



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

Grao en Bioloxía

Memoria do Traballo de Fin de Grao

Revisión bibliográfica: Estudio sobre los mecanismos de comunicación de los cetáceos

Revisión bibliográfica: Estudo sobre os mecanismos de comunicación dos cetáceos

Literature review: Study on the communication mechanisms of cetaceans



Pablo Rama Torres

Curso 2019-2020. Convocatoria: Junio

*Director Académico 1: Nuria Fernández Rodríguez
Director Académico 2: Montserrat Domínguez Pérez*



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

DEPARTAMENTO DE
BIOLOGÍA

DEPARTAMENTO DE FÍSICA y
CIENCIAS DE LA TIERRA

Dña. Nuria Fernández Rodríguez y Dña. Montserrat Domínguez Pérez autorizan la presentación del trabajo de fin de grado **“Revisión bibliográfica: Estudio sobre los mecanismos de comunicación de los cetáceos”** presentado por **Pablo Rama Torres** para su defensa ante el tribunal calificador.

Dra. Nuria Fernández Rodríguez

Dra. Montserrat Domínguez Pérez

En A Coruña a 18 de junio de 2020

Índice

| | |
|---|-------|
| Resumen..... | |
| 1. Introducción | 1 |
| 1.1. Características generales de los cetáceos | 1 |
| 1.2. Principios de la comunicación | 1 |
| 1.3. Características del sonido..... | 2 |
| 1.3.1. Propagación del sonido bajo el agua | 6 |
| 1.4. Diferencias en la comunicación entre los dos subórdenes de cetáceos..... | 7 |
| 2. Objetivos | 8 |
| 3. Material y métodos..... | 8 |
| 4. Resultados y discusión | 9 |
| 4.1. Comunicación acústica | 9 |
| 4.1.1. Producción del sonido vocal | 9 |
| a) Odontocetos..... | 9 |
| b) Mysticetos..... | 10 |
| 4.1.2. Recepción del sonido | 11 |
| a) Odontocetos..... | 11 |
| b) Mysticetos..... | 12 |
| 4.1.3. Tipos de comunicación vocal de los cetáceos | 12 |
| a) Odontocetos..... | 12 |
| i) Sonidos pulsados | 12 |
| ii) Sonidos tonales | 14 |
| b) Mysticetos..... | 15 |
| 4.1.4. Comunicación no vocal en cetáceos..... | 16 |
| 4.2. Otros tipos de comunicación..... | 17 |
| 4.2.1. Química | 17 |
| 4.2.2. Visual..... | 17 |
| 4.2.3. Táctil..... | 18 |
| 5. Conclusiones | 19 |
| 6. Bibliografía | 21 |

Resumen

Los cetáceos representan uno de los escasos grupos de mamíferos que se hallan completamente adaptados a la vida acuática. Estos animales marinos cuentan con avanzados mecanismos de comunicación, que les permite comunicarse entre ellos a muy grandes distancias, como en el caso de los misticetos; otros cuentan con sistemas de búsqueda de alimento mediante sonidos, como en el caso de los odontocetos. Aunque ambos subgrupos presentan varias formas de comunicación, la principal es la acústica. En el presente estudio se ha examinado la diferencia entre los mecanismos de producción y recepción del sonido para ambos subgrupos; siendo bastante conocido para odontocetos, mientras que para los misticetos los estudios son mucho más recientes y los mecanismos no parecen claros en su totalidad. Además, se han descrito diferentes alternativas a la comunicación vocal empleadas por los cetáceos (no vocal, química, visual y táctil) que presentan algunas funciones bastante peculiares, como por ejemplo el proceso de “breaching” o saltos en el aire de las ballenas como mecanismo de comunicación entre grupos distantes.

Palabras clave: Cetáceo, odontoceto, misticeto, bioacústica, sonido, comunicación, ecolocalización.

Resumo

Os cetáceos representan un dos escasos grupos de mamíferos que se atopan completamente adaptados á vida acuática. Estes animais mariños contan con avanzados mecanismos de comunicación, que lles permite comunicarse entre eles a moi grandes distancias, como no caso dos misticetos; outros contan con sistemas de procura de alimento mediante sons, como no caso dos odontocetos. Aínda que ambos subgrupos presentan varias formas de comunicación, a principal é a acústica. No presente estudo examinouse a diferenza entre os mecanismos de produción e recepción do son para ambos subgrupos; sendo bastante coñecido para odontocetos, mentres que para os misticetos os estudos son moito máis recentes e os mecanismos non parecen claros na súa totalidade. Ademais, describíronse diferentes alternativas á comunicación vocal empregadas polos cetáceos (non vocal, química, visual e táctil) que presentan algunhas funcións bastante peculiares, por exemplo o proceso de “breaching” ou saltos no aire das baleas como mecanismo de comunicación entre grupos distantes.

Palabras clave: Cetáceo, odontoceto, misticeto, bioacústica, son, comunicación, ecolocalización.

Abstract

Cetaceans represent one of the rare groups of mammals that are fully adapted to aquatic life. These marine animals have advanced communication mechanisms, which allow them to communicate with each other at very long distances, as in the case of Mysticeti; others have systems for finding food through sounds, as in the case of Odontoceti. Although both subgroups have several forms of communication, the main one is acoustics. In the present study the difference between the mechanisms of sound production and reception for both subgroups has been examined; it is well known for Odontoceti, while for Mysticeti the studies are much more recent and the mechanisms do not seem clear in their entirety. In addition, different alternatives to vocal communication used by cetaceans (non-verbal, chemical, visual and tactile) have been described which have some rather peculiar functions, such as the "breaching" process or jumps in the air as a mechanism of communication between distant groups.

Keywords: Cetacean, Odontoceti, Mysticeti, bioacoustic, sound, communication, echolocation.

1. Introducción

El infraorden Cetacea se divide en dos parvórdenes basados principalmente en el mecanismo y tipo de alimentación: Mysticeti (ballenas con barbas) y Odontoceti (ballenas dentadas), siendo este último el grupo más diverso (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), 2020), como se muestra en la Tabla 1.

Tabla 1. Taxonomía del infraorden de los cetáceos existentes en la actualidad. Modificado de Waller *et al.*, (1996).

| PARVORDEN | FAMILIA | ESPECIES |
|------------|-----------------|--|
| Mysticeti | Balaenidae | Ballena de Groenlandia, ballenas francas |
| | Balaenopteridae | Rorcual Minke, ballena azul, rorcual común, ballena jorobada |
| | Eschrichtiidae | Ballena gris |
| | Neobalaenidae | Ballena franca enana |
| Odontoceti | Delphinidae | Delfines oceánicos (delfín de Héctor, delfín común, delfín mular...) y orcas |
| | Monodontidae | Narval y beluga |
| | Phocoenidae | Marsopas |
| | Physeteridae | Cachalotes |
| | Platanistidae | Delfines de río |
| | Ziphiidae | Zifios |

1.1. Características generales de los cetáceos

Todos los representantes de este grupo presentan un cuerpo hidrodinámico, con ausencia de pabellón auditivo externo, carencia de pelo y órganos reproductores ocultos internamente. Además, presentan unas extremidades anteriores en forma de remo mientras que las extremidades posteriores prevalecen como vestigios. A pesar de que externamente puedan parecerse a los peces, su anatomía interna revela su ascendencia de mamíferos terrestres. El cráneo es alargado con sus aberturas nasales en la parte superior de la cabeza y bajo la piel presentan una gruesa capa de grasa. Estos animales se han adaptado perfectamente a la vida acuática, siendo completamente independientes de la vida en la tierra incluso para descansar o reproducirse (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), 2020).

1.2. Principios de la comunicación

La comunicación implica el suministro de información (a través de una señal) por parte de un remitente a un receptor, y el uso posterior de esa información por parte del receptor para decidir cómo o si responder o no (Bradbury & Vehrencamp, 1998). Debido al elevado comportamiento social de estos mamíferos marinos especialmente para los odontocetos, hace que resulte esencial comprender el papel que juega la comunicación. Siendo su principal forma de comunicarse la

acústica, existen también otros tipos (Dudzinski *et al.*, 2009) que serán comentados posteriormente. Su comunicación acústica, también llamada bioacústica radica en la facilidad con la que el sonido viaja bajo el agua y la gran área por la cual este puede ser transmitido, en oposición al aire.

1.3. Características del sonido

Una onda consiste en la propagación de una perturbación de alguna propiedad del espacio, pudiendo transmitir energía de un lugar a otro sin transporte de materia. La perturbación física en un medio elástico recibe el nombre de onda mecánica.

Las ondas se clasifican en función del tipo de movimiento que generan en una parte específica del medio en el que son producidas. Por ello, en las ondas transversales, la vibración de las partículas del medio es perpendicular a la dirección de propagación de la onda, mientras que en las ondas longitudinales el movimiento de las partículas individuales es paralela a la dirección de propagación de la onda. Esta última consiste en una serie de compresiones y rarefacciones que se desplazan en determinada dirección (Tippens, 2011) y con ausencia de movimiento neto de las partículas, ya que lo que se propaga es el ciclo de compresión-rarefacción como se puede observar en la Figura 1, transfiriendo energía desde su fuente sin transportar ninguna masa. Las ondas sonoras pertenecen a esta última categoría.

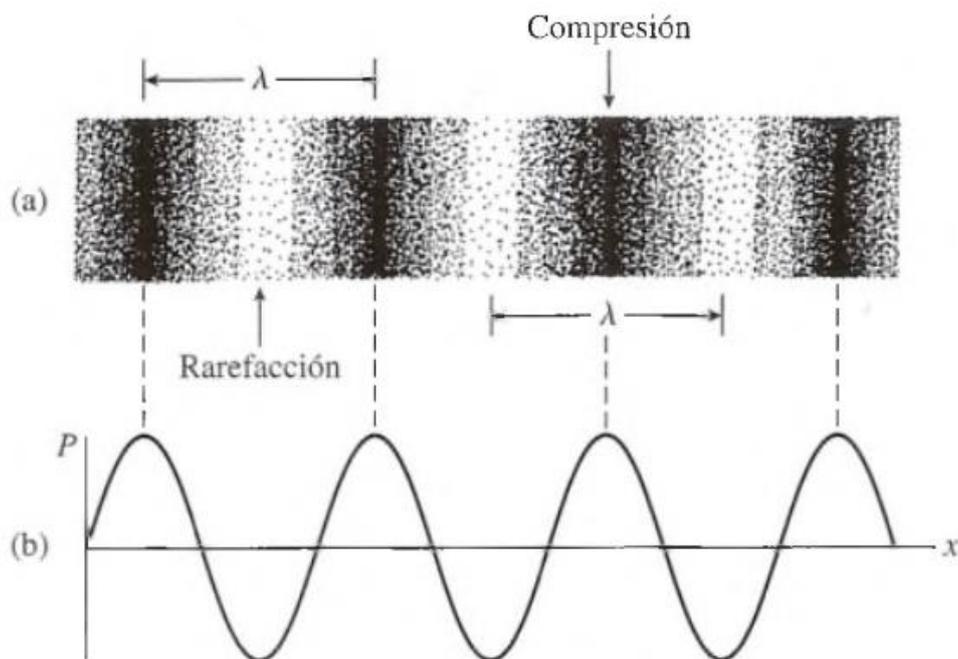


Figura 1. (a) Compresiones y rarefacciones de una onda de sonido en el aire en un instante específico. (b) Variación senoidal de la presión en función del desplazamiento (Tippens, 2011).

Las principales características de las ondas son:

La velocidad (v): Depende de la elasticidad del medio y de la inercia de las partículas del mismo. Su unidad en el Sistema Internacional es el metro/segundo (m/s).

La longitud de onda (λ): Es la distancia entre dos puntos consecutivos de máxima compresión o rarefacción, o lo que es lo mismo, la distancia entre perturbaciones sucesivas, la cual se puede claramente observar en la Figura 1 (a). Su unidad en el Sistema Internacional es el metro (m).

La frecuencia (f): Es el número de ondas que pasan por un punto determinado en la unidad de tiempo. Su unidad en el Sistema Internacional es el *hertz* (Hz), el cual se define como un ciclo por segundo.

Estas tres magnitudes se relacionan mediante la siguiente fórmula:

$$v = f \cdot \lambda$$

El sonido puede ser definido como una perturbación de la presión que se transmite en forma de onda o como una onda mecánica longitudinal que se propaga por un medio elástico. Cuando estas ondas sonoras alcanzan el oído se producen vibraciones en la membrana timpánica que provocan una reacción en el nervio auditivo, permitiendo la audición.

El espectro de frecuencias del sonido se divide, tomando como referencia el oído humano, en tres intervalos según Tippens (2011):

- Sonido audible es el que se corresponde a las ondas sonoras en un intervalo de frecuencias de 20 a 20000 Hz.
- Los infrasonidos se corresponden a las ondas sonoras que presentan frecuencias por debajo del intervalo audible.
- Los ultrasonidos se corresponden a las ondas sonoras que presentan frecuencias superiores al intervalo audible.

La intensidad del sonido (I) viene determinada por el flujo de energía (energía por unidad de tiempo o potencia (P)) que atraviesa la unidad de sección perpendicular a la dirección de propagación (Frumento, 1995). Su unidad en el Sistema Internacional es el W/m^2 .

$$I = P/S$$

La intensidad (I_0) del sonido audible apenas perceptible es del orden de $10^{-12} W/m^2$. Esta es la intensidad mínima para que un sonido sea audible y se conoce como umbral auditivo. El intervalo de intensidades por encima del cual el oído humano es sensible, es enorme. El extremo superior, conocido como umbral de dolor donde la intensidad es del orden de $1 W/m^2$, representa el punto en el que la intensidad es intolerable para el oído humano y la sensación se vuelve dolorosa.

Al observar la amplitud del intervalo de intensidades al cual es sensible el oído, resulta más práctico establecer una escala logarítmica para medir las intensidades sonoras. Por tanto, se compara la intensidad de dos sonidos, refiriéndose a la diferencia entre niveles de intensidad:

$$B = \log I_1/I_2$$

Se mide en *bels* (B). Cuando la intensidad I_1 de un sonido es 10 veces mayor que la intensidad I_2 de otro, se dice que la relación de intensidades es de 1 bel. Sin embargo, normalmente, se emplea el decibel (dB) que se define como la décima parte de un bel.

Al usar la intensidad del umbral auditivo (I_0) como patrón de comparación para todas las intensidades es posible establecer una escala general para valorar cualquier sonido. Así, el nivel de intensidad en decibelios de cualquier sonido de intensidad I puede ser calculado a partir de la siguiente fórmula, donde S es la sensación sonora o nivel de intensidad:

$$S = 10 \log I/I_0$$

Gracias a esta notación logarítmica podemos reducir el intervalo de intensidades a niveles de intensidad de 0 a 120 dB, correspondiéndose el 0 con el umbral de audición y 120 con el umbral de dolor.

Además, es importante resaltar que la intensidad de un sonido disminuye cuando el oyente se aleja de la fuente sonora.

Mientras que los sonidos de baja frecuencia tienen menos pérdida de absorción en el agua del mar y por ello son empleados para la comunicación a larga distancia, los sonidos de alta frecuencia disminuyen más rápidamente. Los primeros son típicos de los misticetos, mientras que los segundos son típicos de los odontocetos. La Figura 2 muestra los rangos de frecuencia de los sonidos de diferentes cetáceos. Debido a la pequeña longitud de onda que presentan los ultrasonidos, se comportan de forma análoga a los rayos luminosos, pudiendo así ser dirigidos en forma de rayos acústicos. En ello, se fundamenta la ecolocalización que les permite a algunos tipos de cetáceos localizar las presas u obstáculos en ausencia de luz y en la cual se profundizará posteriormente.

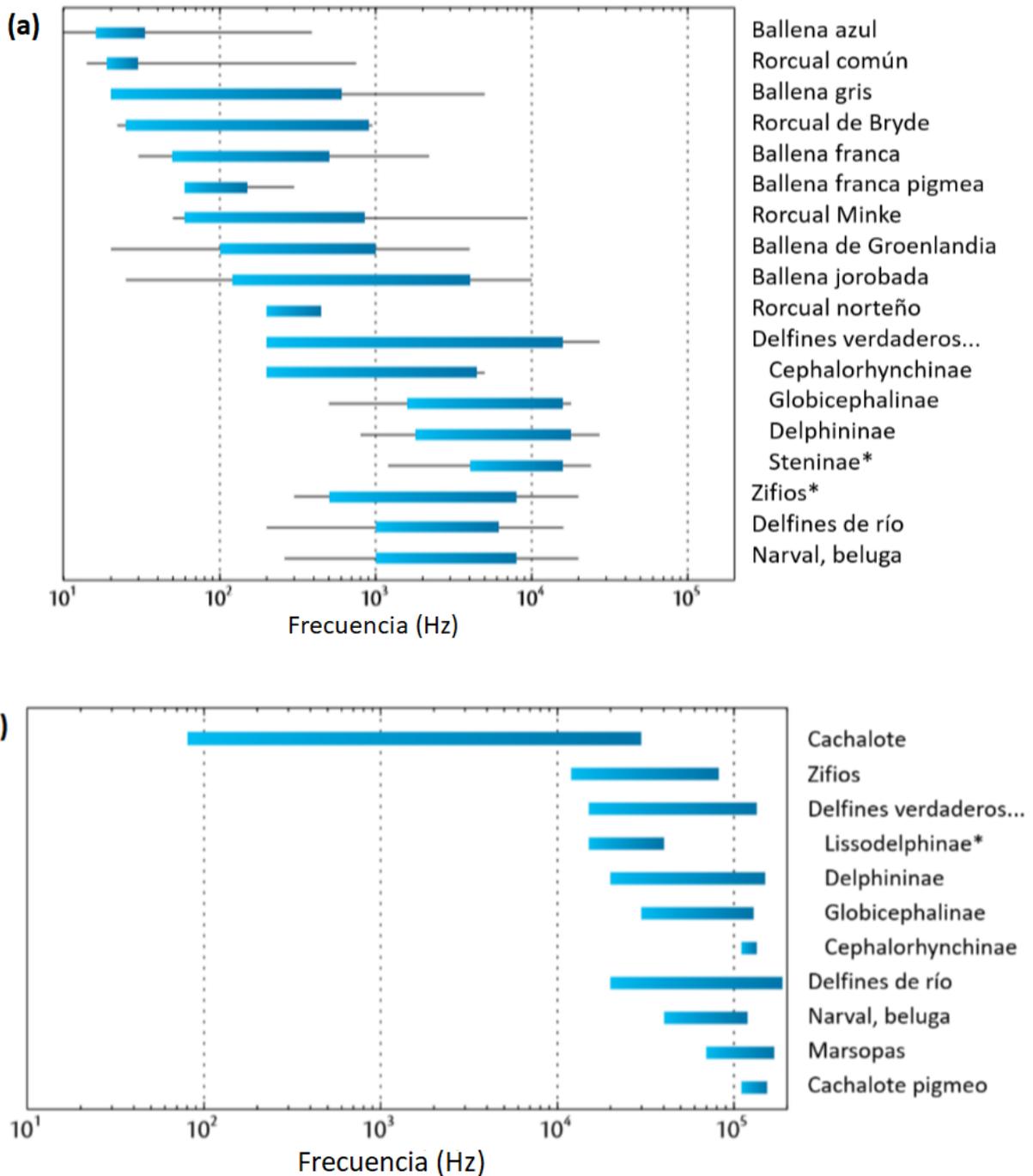


Figura 2. (a) Frecuencias de los sonidos tonales (gemidos y silbidos) de los diferentes cetáceos. (b) Frecuencias de los clics de los diferentes cetáceos. Modificado de Mellinger *et al.*, 2007. El asterisco (*) indica que la frecuencia superior es desconocida debido a las limitaciones del equipo de grabación.

La emisión de sonidos por parte de los cetáceos es captada gracias a hidrófonos que permanecen sumergidos a una determinada profundidad y conectados a una grabadora digital (Mellinger *et al.*, 2007). Aunque el rango de frecuencias que es capaz de percibir este instrumento puede ser muy amplio, este siempre es limitado situándose entre los 10 Hz y los 100 kHz (University of California San Diego (UCSD), 2020). Este es el principal problema de estos instrumentos, ya que algunos cetáceos emiten unas frecuencias tan elevadas que sobrepasan la frecuencia de muestreo del equipo (Sánchez, 2016), como ocurre en la Figura 2, en las especies que presentan un asterisco.

Posteriormente las grabaciones acústicas son analizadas por ordenador mediante espectrogramas, relacionando así la frecuencia con el tiempo (Díaz & Bernal, 2009), como se muestra en la Figura 3. Estos, consisten en imágenes que muestran la evolución temporal del espectro de una señal. Esta señal es descompuesta en una serie de funciones periódicas cada una con una frecuencia y amplitud distintas. Si representamos estas dos variables obtenemos el espectro, que nos dice las frecuencias dominantes de esa señal.

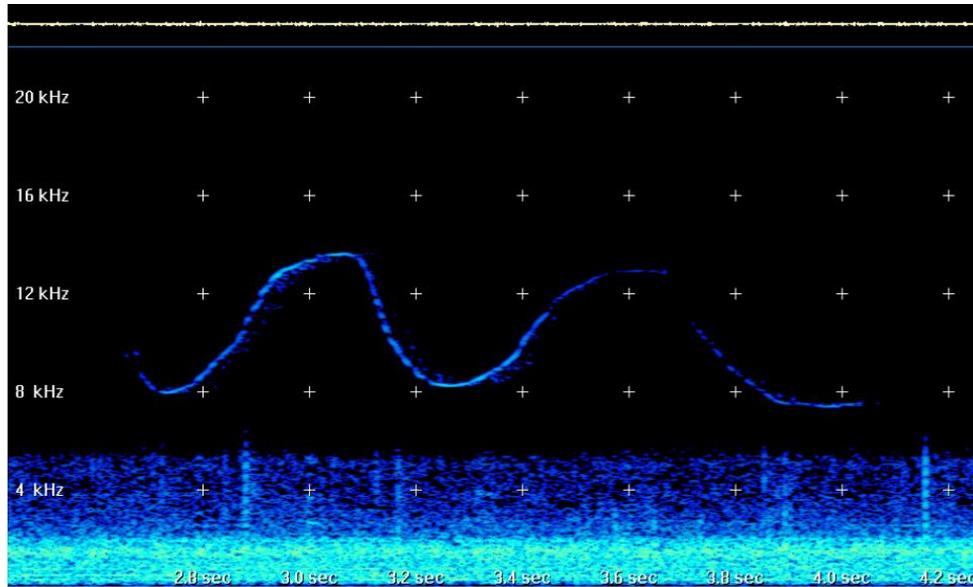


Figura 3. Espectrograma y forma de onda del silbido de un delfín mular captado en Cerdeña (Italia) (Díaz & Bernal, 2009).

1.3.1. Propagación del sonido bajo el agua

La velocidad del sonido depende principalmente de la densidad del medio por el que se propaga, siendo mucho mayor en medios de elevada densidad (Tabla 2). Esto explica la razón por la que el sonido viaja a velocidades mucho mayores en el agua que en el aire. Este incremento de velocidad en el medio acuoso es usado por los cetáceos en su favor para compensar una baja visión bajo el agua (Berta *et al.*, 2006).

Tabla 2. Velocidades del sonido en diferentes sustancias comunes (Bauer & Westfall, 2011).

| | Sustancia | Rapidez del sonido (m/s) |
|--------------|--------------------|--------------------------|
| Gases | Criptón | 220 |
| | Dióxido de carbono | 260 |
| | Aire | 343 |
| | Helio | 960 |
| | Hidrógeno | 1 280 |
| Líquidos | Metanol | 1 143 |
| | Mercurio | 1 451 |
| | Agua | 1 480 |
| | Agua de mar | 1 520 |
| | Sólidos | Plomo |
| Concreto | | 3 200 |
| Madera noble | | 4 000 |
| Acero | | 5 800 |
| Aluminio | | 6 400 |
| Diamante | | 12 000 |

1.4. Diferencias en la comunicación entre los dos subórdenes de cetáceos

El empleo de las señales acústicas resulta esencial para mantener los complejos sistemas sociales de los cetáceos. Además, les facilita la búsqueda de alimentos (Au & Hastings, 2008).

Odontocetos y misticetos muestran diferentes sensibilidades auditivas que parecen estar relacionadas con el diferente estilo de vida que presentan los dos parvódenes (Ladich & Winkler, 2017), ya que los odontocetos son más residentes en aguas costeras y normalmente gregarios, mientras que los misticetos suelen ser individuos solitarios que recorren grandes distancias.

Los dos parvódenes difieren además en su mecanismo fonador, el cual produce las señales acústicas:

- En odontocetos el mecanismo es mucho más conocido, produciendo el sonido gracias a la existencia de unos labios fónicos. Se caracterizan por generar ultrasonidos que emplean para la captura de presas y la ecolocalización.
- Los misticetos parecen usar la laringe, pero carecen de cuerdas vocales. Estos animales pueden comunicarse a largas distancias (Ladich & Winkler, 2017) mediante sonidos con frecuencias comprendidas entre los 20 Hz-60 kHz (Sánchez, 2016). La escasa información acerca de ello radica principalmente en su gran tamaño y la consecuente inexistencia de estos animales en cautividad lo que dificulta la experimentación con los mismos.

2. Objetivos

Los objetivos del presente trabajo son:

- Realizar una revisión general de los mecanismos usados por los cetáceos para comunicarse y exponer los últimos avances científicos que se han realizado en cuanto a los diferentes tipos de comunicación.
- Determinar las diferencias existentes en cuanto a los distintos mecanismos de comunicación entre odontocetos y misticetos.

3. Material y métodos

Para la toma de información del presente trabajo se han empleado principalmente las bases de datos de la Web of Science y Google Scholar. Para comprender los principios generales de la comunicación de los cetáceos, así como la bioacústica bajo el agua se han utilizado libros más generales de la Biblioteca de la Facultad de Ciencias de la Universidade da Coruña (UDC).

Entre las palabras clave empleadas en las búsquedas realizadas en las bases de datos destacan: comunicación, cetáceos, bioacústica y otros términos que fueron tomando importancia al profundizar en los diversos temas como: ecolocalización, cantos de ballena, colmillo del narval, producción del sonido, silbidos, oído, odontocetos, misticetos. Todos ellos se han ido combinando, principalmente en inglés para procurar una búsqueda más precisa. Todas las búsquedas han sido realizadas entre el 19/09/2019 y el 03/06/2020. Además, ha resultado de gran utilidad el empleo de la bibliografía referenciada en los propios artículos y libros.

Para la elección de los artículos, dos de los criterios que han sido empleados fueron el número de citas y la fecha de publicación. Por ello han sido usados principalmente artículos posteriores al 2000 para poder determinar los avances científicos más recientes en este campo, aunque fueron revisados algunos de años anteriores para saber en qué se había trabajado hasta el momento.

4. Resultados y discusión

4.1. Comunicación acústica

4.1.1. Producción del sonido vocal

a) Odontocetos

Todos los odontocetos parecen emplear estructuras similares para su mecanismo fonador situado dentro de aparato respiratorio, el cual se encuentra completamente separado y sin ninguna conexión con el aparato digestivo. El sonido es generado cuando el aire es forzado a pasar a través de los labios fónicos, situados en los pasajes nasales superiores, los cuales se abren y se cierran haciendo variar su tensión, lo que hace vibrar todo el complejo MLDB (“monkey lips”/”dorsal bursae”) constituido por los labios fónicos y la bursa dorsal dividida en una parte anterior y otra posterior como se muestra en la Figura 4 para el caso del delfín. Tanto la fuente como el origen de estas señales fueron evidenciados gracias a observaciones endoscópicas directas (Cranford *et al.*, 2011). La parte anterior de la bursa dorsal

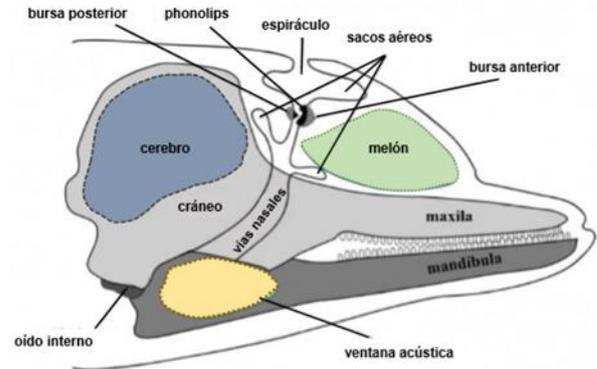


Figura 4. Anatomía acústica de un delfín. Modificado por Menchaca de Kassewitz *et al.*, (2018).

parece estar asociada al melón, órgano graso que actúa como lente acústica y envía el sonido al exterior. La apertura y cierre periódicos de los labios fónicos rompen el flujo de aire y determinan la tasa de repetición de los clics o impulsos acústicos (Berta *et al.*, 2006).

Cranford *et al.* en 1996 concluyeron que todos los odontocetos presentan dos complejos MLDB situados bilateralmente y asociados con los pasajes nasales superiores excepto en los cachalotes los cuales muestran un único complejo fonador.

El melón es un órgano localizado en la frente de los animales pertenecientes al parvorden Odontoceti, considerándose el órgano de espermaceti de los cachalotes una homología (Cranford *et al.*, 1996). Su función principal parece ser la de transmitir el sonido a distintas velocidades al medio acuoso, actuando como lente acústica. Además, su composición química lipídica les resulta tóxica por lo que no podría ser empleada como reserva (Cranford *et al.*, 1996), defendiendo así la anterior hipótesis. Por ello, parece tener un papel fundamental en formar el haz de sonido y define la forma de la frente.

b) Mysticetos

El lugar de producción del sonido para este parvorden podría ser la laringe, debido a su similitud con la laringe humana. Las partes de la laringe de la ballena están detalladas en la Figura 5a. Reidebenger & Laitman (2007) identificaron una estructura en forma de U, llamada “U-fold”, situada entre el sistema superior e inferior respiratorios como posible fuente de las vibraciones. A pesar de estar orientada de forma paralela al flujo de aire, parece tener una función similar a las cuerdas vocales de los mamíferos terrestres, pero Reidebenger & Laitman (2007) concluyeron que no era una homología respecto a estas últimas debido a su diferente disposición, uniones y composición. Este plegamiento en forma de U bordea la entrada a un saco laríngeo que puede funcionar como una caja de resonancia para el sonido o como receptáculo para el aire exhalado por los pulmones (Mercado *et al.*, 2010).

Mercado *et al.* (2010) observaron que las ballenas jorobadas eran capaces de producir sonidos bajo el agua que duraban 15 minutos o incluso más, sin dejar escapar aire ni por los espiráculos ni por la boca. Sin embargo, la coordinación de estos procesos de recirculación con la producción de los sonidos permanece aún desconocida.

El modelo de producción de sonido propuesto por Reidebenger & Laitman (2007) en la ballena jorobada defiende que esta dirige el flujo de aire bidireccionalmente mientras canta. Estos mismos autores, definieron los sonidos egresivos como los producidos por el flujo de aire que sale de los pulmones y los sonidos ingresivos como los generados por el flujo de aire hacia los pulmones como se puede observar en la Figura 5b. En este modelo, los pulmones actúan como fuerza neumática para los sonidos egresivos, la “U-fold” como fuente de las vibraciones y las dos cámaras (el saco laríngeo y la nasofaringe) como filtros resonantes de sonido. El aire de los pulmones llena la nasofaringe creando un espacio de aire resonante y una vez llena el aire empieza a hinchar el saco laríngeo. Durante la producción ingresiva, el aire se escapa de la nasofaringe y en menor medida del saco laríngeo, de vuelta a los pulmones. En esta producción la “U-fold” servirá de nuevo como fuente de las vibraciones, pero la nasofaringe no resonaría y se desconoce si el saco laríngeo podría resonar.

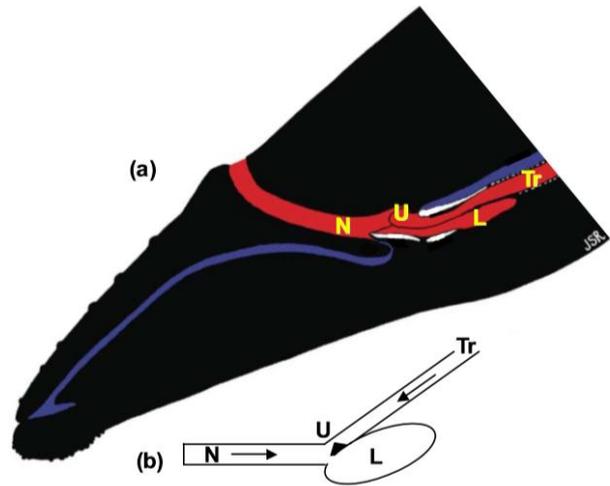


Figura 5. (a) Tracto respiratorio de la ballena jorobada mostrando los componentes principales que intervienen en la fonación (Adaptado por Mercado *et al.*, 2010 de Reidenberg & Laitman, 2007). (b) Sonidos egresivos e ingresivos indicados mediante las flechas (Mercado *et al.*, 2010); N = nasofaringe, L = saco laríngeo, Tr = tráquea, U = “U-folds”.

4.1.2. Recepción del sonido

Todos los cetáceos tienen una gran capacidad auditiva, a pesar de que en odontocetos el canal auditivo externo es especialmente estrecho y en los misticetos aparece completamente tapado con residuos celulares y cera (Berta *et al.*, 2006), por ello se hace difícil determinar si es funcional.

La oreja está ausente en todos los cetáceos y su apertura meatal es muy reducida y aparece marcada externamente como un surco en la piel (Au *et al.*, 2000), como se puede observar en la figura 6.



Figura 6. Vista macroscópica del lado izquierdo de la cabeza de un joven ejemplar de delfín listado en el que se puede observar la posición de su diminuta apertura meatal (canal auditivo externo), situada a unos pocos centímetros del ojo (De Vreese *et al.*, 2020).

a) Odontocetos

Sus canales auditivos externos se van estrechando para terminar en un ciego que no parece tener conexión con la membrana timpánica o el oído medio (Au *et al.*, 2000). Ketten (2000) concluyó que este canal no era usado para oír.

Norris en 1964 propuso un único mecanismo para la recepción del sonido en odontocetos a través de las partes posteriores de las mandíbulas inferiores conocidas como "pan bones" o ventana acústica. Estas, resultan ser muy delgadas y translúcidas (Mooney *et al.*, 2012) y dentro de ellas existe una cavidad llena de tejido graso que conecta directamente con la pared lateral de la bulla auditiva (estructura ósea que alberga el oído medio e interno), como se puede observar en la figura 7. Por ello concluye que este tejido de naturaleza similar al melón conduce directamente el sonido desde la

parte posterior de las mandíbulas hasta el oído medio. Hemillä *et al.* propuso en 1999 el modelo de transmisión de sonido en el oído medio más aceptado actualmente. El sonido provoca la vibración del hueso timpánico (especialmente en la placa timpánica). El martillo (osículo auditivo más

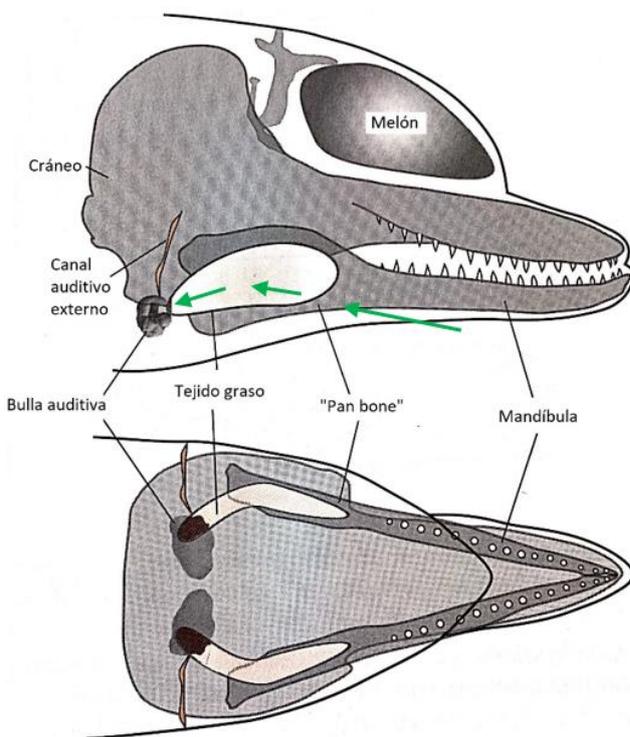


Figura 7. Anatomía de la cabeza de un delfín mostrando las partes que intervienen en el mecanismo de recepción del sonido. Las flechas verdes indican como viaja el sonido hasta la bulla auditiva del oído medio. Modificado de Berta *et al.*, (2006).

externo) está unido a la placa timpánica, por lo que las vibraciones de la placa son transmitidas a la ventana oval, provocando la vibración del fluido del oído interno gracias a la cadena de osículos.

b) Mysticetos

En misticetos el mecanismo de recepción parece ser diferente con respecto al anterior parvorden, ya que carecen de este cuerpo graso, siendo más probable la recepción del sonido por parte del canal auditivo (Ketten, 2000 y Ladich & Winkler, 2017), aunque esto no ha sido demostrado. Además, en los misticetos una protuberancia de la membrana timpánica se adentra en este canal (Berta *et al.*, 2006), lo que les permite a los canales auditivos estar en conexión con el oído medio, lo que puede defender esta hipótesis.

4.1.3. Tipos de comunicación vocal de los cetáceos

Los cetáceos según Wartzok & Ketten (1999) son divididos en productores de sonidos de alta y baja frecuencia, que coinciden con los dos subórdenes existentes. Mientras que los odontocetos son productores de ultrasonidos y sonidos audibles de frecuencias elevadas, la producción de sonido en misticetos se reduce a sonidos de baja frecuencia e incluso es probable que algunas especies de ballenas puedan ser capaces de detectar frecuencias infrasónicas. A continuación se ha añadido un enlace en el que se pueden escuchar los sonidos de las diferentes especies de cetáceos junto con sus espectrogramas correspondientes (Voices in the Sea, 2020): [http://cetus.ucsd.edu/voicesinthesea_org/index.html].

a) Odontocetos

La comunicación vocal en odontocetos resulta compleja ya que cuentan con un gran repertorio de silbidos, clics y sonidos pulsados influenciados todos ellos por el aprendizaje vocal (Janik & Sayigh, 2013). Los sonidos se pueden dividir en dos categorías.

i) Sonidos pulsados

Los presentan todos los odontocetos y pueden ser usados para la comunicación o para la ecolocalización. Se pueden dividir en dos subclases:

- **Trenes de pulso o “click trains”**. Son secuencias de pulsos acústicos, también llamados clics, que se repiten a lo largo del tiempo. Cada pulso individual dura alrededor de 50 μ s, con frecuencias pico variables de 5-150 kHz. La tasa de repetición de estos pulsos dentro de un “click train” puede variar desde 1 o 2 a varios cientos por segundo (Dudzinski *et al.*, 2009). Su función principal es la ecolocalización. El biosonar o la ecolocalización es un tipo especial de comunicación acústica en las que el animal envía señales sonoras y las recibe para el mismo (eco), pudiendo así interpretar su entorno. Este mecanismo es de vital importancia

en los medios acuosos en los que puede existir una gran turbidez o una falta de luz (Berta *et al.*, 2006), por ello la mayoría de odontocetos han desarrollado los clics de ecolocalización. Cada uno de los clics llega a su objetivo, el cual lo refleja de nuevo hacia el emisor en forma de ecos. Estos clics son repetidos muchas veces por segundo, como se ha descrito anteriormente y su tasa de repetición es ajustada de manera que el eco del clic vuelva en el instante entre los clics de salida

como se muestra en la figura 8. El tiempo que tarda el clic en llegar al objetivo y volver es la medida de la distancia del emisor al objetivo. Si esta distancia varía, también variará el tiempo del eco en volver. Por ello, una evaluación continua de los ecos reflejados de un objetivo en movimiento indicará la velocidad del mismo y

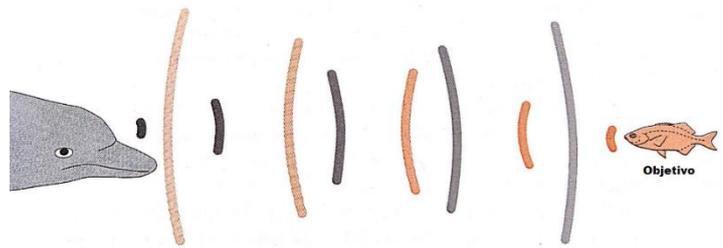


Figura 8. Patrón de producción del “click train” y retorno del eco de un delfín empleando el mecanismo de ecolocalización. Los clics de salida ocurren entre los ecos de retorno para reducir la interferencia, fenómeno por el cual dos o más ondas se superponen para formar una onda de mayor, igual o menor amplitud (Berta *et al.*, 2006).

su dirección de viaje (Berta *et al.*, 2006). Si un delfín se acerca a su objetivo, su intervalo de interclick decrecerá junto con la intensidad sonora del clic que también decrecerá, pudiendo así permanecer constante la intensidad del eco que regresa (Berta *et al.*, 2006). A continuación se ha añadido un enlace en el que se puede escuchar los clics de ecolocalización de un delfín mular captado por un hidrófono el 24/08/2009 en el Cañon de Avilés (CEMMA, 2020):

[\[http://www.cemma.org/acustica_indemares/datos/REGISTROS_2009/CA1/CA1_2009_ACUSTICA_TTR_01/CA1_2009_ACUSTICA_TTR_01.mp3\]](http://www.cemma.org/acustica_indemares/datos/REGISTROS_2009/CA1/CA1_2009_ACUSTICA_TTR_01/CA1_2009_ACUSTICA_TTR_01.mp3).

Además, la escucha pasiva también parece ser empleada por los delfines para localizar a sus presas (Gannon *et al.*, 2005) ya que las frecuencias emitidas por los peces de los cuales se alimentan estos cetáceos aparecen dentro de su rango audible. Según Sánchez (2016) en ciertas condiciones la escucha pasiva parece ser más ventajosa que la ecolocalización.

En narvales, se ha descubierto recientemente (Podolskiy & Sugiyama, 2020) que en las ruidosas aguas costeras del Ártico en donde estos animales se alimentan en la época estival, producen clics para ecolocalizar a los peces, que son realizados con mayor rapidez cuanto menor es la distancia a la presa, llegando a producir un sonido similar al ruido de una motosierra. Este zumbido final ayuda a identificar la ubicación del alimento. También producen silbidos para comunicarse entre ellos, explicados posteriormente en el presente trabajo. A continuación se ha añadido un enlace que muestra el video-esquema de cómo son empleados los clics y los silbidos por los narvales grabado el 25/05/2020 por Advancing Earth and Space Science (AGU), (2020):

[\[https://www.youtube.com/channel/UCAmvZawnAXogfsrXWKpPTVw\]](https://www.youtube.com/channel/UCAmvZawnAXogfsrXWKpPTVw).

- **“Burst-pulse sounds”**. Son trenes de pulso con una elevada tasa de repetición y pequeños intervalos de interpulso (menores de 5 μ s). Debido a la alta tasa de repetición estos sonidos son escuchados como un sonido continuo por el oído humano. Sus frecuencias pico varían

entre especies desde los 20 kHz en orcas y por encima de los 100 kHz en los delfines de Commerson (Dudzinski *et al.*, 2009). Díaz & Bernal en 2009 llegaron a evidenciar con delfines mulares que los “burst pulses” juegan un papel esencial en la comunicación social al igual que los sonidos tonales que se comentarán a continuación. Además, los “burst pulses” de larga duración podrían ser empleados para resolver conflictos de rangos y evitar la competición entre los miembros del grupo, por ejemplo, durante la alimentación.

ii) Sonidos tonales

También llamados silbidos, son producidos en un rango de 5-20 kHz y pueden durar desde milisegundos hasta unos pocos segundos (Dudzinski *et al.*, 2009). Presentan un rico contenido armónico pudiendo llegar a frecuencias ultrasónicas en algunas especies, lo que les permite recorrer mayores distancias que los sonidos pulsados. Los silbidos se componen de una frecuencia de inicio y una de finalización, junto con una máxima y otra mínima. A continuación se ha añadido un enlace en el que se puede escuchar el silbido de un delfín mular captado por un hidrófono el 18/09/2009 en el Banco de Galicia (CEMMA, 2020): [\[http://www.cemma.org/acustica_indemares/datos/REGISTROS_2009/BG/BG_2009_ACUSTICA_TTR_01/BG_2009_ACUSTICA_TTR_01.mp3\]](http://www.cemma.org/acustica_indemares/datos/REGISTROS_2009/BG/BG_2009_ACUSTICA_TTR_01/BG_2009_ACUSTICA_TTR_01.mp3).

Pueden variar según la especie, pero también entre individuos, ya que se ha descubierto la existencia de silbidos firma únicos para cada individuo (Sánchez, 2016). Se cree que sirven para la comunicación, pero no son producidos por todos los odontocetos. Además, algunas especies pueden variar su frecuencia para evitar el ruido ambiental, por ejemplo, las belugas (Dudzinski *et al.*, 2009).

Algunas especies de delfines son capaces de producir silbidos y clics de manera simultánea pudiendo mantener la comunicación acústica y la coordinación durante la búsqueda de comida por ecolocalización. A continuación se ha añadido un enlace en el que se puede escuchar silbidos y clics de ecolocalización de manera simultánea de un delfín común captado por un hidrófono el 17/05/2010 en el Banco de Galicia (CEMMA, 2020): [\[http://www.cemma.org/acustica_indemares/datos/REGISTROS_2010/BG/BG_2010_ACUSTICA_DDE_02/BG_2010_ACUSTICA_DDE_02.mp3\]](http://www.cemma.org/acustica_indemares/datos/REGISTROS_2010/BG/BG_2010_ACUSTICA_DDE_02/BG_2010_ACUSTICA_DDE_02.mp3).

Gracias al estudio de Díaz & Bernal en 2009, realizado con delfines mulares frente a la costa nororiental de la isla de Cerdeña, determinaron que la mayoría de sonidos detectados mediante un hidrófono eran silbidos, observando que cuando aumentaba el número de delfines pertenecientes al grupo, la tasa de emisión de estos sonidos también se incrementaba. También observaron que los individuos solitarios no producían ninguna vocalización. Gracias a esto pudieron concluir que estos sonidos eran empleados para comunicarse entre ellos, como señales sociales. Además, la existencia de parejas madre-cría aumentaba la tasa de emisión de los silbidos en el grupo, lo que llevó a la conclusión que las madres realizaban estas llamadas de contacto a sus descendientes para que estos regresaran a su rango visual.

En algunas especies de delfines, como los delfines mulares se producen los llamados silbidos firma citados anteriormente, que se desarrollan durante los primeros meses de vida del animal y permanecen normalmente estables a lo largo de toda la vida del mismo (Janik & Sayigh, 2013). Estos

sonidos son empleados entre individuos de la misma especie para identificar al emisor, por lo que su función es clave en el reconocimiento del individuo sobre todo cuando los animales están fuera de contacto visual y en el mantenimiento de la cohesión del grupo. Estos silbidos oscilan entre 1-30 kHz y son generalmente de corta duración (0,1-4 segundos). Variaciones en los parámetros de estos sonidos, pero manteniendo sus patrones de modulación pueden dar información sobre el individuo. Por ejemplo, cambios en la frecuencia de entrada o en el ancho de banda parecen dar información emocional y sus tasas de repetición pueden dar información sobre los niveles de estrés (Janik & Sayigh, 2013).

Además, se ha visto que los delfines mulares tienen una gran habilidad para copiar sonidos firma de otros individuos, pero cambiando alguno de sus parámetros específicos para que esta llamada sea reconocida como una copia, de tal manera que no sea confundida con el silbido firma de reconocimiento. La búsqueda de un individuo específico parece ser la razón más probable que explique la producción de estos sonidos copia (Janik & Sayigh, 2013).

Los silbidos firma, son una adaptación específica para asegurar el reconocimiento entre individuos y la cohesión social y además proporcionan el camino para entender la comunicación de los mamíferos cognitivamente avanzados (Janik & Sayigh, 2013).

b) Mysticetos

En su mayor parte, emiten sonidos en una banda de frecuencias entre 20 Hz y 60 kHz (Sánchez, 2016). Se dividen en tres categorías básicas, a las que se han añadido los cantos de las ballenas jorobadas:

- **Gemidos de baja frecuencia.** Presentan una duración de entre 1-30 segundos, con frecuencias cuyos rangos se encuentran entre 20 y 200 Hz. Pueden ser tanto simples como complejas llamadas. Estos sonidos son ideales para la comunicación a largas distancias debido a su baja frecuencia y amplia longitud de onda (Dudzinski *et al.*, 2009). Un claro ejemplo son los gemidos de los rorcuales comunes de 20 Hz que tienen una longitud de onda de casi 75 metros pudiendo viajar cientos de kilómetros (Dudzinski *et al.*, 2009). A continuación se ha añadido un enlace en el que se puede escuchar el gemido de una ballena jorobada captada por un hidrófono el 24/09/2011 en el Banco de Galicia (CEMMA, 2020): [\[http://www.cemma.org/acustica_indemares/datos/REGISTROS_2011/BG/BG_2011_ACUSTICA_MNO_01/BG_2011_ACUSTICA_MNO_01.mp3\]](http://www.cemma.org/acustica_indemares/datos/REGISTROS_2011/BG/BG_2011_ACUSTICA_MNO_01/BG_2011_ACUSTICA_MNO_01.mp3).
- **“Knocks” o “thumps” cortos.** También denominadas llamadas de corta duración, ya que presentan una duración menor de 1 segundo con frecuencias menores de 200 Hz. Son producidos por las ballenas francas, la ballena de Groenlandia, la ballena gris, el rorcual común y la ballena Minke y según Dudzinski *et al.*, (2009) sus sonidos parecen estar relacionados con la actividad social de las mismas.

- **Chirridos y silbidos.** Presentan frecuencias mayores a 1 kHz pero variando su frecuencia rápidamente y con una duración menor de 0,1 segundos. Son producidos por la mayoría de las ballenas (Dudzinski *et al.*, 2009).
- **Cantos de ballena.** Las ballenas jorobadas migran anualmente desde áreas frías de alimentación en verano hacia zonas tropicales de cría en invierno. En estas últimas y exclusivamente los machos producen unos complejos sonidos y de larga duración que pueden llegar a los 30 minutos denominados cantos que son probablemente el tipo de vocalización más conocido. Además, existen variedad de cantos según el área en el que residan (Dudzinski *et al.*, 2009) y son modificados continuamente a lo largo del tiempo (Rossi-Santos, 2018). El propósito de estos cantos parece ser la atracción de hembras para el apareamiento o establecer relaciones de dominancia entre machos (Rossi-Santos, 2018). Sin embargo, un estudio de Vu *et al.* (2012) ha demostrado que además producen estos cantos a lo largo de las rutas migratorias y a elevadas latitudes donde se alimentan. Los ciclos estacionales hormonales parecen estar relacionados directamente con la producción de este sonido. A continuación se ha añadido un enlace que muestra el video del canto de ballenas jorobadas grabado el 17/08/2007 por The Oceania Project (2020): [<http://www.oceania.org.au/iwhales/portal/product.php?productid=16269&cat=357&page=1>].

4.1.4. Comunicación no vocal en cetáceos

Sonidos producidos por el golpeo de las aletas sobre la superficie del agua, golpes con la mandíbula, crujido de los dientes o emisiones de burbujas, son algunos de los ejemplos de este tipo de comunicación.

Muchos cetáceos saltan enérgicamente en el aire, proceso que recibe el nombre de “breaching”, produciendo sonidos tanto en el aire como en el agua. Puede ser considerado como un mecanismo de espacio vital o de ayuda para mantener contacto acústico con otros ejemplares. Kavanagh *et al.* (2017) han podido asociar el comportamiento de “breaching” en ballenas jorobadas, ilustrado en la figura 9, con la comunicación entre grupos distantes. Además, con frecuencia indica excitación, la cual puede ser debida a multitud de causas como la estimulación sexual, localización de comida o en respuesta a una lesión o irritación. Se ha observado que este movimiento es realizado ocasionalmente por las madres y sus crías de manera conjunta (Dudzinski *et al.*, 2009).



Figura 9. Ballena jorobada ejecutando el movimiento de “breaching” en aguas brasileñas. Esta especie exhibe un comportamiento muy diverso en superficie durante la época de reproducción (Rossi-Santos, 2018).

Además, con frecuencia indica excitación, la cual puede ser debida a multitud de causas como la estimulación sexual, localización de comida o en respuesta a una lesión o irritación. Se ha observado que este movimiento es realizado ocasionalmente por las madres y sus crías de manera conjunta (Dudzinski *et al.*, 2009).

El golpeo de la cola en los cetáceos parece ser señal de amenaza. Este comportamiento ha sido asociado con una conducta agresiva en las ballenas jorobadas y se ha demostrado que ocurre en interacciones competitivas dentro del grupo (Baker & Herman, 1984 y Silber, 1986). Silber (1986)

evidenció que este comportamiento era observado en estas ballenas cuando los machos competían por el acceso a la hembra dentro de un grupo.

La ballena jorobada es la especie más activa en esta variedad de comportamientos de superficie, siendo muy habituales en sus migraciones y en las áreas de cría (Kavanagh *et al.*, 2017). Además, todos estos comportamientos de superficie parecen incrementarse cuando aumenta el ruido ambiental, como por ejemplo el ruido de los barcos o los vientos, esto mejora la detección de estas comunicaciones (Kavanagh *et al.*, 2017).

4.2. Otros tipos de comunicación

4.2.1. Química

Los odontocetos adultos carecen de nervios, bulbos y tractos olfativos y en misticetos adultos estos están muy reducidos (Anderson, 1969), aunque estudios anatómicos recientes revelan que a diferencia de los odontocetos, los misticetos parecen tener un sistema olfativo funcional, ya que estos últimos presentan una cámara que alberga los bulbos olfativos (Berta *et al.*, 2014).

Un estudio reciente realizado por Bouchard *et al.* (2019) concluye que el olfato podría ser usado por los misticetos para localizar agregaciones de presas ya que se ha constatado que eran capaces de identificar olores específicos liberados por las presas planctónicas como el krill. Esto fue evidenciado por Bouchard *et al.* (2019), observando que las ballenas jorobadas eran capaces de detectar el dimetilsulfuro (DMS), un compuesto químico liberado en áreas de elevada productividad marina incluso a distancias de varios cientos de metros.

En cambio, el sentido del gusto parece estar un poco más desarrollado. Experimentos con delfines mulares demuestran que estos pueden discriminar soluciones amargas, dulces, ácidas y saladas; siendo menos sensibles a las diferentes concentraciones saladas, lo que parece ser una adaptación al ambiente marino (Dudzinski *et al.*, 2009).

4.2.2. Visual

Este tipo de comunicación es una gran alternativa a la comunicación acústica en cortas distancias e incluye rasgos morfológicos, comportamientos y patrones de coloración.

Algunas especies presentan caracteres visuales diferentes que pueden ser considerados características sexuales secundarias. Por ejemplo, los narvales macho presentan un largo colmillo en espiral. Este dimorfismo sexual puede ser empleado en la regulación de las interacciones sociales o en el apareamiento. Hickie & Gerson en 1985 concluyeron que el colmillo de los narvales macho maduros era empleado para la lucha. Esto fue evidenciado mediante la observación de un elevado número de cicatrices que estos presentaban en la cabeza y su alta incidencia de colmillos rotos. Además, los narvales más grandes con colmillos más robustos parecen tener una mayor probabilidad de ser los dominantes.

Los patrones de coloración en el cuerpo como manchas, parches o rayas longitudinales que presentan muchos delfínidos, también parecen desempeñar un papel fundamental en las interacciones sociales (Dudzinski *et al.*, 2009).

Acciones como gestos de amenaza con la apertura de la mandíbula, saltos en el aire, movimientos de las aletas pectorales, golpes de la cola o posturas en forma de S constituyen la mayoría del comportamiento visual de los cetáceos. Cambios en la postura pueden ser empleados para comunicarse con individuos de su misma especie, depredadores y presas o para coordinarse con otros individuos o grupos relacionados (Dudzinski *et al.*, 2009).

Además, según Dudzinski *et al.* (2009) el soplo podría ser usado como señal social para indicar la localización entre las diferentes especies de cetáceos, ya que la forma y altura del soplo varían entre especies.

4.2.3. Táctil

Tocamientos y frotamientos son frecuentes tanto en individuos salvajes como en cautividad y ocurren durante el juego o en un contexto sexual, maternal o social usando la nariz, el rostro, las aletas, el abdomen o incluso el cuerpo entero. A menudo son observados durante comportamientos agresivos.

Por ejemplo, los delfines mulares a menudo efectúan nados de contacto, en los cuales dos individuos nadan de manera sincrónica con frecuencia durante largos periodos de tiempo. Connor *et al.* (2006) concluyeron que esta relación es común entre las hembras para evitar el acoso de los machos y reducir el estrés.

Otro claro ejemplo, en delfines moteados del Atlántico, los cuales frotan algunas partes del cuerpo contra la arena (Figura 10) o bordes rocosos estando en contacto con otros individuos. Contactos entre individuos de la misma especie (caricias) han sido observados en muchas especies de cetáceos como por ejemplo la ballena jorobada y es muy común entre madres y sus crías. Este tipo de intercambios táctiles también han sido observados por Dudzinski *et al.* (2009) en una gran variedad de parejas de delfines y cuyas funciones parecen ser sociales (Sakai *et al.*, 2006) y de higiene. Este tipo de contacto (tocar o frotar) involucra una parte del cuerpo de un delfín con la aleta pectoral de otro individuo.



Figura 10. Delfines moteados del Atlántico (*Stenella frontalis*) frotando sus cuerpos en la arena (Dudzinski *et al.*, 2009).

Además, estos frotamientos le permiten al animal deshacerse de la piel muerta y el flujo de agua a través del cuerpo podría ayudar a los cetáceos a averiguar la velocidad de nado y la profundidad.

5. Conclusiones

Conclusiones

La completa adaptación de los cetáceos a la vida acuática es clara. Un ejemplo de ello es la comunicación acústica que emplean, que radica en la facilidad con la cual el sonido viaja bajo el agua, lo que les permite transmitir el sonido a grandes distancias. Gracias a esto la comunicación acústica es el principal modo de transmisión de información para estos animales. Los mecanismos de producción y de recepción de los diferentes tipos de sonidos parecen estar relacionados con el diferente estilo de vida que presentan los dos parvódenes, odontocetos y misticetos.

Los mecanismos de producción vocal en odontocetos, parecen estar bastante estudiados y contrastados mientras que en misticetos su mecanismo general todavía se ha estudiado recientemente y algunos procesos no están claros.

En cuanto a la recepción del sonido, se conoce que ambos presentan una gran capacidad auditiva y el mecanismo de recepción del sonido a través de las mandíbulas inferiores de los odontocetos está ampliamente estudiado. A diferencia de ello, en misticetos el proceso parece realizarse a través del canal auditivo, pero esto no ha sido demostrado.

En general, la falta de estudios en este campo sobre los misticetos parece ser debido a su gran tamaño, y la consecuente dificultad para mantener y trabajar con estos animales, e imposibilidad de mantenerlos en cautividad.

Los cetáceos presentan además otros tipos de comunicación como alternativa a la comunicación acústica vocal, siendo algunas de ellas empleadas con frecuencia. Están documentadas la comunicación acústica no vocal (sonidos producidos por el golpeo con aletas...), comunicación química (el reconocimiento de olores por parte de los misticetos), comunicación visual y la comunicación táctil, como los frotamientos de delfines, cuyas funciones parecen ser muy variadas.

Conclusión

A completa adaptación dos cetáceos á vida acuática é clara. Un exemplo diso é a comunicación acústica que empregan, que radica na facilidade coa cal o son viaxa baixo a auga, o que lles permite transmitir o son a grandes distancias. Grazas a isto a comunicación acústica é o principal modo de transmisión de información para estes animais. Os mecanismos de produción e de recepción dos diferentes tipos de sons parecen estar relacionados co diferente estilo de vida que presentan os dous parvódenes, odontocetos e misticetos.

Os mecanismos de produción vocal en odontocetos, parecen estar bastante estudados e contrastados mentres que en misticetos o seu mecanismo xeral aínda se estudou recentemente e algúns procesos non están claros.

En canto á recepción do son, coñécese que ambos presentan unha gran capacidade auditiva e o mecanismo de recepción do son a través das mandíbulas inferiores dos odontocetos está

amplamente estudado. A diferenza diso, en misticetos o proceso parece realizarse a través da canle auditivo, pero isto non foi demostrado.

En xeral, a falta de estudos neste campo sobre os misticetos parece ser debido ao seu gran tamaño, e a conseqüente dificultade para manter e traballar con estes animais, e a imposibilidade de mantelos en catividade.

Os cetáceos presentan ademais outros tipos de comunicación como alternativa á comunicación acústica vocal, sendo algunhas delas empregadas con frecuencia. Están documentadas a comunicación acústica non vocal (sons producidos polo golpeo con aletas...), comunicación química (o recoñecemento de cheiros por parte dos misticetos), comunicación visual e a comunicación táctil, como os refregar de golfinhos, cuxas funcións parecen ser moi variadas.

Conclusions

The complete adaptation of cetaceans to aquatic life is clear. An example of this is the acoustic communication they use, which is the ease with which sound travels underwater, allowing them to transmit sound over long distances. As a result, acoustic communication is the main mode of transmission of information for these animals. The mechanisms of production and reception of the different types of sounds seem to be related to the different lifestyles presented by the two parvorders, Odontoceti and Mysticeti.

The mechanisms of vocal production in Odontoceti, seem to be quite studied and contrasted while in Mysticeti their general mechanism has still been studied recently and some processes are not clear.

As for the reception of sound, it is known that both have a great auditory capacity and the mechanism of reception of sound through the lower jaws of Odontoceti is widely studied. Unlike this, in Mysticeti the process seems to be done through the ear canal, but this has not been demonstrated.

In general, the lack of studies in this field on Mysticeti seems to be due to their large size, and the consequent difficulty to maintain and work with these animals, and impossibility to keep them in captivity.

Cetaceans also present other types of communication as an alternative to vocal acoustic communication, some of which are frequently used. There are documented nonvocal acoustic communication (sounds produced by striking with fins...), chemical communication (recognition of odours by Mysticeti), visual communication and tactile communication, such as dolphin rubbing, whose functions appear to be very varied.

6. Bibliografía

- Advancing Earth and Space Science (AGU), consultado 3 junio 2020: <https://www.youtube.com/channel/UCAmvZawnAXogfsrXWKpPTVw>
- Anderson, H. (1969). *The Biology of Marine Mammals*. New York: Pergamon Press.
- Au, W. & Hastings, M. (2008). *Principles of Marine Bioacoustics*. USA: Springer.
- Au, W., Popper, A. & Fay, R. (2000). *Hearing by Whales and Dolphins*. USA: Springer.
- Baker, C. & Herman, L. (1984). Aggressive Behavior between Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) Wintering in Hawaiian Waters. *Canadian Journal of Zoology*, 62: 1922–1937. doi: 10.1139/z84-282
- Bauer, W. & Westfall, G. (2011). *Física para Ingeniería y Ciencias*. México: McGraw-Hill.
- Berta, A., Ekdale, E. & Cranford, T. (2014). Review of the Cetacean Nose: Form, Function, and Evolution. *The Anatomical Record*, 297(11): 2205-2215. doi:10.1002/ar.23034
- Berta, A., Sumich, J. & Kovacs, K. (2006). *Marine Mammals: Evolutionary Biology*. 2nd Edition. UK: Academic Press.
- Bradbury, J. & Vehrencamp, S. (1998). *Principles of Animal Communication*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- Bouchard, B., Barnagaud, J., Poupard, M., Glotin, H., Gauffier, P., Ortiz, S., Lisney, T., Campagna, S., Rasmussen, M. & Célérier, A. (2019). Behavioural responses of humpback whales to food-related chemical stimuli. *Plos One*, 14(2): 1-23. doi:10.1371/journal.pone.0212515
- Connor, R., Mann, J. & Watson-Capps, J. (2006). A Sex-Specific Affiliative Contact Behavior in Indian Ocean Bottlenose Dolphins, *Tursiops* sp. *Ethology*, 112(7): 631-638. doi:10.1111/j.1439-0310.2006.01203.x
- Coordinadora para o Estudo dos Mamíferos Mariños (CEMMA), consultado 21 abril 2020: http://www.cemma.org/acustica_indemares/indice.html
- Cranford, T., Amundin, M. & Norris, K. (1996). Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: Implications for sound generation. *Journal of Morphology*, 228(3): 223-285. doi: 10.1002/(SICI)1097-4687(199606)228:3<223::AID-JMOR1>3.0.CO;2-3
- Cranford, T., Elsberry, W., Van Bonn, W., Jeffress, J., Chaplin, M., Blackwood, D., Carder, D., Kamolnick, T., Todd, M. & Ridgway, S. (2011). Observation and analysis of sonar signal generation in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): Evidence for two sonar sources. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 407(1): 81-96. doi:10.1016/j.jembe.2011.07.010
- De Vreese, S., André, M., Cozzi, B., Centelleghé, C., Van Der Schaar, M. & Mazzariol, S. (2020). Morphological Evidence for the Sensitivity of the Ear Canal of Odontocetes as Shown by

Immunohistochemistry and Transmission Electron Microscopy. *Scientific Reports*, 10(1): 1-17. doi:10.1038/s41598-020-61170-4

Díaz, B. & Bernal, A. (2009). Mediterranean Common Bottlenose Dolphin's Repertoire and Communication Use. *En Dolphins: Anatomy, Behavior and Threats*. UK: Nova Science Publishers.

Dudzinski, K., Thomas, J. & Gregg, J. (2009). Communication in Marine Mammals. *En Encyclopedia of Marine Mammals*. 2nd Edition. Canada: Academic Press: 260-269. doi:10.1016/B978-0-12-373553-9.00064-X

Frumento, A. (1995). *Biofísica*. 3ª ed. Madrid: Mosby.

Gannon, D., Barros, N., Nowacek, D., Read, A., Waples, D. & Wells, R. (2005). Prey Detection by Bottlenose Dolphins, *Tursiops truncatus*: An Experimental Test of the Passive Listening Hypothesis. *Animal Behaviour*, 69(3): 709-720. doi:10.1016/j.anbehav.2004.06.020

Hemilä, S., Nummela, S. & Reuter, T. (1999). A Model of the Odontocete Middle Ear. *Hearing Research*, 133(1-2): 82-97. doi:10.1016/S0378-5955(99)00055-6

Hickie, J. & Gerson, H. (1985). Head scarring on male narwhals (*Monodon monoceros*): evidence for aggressive tusk use. *Canadian Journal of Zoology*, 63: 2083-2087. doi:10.1139/z85-306

Janik, V. & Sayigh, L. (2013). Communication in bottlenose dolphins: 50 years of signature whistle research. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 199(6): 479-489. doi:10.1007/s00359-013-0817-7

Kassewitz, J., Hyson, M., Reid, J. & Barrera, R. (2016). A Phenomenon Discovered While Imaging Dolphin Echolocation Sounds. *Journal of Marine Science: Research & Development*, 6(4). doi:10.4172/2155-9910.1000202

Kavanagh, A., Owen, K., Williamson, M., Blomberg, S., Noad, M., Goldizen, A., Kniest, E., Cato, D. & Dunlop, R. (2017). Evidence for the functions of surface-active behaviors in humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Marine Mammal Science*, 33(1): 313-334. doi:10.1111/mms.12374

Ketten, D. (2000). Cetacean Ears. *En Hearing by Whales and Dolphins*. New York: Springer: 43-108. doi:10.1007/978-1-4612-1150-1_2

Ladich, F. & Winkler H. (2017). Acoustic communication in terrestrial and aquatic vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 220(13): 2306-2317. doi:10.1242/jeb.132944

Mellinger, D., Stafford, K., Moore, S., Dziak, R. & Matsumoto, H. (2007). An overview of fixed passive acoustic observation methods for Cetaceans. *Oceanography*, 20(4): 36-45. doi:10.5670/oceanog.2007.03

Menchaca, C. (2018). Estructura Social y Comunicación Acústica de la Tonina *Tursiops truncatus* en la Costa Atlántica Uruguaya. Uruguay: Universidad de la República.

- Mercado, E., Schneider, J., Pack, A. & Herman, L. (2010). Sound production by singing humpback whales. *Acoustical Society of America*, 127(4): 2678-2691. doi:10.1121/1.3309453
- Mooney, T., Yamato, M. & Branstetter, B. (2012). Hearing in Cetaceans: From Natural History to Experimental Biology. *Advances in Marine Biology*, 63: 197-246. doi:10.1016/B978-0-12-394282-1.00004-1
- Norris, K. (1964) Some Problems of Echolocation in Cetaceans. *En Marine Bio-Acoustics*. New York: Pergamon Press: 316-336.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), consultado 21 abril 2020: <http://www.fao.org/3/t0725e/t0725e00.htm>
- Podolskiy, E. & Sugiyama, S. (2020). Soundscape of a Narwhal Summering Ground in a Glacier Fjord (Inglefield Bredning, Greenland). *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 125: 1-21. doi:10.1029/2020jc016116
- Reidenberg, J. & Laitman, J. (2007). Discovery of a Low Frequency Sound Source in Mysticeti (Baleen Whales): Anatomical Establishment of a Vocal Fold Homolog. *The Anatomical Record*, 290(6): 745-759. doi:10.1002/ar.20544
- Rossi-Santos, M. (2018). The Spreading Message in a Noisy World: Song Behavior and Acoustic Ecology in Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*), from the Southwestern Atlantic Ocean. *Advances in Marine Vertebrate Research in Latin America*, 22: 407-422. doi:10.1007/978-3-319-56985-7_15
- Sakai, M., Hishii, T., Takeda, S. & Kohshima, S. (2006). Flipper Rubbing Behaviors in Wild Bottlenose Dolphins (*Tursiops aduncus*). *Marine Mammal Science*, 22(4): 966-978. doi:10.1111/j.1748-7692.2006.00082.x
- Sánchez, J. (2016). Utilización de la bioacústica como herramienta para la detección de de cetáceos en la costa uruguaya: características acústicas de los delfines franciscana (*Pontoporia blainvillei*) y nariz de botella (*Tursiops truncatus*). Uruguay: Universidad de la República.
- Silber, G. (1986). The relationship of Social Vocalizations to Surface Behavior and Aggression in the Hawaiian Humpback Whale (*Megaptera novaeangliae*). *Canadian Journal of Zoology*, 64: 2075–2080. doi:10.1139/z86-316
- The Oceania Project, consultado 21 abril 2020: <https://www.oceania.org.au/expedition/expedition.html>
- Tippens, P. (2011). Física: Conceptos y Aplicaciones. 7th Edition. Perú: Mc Graw Hill.
- University of California San Diego (UCSD), consultado 3 junio 2020: <http://cet.uscd.edu/sounds.html>
- Voices in the Sea, consultado 3 junio 2020: <http://cet.uscd.edu/voicesinthesea.org/index.html>

- Vu, E., Risch, D., Clark, C., Gaylord, S., Hatch, L., Thompson, M., Wiley, D. & Van Parijs, S. (2012). Humpback whale song occurs extensively on feeding grounds in the western North Atlantic Ocean. *Aquatic Biology*, 14: 175-183. doi:10.3354/ab00390
- Waller, G., Dando, M. & Burchett, M. (1996). *Sealife: A Complete Guide to the Marine Environment*. East Sussex: Pica Press.
- Wartzok, D. & Ketten, D. (1999). Marine Mammal Sensory Systems. *En Biology of Marine Mammals*. Washington DC: Smithsonian Institution Press.

