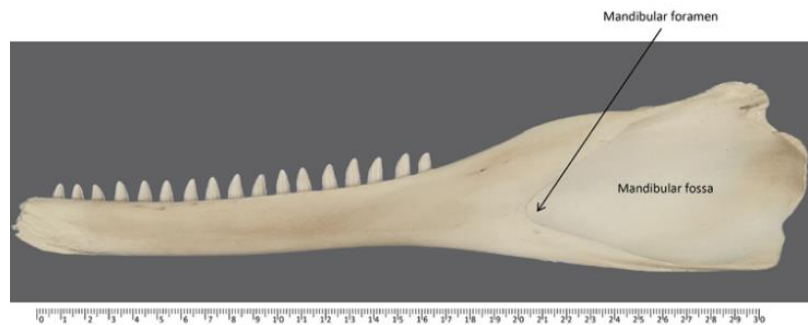


Figura 13. Cara medial de la mandíbula de de *T. truncatus*. *Anatomy of Dolphins* (Cozzi et al.).

Por otro lado, Cozzi *et al* (2016), describen que el disco fibroso entre el proceso condilar y el hueso temporal también está relacionado con la ecolocalización ya que está presenta tejido adiposo y lo atraviesan vasos sanguíneos y nervios (Mc Donald *et al.*, 2015), de esta manera, las vibraciones que se recogen en el “pan bone” son transmitidas por la articulación temporomandibular hacia el oído interno (Figura 14).

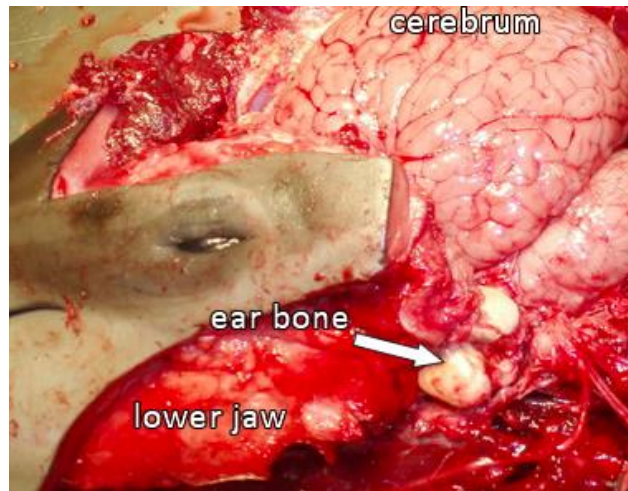


Figura 14. Mandíbula inferior hueca y llena de grasa, directamente relacionada con el oído interno. Fuente: <https://mmapl.ucsc.edu/>. Recuperado el 7/4/2021

El aparato hioideo (Figura 15) de los delfinidos se compone de los siguientes elementos osificados: el basihioides, formado por una única pieza que articula con los tirohioides y estilohioides ambos en número par; de la misma manera, los timpanohioides, los epihioides y los queratohioides no se encuentran osificados y conservan una naturaleza cartilaginosa (Cozzi *et al.*, 2016 y 2017). La función principal del aparato hioideo es ayudar en la deglución y en los movimientos de la base de la lengua, al igual que en mamíferos terrestres.

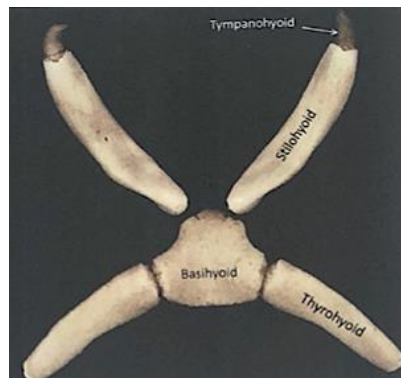


Figura 15. Aparato hioideo de *T. truncatus*. Fuente: *Atlas of the Anatomy of Dolphins and Wales* (Cozzi *et al.*)

5.3.1.2. Columna vertebral.

La columna vertebral de los cetáceos es sorprendentemente diferente a la de los mamíferos terrestres, tanto por la forma general de esta como por la morfología de cada vértebra individualmente. Esta tiene una forma arqueada cóncava con una menor curvatura que la de la mayoría de los mamíferos terrestres (Cozzi *et al.*, 2016 y 2017). La fórmula vertebral equivaldría a la siguiente:

$$7 \text{ Cervicales} + 11/12 \text{ Torácicas} + 9/24 \text{ Lumbares} + 0 \text{ Sacras} + 14/45 \text{ Caudales}$$

(Yablokov *et al.*, 1972)

-Vértebras cervicales:

Todos los delfínidos presentan 7 vértebras cervicales. Estas difieren respecto a las de los mamíferos terrestres en que son extremadamente planas a nivel craneocaudal. La mayor parte de los delfines presentan dos o más vértebras cervicales fusionadas, especialmente el atlas (C1) y el axis (C2) formando el llamado *epistropheus*. El corto y rígido cuello resultante aumenta la forma hidrodinámica del cuerpo estabilizando la cabeza y ayudando a la propulsión (Cozzi *et al.* 2019).

La unión del cráneo con la primera vértebra cervical es única en delfines (Figura 16). Los cóndilos occipitales son más bien hemisféricos (y no elipsoides como en la mayoría de los mamíferos terrestres) según Cozzi *et al.* (2017 y 2019) y, por lo tanto, la articulación atlanto-occipital es extremadamente móvil y es la responsable de todos los movimientos de la cabeza del delfín con respecto a la columna. (Rommel, 1990).



Figura 16 Vista laterocaudal de las vértebras cervicales de *T. truncatus*. Fuente: *Anatomy of Dolphins* (Cozzi *et al.*). Recuperado el 6/4/2021

-Vértebras torácicas:

Se encuentran flanqueadas por costillas, el número de vértebras torácicas está sujeto a variaciones entre especies, desde 10 hasta 14 como en el caso del delfín mular (*Tursiops truncatus*) (Lucero *et al.* 2009).

-Vértebras lumbares:

En mamíferos terrestres, la zona lumbar comienza con la primera vértebra que no está unida a costilla y termina antes del hueso sacro. En el caso de los delfines, la última vértebra lumbar se corresponde con aquella que no muestra relación con un hueso hemal ventral. Otra distinción morfológica es que los cuerpos de las vértebras lumbares son más largos que los de las caudales (Cozzi *et al.*, 2019).

-Vértebras sacras:

No se encuentran vértebras sacras en el esqueleto de los delfines ni huesos asociados a ellas como el fémur. Poseen simplemente algunos huesos vestigiales, como es el caso de los husos de la pelvis, en los que se insertan el aparato urinario y reproductor (Robeck *et al.*, 1996).

-Vértebras caudales:

El comienzo de las vértebras caudales (Figura 17) se caracteriza especialmente por la presencia de una serie de pequeños huesos en forma de "Y", denominados huesos hemales o hemapófisis, están conectados a la parte ventral de las vértebras y forman el arco hemal (que significa literalmente arco de/para la sangre) (Robeck *et al.*, 1996). Este protege el curso ventral de los grandes vasos arteriales que se dirigen hasta la aleta caudal. Según explica Berta *et al.* (2015), la primera vértebra que presenta huesos hemales, constituye el inicio de la cola de los cetáceos.

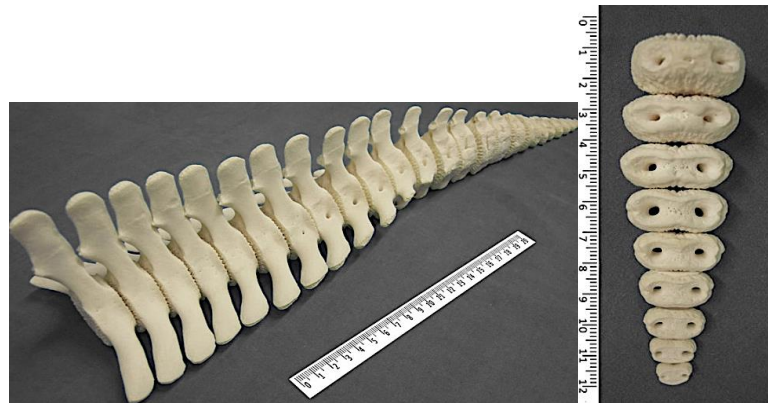


Figura 17. Vista antero-lateral de Ca1-Ca26 (izquierda) y vista dorsal de Ca18-Ca26 (derecha) de *T. truncatus*. Fuente: <https://www.sciencedirect.com/topics/agricultural-and-biological-sciences/haemal-arch>. Recuperado el 7/4/2021

5.3.1.3. Costillas y esternón

Las costillas son delgadas y cilíndricas, con la excepción del primer par que son cortas, robustas y anchas. Las primeras 5 costillas se articulan a la columna, al igual que en mamíferos terrestres, mediante una cabeza y un tubérculo, pero las más caudales, pierden esa cabeza y se encuentran unidas a la columna solamente por el tubérculo (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019).

En delfines, las costillas se dividen en dos segmentos óseos, uno proximal unido a las vértebras de la columna y otro distal que se conecta con el esternón. Las costillas más caudales, carecen de este segmento distal y por lo tanto de la unión al esternón, quedando así libres (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019). Gracias a este proceso, los delfines pueden soportar las altas presiones a las que se someten sus cuerpos al sumergirse. Por otro lado, según explica Cozzi *et al.* (2017 y 2019), la unión entre las costillas y las vértebras de los delfines es de tipo sinovial en la porción más craneal del tórax y de tipo fibroso en la más caudal. Este hecho también les permite soportar

grandes presiones al sumergirse ya que permite una gran rotación de estas de forma que al bucear, las costillas pueden acomodarse al aumentar la presión (Rommel, 1990).

5.3.1.4. Miembros torácicos

En delfines, las proporciones de los miembros delanteros son muy diferentes de los mamíferos terrestres; la región del codo está aproximadamente en el contorno corporal y la extremidad visible está formada por el antebrazo y la mano.

Los miembros torácicos en delfines reciben el nombre de aletas pectorales cuya función es estabilizar el cuerpo, y lo hacen por turnos, de tal manera que primero se mueve una y luego otra, así corrigen las constantes desestabilizaciones (dependiendo del lado del que provengan) provocadas por las fluctuaciones del agua (Woodward *et al.*, 2006).

El primer hueso que compone el miembro torácico es la escápula (Figura 18), la cual es amplia pero aplanada, alargada y sin presencia de espina en su cara lateral. La fosa supraespinosa es vestigial. Además, se produce un desplazamiento hacia craneal del acromion, al contrario que en mamíferos terrestres donde el acromion tiene su origen en la espina de la cara lateral según relata Cozzi *et al.*, (2017 y 2019).



Figura 18. Vista lateral de la escápula de *Inia geoffrensis*. Fuente: <https://thevirtualmuseumoflife.com/>. Recuperado el 5/4/2021

La única articulación móvil del miembro torácico es la escápulo-humeral, la cual permite la realización de cambios en la inclinación de la aleta. El resto de articulaciones son inmóviles ya que se encuentran rodeadas de tejido conectivo denso y muy rígido que imposibilitará el movimiento entre huesos (Cozzi *et al.*, 2019). Formando así una estructura rígida que servirá para equilibrar el cuerpo del animal en el medio (Figura 19).



Figura 19. Extremidad anterior de delfín. Fuente: <https://boneclones.com/product/bottlenose-dolphin-pectoral-flipper-and-scapula-set-KO-233-SET>. Recuperado el 5/4/2021

El húmero es corto y robusto y los tubérculos mayor y menor están fusionados en uno solo (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019; Berta *et al.*, 2015; Cooper, 2009). Este articula con cúbito y radio, los cuales están unidos por tejido conectivo muy denso que imposibilita la movilidad entre ambos. Tanto el denominado estilópodo (húmero) como el cigópodo (radio y cúbito) están muy poco desarrollados. Ambos huesos se articulan por su parte distal con los huesos carpianos. Según Cooper (2009) estos huesos carpianos se encuentran rodeados por un bloque de cartílago. Seguidamente al carpo, se encuentra el metacarpo y tras este las falanges.

Como característica remarcable única en cetáceos señalaremos la presencia de hiperfalangia, con presencia de un número variable de falanges (normalmente entre tres y ocho) en los metacarpianos II y III. Por otro lado, el metacarpiano I puede no tener continuación con ninguna falange (Cozzi *et al.* 2017; Berta *et al.* 2015, Cooper, 2009).

5.3.1.5. Miembro pelviano.

Solamente existen dos reducidos huesos pélvicos vestigiales de los mamíferos terrestres (Robeck *et al.*, 1996). Estos no presentan conexión directa con la columna vertebral y se encuentran embebidos dentro de la musculatura de las paredes abdominales dispuestos de forma paralela el uno con el otro. Según señalan diferentes autores, (Cozzi *et al.*, 2017; Berta *et al.*, 2015; Adam 2004) la única función de estos es permitir la inserción de los músculos del aparato urinario y genital.

5.3.2. Aparato locomotor activo

En comparación con los mamíferos terrestres, la movilidad de las extremidades delanteras está limitada al control direccional del flujo de agua a través de la superficie corporal durante la natación y no tiene ninguna relación con la propulsión. La musculatura de las

extremidades posteriores desaparece a la vez que lo hacen los huesos. La poderosa musculatura de la columna es el principal motor de locomoción y actúa empujando la aleta caudal hacia arriba y hacia abajo. (Cozzi *et al.*, 2017). Los músculos de los delfines contienen un elevado porcentaje de mioglobina dándole a estos un aspecto oscuro, casi negro. Esta característica es una adaptación que facilita el almacenaje de oxígeno en el músculo durante el buceo (Perrin *et al.*, 2009).

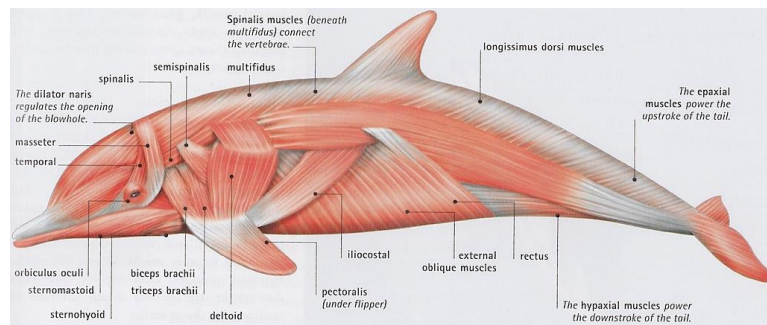


Figura 20. Esquema general de la musculatura del delfín. Fuente: <https://dolphin4life.weebly.com/movement.html>. Recuperado el 6/4/2021

5.3.2.1. Músculos del cráneo y cuello.

La musculatura facial de los delfines es reducida y se caracteriza por su poca motilidad e incapacidad expresiva (Cozzi *et al.*; 2017 y 2019). Los únicos músculos mímicos fácilmente reconocibles y que mantienen similitud con los de los mamíferos terrestres, son aquellos relacionados con el ojo y el espiráculo (que en los terrestres se corresponden con los relacionados con las narinas externas).

Algunos músculos masticatorios, como el temporal (cuya función es cerrar las mandíbulas) se encuentra muy desarrollado para evitar la huida de las presas, mientras que otros como el masetero (principal usado por herbívoros para la masticación) es simplemente residual. Este suceso se debe a que los delfines atrapan el alimento, pero no lo mastican, sino que lo tragan entero (Hocking D.P. *et al.*, 2017).

La musculatura que conforma la parte del cuello y del tórax ventral, contribuye a la flexión y rotación de la cabeza. Los músculos dorsales del cuello han involucionado perdiendo movilidad (Cozzi *et al.*; 2017 y 2019), de esta manera, aumenta su estabilidad en la propulsión del cuerpo. Si el cuello poseyera una gran movilidad al impulsarse el animal hacia delante en la natación, en contra de la resistencia del agua, su cabeza se desviaría hacia la zona que hubiese menor resistencia, desequilibrándole, desviando su trayectoria e incidiendo gran presión en la zona de las vértebras torácicas como resultado de la fuerza de propulsión en contra de la resistencia del agua (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019).

5.3.2.2. Músculos espinales.

a) Músculos de la columna vertebral y de la aleta caudal.

Los músculos espinales en delfines están muy desarrollados, siendo estos los encargados de la propulsión del animal. Durante la locomoción, la columna vertebral de los delfines se dobla y se endereza alternativamente, pero en lugar de transmitir su poder de contracción desde las patas traseras a las delanteras como ocurre en mamíferos terrestres, la columna del delfín produce un empuje hacia adelante moviendo la aleta caudal verticalmente. Los delfines son capaces de curvar su cuerpo dorsoventralmente así como hacia los lados (Perrin *et al.*, 2009).

Según Cozzi *et al.* (2017 y 2019) y Berta *et al.* (2015), los músculos largos de la espalda se extienden mediante tendones hasta alcanzar la aleta caudal, de tal forma que, los músculos extensor medial caudal y extensor lateral caudal, sustituyen a los músculos sacrocaudales de los mamíferos terrestres, siendo estos la extensión de los músculos erectores de la columna y de los transversoespinales, que se definen según los autores, como los más potentes del cuerpo de los delfines (Cozzi *et al.* (2019).



Figura 21. Músculos erectores de la columna, extensor medial caudal y lateral caudal (izquierda) y tendones de la cola (derecha). Fuente: <https://mmapl.ucsc.edu/>. Recuperado 8/4/2021

b) Músculos que conectan la columna con la extremidad anterior.

En delfines, toda esta región está cubierta por el músculo cutáneo (*Cutaneus trunci*) que continúa hasta la superficie externa del tórax y contribuye a una apariencia suave del cuerpo. En cuadrúpedos los dos músculos principales suspensores del hombro son el trapecio y el romboide, sin embargo, según Pilleri *et al.* (1976) estos dos músculos en el delfín se encuentran de manera vestigial probablemente debido a la poca importancia de estos en la propulsión del cuerpo.

5.3.2.3. Músculos del tórax y el abdomen.

La musculatura torácica es similar a la de los mamíferos marinos (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019) pues de la misma manera que en estos, participa de forma activa en la respiración. Como diferencia principal podemos destacar la superior longitud y potencia del músculo serrato

ventral, cuya principal función es la de estabilizar el tórax ante la presión hidrostática y la convexidad marcada del diafragma en estas especies, de tal forma que su cúpula diafragmática es más profunda.

Con respecto a los músculos conformadores de la pared abdominal, según describe Cozzi *et al.*, (2017 y 2019), encontramos el músculo recto del abdomen en la parte ventral del cuerpo que participa en la respiración y en la flexión dorsoventral del cuerpo y los músculos oblicuos externo e interno del abdomen y el músculo transverso, que conforman la prensa abdominal y participan también en la respiración, puesto que, al realizar movimientos descendentes con la aleta caudal, facilitan la inspiración (Ivancic M. *et al.*, 2014).

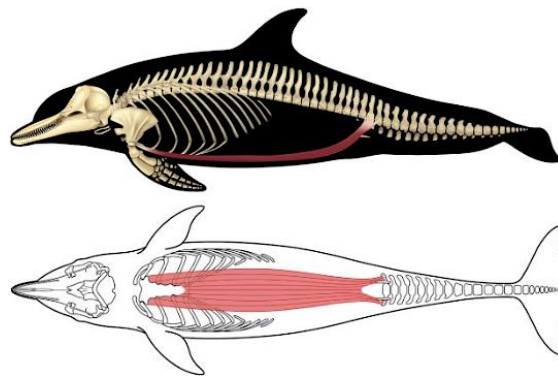


Figura 22. Músculo recto del abdomen. *Anatomy of dolphins: insight into body structure and function.* (Cozzi *et al.* 2017). Recuperado 10/4/2021

5.4. Buceo: Aparato respiratorio y circulatorio

La importancia evolutiva de la inmersión radica en la capacidad de estos animales para abrir o sellar el espiráculo durante la respiración o el buceo.

La respiración de los delfines se lleva a cabo en la superficie, cuando el espiráculo se abre. Al contrario que las fosas nasales de los mamíferos terrestres, el espiráculo no se encuentra abierto constantemente, sino que el aire entra a través de este de manera voluntaria cuando el animal desea abrir el orificio. Y de la misma forma, sellan el espiráculo durante el buceo para evitar la entrada de agua a las vías respiratorias (Fahlman *et al.*, 2015).

Durante la respiración, el intercambio gaseoso debe ser rápido para permitir la completa oxigenación de la sangre en los alveolos pulmonares. Este tipo de intercambio gaseoso producido en delfines se denomina “ventilación explosiva” (Kooyman, 1973; Fahlman *et al.*, 2015) puesto que permite el 75-90% del intercambio del volumen pulmonar total en 0,3 segundos, que, comparándolo con por ejemplo un caballo de carreras, éste realiza un intercambio del 27% en 0,5 segundos.

El mecanismo de intercambio de gases requiere de un potente esfuerzo por parte de los músculos respiratorios, incluyendo el diafragma, cuya convexidad craneal es muy pronunciada en delfines (Fahlman *et al.*, 2015; Cotten *et al.*, 2008).

A medida que descienden, la presión hidrostática externa aumenta (un bar cada 10 metros cúbicos) provocando que el gas dentro de los alveolos se comprima. Los delfines responden a este fenómeno manteniendo el flujo de sangre al corazón y al cerebro (puesto que son los órganos que primero sufren hipoxia) (Elsner, 1999) y manteniendo estable la temperatura corporal. Durante esta fase, es posible que parte de la sangre se desplace hacia la "rete mirabile", ubicada debajo de la columna vertebral torácica y alrededor de toda su médula espinal.

De hecho, los pulmones de los delfines reducen gradualmente su volumen debido a la compresión del gas a medida que aumenta la presión externa durante el descenso en apnea. A medida que se comprime el gas y el volumen pulmonar también disminuye, el parénquima de los pulmones se vuelve similar a una esponja mojada exprimida, en la que el líquido restante es la sangre que aún impregna los órganos. El aire se expulsa de los alvéolos respiratorios y los bronquiolos más finos hacia los bronquiolos más grandes, los bronquios, la tráquea y la laringe, siendo estas últimas estructuras los únicos espacios que quedan llenos de aire. Los delfines utilizan este depósito de aire comprimido para producir sonido empujando el gas hacia las cámaras nasales (Marigo y Groch, 2016; Cozzi *et al.*, 2017 y 2019).

Los latidos del corazón y el flujo sanguíneo periférico se ralentizan (Ponganis *et al.*, 2003) y el suministro de oxígeno al cerebro también está respaldado por la *retia mirabilia*, aunque no todos los pasajes de esta compleja fisiología son claros y la evitación de la anaerobiosis (insuficiente oxigenación de las neuronas) durante inmersiones prolongadas sigue siendo algo difícil de explicar (Cozzi *et al.*, 2017).

5.4.1. Aparato Respiratorio

5.4.1.1. Vías respiratorias altas

En delfines, las narinas externas se han desplazado hacia la parte superior del cráneo formando una única abertura, conocida como espiráculo. Tras el espiráculo, los pasajes nasales de los delfines se abren ventralmente hacia el denominado vestíbulo.

Para realizar inspiraciones, los músculos del espiráculo (músculos maxilonasolabiales) desplazan rostroventralmente el labio (válvula) anterior del espiráculo junto con la pared anterior del vestíbulo. Este mecanismo permite expandir el vestíbulo hasta convertirlo en una

cavidad relativamente amplia por la que entra el aire (Roston, R., Roth, V. 2019) (García de los Ríos y Loshuertos *et al.*, 2021) (Figura 23).



Figura 23. Espiráculo cerrado (izquierda) y abierto (derecha). Fuente: <https://www.lifeder.com/como-respiran-las-ballenas/>. Recuperado 11/4/2021

Tras el vestíbulo, se localiza el tracto nasal y en cuya parte final dorsal encontramos una estructura valvular adicional denominada “labio fónico” (esencial para la producción de sonidos). Ventral al labio fónico, se sitúan los tapones nasales, una densa masa de tejido conectivo y músculo encargados de abrir y cerrar las narinas externas y el tracto nasal. Durante el flujo de aire, el músculo de los tapones nasales, tira de los conductos nasales rostralmente para que estos se abran y producir un intercambio de aire rápido (Cranford *et al.*, 1996).

El tracto nasal comunica además con tres pares de sacos aéreos (Cranford *et al.*, 1996) (Figura 24) y estos se denominan:

- a) Sacos vestibulares (proximales al espiráculo).
- b) Sacos nasofrontales (que rodean el tracto nasal en el plano horizontal).
- c) Sacos premaxilares (debajo del melón y sobre los incisivos).

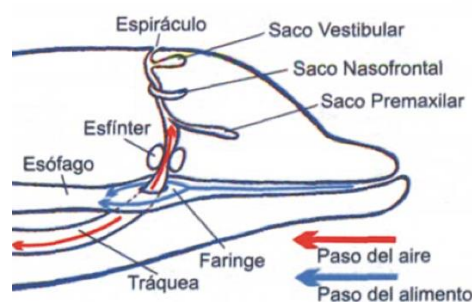


Figura 24. Esquema del paso del aire y el alimento en delfín. Fuente: https://www.researchgate.net/figure/Las-adaptaciones-asociadas-a-la-respiracion-fueron-fundamentales-para-la-vida-de-los_fig3_277218826. Recuperado el 14/4/2021

La mayoría de estos sacos aéreos no cuentan con una restricción ósea, de tal manera que pueden expandirse en relación con la cantidad de aire que contengan.

Cabe destacar que los delfines carecen de senos paranasales, ya que estas estructuras serían incompatibles con las altas presiones que deben aguantar durante las inmersiones (Cozzi *et al.*, 2019).

5.4.1.2. Laringe

En los delfines, la laringe se encuentra curvada en un ángulo de casi 90 grados para permitir la comunicación entre el espiráculo y la tráquea (Figura 25). La posición de esta es rostral a las vértebras cervicales (Reidenberg y Laitman, 1987).

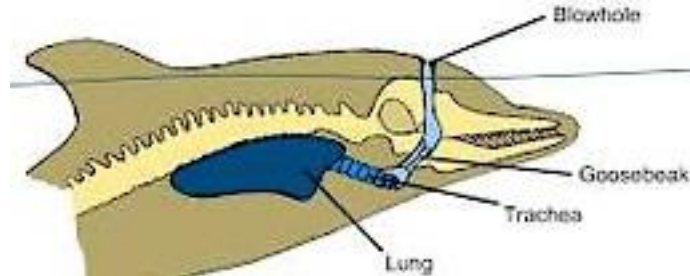


Figura 25. Esquema general del sistema respiratorio en delfines. Fuente: <https://anatomy-dolphins.weebly.com/respiratory-system.htm>. Recuperado el 12/4/2021

Imagen

La laringe está compuesta por la epiglotis y por los cartílagos aritenoides, ambos se prolongan hasta formar una especie de tubo llamado por los autores “tubo ariteno-epiglotideo” (Cozzi et al., 2017) conocido comúnmente como “pico de pato” (Figura 26). Este tubo termina dorsalmente en un labio rodeado por el músculo palatofaríngeo que al contraerse produce el cierre del conducto nasal (Cozzi et al., 2017) (Brzica et al., 2015).



Figura 26. Vista lateral de la laringe de *T. truncatus*, con característico “pico de pato”. Fuente: *Anatomy of Dolphins: insights into body structure and function* (Cozzi et al.). Recuperado: 17/4/2021

5.4.1.3. Tráquea y bronquios.

La laringe conecta con los pulmones a través de la tráquea y esta, se encuentra a su vez separada por completo de la faringe para evitar cualquier posible fuga de agua procedente del tracto digestivo al sistema respiratorio (García de los Ríos y Loshuertos et al., 2021).

Según describen Cozzi et al., (2017), esta estructura es corta (apenas unos centímetros en algunas especies), ancha en diámetro y considerablemente rígida, lo cual ayuda al animal a la hora de aumentar la cantidad y rapidez de flujo de aire. Como estos animales no cuentan con un cuello propiamente dicho, no existe necesidad alguna para que la tráquea sea móvil y por lo

tanto carece de músculo traqueal alrededor. Por la misma razón y al tener que soportar grandes presiones al sumergirse, sus cartílagos traqueales son completamente circulares (sin apertura dorsal de los mismos) y están irregularmente unidos los unos con los otros mediante tejido conectivo interpuesto.

Una de las partes más características de la tráquea es la presencia de grandes espacios venosos en la submucosa denominados “lagunas venosas” (*Venous lacunae*) (Cozzi *et al.*, 2019) (Figura 27). Durante las inmersiones, la tráquea se aplana debido a la presión que ejerce el medio sobre ella y durante el ascenso a la superficie, la tráquea recupera su forma redondeada gracias al llenado de sangre de estas lagunas que aumentan el diámetro luminal (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019).

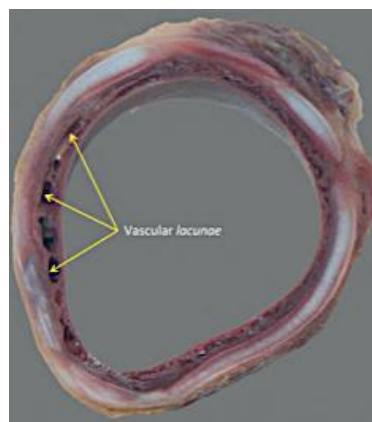


Figura 27. Corte transversal de la tráquea de *T. truncatus*, indicándose en la imagen la ubicación de las lagunas venosas. Fuente: https://www.researchgate.net/figure/Photographs-of-tracheal-sections-of-a-T-truncatus-and-b-B-taurus-c-Differences_fig1_324593276. Recuperado el 18/4/2021

Los delfines, cuentan con un bronquio independiente característico, denominado *bronchus trachealis* en el lado derecho de la tráquea y dirigido hacia el pulmón derecho, que se presenta justo antes de la bifurcación de esta hacia los dos grandes bronquios principales (Figura 28). Esta estructura también se presenta en bóvidos y suidos (Piscitelli *et al.* 2013).



Figura 28. Cara ventral de la tráquea (izquierda) y Esquema de pulmones (derecha). Fuente: <https://anatomypubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/ar.22900>. Recuperado el 18/4/2021

5.4.1.4. Pulmones

Los pulmones en delfines no presentan división por lóbulos ni segmentación externa, excepto por una gran incisura en el ápex del pulmón, especialmente evidente en el pulmón derecho. La base del pulmón sigue la misma curvatura que presenta el diafragma. Ambos son estrechos y simétricos y su lado costal se adapta a la forma de las costillas (Cozzi *et al.*, (2017 y 2019).

La característica más destacable de la parte terminal del árbol bronquial es la presencia de esfínteres mioelásticos en los bronquiolos, los cuales se encuentran rodeados de fibras elásticas (Piscitelli *et al.*, 2013) y trabajan junto con el cartílago remanente cerrándose, para impedir el retorno de aire hacia los alveolos durante las inmersiones y para mantener una pequeña cantidad de aire dentro de los pulmones para asegurar un mínimo intercambio gaseoso (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019) y dentro de otras estructuras no implicadas en el intercambio gaseoso (como la tráquea) para la producción de sonidos

5.4.2. Aparato circulatorio.

El aparato circulatorio de los delfines requiere de cambios estructurales adaptados al buceo para poder hacer frente al incremento de presiones durante la inmersión, al descenso de la temperatura a medida que descienden hacia las profundidades marinas y al aumento de niveles de dióxido de carbono debido a la retención prolongada de la respiración (Cozzi *et al.*, 2017)

El aumento del volumen sanguíneo, la ralentización de los latidos cardíacos (bradicardia) junto con la vasoconstricción general, el aislamiento circulatorio de los músculos e incluso la eventual isquemia de los órganos centrales, son todos los mecanismos fisiológicos que retrasan el agotamiento de las reservas de oxígeno durante el buceo (Piscitelli *et al.*, 2013).

La organización periférica de los vasos sanguíneos contribuye a prevenir la pérdida de calor. La circulación arterial es limitada en las partes externas del cuerpo y cada arteria periférica está rodeada por una serie de pequeñas venas útiles para el intercambio de calor por radiación en contracorriente (Ridgway *et al.*, 1969) (Figura 29).

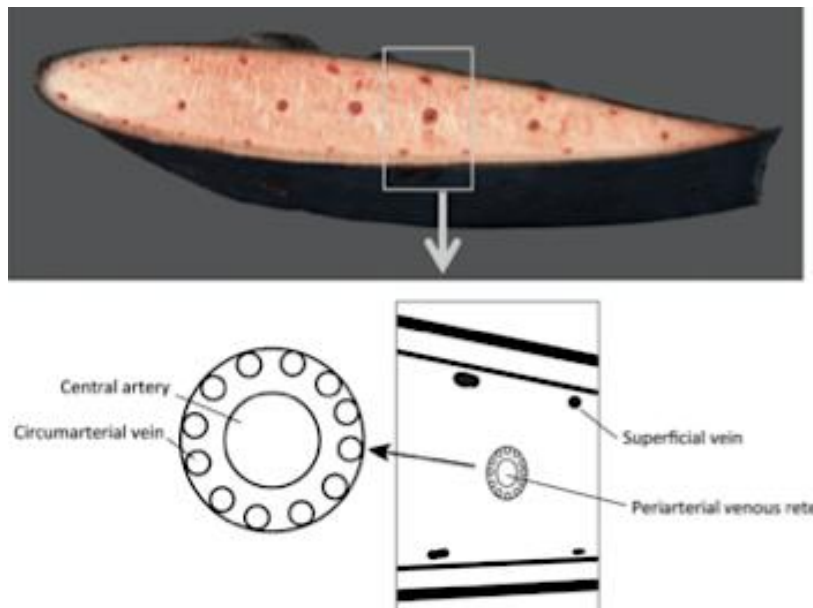


Figura 29. Sección horizontal de la aleta dorsal de un delfín mular en el que se muestran los plexos venosos periarteriales en el centro y las venas superficiales. Fuente: *Anatomy of Dolphins: insights into body structure and function* (Cozzi *et al.*). Recuperado el 29/4/2021.

Durante la inmersión se cree que el flujo de sangre se mantiene hacia el tórax, el cerebro y otros órganos vitales, y hacia la *rete mirabile*. Además, cuando las costillas (relativamente elásticas) ceden a la presión externa, es probable que la sangre se desvíe desde los vasos torácicos hacia la rete comunicante según apunta Cozzi *et al.*, 2017).

La *rete mirabile* es una estructura compleja en la que una arteria se ramifica en múltiples vasos más pequeños que finalmente reconstituyen uno (o unos pocos) vasos más grandes, creando así una continuación directa de la arteria que generó la rete (Nagel *et al.*, 1968). La *rete mirabile* también está presente en la pared dorsal del tórax.

A diferencia de la mayoría de los mamíferos terrestres, la arteria carótida interna consiste en un pequeño vaso durante la vida postnatal que alcanza únicamente la cavidad timpánica y el ojo; y no tiene prácticamente conexión con el suministro vascular del cerebro. La circulación de este deriva de la *rete mirabile* cervical que ingresa al foramen occipital con las arterias meníngeas espinales y se continúa con la *rete mirabile* cervicotorácica, irrigada por el

tronco braquiocefálico y por las arterias intercostales internas y externas (Sommer *et al.*, 1968) (Figura 30 y Figura 31).

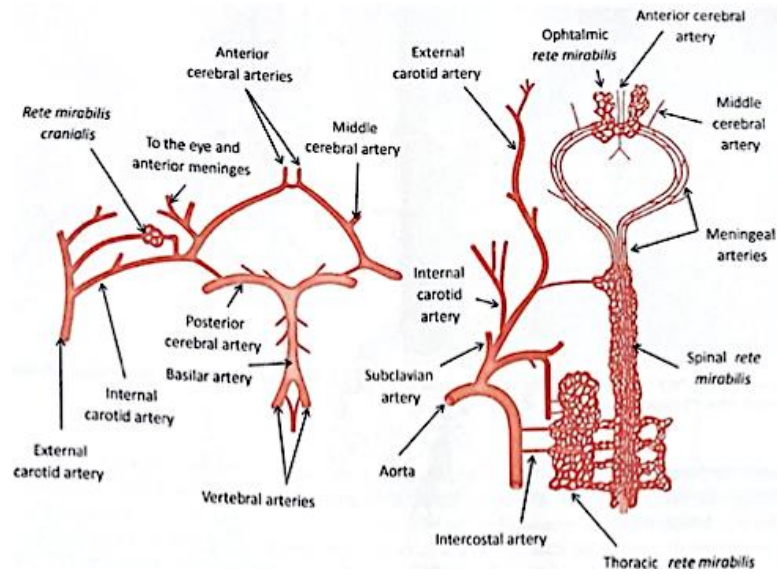


Figura 30. Aporte sanguíneo de la cabeza de un primate no humano (izquierda) y de un delfín (derecha). Fuente: <https://www.sciencedirect.com/topics/agricultural-and-biological-sciences/internal-carotid-artery>. Recuperado el 20/4/2021.



Figura 31. Rete mirabile del tórax. Imagen de elaboración propia en necropsia de delfín en IUSA.

Se ha demostrado recientemente que los delfines tienen la capacidad de producir vasoconstricción unihemisférica, con la consecuente reducción del consumo de oxígeno y glucosa en la mitad del cerebro (Ridgway *et al.*, 2006).

5.6 Aparato digestivo y glándulas anejas

La alimentación dentro del agua requiere de la captura y deglución del alimento sin prácticamente masticación. La succión accidental de agua durante la ingestión de alimentos debe evitarse y, por lo tanto, el aparato digestivo de los delfines no tiene comunicación con el respiratorio (Hocking *et al.*, 2017).

5.6.1. Cavidad bucal.

La boca en la mayoría de las especies de delfines se caracteriza principalmente por su marcada elongación debido al anteriormente citado proceso de telescopaje. Los labios según Cozzi *et al.*, (2017 y 2019) son gruesos, queratinizados e inmóviles independientemente, con una comisura bucal amplia para permitir la apertura de la boca en un gran ángulo vertical. Las mandíbulas se abren en un único plano con imposibilidad de realización de movimientos laterales.

La lengua es corta y amplia con movilidad limitada a únicamente la punta de esta. En los delfines, no existen glándulas salivares organizadas, sin embargo, sí existe presencia de glándulas linguales mucosas y serosas que ayudan en la deglución de las presas (Slijper, 1979; Sokolov y Volkova, 1973); Donaldson, 1977; Werth, 2007; Ferrando *et al.*, 2010).

5.6.2. Faringe y esófago.

Según Cozzi *et al.*, (2019), el istmo de las fauces, ubicado en la parte más caudal de la cavidad bucal, permite el paso del alimento hacia la faringe, pero limita la entrada de grandes cantidades de agua hacia el esófago y estómago.

El esófago una tiene una estructura y función similar a la de los mamíferos terrestres (Berta *et al.*, 2015 y Perrin *et al.*, 2009)

5.6.3. Estómagos

Los delfines son poligástricos (poseen más de un estómago), también denominados animales de estómago multicameral (Contreras *et al.*, 2015). Se debe tener en cuenta que los delfines ingieren su alimento vivo por lo que, el propósito de esta estructura multicameral es compensar la ausencia de masticación mediante la trituración y compresión del alimento en la primera cámara y la absorción de nutrientes en los siguientes compartimentos (Cozzi *et al.*, 2017).

El estómago de los delfines se divide en tres cámaras: anterior, principal y pilórica (Cozzi *et al.*, 2017) y cada una de ellas presenta una función característica que según Cozzi *et al.*, (2017 y 2019), puede resumirse en:

Primera cámara, estómago anterior o aglandular. Esta tiene un aspecto cónico, se trata de la más grande de las tres y carece de cardias (o esfínter) que lo separe del esófago (Harrison *et al.*, 1967). La pared gástrica es gruesa, cuenta con pliegues longitudinales y una musculatura bien desarrollada para la digestión mecánica del alimento (Harrison *et al.*, 1967) además presenta un epitelio escamoso estratificado aglandular.

Según Cozzi *et al.*, la conexión entre el estómago anterior y el principal no muestra ningún tipo de esfínter específico, de tal manera que el jugo gástrico puede circular desde el estómago principal hacia la cámara anterior para ayudar a la digestión del alimento.

Segunda cámara, estómago fúndico, principal o verdadero. La estructura de la mucosa gástrica es similar a la de los mamíferos monogástricos. La conexión entre el estómago principal y el pilórico se produce a través de unas estrechas cámaras que se abren entre ellas por medio de válvulas en forma de “boquilla” pero sin presencia de un esfínter verdadero como tal (Harrison *et al.*, 1967).

Tercera cámara o estómago pilórico. Según Johnson y Harrison (1969), se trata de un tubo alargado menos muscular que las cámaras anteriores, cuya función principal es la secreción de mucus y la preparación del alimento para su digestión intestinal.

Este estómago termina en la ampulla duodenal (Harrison *et al.*, 1967). Esta contiene un esfínter que regula el contenido gástrico en su paso al duodeno. En ella, además, desembocan en una terminación conjunta los conductos pancreático y hepático (Cave, 1982).

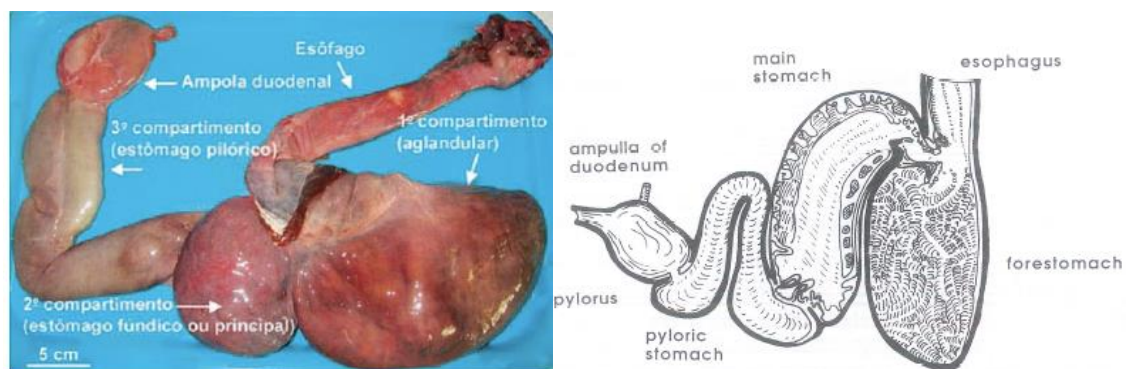


Figura 32. Esófago, cámaras del estómago y ampolla duodenal en delfín. Fuente: Marigo y Groch., 2014 (izquierda) y Dibujo esquemático del mismo (Pernkopf, 1937) (derecha).

5.6.4. Intestino

Continuando a los estómagos, el intestino se presenta como un tubo enrollado que termina en el ano, con mínimos cambios en su diámetro. Según Cozzi *et al.* (2017 y 2019) la única diferencia notoria entre intestinos delgado y grueso es el aumento de grosor en los pliegues de

la mucosa a la altura del recto. Simpson y Garner (1972) relatan que, las características estructurales y morfológicas de este tipo de intestino no permiten a los delfines el almacenamiento de material sin digerir ni la absorción de agua, por lo que las heces no se deshidratan y solidifican, sino que tienen una consistencia muy líquida en su salida al exterior.

5.6.5. Hígado

Según Slijper (1979), el hígado de los delfines es más pesado y grande que en comparación al de los mamíferos terrestres con un tamaño corporal similar. Se divide en dos lóbulos que se diferencian macroscópicamente por una hendidura en su borde ventral. La cara dorsal del hígado es gruesa y sobresaliente, dándole una forma característicamente convexa a este, también debida a la convexidad que presenta la superficie diafragmática en la que se apoya el hígado.

Como en algunos otros mamíferos terrestres, los delfines carecen de vesícula biliar y la bilis, producida en el estroma hepático, es llevada hasta el duodeno por el conducto hepático común (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019).

5.6.6 Páncreas

Sus secreciones enzimáticas son llevadas hasta el duodeno a través del conducto pancreático (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019). El conducto pancreático y el conducto hepático tienen una terminación conjunta antes de entrar hacia el duodeno y esta unión se denomina *ampulla hepatopancreática* (Cave, 1982).

5.6.7. Bazo

La función específica del bazo en delfines aún es controvertida. Según Cozzi *et al.*, (2017 y 2019), se trata de un órgano marcadamente pequeño si se compara con el de los mamíferos terrestres, esto sugiere que, dado que los mecanismos que controlan el volumen sanguíneo y la presión durante el buceo se basan principalmente en el control del flujo sanguíneo a través de la *rete mirabilis*, no se necesita un gran depósito/reservorio de sangre como el bazo. Además, la forma globular de superficie lisa del bazo de los delfines no está preparada para la adaptación a grandes cambios de volumen sanguíneo (Cowan y Smith, 1999) (Figura 33).



Figura 33. Cara visceral (izquierda) y parietal (derecha) del bazo. Fuente: *Atlas of the Anatomy of Dolphins and Whales* (Cozzi et al.)

5.7. Aparato urinario

El sistema urinario se relaciona topográfica y evolutivamente con el sistema reproductivo compartiendo ambos, estructuras terminales comunes ubicadas al nivel de los rudimentos pélvicos (Robeck *et al.*, 1996) (Figura 34).

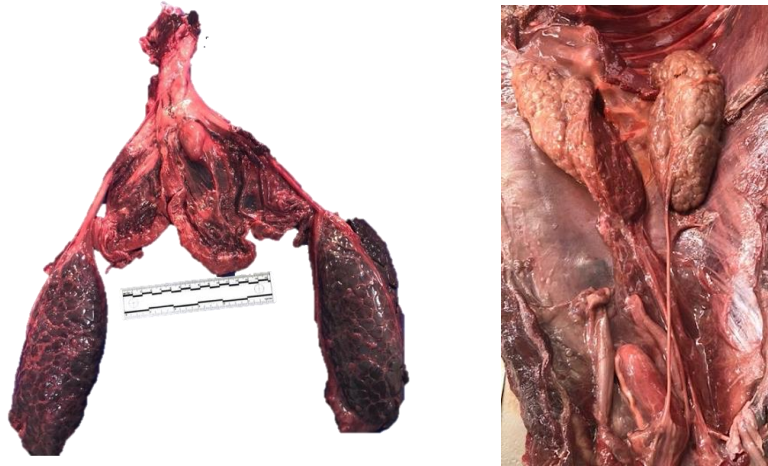


Figura 34. Aparato urinario (izquierda) y aparato reproductor femenino junto con urinario. Imágenes de elaboración propia en necropsia de delfin en IUSA.

Según explican Cozzi *et al* (2017 y 2018), la excreción de sal corre a cargo del riñón, especializado en gestionar los grandes volúmenes de electrolitos y de agua que procesan.

Los delfines pueden obtener agua a través de sus presas y producirla internamente a partir de la descomposición metabólica de estas (Kenney, 2001). Son capaces de hidratarse también bebiendo cantidades limitadas de agua de mar porque pueden concentrar su orina de tal manera que excretan más del doble de cloruro en la orina que los humanos (Costa, 2009).

5.7.1. Riñones

Para hacer frente a lo que conlleva vivir en un medio salado, los delfines han debido desarrollar unos riñones especializados, reniculados (multilobulados) donde cada lóbulo individualmente se denomina *reniculus* (Figura 35) y es equivalente a un riñón unipapilar de la mayoría de los mamíferos terrestres. Los reniculos, están cubiertos y conectados libremente por

una cápsula fibrosa delgada y se caracterizan por poseer una pequeña corteza y una médula relativamente voluminosa, lo que indica una alta eficiencia en la utilización del agua (Suzuki *et al.*, 2008).

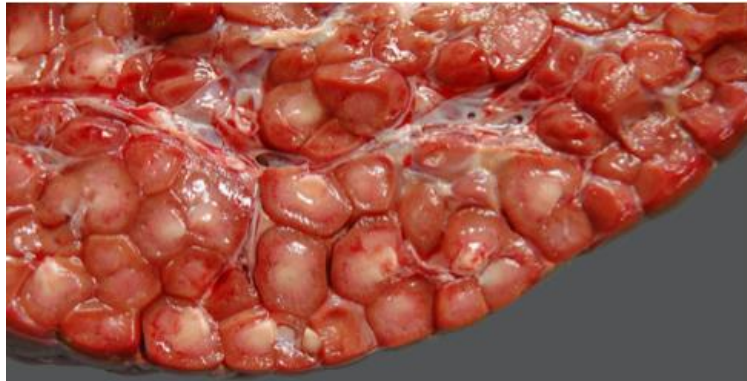


Figura 35. Corte longitudinal del riñón de *T.truncatus*. Fuente: *Anatomy of Dolphins: Insights into body structure and function* (Cozzie *et al.*) Recuperado el 1/5/2021

Encontramos, exclusivamente en delfines, un músculo denominado “*sporta perimedullaris musculosa*” entre la corteza y la médula renal cuya función se cree que podría estar relacionada con el vaciado rápido de la orina (Pfeiffer, 1997). Además, las arterias renales de los delfines no entran en el hilio renal como en la mayoría de mamíferos, sino que entran medialmente en los polos craneales de los riñones (Arvy, 1973-1974) (Figura 36).

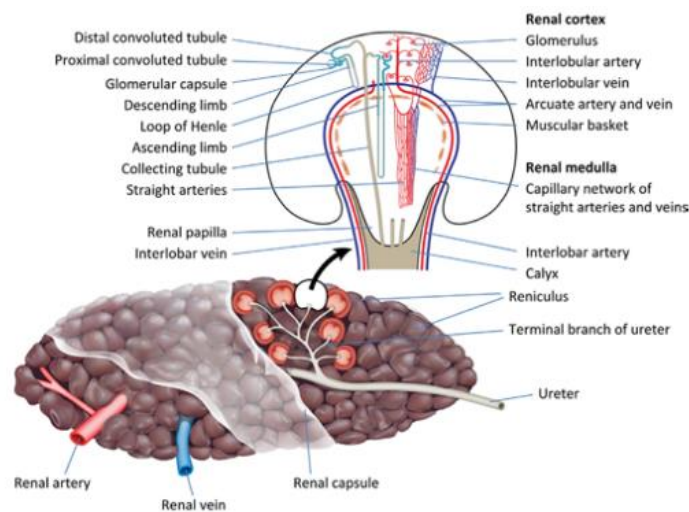


Figura 36. Representación esquemática del riñón y del reniculus. Fuente: *Atlas of the Anatomy of Dolphins and Whales* (Cozzi *et al.*). Recuperado el 1/5/2021

5.7.2. Uréteres y vejiga.

Cada uno de los uréteres, está formado por la unión de conductos excretores que salen individualmente de cada reniculo y confluyen finalmente en el uréter (Figura 36) (Cozzi *et al.*, 2017)

La vejiga urinaria es pequeña en comparación con la de otros mamíferos terrestres (Gaskin, 1985) y su estructura y funciones son similares a las de otras especies.

5.8. Aparato reproductor

La ausencia de dimorfismo sexual entre machos y hembras de delfines viene marcada por la necesidad de crear un cuerpo hidrodinámico adaptado al medio acuático, manteniendo así sus genitales dentro del cuerpo. La única manera externa de discernir el sexo del animal es mediante la observación ventral de la hendidura genital (que oculta el pene en machos y cierra la vulva en hembras) y del ano. Las hembras cuentan con una hendidura casi directa entre la hendidura genital y la anal mientras que, en machos, la distancia que hay entre ambas es más pronunciada. Además, las hembras adultas presentan dos surcos genitales adicionales paralelos a la hendidura genital que se corresponden con la abertura externa de los pezones (Arvy, 1973-1974) (Figura 37).

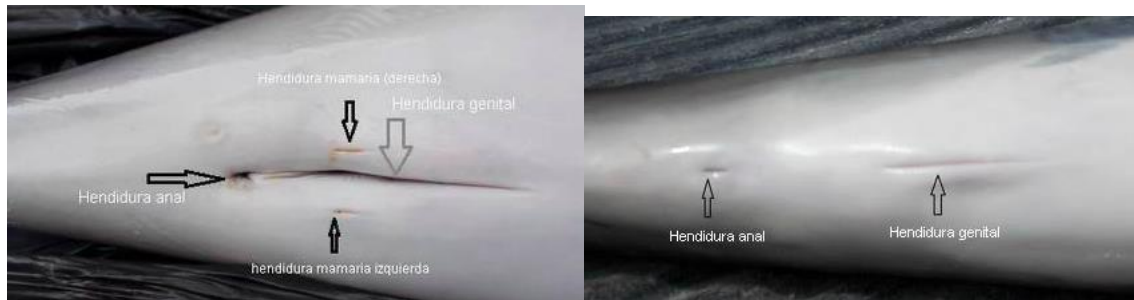


Figura 37. Hendidura genital en hembra (izquierda) y hendidura genital en macho (derecha). Fuente: <http://www.canariasconservacion.org/>. Recuperado el 10/5/2021

El aparato reproductor de los delfines presenta similitudes con el de los rumiantes, en cuanto a que el pene se mantiene mediante los músculos retractores del pene dentro del pliegue prepucial excepto durante el apareamiento y con el de los équidos en cuanto al ciclo estral y la fisiología reproductiva en general (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019).

5.8.1 Aparato reproductor masculino

Los delfines tienen un pene fibroelástico retráctil, similar al de los rumiantes, con una flexura sigmoidea y forma de “S”; esta conformación permite el ocultamiento total del órgano en reposo, extremadamente útil para la hidrodinámica. Al no estar exteriorizado carece de prepucio y está situado junto a la vejiga de la orina (Robeck *et al.*, 1996).

Los testículos de los delfines presentan una forma cilíndrica y alargada, son más grandes comparativamente y se ubican dentro de la cavidad peritoneal en lugar de externamente en el escroto como en la mayoría de los mamíferos terrestres (Kenagy y Trombulak, 1986; Aguilar y Monzón, 1992) (Figura 38).

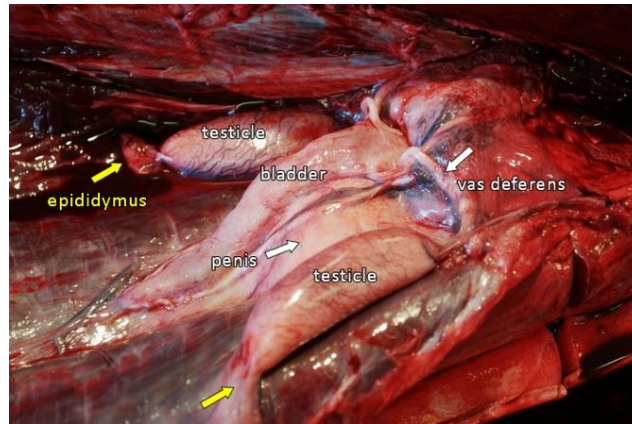


Figura 38. Partes del aparato reproductor masculino. Fuente: <https://mmapl.ucsc.edu/>. Recuperado el 5/5/2021

El cambio de posición del aparato reproductivo en machos no solo responde a propósitos hidrodinámicos, sino que también requiere de la presencia de un plexo arterial testicular específico que proporciona un enfriamiento de la sangre que llega a las gónadas, ya que la temperatura de los órganos adyacentes a ellas es más elevada y esta no permitiría una correcta maduración de los espermatozoides (Rommel *et al.*, 1999). Este plexo cuenta con 20-40 vasos arteriales que salen de la aorta y rodean y enfrían los testículos. El intercambio de calor se produce gracias al plexo venoso lumbocaudal cuyo suministro de sangre deriva de las aletas caudal y dorsal y, por lo tanto, la sangre que viene de estas es más fría que la que se encuentra en las gónadas (Pabst *et al.*, 1995).

La única glándula masculina accesoria que presentan los delfines es la próstata (Yablokov *et al.*, 1972).

5.8.2. Aparato reproductor femenino.

La arquitectura del tracto reproductor de las hembras (Harrison *et al.*, 1969) es muy similar a la de los mamíferos terrestres con un útero bicornes (*uterus bicornis*) (Figura 39). La abertura externa o vulvar se transforma en una hendidura genital cerrada por unos bordes de piel con poderosa musculatura subyacente. Esta modificación evita que el agua ingrese en el sistema genital (Cozzi *et al.*, 2017 y 2019).

En la mayoría de las especies, el ovario izquierdo es la gónada activa (o al menos el primero en activarse) aunque el ovario derecho también es completamente funcional y a menudo ovula más tarde o puede asumir el control en caso de daño en el izquierdo (Harrison *et al.*, 1969).

La túnica mucosa muestra varios pliegues circulares únicos en delfines, denominados *plicae circulares* que se expanden desde el cuello uterino hacia la luz del canal vaginal (Harrison, 1949). El cérvix se encuentra normalmente lleno de flujo cuya fluidez varía durante el ciclo estral

(Harrison, 1949). Entre las posibles funciones del flujo, los pliegues y lazos musculares del cuello uterino del delfín se incluyen: la acomodación activa del pene, el transporte del líquido seminal y el sellado poscoital inmediato de la entrada uterina (Harrison, 1949, Schroeder, 1990).

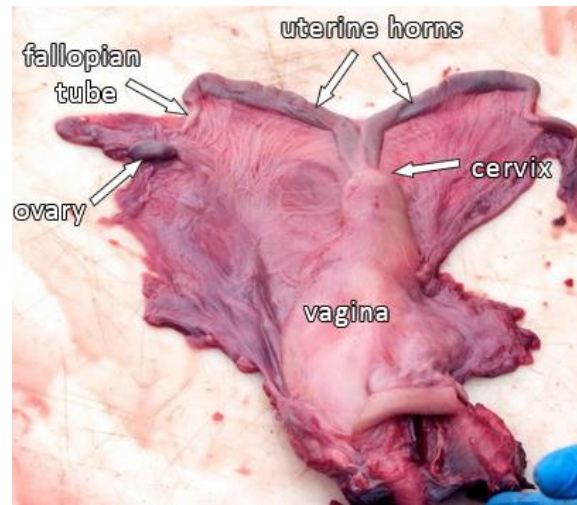


Figura 39. Partes del aparato reproductor femenino. Fuente: <https://mmapl.ucsc.edu/>. Recuperado el 10/5/2021

Las hembras presentan una placenta epiteliocorial (Simpson y Gardner, 1972; da Silva *et al.*, 2007; Miller 2007), en la que las vellosidades están uniformemente repartidas. Algunos mamíferos terrestres también presentan este tipo de placentas, con algunas diferencias, como rumiantes o équidos.

Las hembras son poliéstricas y la ovulación es espontánea (Schroeder, 1990) con una única ovulación por cada ciclo estral que conduce (en la gran mayoría de casos) a embarazos únicos (Dabin *et al.*, 2008).

En la mayoría de las hembras de mamíferos, los ciclos estrales nunca se detienen con la edad, sino que disminuyen progresivamente su frecuencia, al contrario que los ciclos menstruales humanos en los que se detienen con la menopausia. Esta senectud reproductiva también se aplica a las especies de hembras de delfines (Dabin *et al.*, 2008).

6. Conclusiones

Las conclusiones de la presente revisión bibliográfica podrían resumirse en los siguientes puntos:

- 1) Desde tiempos de la antigua Grecia ya se tiene constancia de estudios anatómicos de los delfines.
- 2) Los delfines han debido adaptarse a las características del medio acuático a través de:
 - Numerosos cambios en su estructura anatómica y fisiología para un aumento de su hidrodinámica y su vida en el agua.
 - Técnicas de disipación y retención del calor corporal.
 - Modificaciones en su aparato respiratorio para la realización de apneas en inmersiones prolongadas.
 - Adaptación de sus sentidos y desarrollo de técnicas como la ecolocalización para una mejor percepción de su entorno.
- 3) Los delfines comparten todavía muchas similitudes anatómicas con sus antecesores terrestres.
- 4) Muchas características y formas de adaptación al medio acuático de estos animales siguen siendo aún un misterio y objeto de estudio de múltiples científicos.

7. Referencias bibliográficas.

1. Aguilar, A., Monzon, F., (1992). Interspecific variation of testis size in cetaceans: a clue to reproductive behavior? *Eur. Res. Cetaceans* 6, 162–164.
2. Arvy, L., (1973–1974). The kidney, renal parasites and renal secretion in cetaceans. In: Pilleri, G. (Ed.), *Investigations on Cetacea* 5. Institute of Brain Anatomy, University of Berne, Berne, pp. 231–310.
3. Baisre, J., Blanco, M., Cruz, D., Expósito, Y., Guevara, C., López, N., López, R., Montolio, M., & Salabarría, D. (2009). Universidad para Todos Curso Mamíferos marinos Parte 1. *Universidad para Todos Curso Mamíferos marinos Parte 1*, 8, 1–16. <https://aquadocs.org/handle/1834/4093>.
4. Berta, A., Sumich, J. L., & Kovacs, K. M. (2015). *Marine mammals [Recurso electrónico]: Evolutionary biology* (3ª ed.). Elsevier Science.
5. Bianucci, G., Landini, W., (2007). Cetacea: an historical overview. In: Miller, D.L. (Ed.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Cetacea—Whales*.
6. Brzica H., Spiranec K., Zecevic I., Lucic H., Gomercic T. y Duras M. (2015) New aspects on the laryngeal anatomy of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Veterinarski arhiv*. Res 85 (2), 211-226.
7. Carrillo, M. y Paredes, R., Cetáceos: Evolución, Anatomía y Fisiología. *Gabinete de Estudios Ambientales- Canarias Conservación* (gobiernodecanarias.org, 09/11/2017).
8. Cave, A.J.E., (1982). The Vaterian ampulla of certain cetaceans. *Invest. Cetacea* 14, 131–147.
9. Churchill, M., Geisler, J. H., Beatty, B. L., & Goswami, A. (2018). Evolution of cranial telescoping in echolocating whales (Cetacea: Odontoceti). *Evolution; international journal of organic evolution*, 72(5), 1092–1108. <https://doi.org/10.1111/evo.13480>.
10. Colangelo, P., Marruchella, G., Cozzi, B., Mazzariol, S., García, M., Stanzani, G., Fichtel, L., Olivieri, V., Albanese, V., & Di Guardo, G. (2006). Accessory Spleens in Cetaceans: A Morpho-Pathological Study in Three Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) and one Risso’s Dolphin (*Grampus griseus*).
11. Contreras Villanueva, M.D., Moreno Colín, R., & Sánchez Fabila, G. (2015). Descripción Anatómica de Cinco Órganos Internos del Delfín Nariz de Botella (*Tursiops truncatus*), a Través de la Técnica de Plastinación. *International Journal of Morphology*, 33(2), 571-579. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022015000200026>.
12. Costa, D.P., (2009). Osmoregulation. In: Perrin, W.F., Würsig, B., Thewissen, J.G.M. (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 801–806.
13. Cowan, D.F., Smith, T.L., (1999). Morphology of the lymphoid organs of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *J. Anat.* 194, 505–517.

14. Cozzi, B., Huggenberger, S., & Oelschläger, H. (2017). *Anatomy of dolphins.: insights into body structure and function*. Elsevier.
15. Cozzi, B., Huggenberger, S., Oelschläger, H., & (2019). *Atlas of the Anatomy of Dolphins and Whales*. Elsevier.
16. Cranford, T.W., Amundin, M., Norris, K.S., (1996). Functional morphology and homology in the Odontocete nasal complex: implications for sound generation. *J. Morphol.* 228, 223–285.
17. da Silva, V.M., Carter, A.M., Ambrosio, C.E., Carvalho, A.F., Bonatelli, M., Lima, M.C., Miglino, M.A., (2007). Placentation in dolphins from the Amazon.
18. Dabin, W., Cossais, F., Pierce, G.J., Ridoux, V., (2008). Do ovarian scars persist with age in all Cetaceans: new insight from the short-beaked common dolphin (*Delphinus delphis* Linnaeus, 1758). *Mar. Biol.* 156, 127–139.
19. Díaz-Delgado, J., Fernández, A., Xuriach, A., Sierra, E., Bernaldo de Quirós, Y., Mompeo, B., Pérez, L., Andrada, M., Marigo, J., Catão-Dias, J. L., Groch, K. R., Edwards, J. F., & Arbelo, M. (2016). Verminous Arteritis Due to *Crassicauda* sp. in Cuvier's Beaked Whales (*Ziphius Cavirostris*). *Veterinary pathology*, 53(6), 1233–1240. <https://doi.org/10.1177/0300985816642228>.
20. Dierauf, L. A., Gulland, F. M. D., & Whitman, K. L. (2018). *CRC Handbook of Marine Mammal Medicine* (3.^a ed.). CRP Press.
21. Flower, W.H., (1867). On the osteology of the cachalot or sperm whale (*Physeter macrocephalus*). *Trans. Zool. Soc. Lond* 6, 309–372.
22. García de los Ríos y Loshuertos, A., Soler Laguía, M., Arencibia Espinosa, A., López Fernández, A., Covelo Figueiredo, P., Martínez Gomariz, F., Ramírez Zarzosa, G. (2021). Comparative Anatomy of the Nasal Cavity in the Common Dolphin *Delphinus delphis* L., Striped Dolphin *Stenella coeruleoalba* M. and Pilot Whale *Globicephala melas* T.: A Developmental Study. *Animals*, 11(2), 441. doi:10.3390/ani11020441.
23. García de los Ríos y Loshuertos, Á., Soler Laguía, M., Arencibia Espinosa, A., Martínez Gomariz, F., Sánchez Collado, C., López Fernández, A., ... Ramírez Zarzosa, G. (2021). Endoscopic Study of the Oral and Pharyngeal Cavities in the Common Dolphin, Striped Dolphin, Risso's Dolphin, Harbour Porpoise and Pilot Whale: Reinforced with Other Diagnostic and Anatomic Techniques. *Animals*, 11(6), 1507. doi:10.3390/ani11061507.
24. Gaskin, D.E., (1986). Kidney and water metabolism. In: Bryden, M.M., Harrison, R. (Eds.), *Research on Dolphins*. Oxford University Press, New York, pp. 129–148.
25. Gray, N.M., Kainec, K., Madar, S., Tomko, L., Wolfe, S., (2007). Sink or swim? Bone density as mechanism for buoyancy control in early cetaceans. *Anat. Rec.* 290, 638–653.

26. Harrison, R.J., (1949). Observations on the female reproductive organs of the ca'ing whale *Globiocephala melaena* Traill. *J. Anat.* 83, 238–253.
27. Harrison, R.J., Boice, R.C., Brownell, Jr, R.L., (1969). Reproduction in wild and captive dolphins. *Nature* 222, 1143–1147.
28. Harrison, R.J., Johnson, F.R., Tedder, R.S., (1967). Underwater feeding, the stomach and intestine of some delphinids. *J. Anat.* 101, 186–187.
29. Hocking, D. P., Marx, F. G., Park, T., Fitzgerald, E. M., & Evans, A. R. (2017). A behavioural framework for the evolution of feeding in predatory aquatic mammals. *Proceedings. Biological sciences*, 284(1850), 20162750. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2750>.
30. Ivančić, M., Solano, M., & Smith, C. R. (2014). Computed tomography and cross-sectional anatomy of the thorax of the live bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Anatomical record (Hoboken, N.J. : 2007)*, 297(5), 901–915. <https://doi.org/10.1002/ar.22900>.
31. Kenagy, G.J., Trombulak, S.C., (1986). Size and function of mammalian testes in relation to body size. *J. Mammal.* 67, 1–22.
32. Kenney, R. (2001, 20 abril). *How Can Sea Mammals drink Saltwater?* Scientific American. <https://www.scientificamerican.com/article/how-can-sea-mammals-drink/>
33. Klima, M., (1999). Development of the cetacean nasal skull. *Adv. Anat. Embryol. Cell Biol.* 149, 1–143.
34. Koopman, H. N., & Zahorodny, Z. P. (2008). Life history constrains biochemical development in the highly specialized odontocete echolocation system. *Proceedings. Biological sciences*, 275(1649), 2327–2334. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0457>
35. Laitman, J.T., (2007). Thar she blows ... and dives, and feeds, and talks, and hears, and thinks: the anatomical adaptations of aquatic mammals. *Anat. Rec. Adv. Integr. Anat. Evol. Biol.* 290, 504–506.
36. Marx, F. G., & Uhen, M. D. (2010). Climate, critters, and cetaceans: Cenozoic drivers of the evolution of modern whales. *Science (New York, N.Y.)*, 327(5968), 993–996. <https://doi.org/10.1126/science.1185581>
37. McLeod, C.D., Reidenberg, J., Weller, M., Santos, M.B., Herman, J., Goold, J., Pierce, G.J., (2007). Breaking symmetry: the marine environment, prey size, and the evolution of asymmetry in cetacean skulls. *Anat. Rec.*, 539–545.
38. Mead, J.G., Fordyce, R.E., (2009). *The Therian Skull. A Lexicon With Emphasis on the Odontocetes.* Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, D.C., pp. 1–261.
39. Miller, D.L., (2007). *Reproductive Biology and Phylogeny of Cetacea. Whales, Dolphins and Porpoises*, Science Publishers, Enfield, NH, USA, pp. 1–428.
40. Miller, Jr, G.S., (1923. *The telescoping of the cetacean skull.* *Smithson. Misc. Coll.* 76, 1–70

41. Moran, M.M., Nummela, S., Thewissen, J.G.M., (2011). Development of the skull of the pantropical spotted dolphin (*Stenella attenuata*). *Anat. Rec.* 294, 1743–1756.
42. Molero, A. C., & Carbó, R. (2005). Comportamiento acústico de la Bulla Timpánica en el *Tursiops truncatus*. *Revista de Acústica*, 36(1–2), 26–30. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=1160690>
43. Nagel, E.L., Morgane, P.J., McFarlane, W.L., Galliano, R.E., (1968). Rete mirabile of dolphin: its pressure-damping effect on cerebral circulation. *Science* 161, 898–900.
44. Pabst, D.A., Rommel, S.A., McLellan, W.A., Williams, T.M., Rowles, T.K., (1995). Thermoregulation of the intra-abdominal testes of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) during exercise. *J. Expl. Biol.* 198, 221–226.
45. Park, T., Fitzgerald, E. M., & Evans, A. R. (2016). Ultrasonic hearing and echolocation in the earliest toothed whales. *Biology letters*, 12(4), 20160060. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0060>
46. Perrin, W. F., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. (2009). *Encyclopedia of marine mammals* (2nd ed.). Academic Press.
47. Pfeiffer, C.J., (1997). Renal cellular and tissue specializations in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) and beluga whale (*Delphinapterus leucas*). *Aquat. Mammal.* 23, 75–84.
48. Piscitelli, M.A., Raverty, S.A., Lillie, M.A., Shadwick, R.E., (2013). A review of cetacean lung morphology and mechanics. *J. Morphol.* 274, 1425– 1440.
49. Plön, S. (2020). CRC Handbook of Marine Mammal Medicine. *Marine Mammal Science*, 36(3), 1068–1069. <https://doi.org/10.1111/mms.12698>.
50. Ponganis, P.J., Kooyman, G.L., Ridgway, S.H., (2003). Comparative diving physiology. In: Brukakk, A.O., Neuman, T.S. (Eds.), *Bennett and Elliott's Physiology and Medicine of Diving*, fifth ed. Saunders, Edinburgh, pp. 211–226.
51. Price, S.A., Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J.L., (2005). A complete phylogeny of the whales, dolphins and even-toed hoofed mammals (Cetartiodactyla). *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 80, 445–473.
52. Reidenberg, J.S., (2007). Anatomical adaptations of aquatic mammals. *Anat. Rec. Adv. Integr. Anat. Evol. Biol.* 290, 507–513.
53. Reynolds, J. E., & Rommel, S. A. (1999). *Biology of marine mammals*. Smithsonian Institution Press.
54. Ridgway, S.H., Scronce, B.L., Kanwisher, J., (1969). Respiration and deep diving in the bottlenose porpoise. *Science* 166, 1651–1654.
55. Ridgway, Sam & Au, Whitlow. (2010). Hearing and Echolocation in Dolphins. *Encyclopedia of Neuroscience*. 1031-1039. [10.1016/B978-008045046-9.00263-1](https://doi.org/10.1016/B978-008045046-9.00263-1).

56. Robeck, T. R. (1996). *Defining basic reproductive physiology, including reproductive anatomy, reproductive endocrinology and estrus induction of captive delphinids* (Order No. 9701707). Available from ProQuest Dissertations & Theses Global. (304366329).
57. Rommel, S., (1990). Osteology of the bottlenose dolphin. In: Leatherwood, S., Reeves, R.R. (Eds.), *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 29–49.
58. Roston, R. A., & Roth, V. L. (2019). Cetacean Skull Telescoping Brings Evolution of Cranial Sutures into Focus. *Anatomical record* (Hoboken, N.J.: 2007), 302(7), 1055–1073. <https://doi.org/10.1002/ar.24079>.
59. Shoemaker, P.A., Ridgway, S.H., (1991). Cutaneous ridges in odontocetes. *Mar. Mammal Sci.* 7, 66–74.
60. Simpson, J.G., Gardner, M.B., (1972). Comparative microscopic anatomy of selected marine mammals. In: Ridgway, S.H. (Ed.), *Mammals of the Sea*. Biology and Medicine, IL, pp. 298–418.
61. Slijper, E.J., (1936). *Die cetacean. Vergleichend-anatomisch und systematisch. Ein beitrag zur vergleichenden anatomie des blutgefäss-, nerven- und muskelsystems, sowie des rumpfskelettes der säugetiere, mit studien über die theorie des aussterbens und der foetalisation*. Capita Zoologica Bd VI–VII, Martin Nijhoff Publisher, pp. 1–590.
62. Sokolov, V.E., (1982). *Mammal Skin*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.
63. Sommer, L.S., McFarland, W.L., Galliano, R.E., Nagel, E.L., Morgane, P.J., (1968). Hemodynamic and coronary angiographic studies in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Am. J. Physiol.* 215, 1498–1505.
64. Suzuki, M., Endo, N., Nakano, Y., Kato, H., Kishiro, T., Asahina, K., (2008). Localization of aquaporin-2, renal morphology and urine composition in the bottlenose dolphin and the Baird's beaked whale. *J. Comp. Physiol. B* 178, 149–156.
65. Thomas, J. A., Moss, C. F., & Vater, M. (2004). Echolocation in Bats and Dolphins. *The Quarterly Review of Biology*, 79(4). <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/428251>
66. Todd, N. (2020). *Echolocation 101: How dolphins see with sound – Whale Scientists*. Whale Scientists. Retrieved 5 July 2021, from <https://whalescientists.com/echolocation-dolphins/>.
67. Uhen M. D. (2007). Evolution of marine mammals: back to the sea after 300 million years. *Anatomical record* (Hoboken, N.J.: 2007), 290(6), 514–522. <https://doi.org/10.1002/ar.20545>
68. Whitlow, W. L. AU (1997). Echolocation in Dolphins With a Dolphin-Bat Comparison. *Bioacoustics*, 8:1-2, 137 162, DOI: 10.1080/09524622.1997.9753357.
69. Würsig, B. (1989). Cetaceans. *Science*, 244, 1550-1557. <https://doi.org/10.1126/science.2662403>.

70. Yablokov, A.V., Bel'kovich, V.M., Borisov, V.I., (1972). Whales and dolphins (Kity I del'fini), vols. 1 and 2. Moscow (English translation 1974, US Joint Publications Research Service, Arlington, Virginia, USA).