



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

CARRERA DE BIOLOGÍA

DESCRIPCIÓN DE LOS DENTÍCULOS
DÉRMICOS EN LA REGIÓN ORO-
FARÍNGEA DE HIPOTREMADOS.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

PARGA MARTÍNEZ NAYELI JAZMÍN

Director de Tesis:

Dr. Jorge Ricardo Gersenowies Rodríguez.



TLALNEPANTLA, EDO. DE MÉXICO 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Gandhi said, "Live as if you were to die tomorrow. Learn as if you were to live forever."

Gandhi dijo, "Vive como si fueras a morir mañana. Aprende como si fueras a vivir por siempre."

Antes que nada quiero agradecer a Dios, mi guía, mi luz mi fiel compañero, él que me conoce desde el seno de mi madre, gracias Dios mío por ser mi fortaleza en éste hermoso viaje llamado vida.

Así mismo agradezco a mis padres sus enseñanzas, gracias por hacer de mí la mujer de hoy, gracias por su apoyo incondicional.

A mí familia paterna, muchas gracias por estar ahí conmigo siempre, gracias tías por cuidar de mí. Muchas gracias.

Las palabras son insuficientes para expresar todo lo que siento por ustedes, Familia, los amo con todo mí ser, gracias y mil veces gracias por su amor y sus cuidados. Fui muy bendecida al tenerlos a mi lado, ustedes me hicieron Jazmín Parga espero ser su orgullo, que Dios me permita retribuirles todo lo que ustedes han hecho por mí. GRACIAS♥

Quiero agradece especialmente a mi tutor el Dr. Gersenowies por sus consejos, su guía a lo largo de éstos casi 2 años de trabajo armonioso, pero sobre todo gracias por sus enseñanzas en clase y por ayudarme a realizar ésta meta profesional.

Finalmente pero no por ello menos importante, agradezco la compañía, los buenos momentos, el apoyo y el cariño de ustedes, mis amigos. Durante 4 años y medio compartimos tantas cosas, las prácticas de campo, nuestras interminables horas en la biblioteca, nuestros minutos libres entre clases, en fin, todas esas experiencias las llevo guardadas con mucho cariño; gracias Oscar, Andrea, Anahi, Samantha, Julio, Diana, Elizabeth, Omar, Gustavo, René. Muchas Gracias por ser y por estar.

ÍNDICE DE CONTENIDO.

Introducción	7
Antecedentes	21
Planteamiento del Problema	22
Hipótesis	23
Objetivos	24
Método	25
Resultados	27
Análisis Estadístico	50
Análisis y Discusión	53
Conclusiones	58
Anexos	59
Bibliografía	64

RESUMEN

Los hipotremados poseen un esqueleto cartilaginoso con hueso pericondrial, notocorda persistente pero reducida, vértebras completas y articuladas, esqueleto apendicular pareado con cinturas y esqueleto visceral; presentan un tegumento recubierto con escamas placoideas (dentículos dérmicos) las cuales les permiten que la piel sea flexible y muy resistente, así mismo, minimizan el rozamiento y viscosidad del medio acuático debido a la reducción de las turbulencias generadas en la locomoción; dichas escamas están compuestas de una placa basal, cavidad pulpar, dentina y esmalte.

Los dientes como mecanismo para la alimentación en la cavidad oral son funcionales y están relacionados con la mandíbula; de acuerdo al registro fósil, los dientes encontrados en la cavidad oral, usualmente se relacionan con las mandíbulas, aunque estructuras mineralizadas con la misma histología de los dientes se conocen en fósiles anteriores a la aparición de las mandíbulas. Por otro lado los dentículos dérmicos aparecen tanto en peces fósiles como en modernos, estando los dentículos faríngeos presentes en ambos. Por ello el estudio de los dentículos dérmicos en hipotremados tiene relevancia anatómica y evolutiva, pues al comprobar la presencia de éstos en la región orofaríngea, se agregan evidencias que ayudarán a resolver las relaciones filogenética del grupo y su parentesco con los extintos grupos de agnatos; así también se refuerza la hipótesis sobre el origen de las escamas placoideas y el exoesqueleto a partir de dientes faríngeos que migran al exterior. El presente trabajo pretende contribuir con los estudios anatómicos de los dentículos orofaríngeos y de ésta manera dar evidencia para responder a la interrogante propuesta por Mallat en 1996 sobre la presencia de escamas placoideas en la región orofaríngea de los hipotremados, para ello se empleo la técnica de tinción y transparentación, la cual permitió la observación, medición y fotografiado de los dentículos dérmicos en la región orofaríngea. Concluyendo que las escamas placoideas se encuentran asociadas a los arcos branquiales, puesto que las escamas fueron encontradas en dicha región en todos los ejemplares revisados.

PALABRAS CLAVE: dentículos dérmicos; hipotremados; morfología.

1. INTRODUCCIÓN

Los elasmobranquios son un grupo de gnathostomados que incluye a tiburones (pleurotremados), quimeras y rayas (hipotremados), éstas últimas poseen como características generales, rostro con tendencia a ser triangular, cuerpo deprimido con aletas pectorales fusionadas lateralmente al cuerpo formando un disco y aletas pélvicas pares modificadas en gonopterigios en machos; en la región ventral presentan la boca, dos sacos olfatorios, mandíbulas, cloaca y aberturas branquiales externas. Con respecto a la región dorsal se presentan los ojos, espiráculo, aleta dorsal, aleta caudal bifurcada con presencia o no de aguijón (Kardong, 2007).

Respiración por medio de 5 pares de branquias, hendiduras branquiales que se encuentran en posición lateral con respecto a la boca y sacos olfatorios, independientes y expuestas, no presentan vejiga gaseosa; cerebro con rinencéfalo par muy desarrollado, dos hemisferios cerebrales, dos lóbulos ópticos, un cerebelo prominente y una médula oblongada, 10 pares craneales y tres pares de canales semicirculares (Hickman, et al., 2006).

Poseen un sentido del olfato muy desarrollado, visión limitada, órganos eléctricos a ambos lados de la cabeza, son dioicos con gónadas pares cuyos conductos desembocan en la cloaca, pueden ser ovovivíparos, ovíparos ó vivíparos, poseen un desarrollo directo con fecundación interna (Kardong, 2007). Sistema muscular en miómeros, sistema digestivo con estómago en forma de “J” e intestino con válvula espiral, sistema circulatorio cerrado con corazón ventral bicavitario con seno venoso, atrio, ventrículo y cono arterial, 5 pares de arcos aórticos, aorta dorsal y ventral, sangre isosmótica ó ligeramente hiperosmótica con altas concentraciones de urea y óxido de trimetilamina, sistema capilar y venoso; así mismo presentan sistemas porta renal y hepático, con riñón opistonéfrico y glándula rectal (Hickman, et al., 2006).

Uno de los tejidos que reviste una especial importancia es el conjuntivo, cuya función es unir y dar soporte a diferentes estructuras del cuerpo; se compone de tejido conjuntivo fibroso, sangre, hueso y cartílago (Kardong, 2007). Estos dos últimos forman el esqueleto, que junto con la notocorda proporcionan a los vertebrados la forma y la rigidez corporal, permitiéndoles soportar su peso; a su vez ofrece un sistema de

palancas que junto con los músculos y articulaciones producen el movimiento (Hilderbrand, 1982).

Cada tipo de tejido conjuntivo generalmente comprende un tipo celular distinto que esta aislado de otras células y rodeado o embebido por una sustancia extracelular relativamente abundante (matriz), la cual determina las propiedades físicas del tejido y de ahí su papel funcional; está formada por fibras de proteína, la colágena y una sustancia circundante formada principalmente de proteroglicanos y elastina. En el cartílago y hueso se depositan sales inorgánicas y fibras de proteína, las diferencias entre estos tejidos se debe al tipo de células: osteocitos en el hueso y condrocitos en el cartílago, los cuales se encuentran solos o en grupos de espacios de la matriz llamados lagunas, recubiertos por una capa de tejido conjuntivo denso e irregular, el pericondrio (Kardong, 2007).

El cartílago, está formado por una red densa de fibras de colágena y elastina incrustadas firmemente en sulfato de condroitina, siendo duro pero flexible. Se presenta en tres formas diferentes dependiendo de la abundancia y tipo de fibras en la matriz: el cartílago hialino donde la sustancia fundamental es un gel resistente, con fibras de colágena fina que son casi inapreciables junto con los condrocitos prominentes, los cuales se observan en lagunas; en el fibrocartílago los condrocitos están dispersos entre las fibras de colágena, la matriz es más sólida y carece de pericondrio; el cartílago elástico que los condrocitos se localizan en una red de fibras elásticas de la matriz y posee pericondrio (Kardong, 2007; Romer y Pearson, 1981).

El cartílago junto con el pericondrio constituye el tejido base del esqueleto de los elasmobranquios, el cual se clasifica con base en su forma, estructura, posición y origen embrionario de sus elementos; es por eso que tenemos un endoesqueleto, que se divide en somático y visceral (Romer y Pearson, 1981). Pero en el caso de organismo acuáticos tenemos que se divide en axial y apendicular; el axial es el eje principal del cuerpo y está integrado por el cráneo, la columna vertebral, las costillas, mientras que el esqueleto apendicular lo constituyen los apéndices pares, pectorales y pélvicos, incluyendo las cinturas por medio de las cuales se unen directa o indirectamente al esqueleto axial, mientras que el esqueleto apendicular impar esta constituido por las aletas dorsales y caudal (Weichert y Presch, 1981).

Así el esqueleto de los condrictios es completamente cartilaginoso, estando reforzado superficialmente por placas de prismas calcificados, excepto en el centro vertebral, en donde se encuentra un tejido parecido al hueso (Cappetta, 1987): el hueso pericondrial. El exoesqueleto (esqueleto dérmico) está compuesto por los dentículos dérmicos, que en los tiburones cubren toda su piel y cavidad bucofaríngea, tienen un tamaño microscópico, y son también conocidos como escamas placoideas (Mojeta, 2005).

El tegumento se encuentra compuesto por dos capas con ordenación y constitución diferentes, la más externa es un epitelio plano y estratificado, derivado del ectodermo, llamada epidermis, en posición profunda la dermis que es una capa conjuntiva que se origina del mesodermo (Kardong, 2007).

En la epidermis están presentes numerosas células secretoras, así como células epidérmicas estratificadas sin creatinización y cubierta mucosa. El componente más conspicuo de la dermis es el tejido conjuntivo fibroso, compuesto principalmente por fibras de colágeno, que están entrelazadas en varios estratos llamadas capas, que actúan como una trama dando estructura a la piel por los ángulos oblicuos que forman, así la piel se acomoda a los movimientos laterales del cuerpo y simultáneamente resiste a las distorsiones de la forma del cuerpo, permitiendo cortar el agua más fácilmente (Hickman, et al., 2006).

El anexo tegumentario más importante de la dermis de los elasmobranquios son las escamas placoideas, constituida por una placa basal incrustada en el tegumento y una espina orientada hacia la región caudal, que sobresale de la epidermis; la forma de la espina varía dependiendo de la especie, presentando quillas, estrías y cúspides (Kardong, 2007; Compagno, 2005).

Los hipotremados presentan un tegumento recubierto con escamas placoideas orientadas hacia atrás permitiendo que la piel sea flexible y muy resistente, minimiza el rozamiento y viscosidad del medio acuático debido a la reducción de las turbulencias generadas en la locomoción (Kardong, 2007; Hickman, et al, 2006).

Los dientes de hipotremados se dividen en dos partes (Figura 1); una parte cubierta de esmalte, la corona y una parte basal bien desarrollada, la raíz, la cual está anclada por fibras de tejido conectivo en la mucosa que cubre la mandíbula. La corona (cubierta de

esmalte) se forma primero, la raíz se desarrolla después, rellenando la corona y se forma completamente hasta que el diente alcanza su posición funcional (Cappetta, 1987; González-Barba, 2003) (Figura 2). Los dientes se fijan a la mandíbula por medio de tejido conectivo fibroso (Romer y Parsons, 1981). La dentición de los hipotremados es polifiodonta (Cappetta, 1987). El diente se desarrolla a lo largo de la superficie interna del cartílago de la mandíbula en asociación con envolvimiento de tejido epidérmico. Estos dientes son adheridos a la membrana dental avanzan anteriormente como en una banda de transporte, brotan y se hacen funcionales por un tiempo (González-Barba, 2003).

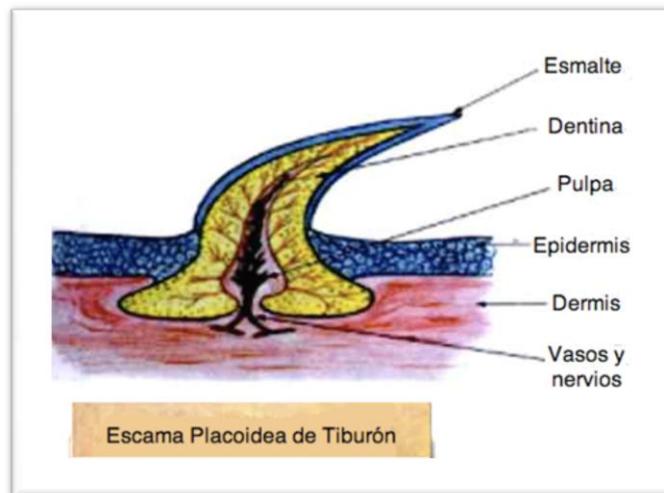


Figura 1. Muestra el esquema en corte transversal de un denticulo dérmico, se observan las estructuras principales (Portal São Francisco).

Los dientes son de gran importancia en la morfología de los vertebrados, debido a su durabilidad, conservándose en el registro fósil. La dieta de la mayoría de los animales se puede conocer por medio de sus dientes; por la variación de detalles estructurales y su relativa estabilidad, los dientes pueden ser usados para seguir el curso general de la evolución dentro de géneros, familias y ordenes (Hildebrand, 1982). En los tiburones hay una constante producción y pérdida de dientes: un carcharhinido típico, por ejemplo el tiburón limón (*Negaprion brevirostris*) puede producir 20,000 dientes en sus primeros 25 años de vida, y llega a vivir hasta 50 años (Hubbell, 1996).

Los dientes como mecanismo para la alimentación en la cavidad oral son funcionales y están relacionados con la mandíbula; de acuerdo al registro fósil, los dientes

encontrados en la cavidad oral, usualmente se relacionan con las mandíbulas, aunque estructuras mineralizadas con la misma histología de los dientes se conocen en fósiles anteriores a la aparición de las mandíbulas. Por otro lado los dentículos dérmicos (escamas placoideas) aparecen tanto en peces fósiles como en modernos, estando los dentículos faríngeos presentes en ambos (McCollum y Sharpe, 2001).

Por ello el estudio de los dentículos dérmicos en hipotremados tiene relevancia anatómica y evolutiva, ya que al comprobar la presencia de éstos en la región orofaríngea, se pueden agregar evidencias que ayudarán a resolver las relaciones filogenética del grupo y su parentesco con los extintos de agnatos, como lo son los conodontos y telodontos; así también se reforzará la hipótesis sobre el origen de las escamas placoideas y el exoesqueleto a partir de dientes faríngeos que migran al exterior.

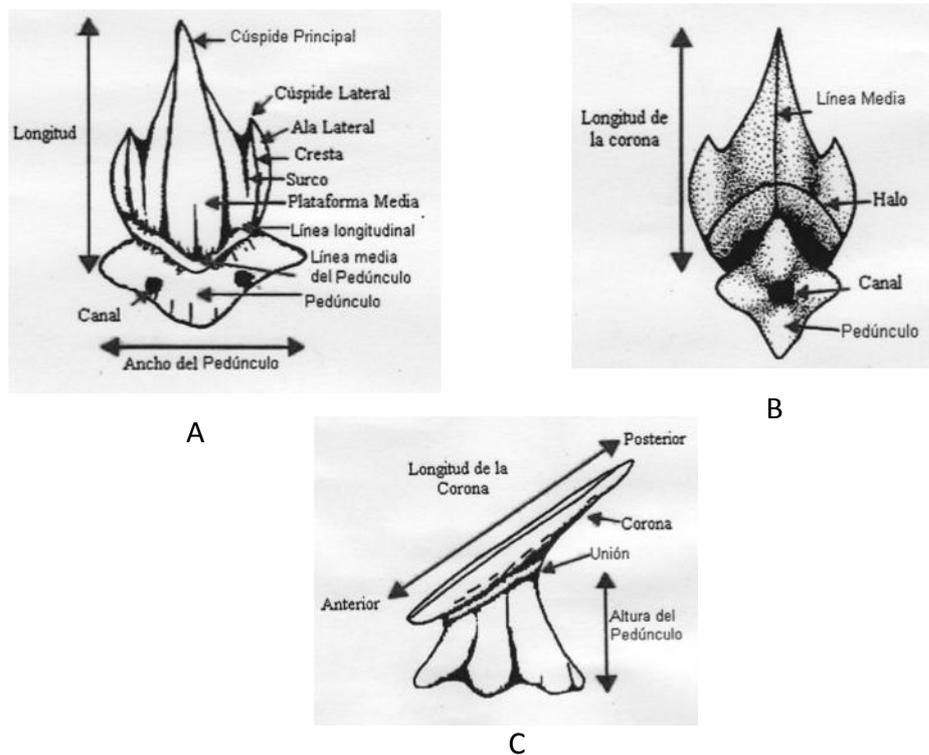


Figura 2. Dentículo dérmico en: A) Vista dorsal. B) Vista ventral. C) Vista lateral. (Quintero, 2008).

2. ANTECEDENTES

A continuación se presentan dos tipos de antecedentes, primero los referentes a dentículos dérmicos (2.1) y posteriormente los relacionados con la técnica de transparentación y tinción (2.2)

2.1 DENTÍCULOS DÉRMICOS

Butler (1995) realizó una breve revisión bibliográfica sobre algunas modificaciones de la ontogenia que parecen haber ocurrido durante la evolución de la dentición de los vertebrados desde agnatos hasta mamíferos, para lo cual empleo el registro fósil, confrontándolo para su libre interpretación con formas vivientes aparentemente similares. Todo ello con el objetivo de esclarecer las relaciones ontogénicas de la evolución de los dientes, debido a la carencia de información con respecto al grupo de los peces, ya que el modelo de estudio más empleado ha sido el ratón, lo cual deja diversos vacíos en la información, puesto que la dentadura de los roedores es altamente especializada, sí pues se sugiere abrir el camino hacia la investigación de otros grupos de vertebrados, para así obtener las herramientas necesarias que permitan la comprensión de la evolución de los dientes. Por ello plantea que los cambios evolutivos están relacionados con dos fases de la ontogenia dental: la iniciación y la morfogénesis, debido a las interacciones epitelio – mesénquima que conllevan a la morfogénesis en la cual el diente adquiere una forma específica, crecimiento y citodiferenciación que culmina en la aposición de la dentina y el esmalte. Por otro lado las semejanzas entre escamas placoideas y odontoides en el exoesqueleto de varios agnathos y peces paleozoicos parecen implicar que los dientes se originaron como el producto de la piel en agnathos y subsecuentemente se dispersaron en la boca con al conversión del arco mandibular en mandíbula en gnatostomados; aunado a esto en 1993 los investigadores Van der Bruggen y Janvier descubrieron dentículos nasofaríngeos en un agnato, lo que demuestra que los dentículos dérmicos en la faringe se originaron antes de la evolución

de la mandíbula, dichos dentículos se derivan de la región restringida de la cresta neural que en todos los vertebrados origina el cartílago de la región orobranchial, esto indica que la pérdida de dentículos dérmicos se asocian con la pérdida de la función odontogénica de la cresta postcraneal. Finalmente en elasmobranchios el arreglo de las escamas placoides esta asociada con un patrón de fibras entrecruzadas de colágeno en la dermis, las escamas que se regeneran después de una herida presentan un arreglo irregular.

Mallat (1996) presentó un argumento para explicar el origen de la mandíbula, para lo cual realizó disecciones y tinciones de 10 cazones, 3 tiburones leopardo, 2 carcarinidos jóvenes, 2 tiburones martillo, 5 peces rata y 2 peces bruja; posteriormente identificó homologías entre los organismos para reconstruir al ancestro común. Todo esto con el propósito de realizar una reevaluación de las homologías entre la región oro-faríngea de agnatos y condictios; concluyendo que los agnatos y gnatostomos son más semejantes de lo que se cree, así mismo manifiesta que el cartílago velar se alargó para formar las mandíbulas, éstas últimas, tienen un origen de función respiratoria puesto que al principio la alimentación por succión era parte de un ciclo respiratorio exagerado, por lo tanto la región original para la alimentación disminuyó durante la evolución de los gnatostomos, mientras que las estructuras respiratorias incrementaron en tamaño e importancia en la alimentación de los gnatostomos a través de su faringe. Los dientes de la mandíbula debieron originarse de las escamas placoides de la región orofaríngea.

Weiss y colaboradores (1998) realizaron la revisión y análisis de diversas publicaciones científicas con respecto a la expresión de los genes relacionados con el desarrollo de los dientes y la inducción gen-gen responsables de la formación de las mandíbulas en mamíferos, tomando como modelo ratones y pollos; con esto pretendieron contestar una serie de preguntas como; ¿qué determina el número, posición y morfología en los dientes?, así como trataron de identificar algún gen involucrado en el patrón dental primario, y por último analizaron el patrón dental en términos comparativos y

evolutivos. Los autores concluyeron que a pesar del gran avance en conocimiento sobre la inducción de genes, aún se desconocía si diferentes tipos de dientes requieren diferentes genes ó interacciones conjuntas de moléculas extracelulares. Sin embargo se sabe que las señalizaciones extracelulares son responsables de la localización de los dientes en la mandíbula, así mismo las interacciones dinámicas de los factores antes mencionados pueden ser responsables de los patrones morfológicos de la corona dental. Por otro lado los autores concluyen que existen al menos 3 genes (Fgf8, Bmp4 y Bmp2) involucrados en la iniciación del desarrollo dental; así también el gen Shh puede modelar la dentición a través de su regulación por los genes Pax; finalmente señalan que el ácido retinoico produce dientes supernumerarios, invaginaciones epiteliales en región molar y septos interalveolares, ausencias de incisivos superiores y pérdida de la expresión del gen Shh.

McCollum y Sharpe (2001) realizaron un análisis comparativo entre los embriones de ratón y aves para comprobar el origen evolutivo de los dientes, mediante el uso de un cladograma basado en el registro fósil. Encontrando que la expresión de los genes que regulan el desarrollo de la mandíbula es similar en ambas especies; así mismo, llegaron a la hipótesis que los dientes evolucionaron independientemente de mandíbulas con dientes faríngeos ó los dientes surgieron al mismo tiempo ó después por internalización de los dentículos dérmicos. Por otro lado los autores determinaron que durante el desarrollo orofacial en especies con dientes, cartílago y hueso están involucrados los mismos genes, que especies con cartílago y hueso pero sin dientes; por lo tanto existen genes requeridos para el desarrollo temprano de los dientes, pero no están involucrados en el desarrollo mandibular, lo cual sugiere que evolucionaron independientemente.

Donoghue (2002) realizó una compilación de teorías y conceptos con el fin de contribuir a la homogenización de la información con respecto al esqueleto oral y dérmico; el autor concluyó que existe un mismo fenómeno en el patrón de los sistemas odontogénico y esqueletogénico sin embargo ambos son independientes, y están presentes en grupos extintos de vertebrados sin mandíbulas, en los cuales primero

surgió el sistema esquelotogénico, así mismo se concluye que ambos sistemas son exclusivos en el dermoesqueleto de vertebrados actuales. Tentativamente en el curso evolutivo del desarrollo del esqueleto cutáneo y oral, éstos dos sistemas escleroblásticos se combinaron. Futuros análisis podrían develar la contribución de los dos sistemas y la influencia relativa que el patrón de ambos sistemas tienen sobre el esqueleto. Actualmente se han iniciado estudios para demostrar la aplicabilidad del patrón basados en sistemas epitelio-apéndices, tales como dientes, plumas, etc., en el patrón del esqueleto dérmico, por lo cual se espera observar similitudes de la capa basal y morfogénesis de las escamas.

Johanson y Smith (2003) propusieron una hipótesis basada en observaciones de las relaciones topográficas entre la lámina post-branquial, la cobertura del dentículo y la cavidad faríngea, todo esto sustentado en las claras diferencias entre los dentículos de la lámina post-branquial y los tubérculos en el hueso cutáneo externo. Para lo cual emplearon especímenes de *Loganellia* revestidos con cloruro de amonio para ser fotografiados, obteniendo así que los placodermos junto con los gnatostomados, poseen la habilidad de formar dentículos dérmicos, los cuales estaban organizados en hileras comparables con los dentículos faríngeos, los autores suponen que dichas hileras son resultado de un proceso particular de desarrollo o de interacciones inductivas comunes a todos los agnathos y gnatostomados. La organización de los dentículos en los arcos branquiales (faríngeos) en *Loganellia* son precursores a la familia de dientes que se desarrollan a partir de la lámina dental a lo largo de la mandíbula, tal y como ocurre en tiburones, acantodios y peces óseos. Esto no solo indica homologías presentes en la familia de dientes, sino también, ilustra que ellos poseen los controles relevantes del desarrollo, anteriores a la evolución de las mandíbulas. Los placodermos podrían aportar pequeñas evidencias para la evolución de la dentición; los dentículos aparecen en la parte posterior de la cámara branquial pero está asociados con la lámina post-branquial del tronco, presuntamente son parte de la cubierta cutánea, dichos dentículos tienen diferente organización y morfología concerniente a los tubérculos cutáneos externos del tronco. Representan una parte denticular del esqueleto visceral bajo la influencia de los controles modeladores faríngeos comparables a aquellos para los dentículos dérmicos en peces mandibulados y *Loganellia*.

Sire y Huysseune (2003) dieron a conocer una revisión de textos sobre el desarrollo de un número de elementos esqueléticos cutáneos (dientes, dentículos, odontoides, huesos cutáneos, craneales, placas y escamas cutáneas, placas dérmicas post-craneales y rayos de la aleta); mediante la comparación de las etapas del desarrollo del tejido, la cual permitió identificar poblaciones esqueletogénicas u osteogénicas cutáneas y la manera de depositación de sus tejidos, con el propósito de conocer como los tejidos del esqueleto dérmico se desarrollaron a partir de un estado ancestral dando posteriormente origen a la diversidad encontrada; todo esto con el propósito de demostrar la ventaja de los estudios del desarrollo a nivel tisular, para inferir relaciones evolutivas dentro del esqueleto dérmico en condrictios y osteoictios. En base a esto concluyeron la existencia de afinidades evolutivas entre odontoides, dientes y dentículos, así como semejanzas entre escamas ganoideas de poliptéridos y escamas elasmoides de teleósteos; los autores señalan que el tejido de escamas elasmoides deriva de tejido dentario y no del hueso, por ello sostienen que los elementos del esqueleto dérmico pueden asignarse a la categoría odontogénica u osteogénica en base al lugar de la formación de sus papilas cutáneas y deposición de sus tejidos.

Johanson y Smith (2005) llevaron a cabo una revisión de artículos y teorías donde integran datos recientes sobre el origen filogenético de los dientes y dentículos faríngeos, enfocándose en Placodermos, con lo cual pretendieron establecer una secuencia filogenética que incluyera los caracteres de la dentición de los placodermos, considerando también patrones de los dentículos faríngeos comparables con los observados en *Loganelli scotica* (Thelodontii); corroborando la gran variabilidad morfológica dentaria de los placodermos, así mismo se comprobaron que los dientes faríngeos aparecieron antes que los dientes orales, dando origen a una red de genes reguladores de la dentición. Por otro lado en dos grupos de placodermos (Antiarchi y Rhenanida) los dentículos dérmicos externos están restringidos a la parte anterior de la cavidad oral, la migración de los dentículos de la pared externa hacia las regiones oro-faríngeas se cuestiona, ya que no existe continuidad morfológica en los dentículos que

cubren la lámina post-branquial en dichos grupos; por ello no hay un apoyo firme a las teorías clásicas en las cuales los dientes surgen de migraciones de elementos dérmicos externos al interior de la boca. Aunado a esto se conoce que el sistema esquelético tiene su origen evolutivo en la habilidad inductiva esqueletogénica del endodermo en relación con el control regulatorio del esplanocráneo comparado con el ectodermo para el esqueleto dérmico; así también el endodermo es esencial para la regulación temprana del patrón de amiotas, desarrollo de arcos faríngeos y huesos faciales, e incluso regular aparición de denticulos y dientes.

Fraser y sus colaboradores (2006) realizaron un estudio sobre el desarrollo y origen evolutivo de la dentadura en vertebrados, utilizando como modelo la trucha arcoiris; para lo cual analizaron la expresión de los genes Shh, Bmp-4 y Pitx-2, quienes controlan la organización espacio-temporal de los dientes. Los autores sugieren que el control y regulación del proceso de reemplazamiento de dientes reside en el epitelio dental del diente precursor, permitiendo así la presencia de dientes verdaderos en mandibulados primitivos. Por otro lado, la adición secuencial de dientes a lo largo de la vida no es un proceso dependiente del azar, los factores de crecimiento ó disponibilidad de espacio, están regulados por redes genéticas durante el desarrollo embrionario. Los genes Shh, Pitx-2 y Bmp4 están involucrados en la iniciación de los dientes; los genes Shh y Bmp4 se expresan de la misma manera en dientes orales y faríngeos, lo cual sugiere una posible función de Pitx2 en la dentición temprana, ya que éste se pierde en etapas subsecuentes de la morfogénesis después de la iniciación de los dientes faríngeos, por el contrario, en dientes orales existen remanentes de Pitx2 durante la odontogénesis. Los autores concluyen que la lámina dental primaria se desarrolla como un estructura transitoria y discontinua estrechamente vinculada y controlada por el epitelio dental. Los dientes faríngeos son dientes verdaderos, así también muchos dientes orales no se forman inicialmente de una lámina dental, ni son reemplazados.

Mitsiadis y Smith (2006) presentaron un análisis comparativo sobre dos teorías que explican el origen de la dentadura: “Dental Hox-Code” y “Dental Clone”; dando como resultado un nuevo modelo “Co-Operative Genetic Interaction” el cual explica la ausencia de dientes en humanos atribuidos a mutaciones puntuales en genes mesenquimales que afectan al número de dientes seriales; dicho modelo combina los patrones de expresión de los genes Hox con las teorías de clonación dentaria, para lo cual los investigadores tomaron en cuenta características como la posición, número y forma específica de los dientes, así como células neurales, genes Hox y moléculas de señalización, los cuales de acuerdo con los autores, poseen un papel importante en la especificación de los dientes. Todo esto con el propósito de explicar la secuencia de aparición de la dentadura de mamíferos analizando los cambios a través de la evolución. Así mismo, los investigadores concluyen que la especificación y modelaje de la dentadura esta controlada por código de genes Hox (Msx, Dlx, Barx, Lhx, Pitx) los cuales se expresan espacialmente en regiones específicas del 1º arco branquial durante el desarrollo facial; de los genes mencionados se sabe que Msx e Isl1 dan origen a dientes molares y que la formación de placas dentales esta regulada por interacciones entre epitelio oral y mesénquima basal.

Märss y Wilson (2008) presentaron un estudio sobre los dentículos encontrados cerca de la región bucofaringeo-branquial de *Phlebolepis elegans*, dichos dentículos se obtuvieron al disolver por separado los fragmentos del espécimen con ácido acético al 15%, los residuos contenían escamas con pequeños dentículos adheridos a la superficie visceral, así como dentículos sueltos. Esto permitió por vez primera conocer la estructura interna de la cavidad oro-faríngea y branquial de *P. Elegans*. Los autores sugieren que los dentículos internos refuerzan la idea que tales estructuras son características generales de los telodontos, y no especializaciones de un grupo particular. En conclusión el área bucofaringeo-branquial estaba cubierta con dentículos de diferentes formas, desde rómbicos, redondeados hasta elongados, por lo que se infiere que la forma y función de los dentículos depende de la posición que ocupan.

Frasser y colaboradores (2009) desarrollaron un proyecto sobre una red de genes involucrados en la formación de dientes en las mandíbulas ancestrales y modernas. El planteamiento del problema de dicho estudio se basó en la interrogante del origen común ó independiente de las vías de genes reguladores involucrados en el desarrollo de dientes orales y faríngeos. Para lo cual generaron un árbol filogenético de diferentes especies de peces cicloideos del Lago Malawi con el gen ND2, posteriormente recurrieron a la transparentación de los organismos para la observación de las estructuras presentes en diferentes estadios. Todo esto con la finalidad de conocer si el número de dientes estaba relacionado en las zonas mandibulares orales y faríngeas, lo cual sugiere un mecanismo regulatorio común en la iniciación de los dientes. Los autores concluyen que los dientes faríngeos de vertebrados agnathos utilizaron una red de genes ancestrales previos al origen de las mandíbulas, dientes orales y formaciones ectodérmicas. Así también determinaron que la regulación del número de dientes es constante sin importar si son mandibulares ó faríngeos.

2.2 TÉCNICA DE TINCIÓN

Hollister (1932) realizó la modificación de viejas técnicas de transparentación de organismos para facilitar el estudio del esqueleto; la autora buscaba una técnica que fuera rápida pero a la vez adecuada, la cual proporcionará el material listo para analizarlo. La técnica consiste en fijar los organismos en alcohol etílico al 70%, posteriormente se sumergen en una solución de Rojo de Alizarina 2%, seguido de una solución de KOH al 4% y se deja reposar por un breve período dependiendo el tamaño del organismo. Para aclarar los tejidos se emplea una solución pura de KOH y glicerina al 40% por un breve período. Si era necesario decolorar a organismo una vez teñido utilizó luz ultravioleta el tiempo necesario para aclarar el tejido. Los organismos los conserva en glicerina pura para su análisis posterior.

Dingerkus y Uhler (1977) desarrollaron una modificación de la técnica de Simons von Horn, para teñir cartílago con azul de alciano en organismos de tamaños mayores a 30 cm; obteniendo excelentes resultados al teñir el cartílago de azul y los componentes óseos en rojo. A partir de esto se abrieron nuevos caminos para los estudios anatómicos comparativos en vertebrados.

Ruíz (1993) presentó un estudio osteológico de elasmobranquios hipotremados de diferentes especies, para lo cual empleó la técnica de transparentación y tinción con Rojo de Alizarina al 0.1%, obteniendo buenos resultados que le permitieron realizar un estudio anatómico comparativo entre especies.

Borrego (2001) empleó la técnica de transparentación en la descripción del esqueleto del charal (*Chirostoma humboldtianum*), concluyendo que en lo que al estudio anatómico se refiere, el valor más importante de los ejemplares transparentados es la

eliminación de la disección y la posibilidad de daño. Los ejemplares transparentados a los que se le han teñido los huesos con Rojo de Alizarina no solamente son valiosos para un estudio detallado del esqueleto, sino también para un estudio de varios órganos con su relación estructural.

Walker y Kimmel (2007) desarrollaron un protocolo de doble tinción libre de ácido, ya que tradicionalmente el cartílago se tiñe con azul de alciano en un medio ácido para diferenciar el tejido teñido. Emplear un medio ácido es problemático cuando se desea teñir el mismo espécimen con rojo de Alizarina, ya que el ácido desmineraliza el hueso, lo cual afecta negativamente al hueso teñido. Por lo tanto los autores proponen una alternativa a la técnica tradicional para así teñir hueso y cartílago al mismo tiempo, obteniendo excelente resultados en larvas de pez cebra.

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La revisión previamente realizada utilizando la búsqueda en las diferentes revistas especializadas sobre el grupo de los elasmobranquios, en específico de los hipotremados, revelan la ausencia de información tanto anatómica como fisiológica de dientes en la región oro-faríngea; es por ello que el presente trabajo pretende contribuir con los estudios anatómicos de los dentículos orofaríngeos y de ésta manera dar evidencia para responder a la interrogante propuesta por Mallat en 1996 sobre la presencia de escamas placoideas en la región orofaríngea de los hipotremados.

4. HIPÓTESIS

Si los dentículos dérmicos se originan de la región orofaríngea de acuerdo a Mallat (1996), entonces se espera que en todos los grupos de Gnathostomados con características más generalizadas como es el caso de los elasmobranquios hipotremados, se encuentren dentículos dérmicos en la región orofaríngea.

5. OBJETIVOS

General

- Describir los dentículos dérmicos de la región orofaríngea de elasmobranquios hipotremados mediante la técnica de transparentación y tinción con rojo de Alizarina y discutir la importancia evolutiva de su presencia.

Particulares

- Describir las características morfológicas de los dentículos dérmicos de la región orofaríngea de hipotremados.
- Discutir la regionalización en la ubicación de los dentículos dérmicos en la región orofaríngea de hipotremados.
- Discutir la importancia evolutiva de su presencia.

6. MÉTODO

- 1) Se obtuvieron organismos de diferentes especies (*Aetobatus narini*, *Carcharhinus limbatus*, *Sphyrna tiburo*, *Sphyrna lewini*, *Rhinobatus lentiginosus* y *Raja texana*) donados por el Laboratorio de Anatomía Animal Comparada de la Unidad de Morfología y Función (FES Iztacala), por otro lado se obtuvieron once ejemplares de *Potamotrygon reticulatus* en el mercado Nuevo San Juan del DF.
- 2) Para la determinación de los especímenes se emplearon las claves de Campagno (1984) de la FAO.
- 3) Una vez fijados los organismos con formaldehído al 4% se tomaron las medidas morfométricas del cuerpo de los ejemplares de *P. reticulatus*, propuestas por Campagno (2005).
- 4) Los organismos fueron conservados en formaldehído al 4% hasta su empleo.
- 5) Antes de trabajar con los organismos se lavaron con agua corriente durante 3 días.
- 6) A continuación se procedió a desollar a todos los ejemplares.
- 7) Subsiguientemente se procedió a la deshidratación de los organismos por medio de un tren de alcohol etílico (40%, 60%, 80%, 90%, 100%); permaneciendo 3 días en cada etapa.
- 8) Una vez terminado el tren de alcohol se continuó el proceso con la tinción de los organismos con Azul de Alciano, dejándolos reposar por 24 hrs.
- 9) Al término de las 24 hrs. los organismos se rehidrataron nuevamente con un tren inverso de alcohol etílico (100%, 90%, 80%, 60%, 40%).
- 10) Terminada la rehidratación se tiñeron los organismos con Rojo de Alizarina "S" al 0.5% por 24 hrs.
- 11) Una vez finalizado el proceso de tinción, se dio paso a la digestión alcalina en KOH al 4% por 3 meses, bajo condiciones ambientales.

- 12) Terminado el proceso de digestión, los organismos fueron lavados con agua corriente.
- 13) Para el proceso de diafanización fue empleado un tren de glicerina (20%, 40%, 60%, 80%, 100%), dejando los organismos 5 días en cada solución.
- 14) Una vez completado el proceso de diafanización se procedió con la preservación y almacenaje de los organismos en glicerina pura.
- 15) Para la obtención de los dentículos dérmicos se realizó una pequeña disección a nivel de la región orofaríngea, la cual consistió en un corte lineal paralelo a los arcos branquiales, abriendo la región orofaríngea hasta quedar expuesta.
- 16) Se efectuó una regionalización para la obtención de las muestras, dividiendo la región orofaríngea en dos porciones principales: paladar y región lingual; las cuales se seccionaron en 5 porciones (superior, inferior, base de los arcos branquiales, 4° y 5° arco branquial). Mismos de los cuales se obtuvo una pequeña muestra de dermis de 1 cm² aproximadamente.
- 17) Se tomaron fotografías de las regiones orofaríngeas de todos los organismos previas a la digestión.
- 18) Dichas muestras fueron colocadas en KOH al 8% durante 2 meses, esto con la finalidad de extraer los dentículos del tejido.
- 19) Al término del tiempo, la degradación del tejido resultó ser muy lenta en algunas muestras, por lo cual se calentaron en baño María por 3 minutos.
- 20) Al haberse desprendido los dentículos del tejido, éstos fueron montados en laminillas para su posterior observación y fotografiado en microscopio óptico (10 x). Al mismo tiempo se tomaron medidas de ancho y largo de cada dentículo dérmico; empleando el programa MOTIC 2.0
- 21) Finalmente se aplicó el análisis de varianza (ANOVA bifactorial) a las medidas morfométricas de los dentículos.

7. RESULTADOS

Se obtuvieron 27 organismos en total, distribuidos de la siguiente manera: 11 ejemplares de *Potamotrygon reticulatus*, 10 ejemplares de *Raja texana*, 2 ejemplares de *Rhinobatus lentiginosus*, 1 ejemplar de *Sphyrna tiburo*, 1 ejemplar de *Sphyrna lewini*, 1 ejemplar de *Carcharhinus limbatus* y 1 ejemplar de *Aetobatus narinari*; los cuales fueron determinados con la clave de Campagno (1984), continuando con la toma de medidas morfométricas únicamente del cuerpo de *Potamotrygon reticulatus*, considerando la nomenclatura empleada por Compagno (2005); ver anexo 1. A las medidas se les realizó un análisis alométrico (Ver anexo 2), dicha información es importante para la especie, sin embargo es irrelevante para el presente trabajo.

Se tomaron muestras en diferentes puntos de la región orofaríngea: porción superior, media, inferior, 4º arco branquial y último arco (Ver Anexo 3), tanto del paladar como de la región lingual, para su posterior observación al microscopio estereoscópico; donde se observó la presencia de escamas placoideas distribuidas de diferente manera entre las especies. En *A. narinari* no se encontraron dentículos dérmicos como tal, sino 2 placas completamente osificadas una adherida al paladar en la región media anterior, y la otra placa adherida en la región lingual cubierta por una membrana (Figura 3).

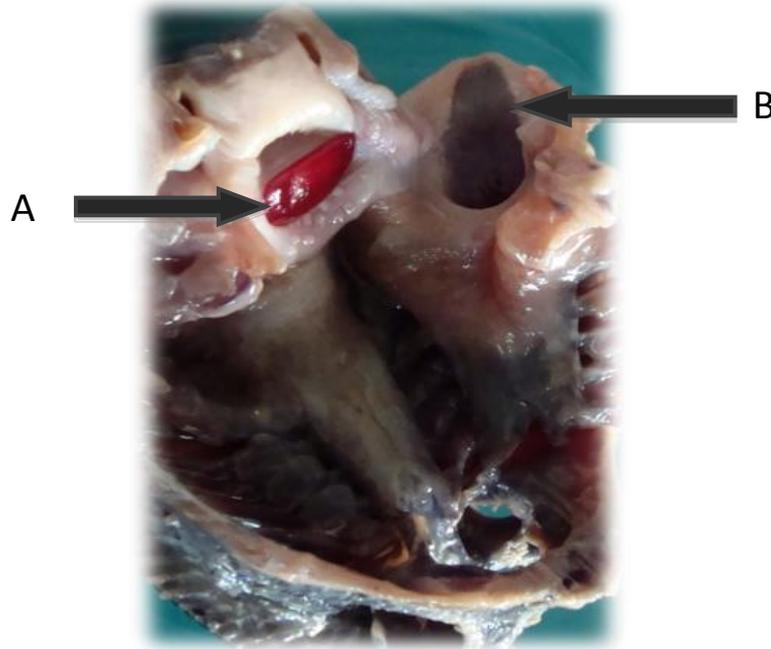


Figura 3. Diseción de *Aetobatus narinari*, se observan claramente las placas osificadas en ambas regiones: Paladar (A) y Región Lingual (B).

En *C. Limbatus* (Figura 6), como en *S. tiburo* (Figura 4) y *S. lewini* (Figura 28) los dentículos dérmicos están presentes en toda la región orofaríngea, distribuidos de diferente manera de acuerdo a la especie. Sin embargo *S. tiburo* presenta un arreglo notorio a simple vista de las escamas placoideas en la región del paladar hacia la porción posterior, mostrando una distribución a manera de líneas paralelas (Figura 4). Cabe mencionar que todas las especies anteriormente mencionadas poseen grandes cantidades de dentículos dérmicos que recubren la región orofaríngea.



Figura 4. Distribución de los dentículos dérmicos en el paladar región inferior de *S. tiburo*, presenta un arreglo característico.

En cuanto a *R. lentiginosus* (Figura 37) presenta dentículos en toda la región orofaríngea excepto en la región lingual; finalmente *R. texana* y *P. reticulatus* (Figura 45) carecen de dentículos dérmicos en la región orofaríngea, sin embargo existen pequeñas porciones circulares aisladas unas de otras de dentículos solo en la base de los arcos branquiales (Fig. 5).

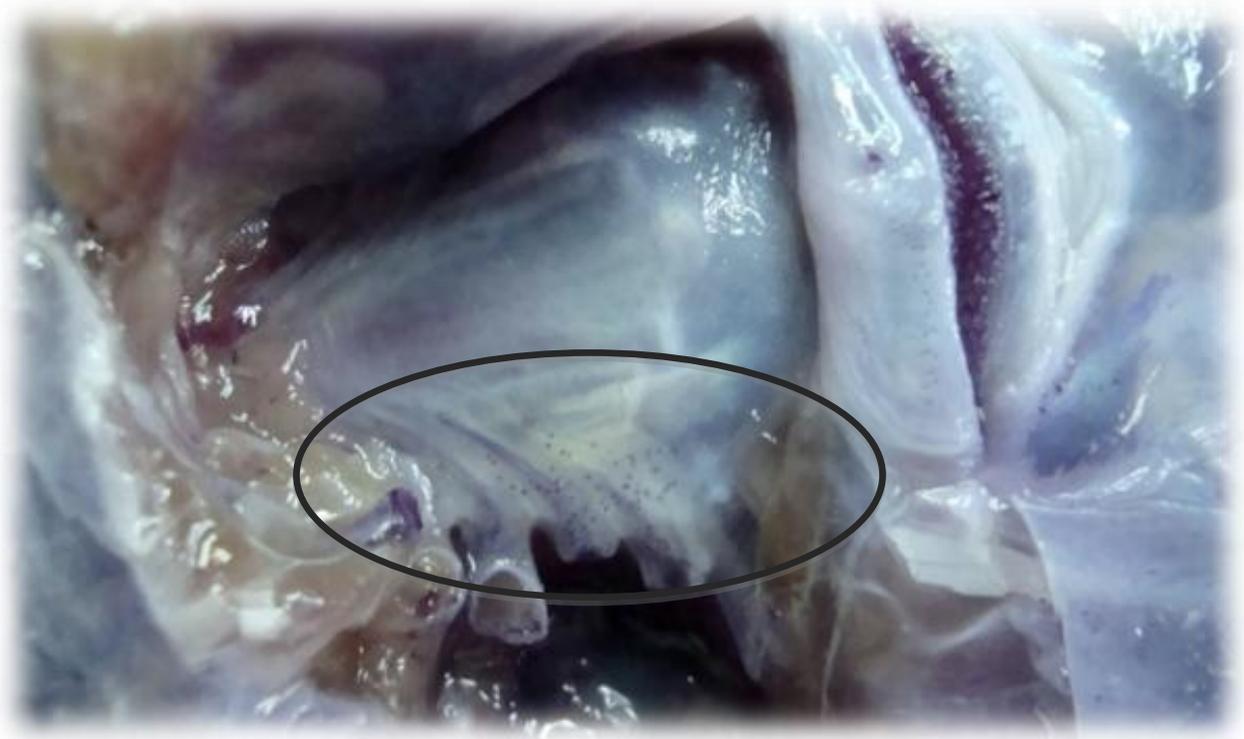


Figura 5. Disección de la región orofaríngea en *R. texana*, se observan pequeños puntos que contienen a los dentículos dérmicos en la base de los arcos branquiales.

En la tabla 1 se presenta la distribución de los dentículos en las especies estudiadas, haciendo énfasis en las semejanzas existentes de acuerdo al grupo perteneciente. Los pleurotremados presentan grandes cantidades de dentículos en toda la región orofaríngea, mientras que los hipotremados solo poseen escamas placoideas en algunas regiones.

Tabla 1 . Distribución de los dentículos dérmicos en la región orofaríngea en diferentes elasmobranquios.

Especie	Paladar	Región Lingual	Base Arcos Branquiales	Arcos Arcos Branquiales
<i>Aetobatus narini</i>	X	X		
<i>Carcharhinus limbatus</i>	X	X	X	X
<i>Sphyrna tiburo</i>	X	X	X	X
<i>Sphyrna lewini</i>	X	X	X	X
<i>Rhinobatus lentiginosus</i>	X		X	X
<i>Raja texana</i>			X	
<i>Potamotrygon reticulatus</i>			X	

7.1 COMPARACIÓN MORFOLÓGICA ENTRE LA MISMA ESPECIE.

En el presente apartado se muestran las diferencias morfológicas presentes dentro de una misma especie, comparando cada una de las regiones (superior, base de los arcos, inferior, 4° y 5° arco branquial) de ambas porciones de la región orofaríngea (paladar y región lingual) ver anexo 3.

Carcharhinus limbatus.

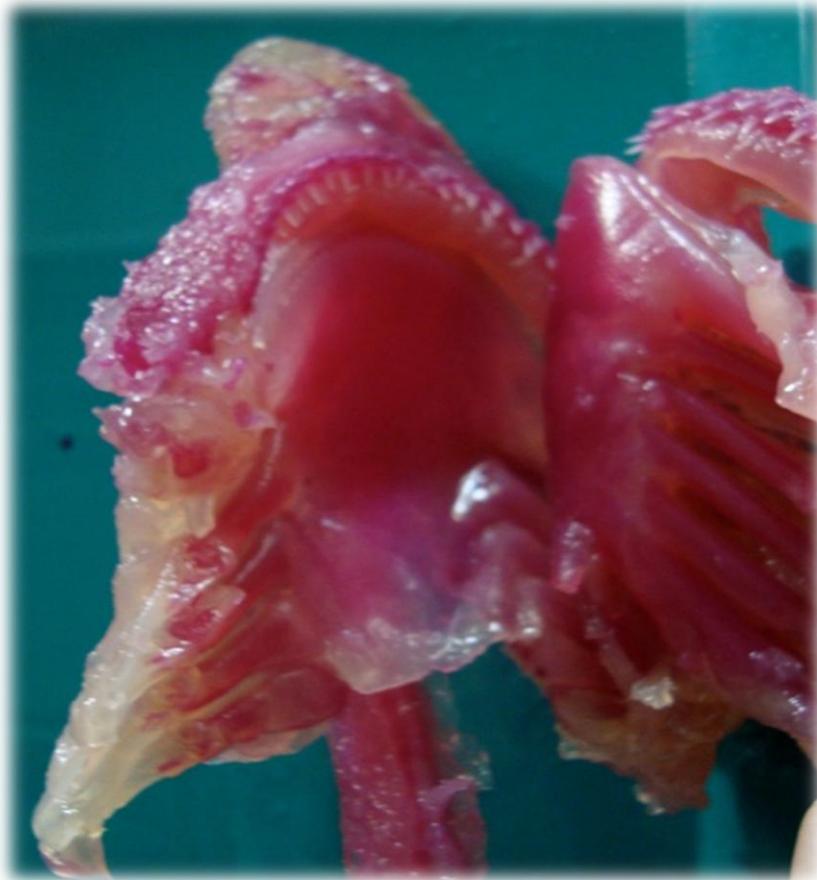
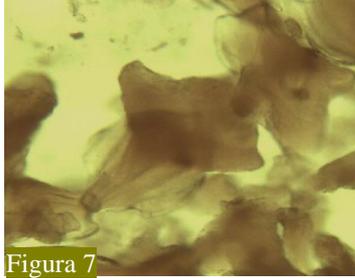
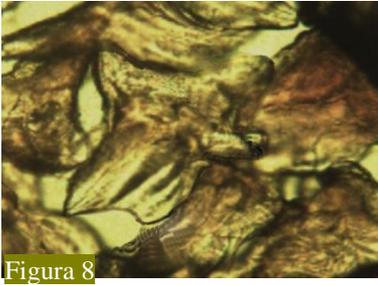
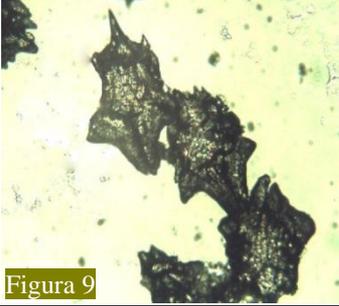
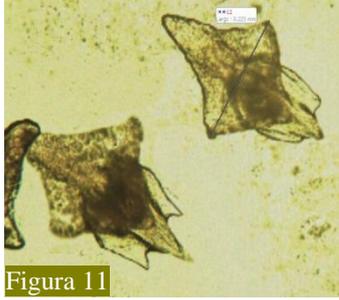
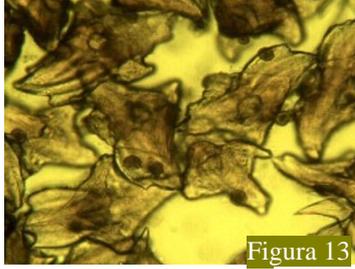
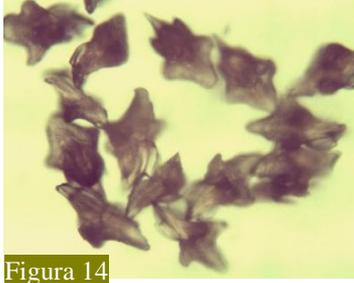
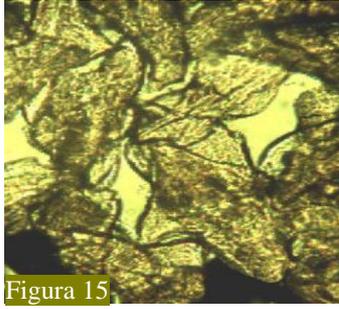
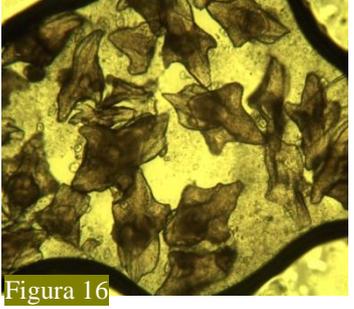


Figura 6. Región orofaríngea transparentada y teñida con Rojo de Alizarina de *C. limbatus*.

Carcharhinus limbatus

	PALADAR	REGIÓN LINGUAL
SUPERIOR	 Figura 7	 Figura 8
BASE DE LOS ARCOS BRANQUIALES	 Figura 9	 Figura 10
INFERIOR	 Figura 11	 Figura 12
4° ARCO BRANQUIAL	 Figura 13	 Figura 14
ÚLTIMO ARCO BRANQUIAL	 Figura 15	 Figura 16

En vista dorsal los dentículos dérmicos del paladar en la porción superior (Figura 7) presentan una cúspide principal con terminación curva, dos alas laterales de $2/3$ del largo de la cúspide principal, seis surcos en la plataforma media, la cual es voluminosa y presenta línea media del pedúnculo, un pedúnculo con cuatro puntas curvas y un canal. En vista ventral los dentículos muestran halo y canal. Por último en vista lateral se observan tres surcos en el pedúnculo sin unión entre la corona y el pedúnculo, la corona tiene una curvatura hacia su porción posterior a manera de colmillo. La longitud de los dentículos en ésta área oscila entre 0.3006 mm y de ancho 0.2472 mm.

Así mismo en su contraparte, los dentículos de la región lingual en la porción superior (Figura 8) poseen una cúspide principal voluminosa y dos alas laterales que cubren $2/3$ del tamaño total de la cúspide principal, ambas alas poseen cúspides angulosas, cada ala presenta dos surcos profundamente marcados; la plataforma media tiende a ser voluminosa sin presencia de línea longitudinal ni línea media del pedúnculo, el pedúnculo por su parte es triangular y no presenta canales. Por otro lado en vista ventral no se observan ni línea media ni halo; sin embargo al observar la vista lateral se aprecian tres surcos en la plataforma media, sin unión entre el pedúnculo y la corona, ésta última tiende a curvarse hacia la porción posterior a manera de cuña. En promedio miden 0.2551 mm. de largo y 0.2123 mm. de ancho.

Por otro lado los dentículos localizados en la base de los arcos branquiales en el paladar (Figura 9) en vista dorsal presentan una cúspide principal sobresaliente, dos alas laterales pequeñas, sin surcos ni crestas, un pedúnculo reducido triangular. En vista ventral presentan línea, sin canal, con un halo ligeramente marcado. Por último en vista lateral se observa únicamente unión entre la corona y el pedúnculo. Éstos dentículos tienen una morfología que asemeja a una pequeña daga. Las cúspides tienen terminaciones no filosas. El tamaño promedio de los dentículos es de 0.3245 mm de largo y 0.2037 mm de ancho.

En contra parte los dentículos de la región lingual (Figura 10) en vista dorsal presentan una cúspide principal con terminación curva, dos alas laterales de casi $\frac{2}{3}$ del tamaño que la cúspide principal, tres surcos en la plataforma media, pedúnculo triangular. En vista lateral solo se observa un halo ligeramente marcado. Carecen de unión entre la corona y el pedúnculo en vista lateral. El tamaño en promedio para el largo es de 0.3229 mm y 0.2147 mm.

Los dentículos de la porción inferior del paladar (Figura 11) en posición dorsal tienen la cúspide principal un poco más pronunciada con terminación curva, las dos cúspides laterales tienen solo $\frac{1}{3}$ del tamaño de la cúspide principal, igualmente con terminación curva, en conjunto las cúspides tienen un arreglo a manera triangular. Carecen de crestas pero con surcos ligeramente marcados; un pedúnculo de casi la mitad del tamaño de la plataforma media, línea longitudinal muy marcada sin línea media del pedúnculo y tres surcos distribuidos en la plataforma media. Por otro lado en vista ventral carecen de línea media, poseen un halo pronunciado, sin canal visible y pedúnculo con surcos en las porciones laterales. Finalmente en vista lateral los dentículos muestran una línea marcada que forma la unión entre la corona y el pedúnculo. La longitud y ancho de los dentículos es variable, pero en promedio miden 0.3298 mm. y 0.2273 mm., respectivamente.

Por su parte en la porción inferior de la región lingual (Figura 12) de los dentículos en vista dorsal poseen una cúspide principal alargada con terminación angulosa, dos cúspides laterales de la mitad del tamaño que la cúspide principal igualmente con terminación angulosa, dos alas laterales con una cresta cada una, cuatro surcos distribuidos en la plataforma media, sin línea longitudinal pero con una ligera línea media del pedúnculo poco visible, sin canales, con pedúnculo voluminoso. En vista ventral no se observa línea media ni canal, solo presentan un halo que cubre $\frac{1}{3}$ de la plataforma media. Finalmente en vista lateral se observan claramente tres surcos en la corona, no muestran línea de unión. La longitud y ancho de los dentículos tienen en promedio 0.3461 mm. y 0.2285 mm. respectivamente.

Con respecto a la porción del 4° arco branquial en la región del paladar (Figura 13) los dentículos en vista dorsal poseen una cresta principal con terminación angulosa, dos alas laterales igualmente con una cresta angulosa, tres surcos en la plataforma media ligeramente marcados, carecen de línea longitudinal y línea media del pedúnculo. Por otro lado en vista ventral se observa un pedúnculo triangular con un canal lateral, no hay presencia de línea media, solo se observa un halo. En vista lateral se aprecian tres surcos bien definidos en el pedúnculo, la cúspide principal se curva semejando una garra, en la plataforma media no hay línea de unión. El tamaño de los dentículos es variable, en promedio de largo miden 0.2912 mm y de ancho 0.1986 mm.

Por el contrario los dentículos de la región lingual (Figura 14) en vista dorsal muestran una cúspide principal y dos alas laterales con terminaciones angulosas, las alas laterales son casi del mismo tamaño que la cúspide principal, la plataforma media tiene dos surcos. En vista ventral no se observa canal, el pedúnculo es triangular y voluminoso, no se observa línea media. En vista lateral solo se observa un halo marcado ligeramente y dos surcos en el pedúnculo. El tamaño en promedio de largo es de 0.2919 mm y 0.1770 mm de ancho.

Finalmente los dentículos del paladar del último arco branquial (Figura 15) en vista dorsal tienen una cúspide principal sin surcos, dos alas laterales con 1/3 del tamaño de la cúspide principal, un pedúnculo prominente triangular. En vista ventral se observa solo la línea media; mientras que en la vista lateral no se observa unión ni canal. El tamaño promedio del largo es de 0.2847 mm y de ancho 0.1570 mm.

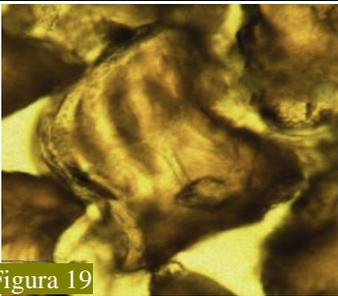
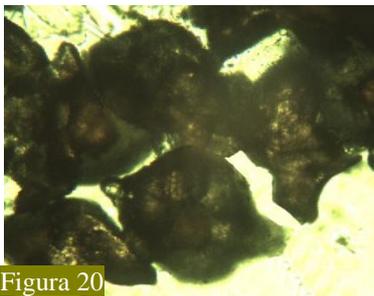
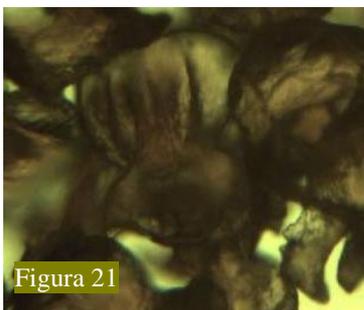
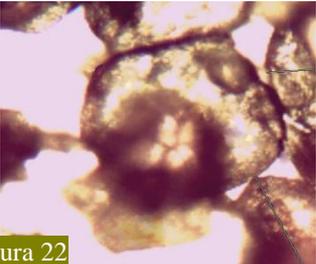
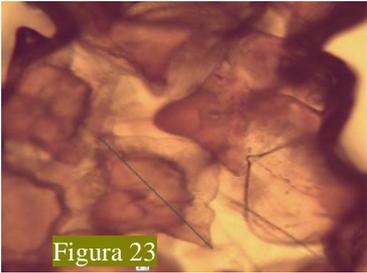
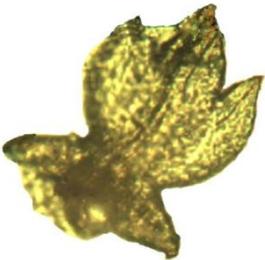
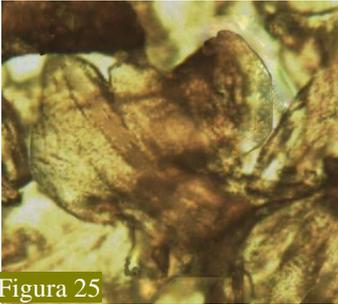
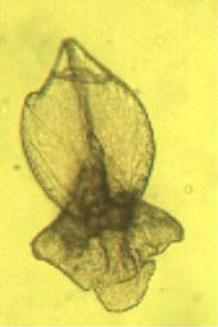
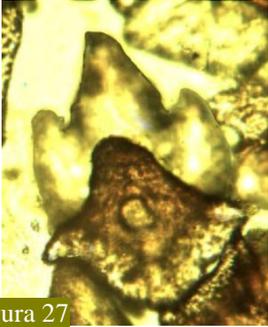
Sin embargo en su contraparte los dentículos de la región lingual (Figura 16) en vista dorsal poseen una cúspide principal con terminación curva, dos alas laterales del mismo tamaño, pedúnculo voluminoso más grande que la corona, tres surcos en la plataforma media. En vista ventral se observa un halo, no hay presencia de canal. En vista lateral se observan dos surcos en el pedúnculo sin unión con la corona. El tamaño es variable teniendo en promedio 0.2872 mm de largo y 0.1767 mm de ancho.

Sphyrna tiburo



Figura 17. Región orofaríngea de *S. tiburo* transparentada y teñida con Rojo de Alizarina.

Sphyrna tiburo

	PALADAR	REGIÓN LINGUAL
SUPERIOR	 <p>Figura 18</p>	 <p>Figura 19</p>
BASE DE LOS ARCOS BRANQUIALES	 <p>Figura 20</p>	 <p>Figura 21</p>
INFERIOR	 <p>Figura 22</p>	 <p>Figura 23</p>
4° ARCO BRANQUIAL	 <p>Figura 24</p>	 <p>Figura 25</p>
ÚLTIMO ARCO BRANQUIAL	 <p>Figura 26</p>	 <p>Figura 27</p>

En vista dorsal los dentículos tanto del paladar como de la región lingual en su posición superior (Figuras 18 y 19) no muestran una cúspide principal como tal, en su lugar las cúspides presentan casi la misma altura semejando una concha, en promedio los dentículos presentan de seis a siete surcos, sin líneas longitudinales ni línea media del pedúnculo; la plataforma media esta fusionada al pedúnculo. En vista ventral no se distinguen línea media ni halo, solo presentan un canal al centro del dentículo. En cuanto a la vista lateral se aprecian 3 surcos sin unión entre el pedúnculo y la corona, ésta tiende a curvase en su parte posterior a manera de cuña. El tamaño varia ligeramente en su longitud y ancho, en promedio miden 0.2899 mm. de largo y 0.3475 mm. de ancho en el paladar y, 0.2615 mm de largo y 0.2664 mm. de ancho.

Los dentículos del paladar localizados en la base de los arcos (Figura 20) en vista dorsal muestran una cúspide principal con terminación curva, dos alas laterales fusionadas a la cúspide principal dándole un aspecto circular a la corona, no presentan crestas ni canal, la plataforma media presenta dos surcos levemente marcados, el pedúnculo tiene cuatro puntas una de las cuales es redondeada. En vista ventral se observa solamente el halo, finalmente en vista lateral se observan dos surcos en el pedúnculo. El tamaño es variable en promedio el largo es de 0.2970 mm y de ancho 0.2265 mm.

Por su parte los dentículos de la región lingual (Figura 21) en vista dorsal tienen la cúspide principal y alas laterales fusionadas, lo que le brinda una apariencia circular a la corona, el pedúnculo tiene cuatro puntas dos de ellas son alargadas, la plataforma media tiene tres surcos marcados. En vista ventral se observa la presencia del canal y halo, mientras que en vista lateral solo se aprecian dos surcos muy evidentes en el pedúnculo. En promedio el largo de los dentículos es de 0.2294 mm y de ancho 0.2742 mm.

Por su parte los dentículos del paladar en la porción inferior (Figura 22) presentan las cúspides fusionadas a manera de medio círculo, sin crestas, ni surcos, la plataforma media es corta y presenta línea media del pedúnculo, le pedúnculo semeja un abanico. La vista ventral muestra un canal central bien definido con presencia de halo. Se pueden observar tres sucos ligeramente marcados en vista lateral. Los dentículos tienen en promedio 0.3031 mm. de largo y 0.2202 mm. de ancho.

La morfología de los dentículos de la región lingual en su porción inferior (Figura 23) es completamente diferente a su contraparte, el paladar, los dentículos carecen de alas laterales ya que se encuentran fusionadas a la cúspide principal, dándole un aspecto globoso al dentículo, no hay presencia de crestas, surcos ni línea longitudinal o línea media del pedúnculo, presentan un pedúnculo reducido. En vista ventral no se observan canales ni línea media, simplemente un halo ligeramente marcado, por último la vista lateral permite observar la unión entre la corona y el pedúnculo. Tienen 0.2744 mm. de largo y 0.3727 mm. de ancho en promedio.

La región del paladar en su porción del 4° arco branquial (Figura 24) en vista dorsal presenta dentículos con una cúspide principal muy notoria con terminación angulosa, dos cúspides laterales casi del mismo tamaño que la cúspide principal, dos surcos ligeramente marcados, sin crestas ni línea longitudinal, la plataforma media carece de línea media del pedúnculo, el pedúnculo es alargado con presencia de un canal central. En vista ventral solo se observa el canal central, carecen de línea media y halo. En último lugar la vista lateral permite observar tres surcos en la plataforma media, sin unión entre la corona y el pedúnculo, se observa una curvatura de la cúspide principal hacia la porción posterior, semejando un colmillo. El tamaño en promedio es de 0.2588 mm. de largo y 0.1914 mm. de ancho.

En cuanto a los dentículos de la región lingual en su porción del 4° arco (Figura 25) muestran en vista dorsal una cúspide principal notoria con terminación roma, las dos cúspides laterales casi del mismo tamaño a la cúspide principal, ausencia de crestas, línea longitudinal y línea media del pedúnculo, solo se observan tres surcos bien definidos y un pedúnculo triangular. En vista ventral se observa la línea media, canal central y halo. Con respecto a la vista lateral se pudo observar una tenue línea de unión entre el pedúnculo y la corona. El tamaño promedio es de 0.2486 mm. de largo y 0.2400 mm. de ancho.

Por último el paladar en la porción del último arco branquial (Figura 26) muestra en vista dorsal dos cúspides laterales con crestas, una cúspide principal ligeramente prominente, dos surcos, la plataforma media muestra un canal central sin línea longitudinal ni línea media del pedúnculo, el pedúnculo es triangular. La vista ventral

revela la presencia de una línea media y un halo. Para concluir la vista lateral muestra dos surcos sin unión entre la corona y el pedúnculo, sin embargo la cúspide principal tiende a curvarse hacia su porción posterior, a manera de garra. El tamaño promedio del largo es de 0.2729 mm. y 0.2496 mm. de ancho.

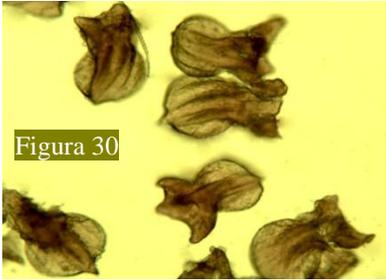
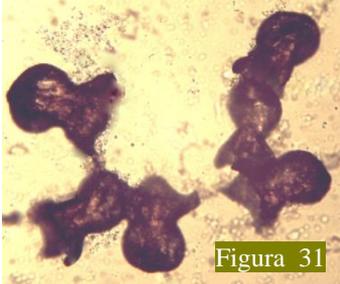
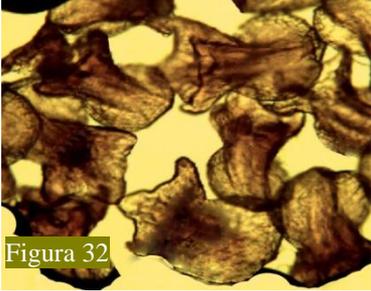
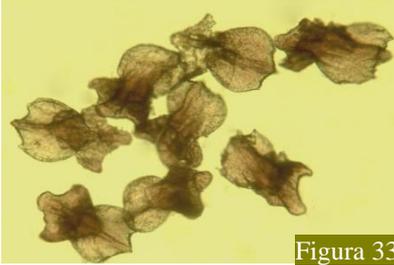
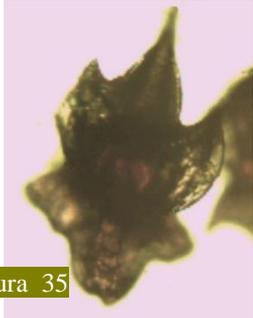
Para concluir los dentículos del último arco branquial de la región lingual (Figura 27) en vista dorsal presentan una cúspide principal fusionada con las dos alas laterales, sin surcos ni crestas, la plataforma media tiene una leve línea media del pedúnculo, el pedúnculo tiene cuatro puntas, el arreglo del pedúnculo es característico tres de sus puntas tienen la distribución de un triángulo isósceles pero que la 4ª punta se localiza enfrente de la punta superior, éste extremo es abultado con una terminación redondeada, así mismo es en éste extremo donde se localiza el canal; en vista ventral se observa la línea media, halo no existe unión entre la corona y el péndulo; mientras que en vista lateral se aprecia únicamente el canal. El tamaño es variable teniendo en promedio 0.2673 mm de largo y 0.1517 mm de ancho.

Sphyrna lewini



Figura 28. Región Orofaringéa de *S. lewini* transparentada y teñida con Rojo Alizarina.

Sphyrna lewini

	PALADAR	REGIÓN LINGUAL
SUPERIOR	 <p>Figura 29</p>	 <p>Figura 30</p>
BASE DE LOS ARCOS BRANQUIALES	 <p>Figura 31</p>	 <p>Figura 32</p>
INFERIOR	<p>Sin presencia de denticulos</p>	 <p>Figura 33</p>
4° ARCO BRANQUIAL	 <p>Figura 34</p>	 <p>Figura 35</p>
ÚLTIMO ARCO BRANQUIAL	<p>Sin presencia de denticulos</p>	 <p>Figura 36</p>

Los dentículos del paladar en la región superior (Figura 29) en vista dorsal presentan una cúspide principal con una terminación redondeada, dos alas laterales fusionadas a la cúspide principal, la plataforma media presenta dos surcos bien definidos, sin presencia de crestas, línea longitudinal ni línea media del pedúnculo; el pedúnculo es triangular sin canal. En vista ventral no se observa halo ni línea media. En vista lateral solo se aprecian dos surcos en el pedúnculo, la corona tiende a curvarse hacia su parte posterior. El tamaño en promedio para el largo de los dentículos es de 0.2434 mm y de ancho 0.1876 mm.

Así mismo los dentículos de su contraparte, en la región lingual (Figura 30), muestran una semejanza con aquéllos del paladar, la cúspide principal tiene una terminación angulosa ligeramente sobresaliente, las alas laterales están fusionadas con la cúspide principal a manera de círculo, se observan cuatro surcos bien definidos en la plataforma media, sin presencia de crestas, ni línea longitudinal, el pedúnculo es triangular con las puntas alargadas, la línea media del pedúnculo esta levemente marcada. En vista ventral presentan una línea media bordeada por una estructura alargada, no hay halo ni canal presentes. La vista lateral muestra el pedúnculo triangular, sin unión entre la corona y el pedúnculo, y dos surcos muy marcados y dos surcos ligeramente visibles. La longitud de los dentículos oscila en 0.2417 mm y de ancho 0.1605 mm.

En la base de los arcos branquiales los dentículos de la porción superior del paladar (Figura 31) en vista dorsal poseen la cúspide principal fusionada a con las alas laterales, dos surcos en la plataforma media, sin crestas, línea longitudinal ni línea media del pedúnculo, no hay presencia de canal, el pedúnculo tiene cuatro puntas con bordes redondeados, las puntas tienen un arreglo a manera de estrella. En vista ventral se observa un halo tenue, no existe línea media en la corona. La vista lateral muestra la presencia de dos surcos bien definidos en el pedúnculo, no existe unión. El tamaño es variable, en promedio la longitud de los dentículos es de 0.2202 mm y de ancho 0.1692 mm.

Por su parte los dentículos de la región lingual en la base de los arcos (Figura 32) en vista dorsal presentan la cúspide principal fusionada con las alas laterales, lo cual le da una apariencia circular al dentículo, la plataforma media tiene dos surcos, carece de línea media del pedúnculo y línea longitudinal, el pedúnculo posee cuatro puntas cortas con bordes redondeados. En vista ventral no se observa canal, solo línea media y un halo tenue. La vista lateral muestra dos surcos definidos en el pedúnculo. La longitud en promedio es de 0.2302 mm y de ancho 0.1055 mm.

En la región lingual los dentículos de la porción inferior (Figura 33) en vista dorsal tienen una cúspide principal ligeramente prominente, las dos alas laterales están fusionadas a la cúspide principal, no hay surcos ni crestas en la plataforma media, el pedúnculo es triangular, ausencia de canal, línea longitudinal y línea media del pedúnculo. En vista ventral se observa la línea media gruesa y un halo muy marcado. La vista lateral presenta dos surcos en el pedúnculo, la corona tiende curvarse ligeramente hacia su porción posterior. El tamaño es variable, 0.2745 mm de largo y 0.1960 mm de ancho,

Los dentículos del 4° arco branquial del paladar en su porción superior (Figura 34) en vista dorsal exhiben una cúspide principal sutilmente prominente, dos alas laterales fusionadas a la cúspide principal, pedúnculo triangular con puntas cortas y bordes redondos, plataforma media con dos surcos sutiles, sin línea media del pedúnculo ni línea longitudinal. En vista ventral se observa un halo tenue, sin presencia de canal, con línea media en la corona; en vista lateral solo se observan dos surcos bien definidos en el pedúnculo. Los dentículos tienen en promedio 0.2034 mm de largo y 0.1561 mm de ancho.

Por su parte los dentículos de la región lingual (Figura 35) en vista dorsal muestran una cúspide principal alargada con terminación incisiva, dos alas laterales de 2/3 del tamaño de la cúspide principal, pedúnculo triangular, plataforma media con tres surcos sin crestas, línea longitudinal presente. En vista ventral se observa un halo bien definido,

con línea media en la corona sin canal en el pedúnculo, finalmente en vista lateral se observan dos surcos en el pedúnculo, no hay unión entre la corona y el pedúnculo. Tienen una longitud de 0.2484 mm y 0.1350 mm de ancho.

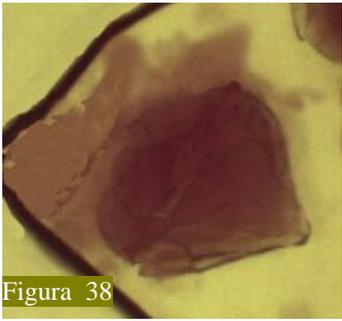
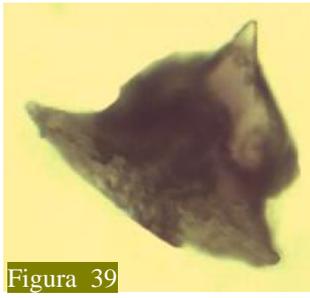
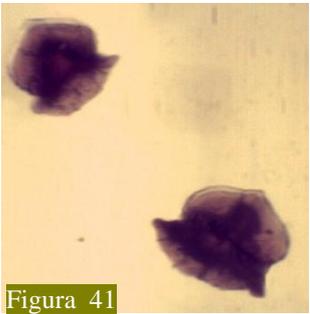
Para finalizar los dentículos del último arco branquial en la región lingual (Figura 36) en vista dorsal tienen la cúspide principal alargada y con terminación afilada, dos alas laterales con un surco cada una, pedúnculo triangular, plataforma media con tres surcos, línea longitudinal, sin canal. En vista ventral se observa el halo y línea media, la vista lateral solo muestra tres surcos en el pedúnculo y unión entre la corona y el pedúnculo, la corona tiende a curvarse hacia la porción posterior. La longitud en promedio es de 0.2450 mm y de ancho 0.1700 mm.

Rhinobatus lentiginosus



Figura 37. Región orofaríngea de *R. lentiginosus* transparentada y teñida con Rojo de Alizarina.

Rhinobatus lentiginosus

	PALADAR
SUPERIOR	 <p>Figura 38</p>
BASE DE LOS ARCOS BRANQUIALES	 <p>Figura 39</p>
INFERIOR	 <p>Figura 40</p>
4° ARCO BRANQUIAL	 <p>Figura 41</p>

Los dentículos del paladar de la porción superior (Figura 38) en vista dorsal presentan la cúspide principal completamente fusionada con las alas laterales, dándole un aspecto de “corazón” invertido, la plataforma media no presenta surcos o crestas los dentículos son lisos, el pedúnculo se encuentra reducido, es alargado con dos puntas; no se observan halo, canal ni línea media en vista ventral. La longitud en promedio es de 0.0910 mm y 0.1083 mm de ancho.

Así mismo los dentículos presentes en la base de los arcos branquiales (Figura 39) en vista dorsal tienen la corona en forma de “corazón”, la cúspide principal es ligeramente prominente, carecen de surcos o crestas, no hay presencia de canal, el pedúnculo es alargado, en vista ventral se observa una tenue línea media y halo discreto, no se observan surcos en vista lateral. El tamaño es variable, de largo miden 0.0995 mm y de ancho 0.1058 mm.

Por su parte los dentículos del paladar en su porción inferior (Figura 40) en vista dorsal tienen una cúspide principal sobresaliente con terminación redondeada, dos alas laterales reducidas, con tendencia a ser alargadas, pedúnculo triangular de casi el doble de tamaño que la corona, la plataforma media es lisa, sin surcos ni crestas. En vista ventral no se aprecia línea media, no existe halo ni canal. Tamaños variables, 0.1311 mm de largo en promedio y 0.1311 mm de ancho.

Finalmente los dentículos del 4° arco branquial del paladar (Figura 41) en vista dorsal tienen una cúspide principal ligeramente sobresaliente, alas laterales fusionadas a la cúspide principal, pedúnculo alargado sin canal, plataforma media sin surcos ni crestas, carecen de línea media del pedúnculo y línea longitudinal. En vista ventral solo se observa un halo bien definido, el tamaño que presentan en promedio es de 0.1820 mm de largo y 0.2255 mm de ancho.

Raja texana



Figura 42. Región orofaríngea de *R. texana* teñida con Rojo de Alizarina, sin transparentar.

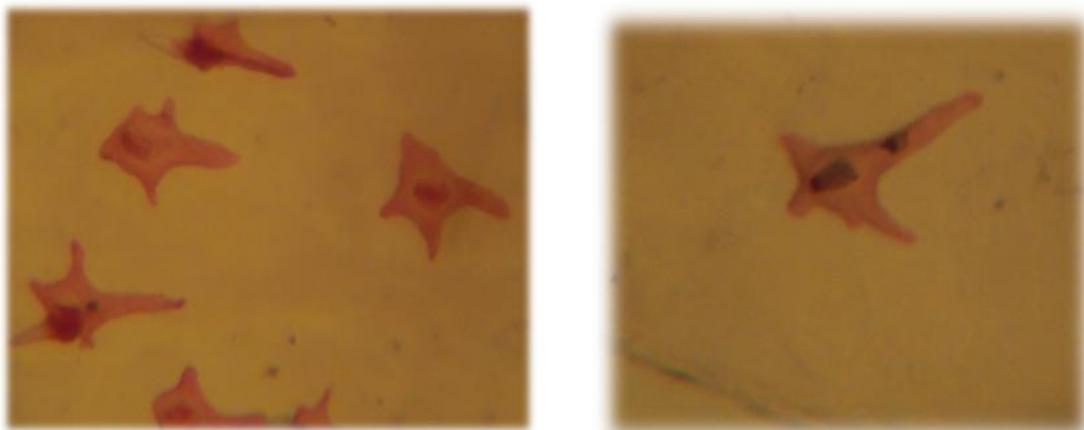


Figura 43. Dentículos dérmicos de *R. texana* localizados en la base de los arcos branquiales.

Los dentículos dérmicos de la base de los arcos branquiales (Figura 43) presentan una cúspide principal muy sobresaliente con bordes redondeados, alas laterales postradas poco angulosas en sus extremos, pedúnculo reducido con tendencia a ser casi nulo, plataforma media muy reducida sin crestas ni surcos, no presentan línea media del pedúnculo ni línea longitudinal, en vista ventral no se observa halo ni línea media, canal muy evidente al centro del pedúnculo, no se observa unión entre la corona y el pedúnculo en vista lateral, la forma general de estos dentículos asemeja una estrella, el tamaño en promedio del largo es de 0.1710 mm y 0.1730 mm de ancho.

Potamotrygon reticulatus



Figura 44. Región Orofaringea de *P. reticulatus*, transparentada y teñida con Azul de Alciano y Rojo de Alizarina.

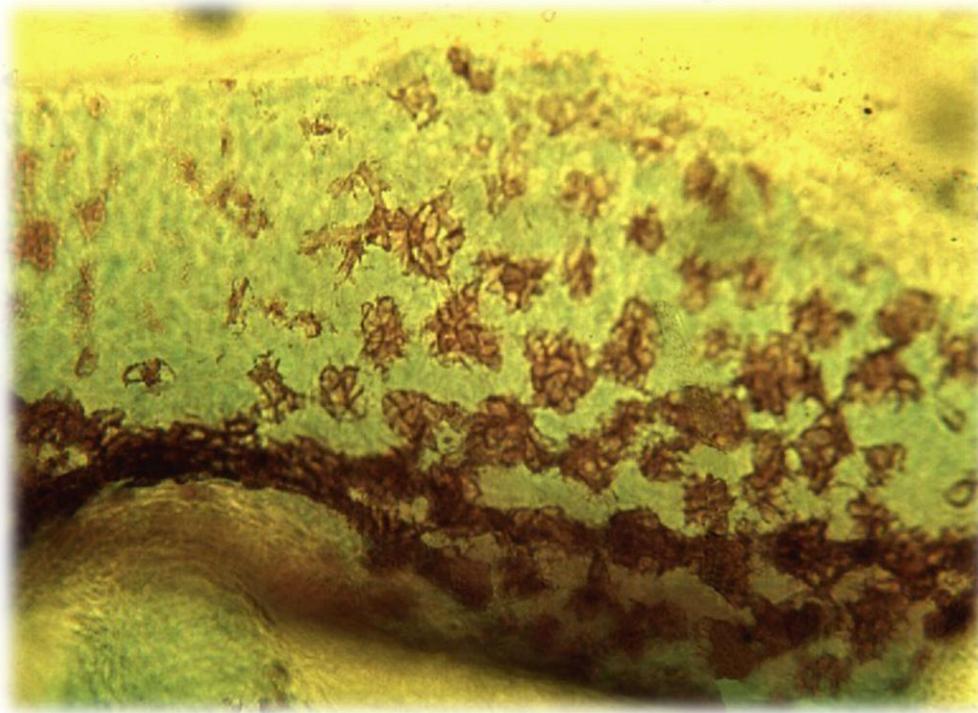


Figura 45. Dentículos dérmicos localizados en la base de los arcos branquiales de *P. reticulatus*.

Los dentículos encontrados en *P. reticulatus* (Figura 45) no presentan las características de la escama placoideas ideal, es decir, éstos dentículos tienden a ser planos, con la corona y pedúnculo fusionados entre sí, no poseen crestas ni línea longitudinal o línea media del pedúnculo. Sin embargo, es evidente la existencia de diversos surcos en la corona, tanto en vista ventral como dorsal; los dentículos no muestran una morfología general, algunos asemejan triángulos mientras que otros son mas bien amorfos. El tamaño en promedio de éstos dentículos es de 0.0842 mm de largo y 0.0780 mm de largo. Cabe señalar la baja densidad de los dentículos, éstos se encontraron con una distribución distante entre ellos.

8. ANÁLISIS ESTADÍSTICO.

Los valores de ancho y largo correspondientes a las escamas placoideas entre las especies estudiadas, fueron utilizadas para realizar el análisis estadístico empleando el programa Statistica (versión 8.0); se efectuó un análisis ANOVA bifactorial (especies x medidas); para la cual se tomo una muestra aleatoria de 504 escamas placoideas, correspondientes (140 escamas de *C. limbatus*; 140 de *S. tiburo*; 112 de *S. lewini*; 56 de *R. lentiginosus*, 28 de *R. texana* y 28 de *P. reticulatus*). El resultado de la ANOVA se observa en la siguiente tabla:

Tabla 2. Resultados de la prueba ANOVA bifactorial , considerando ancho y largo como factores.

ANOVA factorial Especies, medidas					
	SC	GL	CM	F	p
"Especies"	280.7645	4	70.1911	307.402	0.0000001
"Medidas"	2.5873	1	2.5873	11.331	0.001025
"Interacción"	33.9500	4	8.4875	37.171	0.0000001
Error	27.4004	120	0.2283		

En ella es evidente que todos los factores poseen diferencias significativas (Especie $p_{\text{observada}} = 0.0000001$; Medidas $p_{\text{observada}} = 0.001025$; Interaccion $p_{\text{observada}} = 0.0000001$); por lo cual se prosiguió a realizar la prueba LSD de Fisher, para la interacción dado que es el factor que más aporta información. Obteniendo así la siguiente tabla:

Prueba LSD de Fisher para la interacción especieXmedida											
Var1	Var2	{C. limbatus largo} - .32291	{C. limbatus ancho} - .21473	{S. tiburo largo} - .22943	{S. tiburo ancho} - .27429	{S. lewini largo} - 4.0705	{S. lewini ancho} - 1.8652	{R. lentiginosus largo} - 2.9620	{R. lentiginosus ancho} - 3.8207	{P. reticulatus largo} - .08421	{P. reticulatus ancho} - .07800
C. limbatus	largo		0.596440	0.628180	0.801048	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.217475	0.205812
C. limbatus	ancho	0.596440		0.939261	0.757594	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.499150	0.478982
S. tiburo	largo	0.628180	0.939261		0.804276	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.422972	0.403454
S. tiburo	ancho	0.801048	0.757594	0.804276		0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.294734	0.279303
S. lewini	largo	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001		0.0000001	0.0000001	0.185046	0.0000001	0.0000001
S. lewini	ancho	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001		0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001
R. lentiginosus	largo	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001		0.000011	0.0000001	0.0000001
R. lentiginosus	ancho	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.185046	0.0000001	0.000011		0.0000001	0.0000001
P. reticulatus	largo	0.217475	0.499150	0.422972	0.294734	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001		0.972609
P. reticulatus	ancho	0.205812	0.478982	0.403454	0.279303	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.0000001	0.972609	

Tabla 3. Resultados de la prueba LSD de Fisher para la interacción especie x medida.

En ella podemos apreciar que no hay diferencias significativas con respecto a las escamas placoideas en ancho y largo para las siguientes especies:

El largo y ancho de *C. limbatus* son semejantes entre sí; así mismo existe una semejanza con el largo y ancho de *S. tiburo*, y al largo y ancho de *P. reticulatus*.

El ancho de *C. limbatus* es semejante al largo y ancho de *S. tiburo*, y al largo y ancho de *P. reticulatus*.

El largo de *S. tiburo* se asemeja al largo y ancho de *C. limbatus*, al ancho de *S. tiburo*, y al largo y ancho de *P. reticulatus*.

El ancho de *S. tiburo* es semejante al largo y ancho de *C. limbatus*, al largo de *S. tiburo*, y al largo ancho de *P. reticulatus*.

El largo de *S. lewini* es semejante solamente con el ancho de *R. lentiginosus*.

No se encontraron semejanzas en el ancho de *S. lewini* ni en el largo de *R. lentiginosus*; por su parte el ancho de la última especie mencionada es semejante al largo de *S. lewini*.

Finalmente el largo de *P. reticulatus* tiene semejanzas con el largo y ancho de *C. limbatus*, el largo y ancho de *S. tiburo* y con el ancho de *P. reticulatus*.

Por su parte el ancho de *P. reticulatus* se asemeja al largo y ancho de *C. limbatus*, el largo y ancho de *S. tiburo* y al largo de *P. reticulatus*.

9. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN.

Los dentículos dérmicos varían en tamaño y forma, tanto inter como intra específica; al realizar la comparación de los dentículos encontrados en los ejemplares revisados, las diferencias morfológicas son notorias. Con respecto al grupo de los pleurotremados (*C. limbatus*, *S. tiburo* y *S. lewini*) coinciden en una misma característica: los dentículos dérmicos se encontraron en toda la región orofaríngea, con una alta densidad. Las diferencias microscópicas definen a las especies, coinciden con diferentes autores (Mojeta, 2005; Campagno, 2005; Quintero, 2008); de manera general en *C. limbatus* los dentículos tienen una morfología triangular con terminaciones angulosas, mientras que en *S. lewini* la corona es redondeada debido a la fusión de las cúspides, así mismo en *S. tiburo* los dentículos asemejan pequeños abanicos, por otro lado *R. lentiginosus* presenta dentículos con forma de corazón invertido.

De acuerdo a lo reportado por Lamilla y Bustamante, (2005) para la familia Carcharhinidae los dentículos de la mandíbula concuerdan en estructura morfológica con lo encontrado en el presente estudio, dientes con tendencia a una cúspide principal ligeramente alargada y terminación angulosa, alas laterales igualmente con terminaciones filosas, pedúnculo triangular; por otro lado para la familia Sphyrnidae se reportan dentículos triangulares con bordes angulosos, encontrando una concordancia con lo hallado en éste escrito. Aunado a esto, Quintero (2008) en un estudio del exoesqueleto reporto dentículos similares a los encontrados en éste estudio, dentículos con cúspide principal sobresaliente, 2 surcos bien definidos en la plataforma media, alas laterales con cúspides afiladas, pedúnculo triangular. Sin embargo, los dentículos de la región orofaríngea solo presentan 3 cúspides y alas laterales fusionadas a la corona. Esta continuidad morfológica es relevante dado que, puede ser debida a un origen filogenético común y no una divergencia.

Así mismo, *R. lentiginosus* presenta dentículos con un arreglo a manera de “corazón” invertido, con la cresta principal ligeramente sobresaliente, alas laterales fusionadas a la corona con bordes redondeados, éstos resultados tienen una pequeña semejanza con aquéllos presentados por Quintero (2008), aunque claro, la descripción que el autor realizo fue sobre los dentículos del exoesqueleto, sin embargo, hay ligeras semejanzas,

tal es el caso de la forma triangular con bordes redondeados, la ausencia de surcos en la plataforma media, crestas inexistentes y pedúnculo reducido. El autor señala que la morfología del dentículo depende de la región en donde se localice y la función que desempeñe, en el presente trabajo, la morfología parece seguir la misma línea, los dentículos varían dependiendo su posición en la región orofaríngea.

En el caso de *R. texana* y *P. reticulatus*, no existen reportes previos que describan la morfología de los dentículos dérmicos, sin embargo Capretz (2009), realizó un estudio morfológico en *Potamotrygon orbignyi*, reportando dentículos dérmicos con distribución uniforme de la región media – caudal, los cuales presentan forma de “estrella” de 5 picos, coronas aplanadas con 4-7 quillas en la plataforma media en vista ventral, por el contrario en vista dorsal se aprecian dentículos asimétricos sin forma definida. Aunque ésta descripción corresponde a los dentículos localizados en el exoesqueleto, dicha descripción se ajusta a lo encontrado en el presente trabajo, lo cual podría indicar que los dentículos dérmicos de la región orofaríngea migraron hacia el exterior cubriendo el tegumento del organismo, tal y como lo señala Mallat (1996).

La organización de los dentículos en los arcos branquiales (faríngeos) en el registro fósil de *Loganellia scotica* son precursores a los dientes que se desarrollaron a partir de la lámina dental a lo largo de la mandíbula, tal y como ocurre en tiburones, acantodios y peces cartilagosos; esto no solo indica homologías presentes en los dientes, sino también ilustra que ellos poseen los controles relevantes del desarrollo, anteriores a la evolución de las mandíbulas (Johanson y Smith, 2003).

La existencia de los dentículos dérmicos en la región orofaríngea de hipotremados demostrada en éste estudio apoya la hipótesis propuesta por Mallat (1996), quién señala que, los dentículos dérmicos se originaron en la región orofaríngea por lo tanto los grupos de gnathostomados con características más generalizadas (hipotremados) poseen dentículos en dicha región; considerando la hipótesis de que los dientes mandibulares debieron originarse de las escamas placoides, encontramos que los agnatos y gnathostomados son más semejantes de lo que se creía. Tal y como lo señalan McCollum y Sharpe (2001) durante el desarrollo orofacial en especies con dientes, cartílago y hueso están involucrados los mismos genes, que en especies con cartílago y

hueso pero carentes de dientes, es decir, existen genes para el desarrollo temprano de los dientes pero éstos no están implicados en el desarrollo mandibular: evolucionaron independientemente, debido a una duplicación de genes lo que los llevo a seguir un camino paralelo (dientes orales y dientes faríngeos).

Tal y como lo menciona Donoghue (2002), existe un patrón en común en los sistemas odontogénéticos y esqueletogénicos aunque ambos son independientes, pero están presentes en vertebrados extintos sin mandíbulas, en ellos surgió primero el sistema esqueletogénico. Así mismo los dientes emergen de manera controlada como en fenotipos de una serie molar, donde los dientes varían juntos como parte de un sistema, no como órganos individuales, la dentadura se modela completa por el establecimiento de controles espacio-temporal y no por diferencias en la morfología (Buttler, 1995). Esto puede ayudarnos a explicar el patrón encontrado.

Existe un linaje restringido de células predeterminadas para hacer el diente en tamaño y forma apropiado, éstos ocupan una posición espacial relacionada con los dientes funcionales en una estructura conocida como lámina dental, las células epiteliales que forma la lámina dental varían de posición dependiendo el grupo de vertebrados, así también entre los primeros dientes y los dientes de reemplazo (Frasser, et al, 2006). Por otra parte, los genes *Shh*, *Pitx 2*, *Bmp 4* están involucrados en la iniciación de los dientes, así también se expresan de forma espacio-temporal idéntica en la región oral. La lámina dental primaria se desarrollo como una estructura transitoria y discontinua, estrechamente vinculada y controlada por el epitelio dental; BMPs y FGFs son señales epiteliales necesarias para crear la placa dental (Stock, 2001); los dientes no se forman en presencia de ectodermo, por el contrario derivan de los sistemas faríngeos endodermales. El control y la regulación del patrón, reside en el epitelio dental en los lados del diente del precursor, esto podría permitir dientes verdaderos en mandíbulas primitivas, sin embargo si se altera la señalización epitelial afectaría la morfología dental (Buttler, 1995).

Con lo que respecta a las semejanzas de los dentículos dérmicos encontrados en la región orofaríngea con la escama placoideas ideal, reportada por Johns en 1997 (Figura 2) *C. limbatus*, *S. tiburo* y *S. lewini* poseen la mayoría de las características de la

escama ideal, éstas son: cúspide principal, alas laterales, surcos, plataforma media, línea longitudinal, línea media del pedúnculo, pedúnculo, canal, línea media y halo; la apariencia difiere de la escama ideal, haciendo que los dentículos sean diferentes de especie a especie, finalmente las crestas y unión no se encontraron en ninguna de las especies anteriormente reportadas.

La localización, número y morfología del diente sugiere que el proceso incluye interacciones de diferentes señales, las señalizaciones extracelulares son responsables de la localización de los dientes en la mandíbula, así mismo, las interacciones dinámicas de dichos factores pueden ser responsables de los patrones de la corona dental; patrones similares en diferentes tipos de dientes, cuyas diferencias se explican estrictamente en términos de variación en los parámetros de interacción en los mismos genes (Weis, *et al*, 1998). Los dientes provienen de una copia de la cresta neural - craneal, derivada de células mesenquimáticas; éstas células son desiguales para cada grupo, originando así la variedad de formas; por ello se ha propuesto que células ectomesenquimales (clones) poseen información posicional, sin embargo hoy se sabe que la iniciación no tiene información sobre la forma (Stock, 2001).

La formación del diente esta influenciada por la posición en la mandíbula, y es parcialmente independiente de la iniciación dental; el grado de desarrollo de las características forman un gradiente en diferentes dientes de la misma clase, el diente tiende a asemejarse a su vecino inmediato; son progresivamente más diferentes a mayor distancia de los miembros de la clase dental, dicho gradiente es independiente al gradiente de tamaño (Weis, *et al*, 1998). Indudablemente la presencia de escamas placoideas en la región orofaríngea de hipotremados abre nuevas rutas para estudiar el origen y evolución de los dientes.

Con respecto al análisis estadístico, considerando que las escamas placoideas que se localizan en la región orofaríngea sirven tanto para protección como para la alimentación, podemos inferir que las especies que presentan semejanzas de sus escamas, como es el caso de *C. limbatus* y *S. tiburo* cuyas escamas tienden a ser de cierta forma 'cuadradas' puesto que las medidas del largo y ancho son muy similares, esto nos habla de sus hábitos, pues indica que el alimento que ingieren es suave; por

otro lado las especies en las que existen diferencias entre el ancho y el largo de las escamas placoideas, nos indica que la especie tiende a ingerir alimentos que necesitan ser desgarrados/cortados, como es el caso de *S. lewini*, *R. lentiginosus* y *P. reticulatus*; sin embargo se encontraron algunos dientes con morfología diferente a aquéllos encontrados en la misma región, con respecto a esto, Buttler (1995) menciona que el arreglo más primitivo de los dientes orales parece ser una distribución general de los dentículos sobre la alineación en la boca, comparable con su distribución en la piel; tal y como la membrana mucosa de los dentículos en elasmobranquios. Así pues los dientes forman unidades separadas, con arreglo mas o menos equidistante en hileras o campos sobre la superficie; el arreglo de las escamas placoideas esta asociado con un patrón de fibras entrecruzadas de colágeno en la dermis; las escamas que se regeneran después de una herida, presentan un arreglo irregular.

Un diente normal se desarrolla de la extremidad hacia abajo (por divisiones mitóticas), éste crecimiento da como origen una forma cónica con curvatura espiral, en elasmobranquios los bordes de los dientes en la lámina basal se espesan y no hacen hipertrofia.

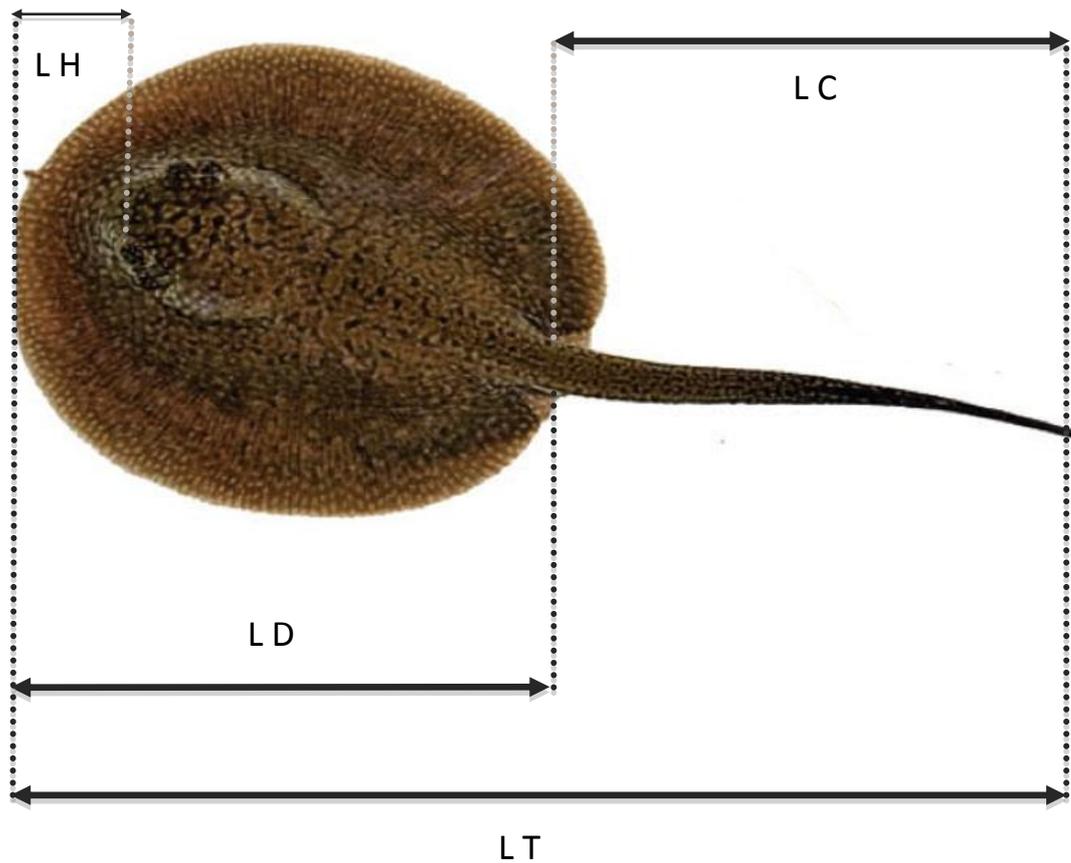
10. CONCLUSIONES.

Con base a lo anterior podemos concluir:

- Se demostró la presencia de escamas placoideas en la región orofaríngea de elasmobranquios hipotremados.
- Las escamas están asociadas principalmente a los arcos branquiales.
- La escama placoideas en hipotremados y su asociación con los arcos branquiales es una nueva evidencia que entra en la discusión del origen de los dientes mandibulares, de ahí que futuros estudios relacionados con su señalización genética pueden contribuir a la resolución de dicha discusión.

11.- ANEXOS

Anexo 1. Medidas morfométricas de *Potamotrygon reticulatus*.



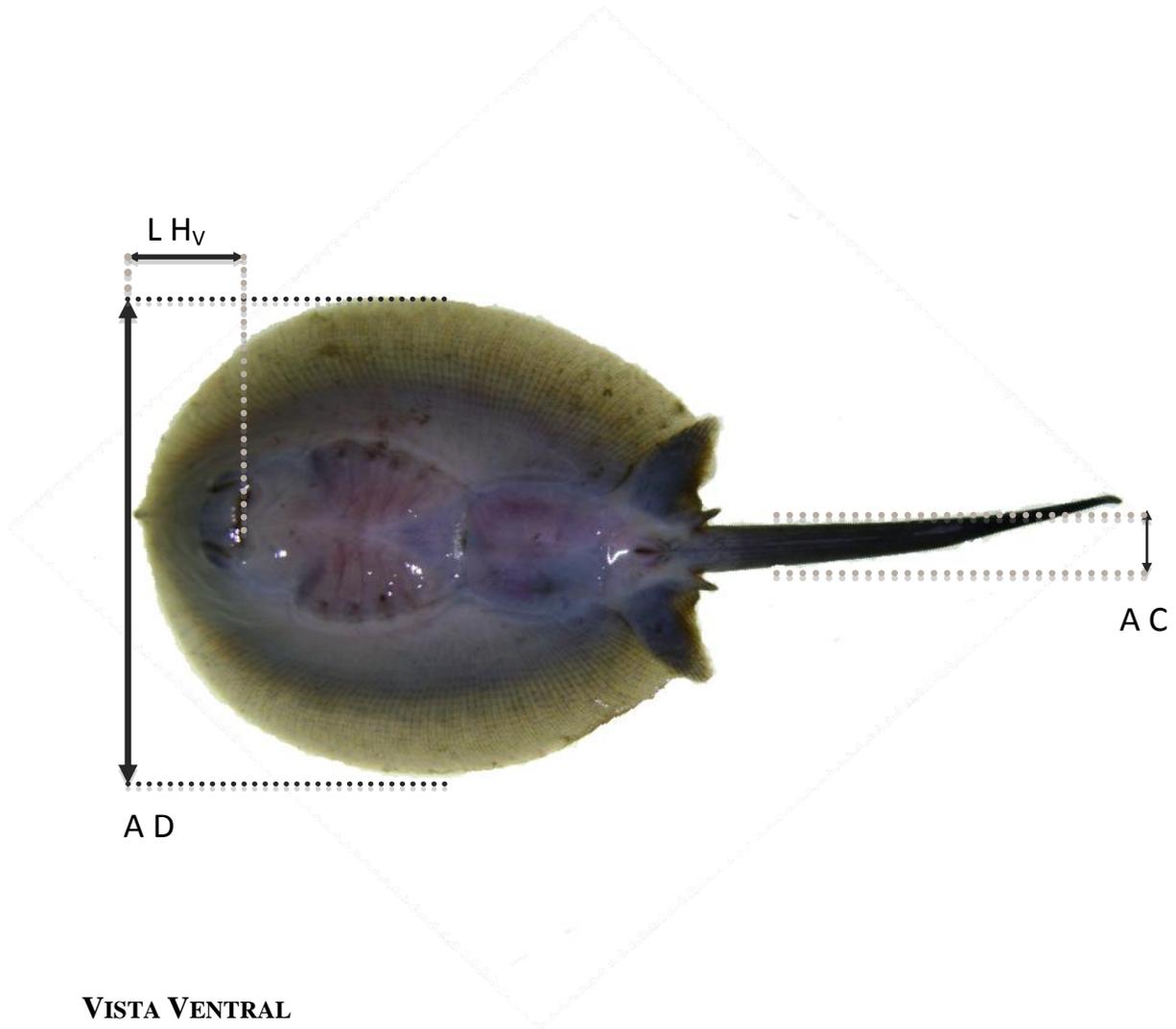
VISTA DORSAL:

L T: Largo Total

L D: Largo del Disco

L C: Largo de la Cola

L H: Largo del hocico



VISTA VENTRAL

A D: Ancho del Disco

A C: Ancho de la Cola

L H_v: Largo del Hocico

Tabla 1. Medidas morfométricas correspondientes a once ejemplares de *P. reticulatus*.

Medidas	Organismos										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
LT	20.3	20.3	15.2	21.4	17.6	21	22.4	21.75	22.5	23	23.5
LD	7.32	9.55	8.48	8.59	9.35	8.25	9.12	9.25	9.46	9.29	9.46
LC	5.85	10.85	7.65	12.75	8.15	12.1	13.28	15.5	13.04	13.17	15
LH	1.74	2.15	2.12	1.36	2.49	1.98	1.24	2.77	2.11	2.98	2.05
AD	6.98	8.95	7.13	8.29	8.16	8.15	8.19	9.31	9.12	9.01	8.93
AC	0.55	0.17	0.35	0.29	0.05	0.11	0.12	0.75	0.78	0.7	0.56
LH _v	1.99	2.13	1.99	1.82	2.24	2.12	1.11	2.05	2.16	2.98	2.16

Valores dados en centímetros.

A D: Ancho del Disco

A C: Ancho de la Cola

L H: Largo del Hocico

L T: Largo Total

L D: Largo del Disco

L C: Largo de la Cola

L H_v: Largo del hocico en vista ventral

Anexo 2. Análisis Alométrico para la especie *P. reticulatus*.

Tabla 2. Medidas alométricas, se muestran únicamente las medidas que presentaron relación entre ellas.

Medidas	α	b	r (Pob)	t	Condición
LD vs AD	0.9799	0.9808	0.8259 (P <0.05)	0.09 (P <0.05)	Isometría
LD vs LC	2.5288	0.0442	0.602 (P <0.05)	-1.6120 (P <0.05)	Isometría
LD vs AC	-0.4747	0.8306	-0.0416 (P <0.05)	0.3882 (P <0.05)	Isometría
LT vs LC	1.7064	0.0634	0.6643 (P <0.05)	-1.6120 (P <0.05)	Isometría
LT vs AD	0.4911	1.8863	0.602 (P <0.05)	2.7020 (P <0.05)	Alometría negativa
LC vs AD	0.2667	4.3901	0.602 (P <0.05)	13.6469 (P <0.05)	Alometría negativa
LH vs LH _v	0.7201	1.2161	0.602 (P <0.05)	1.7154 (P <0.05)	Isometría

A D: Ancho del Disco

A C: Ancho de la Cola

L H: Largo del Hocico

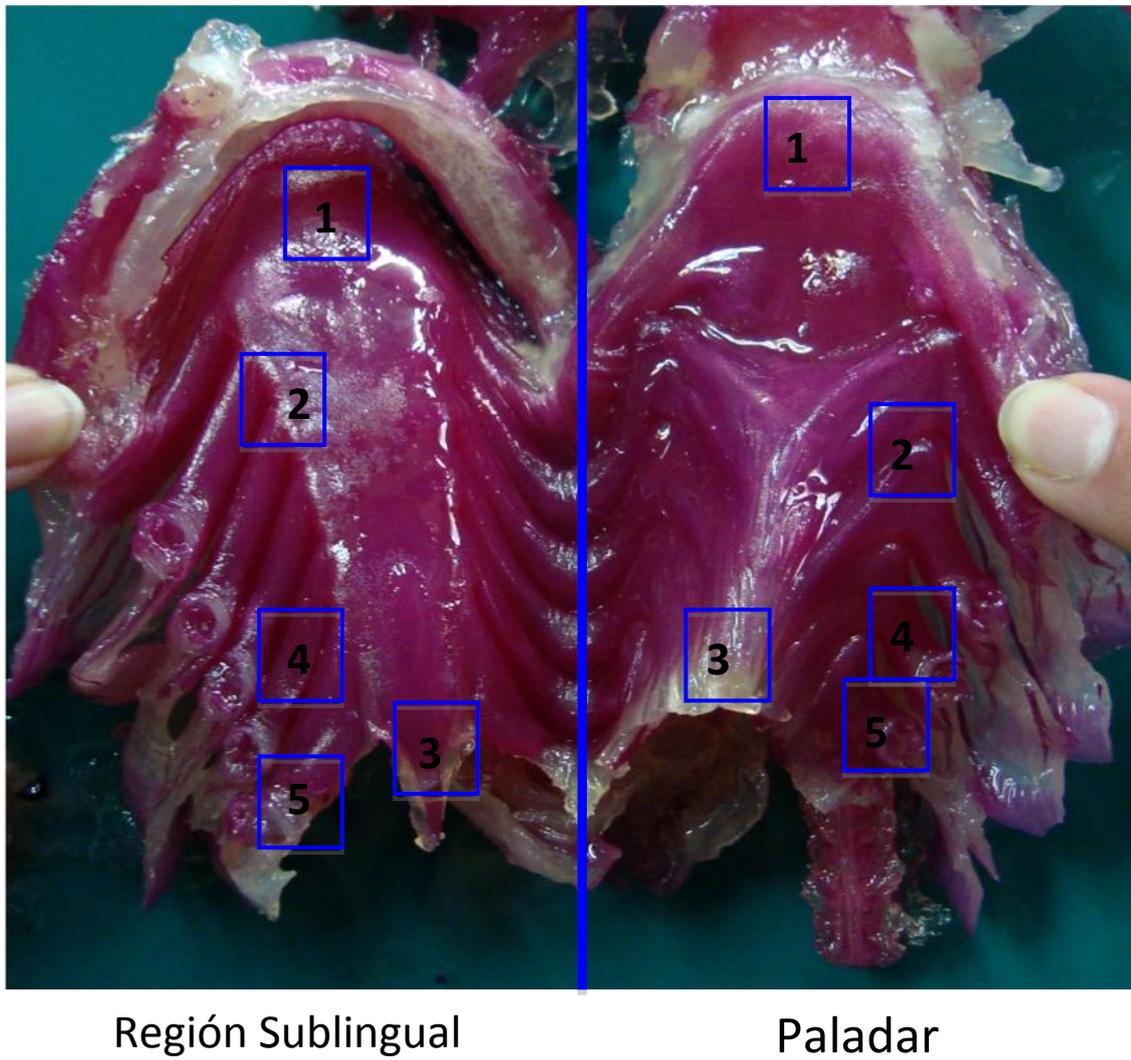
L T: Largo Total

L D: Largo del Disco

L C: Largo de la Cola

L H_v: Largo del hocico en vista ventral

Anexo 3. Regionalización para la toma de muestras dentro de la región orofaríngea.



- 1.- Superior
- 2.- Base de los Arcos Branquiales
- 3.- Inferior
- 4.- 4° Arco Branquial
- 5.- Último Arco Branquial

12. BIBLIOGRAFÍA

- Borrego, V. A. (2001) Contribución al Estudio Osteológico del charal (*Chirostoma humboldtianum*). Tesis de Licenciatura. FES Iztacala. UNAM. 10.
- Buttler P.M. (1995). Ontogenetic Aspects of Dental Evolution. *Int. Journal of Developmental Biology*. 39: 25-34
- Cappetta H. (1987). *Handbook of Paleichthyology, Vol 3B, Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii*. Gustav Fischer Verlag. New York. 193 pp.
- Capretz B. S. J.P. (2009). Revisão taxonômica e morfológica do complexo *Potamotrygon orbignyi*. Dissertação (Mestrado) Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. São Paulo. Pp. 197.
- Compagno L. (1984). *Sharks of the World* FAO Species Catalogue. World Wide Web Electronic publication. www.fishbase.org
- Compagno L. , Dando M. and Fowler S. (2005). *Sharks of the World*. Princeton Field Guides. United States. Pp. 368.
- Dingekus, G. and Uhler L.D. (1977) Enzyme Clearing or Alcian Blue Stained Whole Smal Vertebrates or Demostration of Cartilage. *Stain Technology*. Vol. 52. No. 4. 229-232.
- Donoghue, P. C. J. (2002) Evolution of Development of the Vertebrate Dermal and Oral Skeletons: Unraveling Concepts, Regulatory Theories and Homologies. *Paleobiology*. 28(4). 153-159.
- Frasser, G.J.; Graham A. and Smith M.M. (2006) Developmental and Evolutionary Origins of the Vertebrate Dentition: Molecular Control for Spatio-temporal Organisation of Tooth Sites in Osteichthyans. *Journal of Experimental Zoology (MOL DEV EVOL)* 306B: 183–203.
- Fraser, G.J.; Hulsey C.D.; Bloomquist R.F.; Uyesugi K.; Manley N.R. and Streelman T. (2009) An Ancient Gene Network is Co-opted for Teeth on Old and New Jaws. *PLoS Biol* 7(2): e1000031. doi:10.1371/journal.pbio.1000031 .
- González-Barba G. (2003). Descripción de Asociaciones Faunísticas de Elasmobranquios Fósiles del Eoceno Superior (Priaboniano) de las Formaciones Tepetate y Bateque de Baja California Sur, México. La Paz, Baja California Sur, México. Instituto Politecnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Departamento de Pesquerías y Biología Marina. Tesis de Maestría. 226 pp-

- Hickman, C.P.; Roberts L.S.; Larson A.; L'Anson H. y Eisenhour D.J. (2006) Principios Integrales de Zoología. 13ª Ed. Mc.Graw Hill. Madrid. España. 584-588.
- Hildebrand M. (1982). Anatomía y Embriología de los Vertebrados. Ed. Limusa. México. 844 pp.
- Hollister, G. (1932). Clearing and Dyeing Fish for Bone Study. Zoologica: N.Y. Zoological Society. Vol. 13. No. 10. 89-101.
- Hubbell G. (1996). Using Tooth Structure to Determine the Evolutionary History of the White Shar. In Great With Sharks. The Biology of Carcharodon carcharias. Ed. Klimley A.P. y Ainley D.G. Academic Press. USA. Chapter 3:9-18.
- Johanson, Z. and Smith M.M. (2003) Placoderm Fishes, Pharyngeal Denticles and the Vertebrate Dentition. Journal of Morphology. 257: 289-307.
- Johanson, Z. and Smith M.M. (2005) Origin and Evolution of Gnathostome Dentitions: A Question of Teeth and Pharyngeal Denticles in Placoderms. Biol. Rev. 303-345.
- Kardong, K.V. (2007) Vertebrados. Anatomía Comparada, Función y Evolución. 4ª Ed. Mc.Graw Hill Interamericana. Madrid. España. 81-95.
- Lamilla, J. y C. Bustamante. (2005). Guía para el Reconocimiento de: Tiburones, Rayas y Quimeras de Chile. Oceana 17(nov. 2005):1-80
- Mallat, J. (1996) . Ventilation and the Origin of Jawed Vertebrates: A New Mouth. Zoological Journal of the Linnean Society. 117: 329- 404.
- Märss, T. and Wilson M.V.H. (2008) Buccopharyngo-branchial Denticles of Phlebolepis elegans Pander (Thelodonti, Agnatha). Journal of Vertebrate Paleontology. 28 (3): 601-612.
- McCollum, M. and Sharpe P.T. (2001) Evolution and Development of Teeth. Journal of Anatomy. 199: 153-159.
- Mitsiadis, T. and Smith M.M . (2006) How Do Genes Make Teeth to Order Through Development?. Journal of Experimental Zoology. (Mol Dev Evol) 306B :177 – 182.
- Mojeta A. (2005). Underwater World Shark. White Star. China. 167.
- Portal São Francisco. <http://www.portalsaofrancisco.com.br/alfa/filo-cordata/filo-chordata-11.php>
- Quintero M. M. O. (2008). Correlación Anatómica entre el Exoesqueleto del Tiburón Martillo Sphyrna lewini y el Pez Guitarra Rhinobatus lentiginosus. Tesis de Licenciatura. FES Iztacala. UNAM. 55 pp.

- Romer S.A. y Parsons T.S. (1981). Anatomía Comparada. 5° edición. Ed. Interamericana. México. 428 pp.
- Ruíz, C.A.J. (1993) Contribución al Estudio Osteológico de Elasmobranquios Hipotremados del Golfo de México a través de la técnica de transparentación. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala. UNAM. 20-24.
- Sire, J.Y. and Huysseune A. (2003) Formation of Dermal Skeletal and Dental Tissues in Fish: A Comparative and Evolutionary Approach. *Biol. Rev.* 78. 219-249.
- StatSoft, Inc. (2008). STATISTICA (Data Analysis Software System), Version 8.0. www.statsoft.com.
- Stock D.W. (2001). The Genetic Basis of Modularity in the Development and Evolution of the Vertebrate Dentition. The Royal Society.
- Walker, M. and Kimmel C. (2007) A Two-color Acid Free Cartilage and Bone Stain for Zebrafish Larvae. *Biotechnic & Histochemistry*. 82 (1): 23-28.
- Weiss, K.M.; Stock D.W.; and Zhao Z. (1998) Dynamic Interactions and the Evolutionary Genetics of Dental Patterning. *Critical Reviews in Oral Biology and Medicine*. 9(4): 369- 398.
- Wheichert K. Y Presch V.C. (1981). Elementos de Anatomía de los Cordados. 2° Edición. MacGraw-Hill. México. D.F. pp. 107-176.