

Luis Medrano González, Karina Acevedo Whitehouse y Aurora Paniagua Mendoza

Evolución y adaptación de los mamíferos a la vida en el mar

Los mamíferos marinos pertenecen a cinco órdenes que evolucionaron de manera independiente a la vida marina al menos nueve veces. Los diferentes procesos de evolución consistieron en adaptaciones que casi siempre incluyeron morfología fusiforme, gran tamaño corporal, grandes almacenes de grasa subcutánea, capacidad de concentrar orina, grandes almacenes de oxígeno en la sangre y los músculos, y desarrollo de la audición.

La teoría de la evolución integra el conocimiento biológico y tiene dos grandes componentes: 1) el estudio del origen e historia de la vida y 2) el estudio de los mecanismos de la evolución y los procesos de adaptación. La evolución de los mamíferos marinos es relevante en dicha teoría porque es un ejemplo idóneo para estudiar los procesos de adaptación y de evolución de culturas distintas a las que ocurren en los primates que, en un sentido biológico, se refiere a los rasgos generales de la conducta de los organismos en una población que se adquieren y propagan mediante el aprendizaje. Asimismo, el registro fósil de los cetáceos se considera un elemento clave entre las evidencias de la teoría de la evolución. Conocer la historia evolutiva tiene implicaciones importantes para la conservación de los mamíferos marinos y estudiar su adaptación es también de interés para la medicina de estos animales, así como para la medicina humana.

En el estudio de la evolución es fundamental determinar las relaciones de ancestría y descendencia de los organismos a lo largo de la historia de la Tierra. Los esquemas que describen estas relaciones se denominan filogenias, que típicamente son una gráfica en forma de árbol en la cual una línea representa una sucesión de varias generaciones de organismos a lo largo del tiempo; las ramificaciones de esta línea representan procesos de formación de especies diferentes a partir de poblaciones separadas de una especie ancestral. En la base o raíz de las filogenias está el ancestro común de un grupo de organismos. A fin de cuentas, todas las especies en la Tierra descendemos de un ancestro común que se originó hace cerca de 3 800 millones de años.

En cuanto a los mecanismos, es básico identificar los procesos por los cuales los organismos se adaptan al ambiente cambiante en el que viven. El término

adaptación en la biología se refiere al proceso de evolución por el cual en los organismos se desarrollan características que les permiten vivir y reproducirse en un ambiente determinado. Demostrar que alguna característica de un organismo es una adaptación no es fácil, y no todas las características de los seres vivos son adaptaciones.

Filogenia de los mamíferos marinos

 Los mamíferos marinos no tienen un origen común; pertenecen a cinco órdenes que evolucionaron de manera independiente a la vida marina en al menos nueve ocasiones: los cetáceos, los pinnípedos, la nutria marina, el visón marino, el oso polar, el zorro ártico, los sirenios, los desmostilios y el murciélago pescador





del Golfo de California; los orígenes de estos animales datan de tres periodos en la historia de la Tierra.

Los cetáceos y sirenios se originaron a principios del Eoceno, hace aproximadamente 50 millones de años, posiblemente en relación con climas cálidos y secos que obligaron a los ancestros de estos animales a buscar comida en el mar. Los cetáceos son descendientes de los artiodáctilos; por tal motivo, ambos grupos se clasifican en un solo orden, denominado cetartiodáctilos (véase la Figura 1). Los cetáceos presentan una relación genética particularmente cercana con los hipopótamos, pero estos últimos se originaron apenas hace 15 millones de años. Recien-

temente se descubrió a la familia de los raoélidos del Eoceno medio al sur de Asia, la cual parece el grupo hermano de los cetáceos. Los raoélidos eran **ungulados** anfibios de agua dulce del tamaño de un mapache, lo que significa que los cetáceos no se originaron por un cambio del medio terrestre al acuático, sino con un cambio de hábitos en este último, probablemente de transición a comer peces y otros animales acuáticos, así como por el desarrollo de la audición como principal forma de percepción. Los primeros cetáceos fueron los arqueocetos que se originaron en el Eoceno temprano hace casi 50 millones de años en los márgenes asiáticos del antiguo

Ungulados
Mamíferos que caminan sobre sus dedos y cuyas uñas están transformadas en pezuñas.

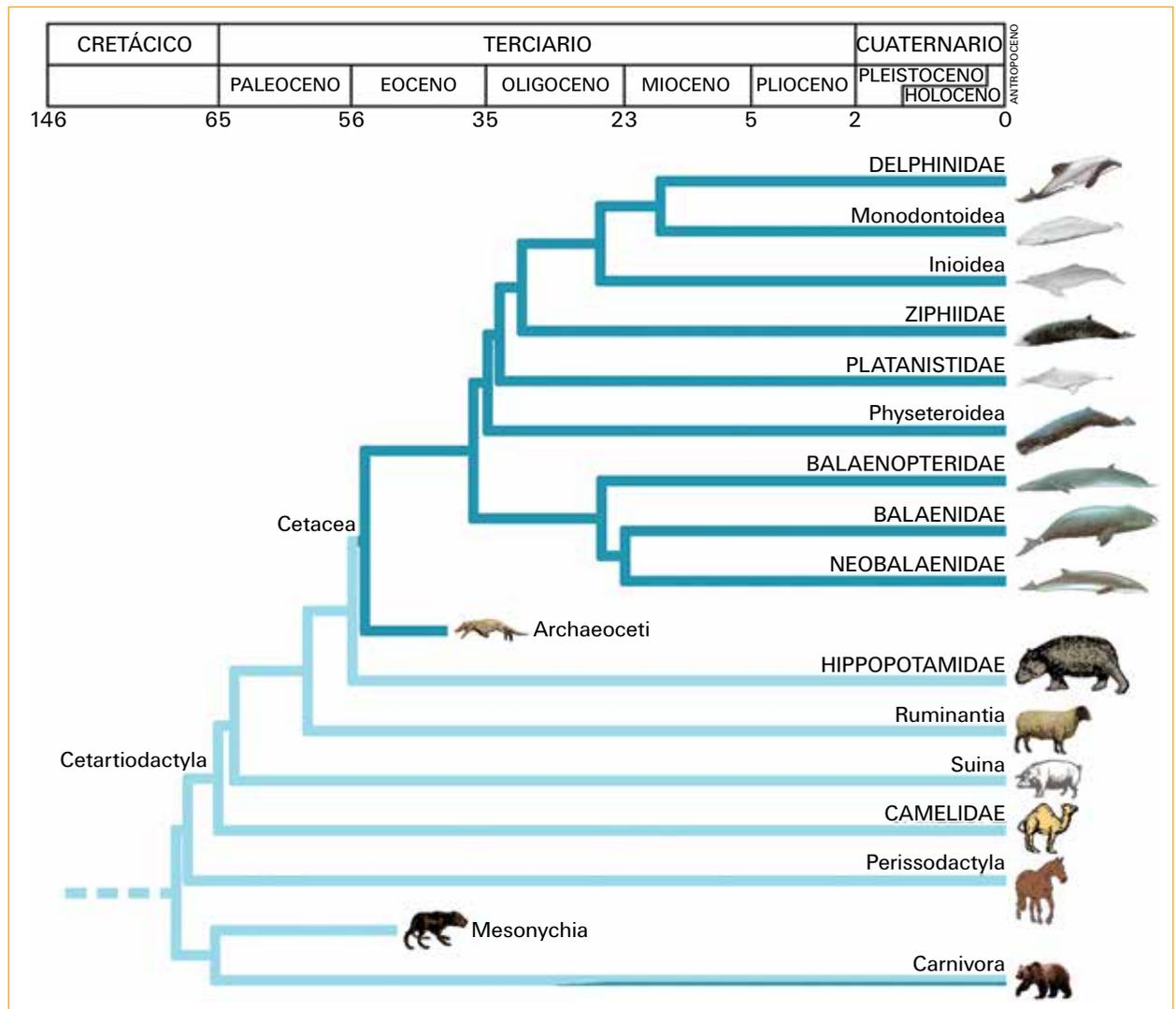
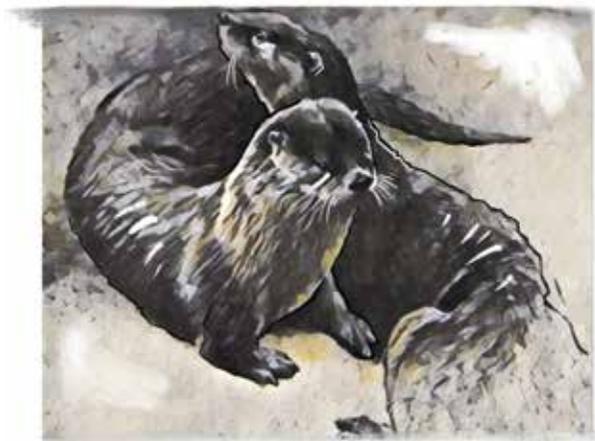


Figura 1. Esquema de ancestría y descendencia (filogenia) en la evolución de los cetartiodáctilos y grupos cercanos, según Gatesy y cols. (2013). Se indica la escala de tiempo geológico con edades en millones de años. Las líneas oscuras indican los grupos marinos.



mar de Tetis. Éste era un mar tropical que en el Eoceno circundaba todo el planeta y del cual quedan los mares Aral, Caspio, Negro, Mediterráneo y Caribe. Las familias más antiguas de los arqueocetos son los pakicétidos y ambulocétidos del sur de Asia, que eran de hábitos anfibios; arqueocetos posteriores se distribuyeron por todo el mar de Tetis.

Los primeros sirenios fueron los prorastómidos que se originaron en el lado occidental del mar de Tetis, que hoy es el Caribe. Cercanamente relacionados con los prorastómidos están los protosirénidos y los primeros dugóngidos de la subfamilia de los haliterinos, los cuales se dispersaron por el mar de Tetis. Los sirenios están cercanamente relacionados con los elefantes y ambos tienen una dentadura similar. A diferencia de los cetáceos que se hicieron carnívoros, los sirenios son totalmente herbívoros, y probablemente por ese motivo nunca han sido diversos. En cambio, los cetáceos pueden comer animales como zooplancton, peces de distintos tamaños, cefalópodos, tortugas marinas y otros mamíferos a los cuales capturan entre la superficie del mar y las profundidades abisales de maneras muy diversas.

Los pinnípedos y los desmostilios se originaron en el Oligoceno hace unos 30 millones de años, el cual fue un periodo de varias glaciaciones provocadas por cambios en el flujo de energía en los océanos y la atmósfera, cuando Australia se separó de la Antártica y ésta migró al polo sur. De manera generalizada, durante el Oligoceno ocurrieron cambios de diversidad en los mamíferos; se extinguieron varios de los grupos que habían evolucionado en los

climas cálidos del Eoceno y unos pocos se adaptaron a los climas fríos del Oligoceno, se diversificaron y dieron origen a los grupos actuales y otros que luego se extinguieron.

Los pinnípedos se originaron como parte de una diversificación de familias relacionadas con los osos a las que en conjunto se llaman arctoideos. Los pinnípedos más antiguos conocidos son los enaliárctidos, que se originaron hace 25 millones de años en el Pacífico norte y son los ancestros directos de los lobos marinos (otáridos). No es claro qué relación filogenética hay entre las tres familias de pinnípedos (lobos marinos, focas y morsas), pero es claro que tienen un solo origen. Posiblemente, de la dispersión de los enaliárctidos en el Pacífico norte se originaron las morsas en el Ártico, las cuales a lo largo de su evolución se dispersaron al Atlántico norte y de ahí al sur, para después volver al Pacífico norte antes de que se cerrara el estrecho de Panamá, y finalmente se establecieron de nuevo en el Ártico. Las focas se originaron entre el Ártico y el Atlántico norte, desde donde se dispersaron al mar de Tetis (por eso hay focas en los mares Caspio, Negro y Mediterráneo), al Pacífico norte antes de que emergiera el estrecho de Panamá, al Atlántico sur y a la Antártica, en donde ahora las focas son abundantes (véase la Figura 2).

Los desmostilios se originaron también en el Pacífico norte hace menos de 30 millones de años. Eran herbívoros como los sirenios, con los cuales están cercanamente relacionados. Los desmostilios fueron poco diversos, no se dispersaron a otras cuencas oceánicas y se extinguieron hace 10 millones de años. Su origen en el Oligoceno coincide con una diversificación de los sirenios en la cual los antiguos haliterinos dieron paso a los hidrodamalinos en el Pacífico norte, a los dugonginos en el Índico y el Pacífico, y a los manatíes (triquéquidos) en el Atlántico (véase la Figura 3).

Los cetáceos actuales se originaron también durante el Oligoceno hace aproximadamente 30 millones de años, luego de la extinción de los arqueocetos. Los cetáceos actuales parecen haberse originado de los dorudóntidos, los cuales, junto con los basilosáuridos, se distribuían por todo el mar de Tetis desde

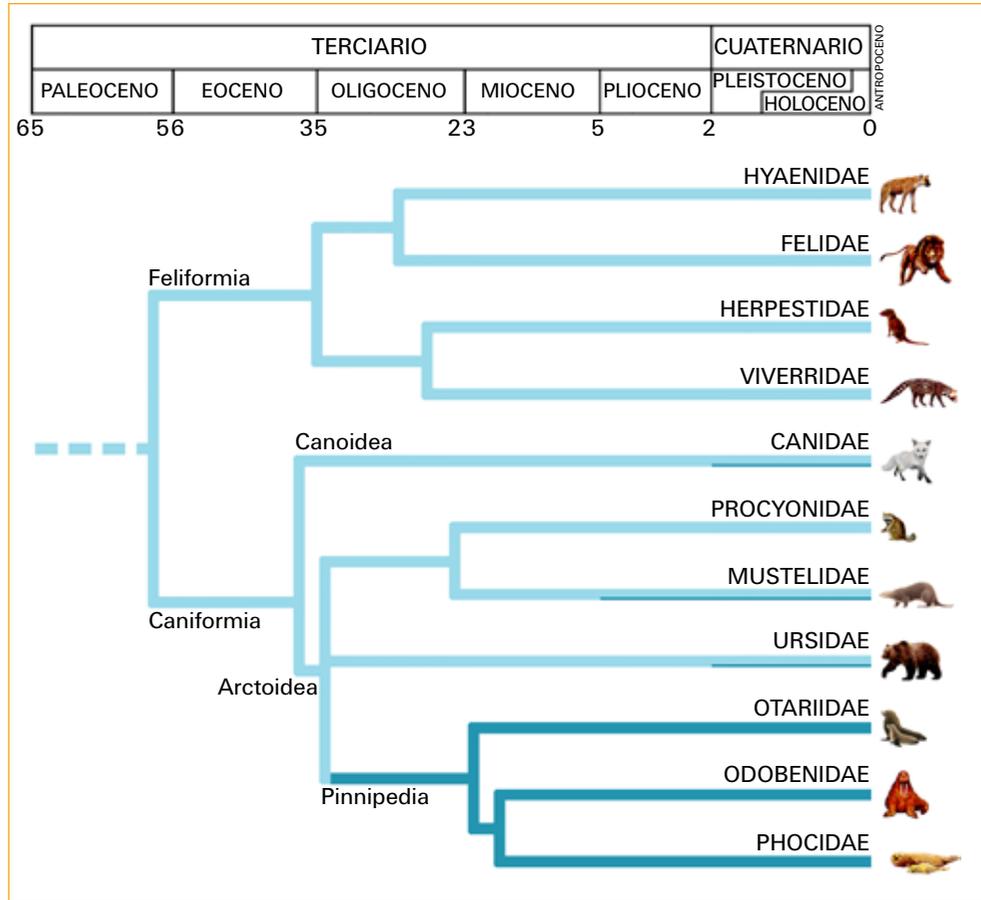


Figura 2. Filogenia de los carnívoros, según Bininda-Emonds y cols. (1999). Se indica la escala de tiempo geológico con edades en millones de años. Las líneas oscuras indican los grupos marinos.

mediados del Eoceno. Los cambios ambientales del Oligoceno se asocian a una divergencia en el modo de alimentación de los cetáceos que originó, por un lado, a los misticetos, que se alimentan de zooplankton, peces pequeños y crustáceos bentónicos, y los filtran entre dos hileras de barbas queratinosas adheridas al paladar; y, por otro lado, a los odontocetos, que se alimentan de presas grandes. Hay dos grupos primarios de misticetos actuales que descienden todos de un solo grupo: los cetotéridos del Oligoceno. En los odontocetos se reconocen siete superfamilias, de las cuales sobreviven cinco: fiseteroideos, platanistoideos, zifioideos, iniioideos y delfinoideos. La diversificación de los cetáceos se asocia a una diversificación de su alimentación, pero a diferencia de los misticetos que se diferenciaron por especialización, en los odontocetos algunas familias presentan varias formas de alimentación y, a su vez, algunas de

estas formas han evolucionado de manera independiente en más de una familia.

Los cetáceos tienen un rostro (huesos premaxilar y maxilar) alargado que sitúa los conductos nasales en la parte superior de la cabeza; esta modificación anatómica se denomina telescopización. El rostro y la mandíbula de los odontocetos tienen filas de dientes puntiagudos y no diferenciados, con los cuales atrapan peces; el rostro en este caso es cóncavo y forma un espacio entre el extremo maxilar y el orificio nasal, en donde se ha desarrollado un órgano graso denominado melón, el cual tiene funciones de ecubicación y otras relacionadas con el buceo. La vida en los ríos ha evolucionado al menos tres veces en los cetáceos actuales, en los platanístidos, en el conjunto de ínidos, lipótidos y pontopóridos y en el delfín Tucuxi. Los zífidos y cachalotes se alimentan primariamente de calamares a los que atrapan

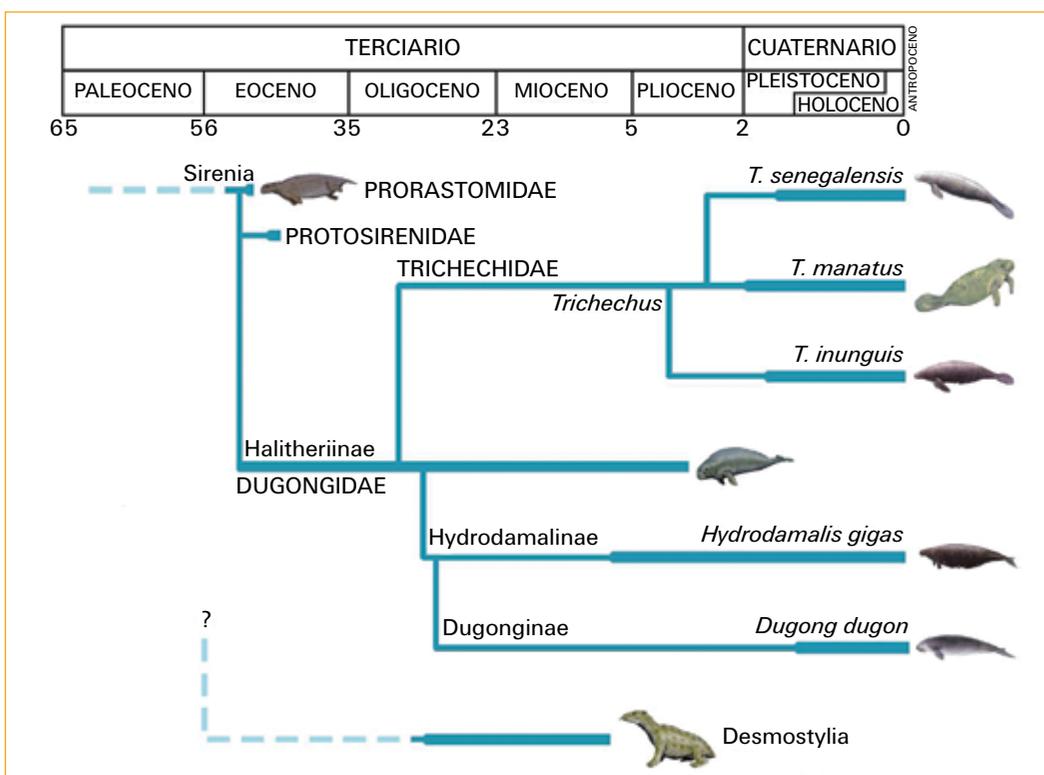


Figura 3. Filogenia de los tetiterios, según Domning (2009). Se indica la escala de tiempo geológico con edades en millones de años. Las líneas oscuras indican los grupos marinos. En este esquema se muestran las relaciones entre las cinco especies recientes junto con algunos grupos fósiles en líneas gruesas que muestran los periodos en que estos organismos han vivido.

por succión con la contracción de una desarrollada musculatura faríngea; por ese motivo, los zífidos y cachalotes no tienen dientes en el maxilar.

Algunas especies como la nutria marina, el visón marino, el oso polar, el zorro ártico y el murciélago pescador de Baja California se originaron entre finales del Mioceno y el Pleistoceno como parte de las diversificaciones de las familias a las que pertenecen y también en relación con cambios ambientales, sobre todo por las glaciaciones del Pleistoceno. La nutria más antigua en el registro fósil es *Mionictis* de Norteamérica, que vivió hace 16 a 7 millones de años. Los finales del Plioceno y el Pleistoceno corresponden también a la diversificación de los manatíes y delfines.

Adaptación a la vida en el mar

El mar presenta diversas restricciones para los mamíferos:

1. La locomoción sin puntos de apoyo y con una alta resistencia al movimiento.
2. La pérdida de calor, que es 29 veces mayor que en el aire ante un determinado diferencial de temperatura.
3. La deshidratación causada por el agua de mar, cuya concentración de sales es cuatro veces mayor que los líquidos corporales de los mamíferos.
4. El buceo con un almacenamiento limitado de oxígeno, así como los efectos mecánicos y fisiológicos de la presión hidrostática.
5. La percepción y la orientación en un medio en el que casi no hay puntos de referencia, donde la visibilidad no supera 50 m; la luminosidad disminuye drásticamente con la turbidez y la profundidad a la que llega es muy reducida (200 m); asimismo, la velocidad del sonido es cuatro veces mayor que en el aire, lo que impide identificar la dirección de la que proviene.
6. La exposición a muchos patógenos marinos.



Entre las muchas características que evolucionaron en la adaptación de los mamíferos al mar, se consideran siete básicas, y sus combinaciones resuelven las restricciones enlistadas arriba.

La morfología fusiforme

En su evolución, el cuerpo de los mamíferos marinos se hizo fusiforme (alargado, con los extremos aguzados), y así se minimizó la resistencia del agua al movimiento. Su cabeza se modificó a estar en posición horizontal junto con todo el cuerpo al nadar, los orificios nasales se orientaron hacia arriba y las extremidades se transformaron en aletas. En los cetáceos y sirenios, las extremidades posteriores y la cadera desaparecieron, además desarrollaron una cola muscular con una aleta caudal en posición horizontal con la cual se impulsan en una oscilación vertical, que es un remanente del impulso de las extremidades posteriores en los mamíferos terrestres. Es único de los desmostilios que a pesar de que todo su esqueleto tiene la estructura de un animal parado sobre sus cuatro extremidades, su cabeza se articula al cuello en posición horizontal (véanse las Figuras 4 y 5).

El gran tamaño corporal

Los mamíferos marinos son obligadamente grandes y entre ellos está el mayor animal que ha existido en la Tierra: la ballena azul, que puede pesar hasta 180 000 kg; los mamíferos marinos más pequeños son las crías de la nutria marina, que pesan alrededor de 1.5 kg. El gran tamaño de los mamíferos marinos minimiza la pérdida de calor corporal y, con esto, su consumo relativo de energía y agua. En el agua, un gran tamaño no requiere energía para sostener el cuerpo y permite tener un movimiento más inercial que hace a los cetáceos no ser tan buenos nadadores como los peces, pero sí ser en el agua tanto o más eficientes que los mamíferos terrestres en tierra.

Asimismo, un gran tamaño corporal permite a los mamíferos marinos tener grandes almacenes de oxígeno en la sangre y los músculos, así como abundantes depósitos de grasa en todo el cuerpo, sobre todo en el tejido subcutáneo. Los grandes almacenes de oxígeno permiten a los cetáceos bucear por periodos

prolongados y realizar esfuerzos físicos considerables para atrapar su alimento, huir de sus depredadores, interactuar con sus conespecíficos o, simplemente, desplazarse.

Los grandes almacenes de grasa

La grasa de los mamíferos marinos constituye una gran reserva de energía que permite a algunas especies hacer largas migraciones, realizar diferentes actividades reproductivas, y a las hembras lactar a sus recién nacidos sin alimentarse durante meses. Ésta es el principal componente de la leche en los mamíferos marinos y supera un valor de 60% en algunas especies. El alto contenido de grasa y proteínas en la leche favorece un rápido crecimiento, que en el mar es crucial para la sobrevivencia de los recién nacidos. También es una reserva de agua para estos animales, un regulador activo de la flotabilidad, así como un depósito de nitrógeno en sobresaturación producido por buceos prolongados y profundos. El tejido grasa subcutáneo es un transportador activo de calor entre el interior y el exterior del organismo. Con una irrigación reducida, la grasa subcutánea impide la pérdida de calor corporal, y el flujo sanguíneo a través de la grasa hacia la piel favorece la disipación del calor. Lo primero permite a los mamíferos

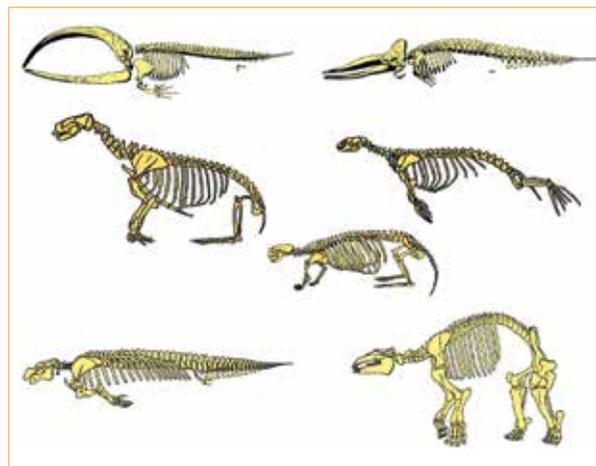


Figura 4. Esqueletos de mamíferos marinos representativos. Superior izquierda: ballena de Groenlandia (*Balaena mysticetus*); superior derecha: cachalote (*Physeter macrocephalus*); media izquierda: lobo marino (Otariidae); media derecha: foca (Phocidae); media inferior: nutria marina (*Enhydra lutris*); inferior izquierda: dugongo (*Dugong dugon*); inferior derecha: desmostilio (*Paleoparadoxia tabatai*).

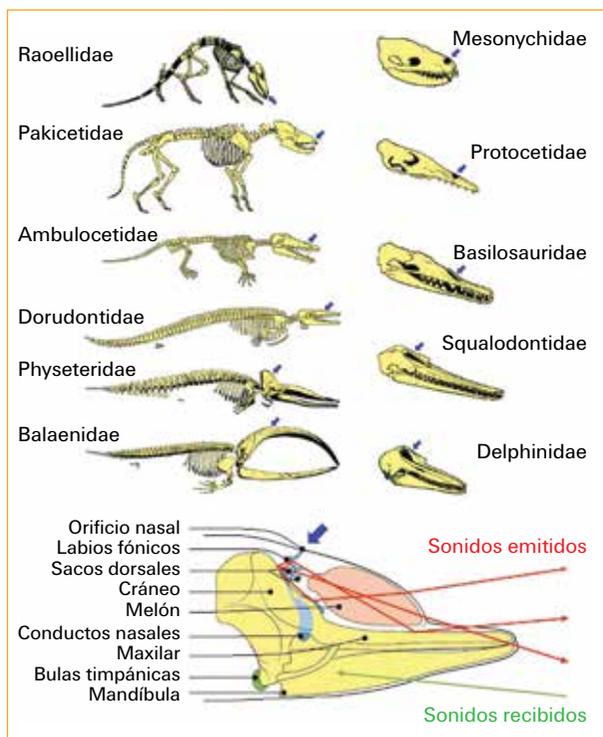


Figura 5. Superior: esqueletos y cráneos de cetáceos representativos de su historia evolutiva que muestran los principales cambios anatómicos en su adaptación a la vida acuática, con atención al alargamiento de los huesos premaxilar y maxilar que sitúa el orificio nasal en la parte superior de la cabeza. Inferior: esquema de la cabeza de un delfín en el que se muestran las principales estructuras involucradas en la ecubicación; lo relacionado con la emisión de sonidos se ilustra en tonos de rojo y lo relacionado con la percepción de sonidos, en verde. El orificio nasal, señalado con flechas, y los conductos aéreos se ilustran con tonos de azul.

pequeños habitar en aguas frías y lo segundo permite a los mamíferos grandes vivir en aguas cálidas.

La capacidad de concentrar sales en la orina

Los mamíferos marinos pueden mantener el volumen, composición y pH de sus líquidos corporales (osmorregulación) ante la alta concentración de sales del agua de mar y la **acidosis** producida durante buceos anaerobios. La osmorregulación en los mamíferos se realiza fundamentalmente en la corteza renal, con gasto de energía en unidades funcionales denominadas nefronas. Las nefronas de los mamíferos marinos pueden concentrar la orina un poco más que el agua de mar y eso permite a algunos de estos animales alimentarse de presas como invertebrados sin deshidratarse e incluso obtener agua al beber del mar. Una parte importante de la capacidad de los mamí-

feros marinos para mantener su balance hídrico es el alto contenido de grasas y proteínas en su dieta. Casi toda el agua que consumen estos animales proviene del metabolismo oxidativo de sus alimentos y resulta relevante que el gran almacenamiento de grasa constituye también un almacén de agua, como ocurre con otros vertebrados que viven sin agua dulce.

La disminución del volumen pulmonar y el desarrollo de grandes almacenes de oxígeno en la sangre y los músculos

Los mamíferos marinos pueden bucear por periodos prolongados y alcanzar grandes profundidades. Para ello, almacenan grandes cantidades de oxígeno no en sus pulmones, sino en su sangre y sus músculos; el volumen de sangre, la concentración de eritrocitos y su contenido de hemoglobina, así como la cantidad de mioglobina en los músculos, son elevados. Los mamíferos marinos pueden hacer buceos largos y minimizar y priorizar el consumo de oxígeno; cuando una inmersión supera el consumo normal de las reservas de oxígeno en el cuerpo, los mamíferos marinos dirigen la irrigación sanguínea sobre todo a la cabeza, disminuyen la frecuencia de pulsación cardiaca y los tejidos no neuronales pueden adoptar temporalmente un metabolismo anaerobio con irrigación casi nula. Éste es un mecanismo fisiológico de todos los vertebrados que respiran aire, se denomina respuesta de sobrevivencia, y es de interés para la medicina.

La tráquea y las primeras ramificaciones bronquiales de muchos mamíferos marinos son muy rígidas y los alvéolos son compresibles, por lo que permiten que se alcancen grandes profundidades sin riesgo de colapso de las vías aéreas y también que se minimice la disolución de nitrógeno en la sangre. Una disminución del volumen pulmonar también permite un rápido y eficiente recambio de gases en la exhalación e inhalación. El buceo en las hembras preñadas de los mamíferos marinos es de interés porque la oxigenación del feto afecta la circulación y la administración del consumo de oxígeno.

El desarrollo de la audición y la ecubicación

En el agua la audición constituye la principal forma de percepción para muchos animales. La evolución

Acidosis

Disminución de pH en los tejidos de los animales, típicamente por la acumulación de CO₂.



de los mamíferos marinos se vincula al desarrollo de una audición muy fina y, en algunos casos, en relación con la generación de sonidos cuyo eco permite percibir el entorno, lo cual se denomina ecoubicación. La anatomía de los cetáceos revela una importancia primaria de la audición; el nervio vestibulococlear tiene una gran anchura, el número de neuronas cocleares en los cetáceos varía de 583 000 a 1 650 000, lo cual es de 6 a 17 veces más que en los humanos, y representa información suficiente para crear imágenes tanto o más nítidas que las que los humanos construimos con la visión.

El desarrollo de la audición ha implicado también que la fonación sea la principal forma de comunicación en estos animales, y que en la emisión de sonidos ocurran fenómenos de diferenciación y transmisión cultural, como los dialectos de identificación tribal de las orcas, las codas de los cachalotes que son parte de su coordinación en la alimentación y los cantos de las ballenas jorobadas como parte de una refinada competencia sexual. La organización

social determina las características y uso de las fonaciones en los mamíferos marinos. En especies con fuerte cohesión social, la fonación es frecuente y diversa en sus características como resultado de una alta ocurrencia y diversidad de interacciones; algunas especies muy sociales pueden crear sonidos sintéticamente únicos que permiten el reconocimiento individual. En especies con interacción social a distancia, como los misticetos, los sonidos son sintéticamente poco elaborados, aunque pueden estructurarse en secuencias complejas, como los cantos de las ballenas jorobadas. Los sonidos en estos casos son, asimismo, de baja frecuencia, ya que pueden propagarse con poco decremento de potencia y llegar incluso a registrarse a miles de kilómetros de distancia; estos sonidos también se emiten durante periodos prolongados y así aumenta la probabilidad de que sean escuchados.

Adicionalmente, la ecoubicación ha evolucionado de manera independiente en varios vertebrados, y en los cetáceos se asocia con la telescopización del cráneo. En los odontocetos, la telescopización evolucionó junto con el desarrollo de sacos aéreos dorsales y el melón que, en conjunto con una marcada asimetría del rostro, emiten una amplia variedad de sonidos de comunicación y ecoubicación. Los odontocetos pasan aire de los pulmones a los sacos dorsales. Al pasar el aire por los labios fónicos, se generan sonidos que se proyectan al frente al rebotar en la concavidad de los huesos premaxilar y maxilar. Los sonidos son enfocados por el melón, y los ecos producidos en el entorno se captan en la mandíbula y se transportan por un canal mandibular lleno de grasa a las bulas timpánicas (véase la Figura 5).

Recuadro 1.

La percepción en los mamíferos marinos

Con respecto a otras formas de percepción, los mamíferos marinos presentan características singulares. Por ejemplo, al respirar aire, no pueden olfatear bajo el agua. Estos animales casi no mastican su alimento, pero tienen algunas papilas gustativas que les dan información química de su comida y el ambiente. Por otro lado, el tacto en los cetáceos está bien desarrollado y es importante en la socialización de estos animales.

Además, debido a que la visibilidad en el agua es limitada y los índices de refracción del aire y el agua son tan diferentes, difícilmente se puede tener una visión aguda en ambos medios. Con excepción de los delfines de río, en los que la visión es reducida, los mamíferos marinos ven más o menos bien en el agua y en el aire. En los cetáceos, las células fotorreceptoras son más sensibles a la luz azul y verde, que es la que menos se absorbe por el agua. El número de fibras en la cintilla óptica es una medida anatómica de la agudeza visual; en los humanos es de 1 200 000, en los gatos de 250 000, y en los mamíferos marinos, oscila entre 35 000 en algunos misticetos y delfines y 15 500 en los delfines de río.

La precocidad del sistema inmune

En sus largos desplazamientos, los mamíferos marinos se exponen a una gran cantidad de patógenos, desde virus hasta helmintos, los cuales se incrementan entre más generalista y diversa sea la dieta de los mamíferos, pues muchos parásitos helmintos con ciclos complejos encuentran en estas especies sus hospederos finales. Es por esto que los mamíferos marinos suelen tener cargas parasitarias más altas que las de los mamíferos terrestres. Considerando los

gastos energéticos que representan la natación, la osmorregulación, el buceo, la percepción, la comunicación y la reproducción, tener una alta eficiencia del sistema inmune es un importante desafío para la vida en el mar. A diferencia de los carnívoros terrestres, el sistema inmune de los pinnípedos, por ejemplo, es muy precoz, ya que estos animales generan respuestas inmunes consideradas maduras apenas dos semanas después de nacer. Los mecanismos que permiten la maduración precoz del sistema inmune en los pinnípedos no están completamente entendidos, pero es claro que son de gran relevancia para la medicina humana.

Diversos efectos relacionados

Algunas de estas adaptaciones tienen consecuencias importantes para la ecología y conservación de los mamíferos marinos. Por ejemplo, los grandes almacenes de grasa pueden acumular cantidades considerables de compuestos contaminantes y afectar funciones inmunológicas, endocrinas y reproductivas, lo cual puede causar mortalidad directa en algunos casos. Al ser animales grandes, la gestación de los mamíferos marinos es prolongada y solamente paren una cría, a la que dedican muchos cuidados parentales; por lo tanto, los mamíferos marinos tienen ciclos de vida largos y sus poblaciones tienen tasas de crecimiento lentas, por lo que algunas poblaciones mermadas por los humanos tardan mucho en recuperarse aun con medidas de conservación. Asimismo, en mucho por su gran tamaño corporal, los mamíferos marinos ocupan distribuciones



geográficas extensas en las que enfrentan impactos antrópicos diversos, razón por la cual su cuidado involucra a varios países; por esto, el estudio de los mamíferos marinos tiene el potencial de promover la cooperación internacional en la conservación de los ecosistemas marinos y lograrlo es uno de los mayores retos de la mastozoología marina.

Luis Medrano González

Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

medranol@ciencias.unam.mx

Karina Acevedo Whitehouse

Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro.

karina.acevedo.whitehouse@uaq.mx

Aurora Paniagua Mendoza

Megafauna Marina, Atención, Rescate, Ecología y Sociedad, A. C.

mmaresac.pres@gmail.com

Lecturas recomendadas

- Berta, A., J. L. Sumich y K. M. Kovacs (2015), *Marine mammals evolutionary biology*, 3.^a ed., San Diego, Academic Press.
- Bininda-Emonds, O. R. P., J. L. Gittleman y A. Purvis (1999), "Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia)", *Biological Reviews*, 74(2):143-175.
- Domning, D. P. (2009), "Desmostylia" y "Sirenian evolution", en W. F. Perrin, B. Würsig y J. G. M. Thewissen (eds.), *Encyclopedia of marine mammals*, 2.^a ed., San Diego, Academic Press, pp. 307 y 1016.
- Gatesy, J. et al. (2013), "A phylogenetic blueprint for a modern whale", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66(2):479-506. Disponible en: <doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.012>, consultado el 10 de mayo de 2019.
- Medrano González, L. (2009), "La evolución de los cetáceos", en J. J. Morrone y P. Magaña (eds.), *Evolución biológica. Una visión actualizada desde la revista Ciencias*, México, Facultad de Ciencias-Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 539-588.
- Perrin, W. F., B. Würsig y J. G. M. Thewissen (eds.) (2009), *Encyclopedia of marine mammals*, 2.^a ed., San Diego, Academic Press.