



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

---

---

Descripción anatómica del esqueleto y musculatura cefálica  
de *Narcine vermiculatus* (Torpediniformes: Narcinidae)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA:

ISABEL AGUILAR MUÑOZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. MÓNICA GONZÁLEZ ISÁIS



LOS REYES IZTACALA, EDO. MÉX., 2014



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

## DEDICATORIAS

*A mis padres: Melquiades Aguilar y Dolores Muñoz*

*A mi abuela: Agustina Cortés*

*A Fernanda, Carlos, Ariel y Francisco*

*A amigos y familiares*

*"Por mi raza hablará el espíritu"*

# AGRADECIMIENTOS

*A mis padres por el apoyo que siempre me han dado y los grandes sacrificios que han hecho por mí, porque a pesar de todo nunca me han dejado caer.*

*A mi abuela porque sin deberla ni temerla está conmigo siempre.*

*Toda mi existencia les estaré agradecida a ustedes 3 por lo que soy, por lo que no y por lo que seré.*

*A mi directora de tesis la Dra. Mónica González Isáis y al M. en C. Héctor Montes por haberme aceptado en el laboratorio y darme la oportunidad de entrar en el mundo de los batoideos, pero sobre todo gracias por la enorme confianza, paciencia, apoyo y amistad que me brindaron el tiempo que permanecí con ustedes.*

*A la M. en C. Alba Márquez por brindarnos su casa y apoyo durante la colecta.*

*A mis sinodales el Dr. Jorge R. Gersenyies Rodríguez, el M. en C. Mario Cárdenas León y el M. en C. Rodolfo García Collazo por sus aportaciones y tomarse el tiempo para la revisión de este proyecto.*

*A los pescadores de Boca del cielo, Chiapas en especial al Sr. Ruperto y su esposa Nelly y a la Sociedad Cooperativa de pescadores "Vicente Guerrero" en especial a su presidente el Sr. Anael por que de manera más amable y desinteresada accedieron ayudarnos a la colecta de material.*

*A José Olvera por la toma fotográfica de las aletas pares e impares y el esqueleto hiobranquial.*

*A Fernando Segura por abrirme las puertas de la percepción y mostrarme los mundos paralelos, por todo lo que hemos vivido y por intentar hacerme crecer como persona y como bióloga.*

*A mis amigos de la carrera, por los buenos y malos ratos que hemos pasado como amigos y como biólogos.*

*A todos ustedes y a los que me faltaron, gracias y...*

*"Hasta la victoria siempre por siempre y adelante"*

*(Ernesto el "che Guevara")*

**"NUESTRA LEALTAD ES PARA LAS ESPECIES Y EL PLANETA.  
NUESTRA OBLIGACIÓN DE SOBREVIVIR NO ES SÓLO PARA  
NOSOTROS MISMOS SINO TAMBIÉN PARA ESE COSMOS,  
ANTIGUO Y VASTO, DEL CUAL DERIVAMOS."**

**C. SAGAN (1934-1996)**

# ÍNDICE

Resumen.....	6
Introducción.....	7
Antecedentes.....	12
Justificación.....	14
Objetivos.....	15
Material y métodos.....	16
Resultados	
➤ Descripción de musculatura.....	19
➤ Descripción del esqueleto.....	31
Discusión.....	41
Conclusiones.....	46
Literatura citada.....	47

## RESUMEN

Los torpedos del género *Narcine* son organismos pequeños característicos de ambientes arenosos y fango-arenosos, forman parte de la fauna asociada al camarón. Se distinguen del resto de los Torpediniformes por presentar una combinación de caracteres únicos que incluyen: dientes dispuestos en bandas, cartílagos labiales robustos y la ramificación de los cartílagos anterorbitales.

Se colectó un total de 10 organismos de la especie *Narcine vermiculatus* en las costas de Guerrero y Chiapas, con el objetivo de describir la musculatura craneal dorsal y ventral, así como las estructuras esqueléticas; para lo cual fueron disectados por la técnica de descarnamiento manual y posteriormente procesados mediante la técnica de transparentación con tinción diferencial.

Se encontró que la musculatura craneal de *Narcine vermiculatus* no presenta variación, sin embargo, existen diferencias con otras especies de Torpedinoideos. En la musculatura craneal dorsal los músculos que variaron fueron: el elevador rostral, el epiaxial, el espiracularis y el cucularis que no ha sido descrito en las especies *Narcine brasiliensis* y *Diplobatis ommata*. En la musculatura craneal ventral fueron: el depresor rostral, depresor hiomandibular, interbranquiales, preorbitalis medialis (no descrito en *Diplobatis ommata*) y el complejo cuadratomandibular.

En el esqueleto las diferencias están relacionadas con el sexo y la talla. La fontanela posterior solo se observó en el cráneo de organismos juveniles; en el esqueleto hiobranquial los machos presentaron un foramen en el cartílago hiomandibular, mientras que en las hembras sólo se observó una reminiscencia; el número de radios en aletas pectorales, caudales y dorsales en ambos sexos aumentan conforme la talla del organismo, mientras que en las aletas pélvicas de los machos el número se reduce por la presencia de los gonopterigios.

## INTRODUCCIÓN

La clase Chondrichthyes es un grupo monofilético de peces. Su registro fósil data del Jurásico, donde está representado por formas poco especializadas que tienen caracteres intermedios con los seláceos (González, 2003). Comprenden dos subclases: Holocephalii (Quimeras) y Elasmobranchii (Tiburones y Rayas) (Last y Stevens, 1994) (Figura 1).

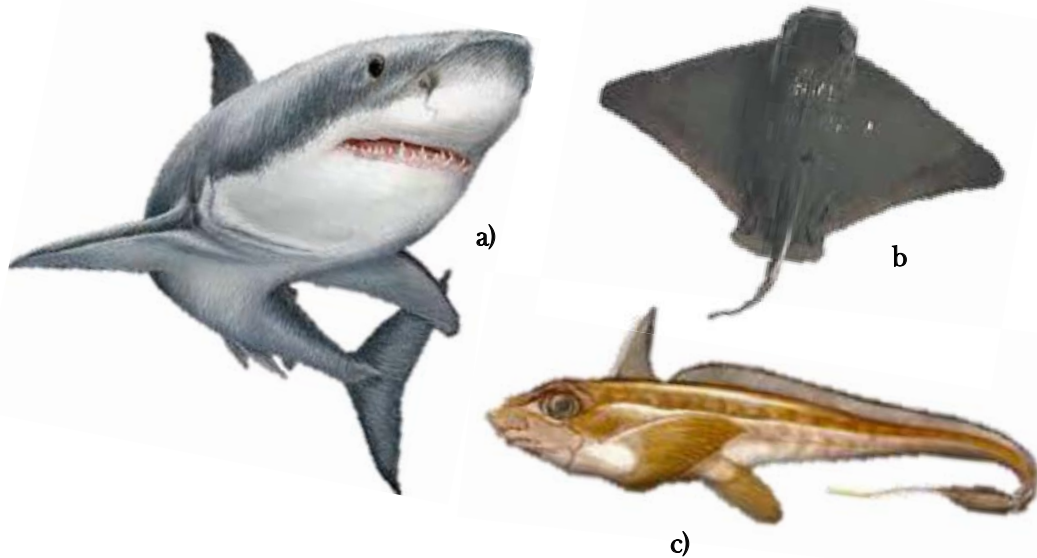


Figura 1. Subclases de Chondrichthyes a) tiburones b) rayas c) quimeras.

Dentro de las características presentes en Elasmobranquios se encuentra un esqueleto cartilaginoso, el cuerpo cubierto por dentículos dérmicos, las hendiduras branquiales se encuentran al descubierto y carecen de vejiga natatoria. A diferencia de los peces óseos, producen pocas crías, tienen baja fecundidad y un crecimiento lento, presentan un desarrollo embrionario que puede ser vivíparo placentado, vivíparo aplacentado y ovíparo (Camhi *et al.*, 1998).

Su tracto digestivo posee un estómago y una válvula intestinal espiralada y en su porción distal, la glándula rectal que está relacionada con la regulación iónica. El páncreas y el bazo están bien diferenciados (Nadal, 2001).



En los peces batoideos las formas corporales son modificadas y especializadas, las aletas pectorales se fusionan en la región anterolateral de la cabeza formando una estructura denominada disco. Este suele ser más ancho que largo y puede ser fusiforme, ovalado, circular, rómbico o triangular. La boca es ventral y se encuentra en posición subterminal (excepto en *Manta sp.*); las aberturas branquiales y los orificios nasales se localizan en la superficie ventral, mientras que los ojos y los espiráculos en posición dorsal (Guerrero, 2008) (Figura 2).

Algunas especies carecen de aletas dorsales o presentan de una a dos, las cuales no están constituidas por espinas, sin embargo, pueden presentar una estructura de defensa denominada aguijón, situada en el primer tercio de la cola. No presentan aleta anal, y la aleta caudal puede ser heterocerca o dificerca; los dentículos dérmicos se ubican en la región dorsal y presentan patrones de distribución utilizados como caracteres taxonómicos (Bigelow y Schroeder, 1953; Compagno, 1984; McEachran y Di-Sciara, 1995; Tricas *et al.*, 1998; Guerrero, 2008).

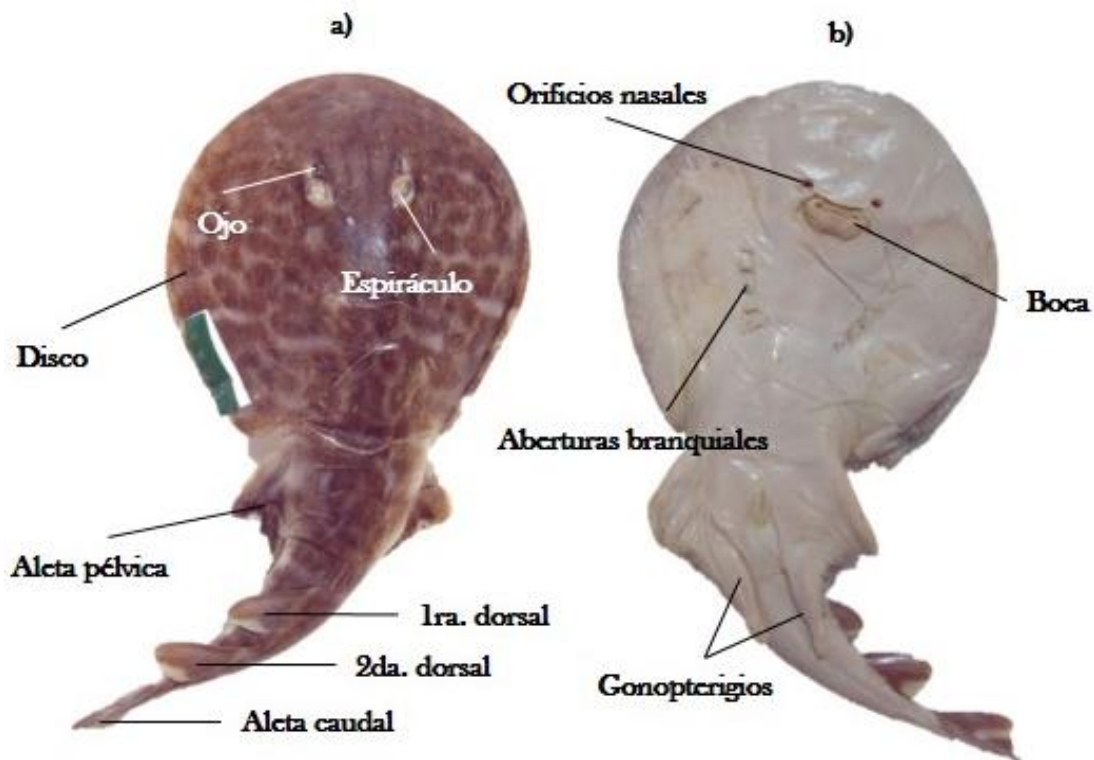


Figura 2. Características morfológicas de los Batoideos a) vista dorsal b) vista ventral.

La musculatura se inserta firmemente en el esqueleto y su función es efectuar los movimientos de las partes esqueléticas y la locomoción, en elasmobranquios la musculatura branquial es la más importante ya que interviene en el movimiento de los arcos viscerales, mandíbula y cintura pectoral; comienza por delante del arco mandibular y sus elementos musculares se disponen en serie en cada uno de los sucesivos arcos viscerales (Ziswiler, 1978; Weichert y Presh, 1981; Godínez, 1998; López, 2011).

La posición del arco mandibular varía de anterior para los tiburones, a ventral en los batoideos, de tal manera que la musculatura del cráneo, del arco hioideo (constrictores ventrales profundos) y mandibular (abductor mandibular, elevador palatocuadrado, espiracularis, preorbitales, constrictores ventrales y elevador mandibular) son más complejos en estos últimos (Compagno, 1977; McEachran *et al.*, 1996; Wilga y Motta, 1998; Navarro, 2011).

En cuanto al esqueleto, podemos mencionar que está formado por cartílago hialino calcificado (hidroxiapatita poligonal calcificada), no hay reemplazo por hueso hialino endocondral; una de sus funciones es la de proporcionar soporte y en consecuencia, determinar indirectamente la forma del organismo (Lagler *et al.*, 1990).

El cráneo está formado por una cápsula cartilaginosa compuesta de varios segmentos; el segmento más caudal es pequeño y con un gran orificio, el foramen mágnum. Ventralmente se encuentra el cóndilo occipital que se articula con el cuerpo de la primera vertebra, en la porción posterior se encuentran las cápsulas óticas que alojan al oído interno. En dirección rostral se observan las cavidades oculares. El neurocráneo está atravesado por numerosos orificios, por donde pasan vasos sanguíneos y nervios. Se menciona que el neurocráneo y la región branquial en miliobátidos son los más complejos de los elasmobranquios, mostrando una significativa variación en la región ventral (Bessonart y Rodríguez, 2007).

Presentan articulaciones sinfisiales tanto en el palatocadrado como en el cartílago de Meckel, estas articulaciones en algunas especies de la superfamilia Myliobatidae están fusionadas (Compagno, 1999; Navarro, 2011).

Los Chondrichthyes son animales cosmopolitas, versátiles y se han adaptado a un gran número de hábitats y nichos ecológicos, si bien en su mayoría son organismos marinos, existen especies que habitan permanentemente en aguas continentales o aquellas que penetran las aguas costeras en algún momento de su ciclo de vida (McEachran y Di-Sciara, 1995; Guerrero, 2008).

La subclase Elasmobranchii consta de 13 ordenes, de los cuales nueve agrupan a 403 especies de tiburones en 33 familias, mientras que 534 especies de rayas y mantarrayas (peces batoideos) se ubican en 17 familias distribuidos en cinco ordenes, siendo estos: Torpediniformes, Pristiformes, Rajiformes, Rhinobatiformes y Myliobatiformes (Compagno, 1977) (Figura 3).

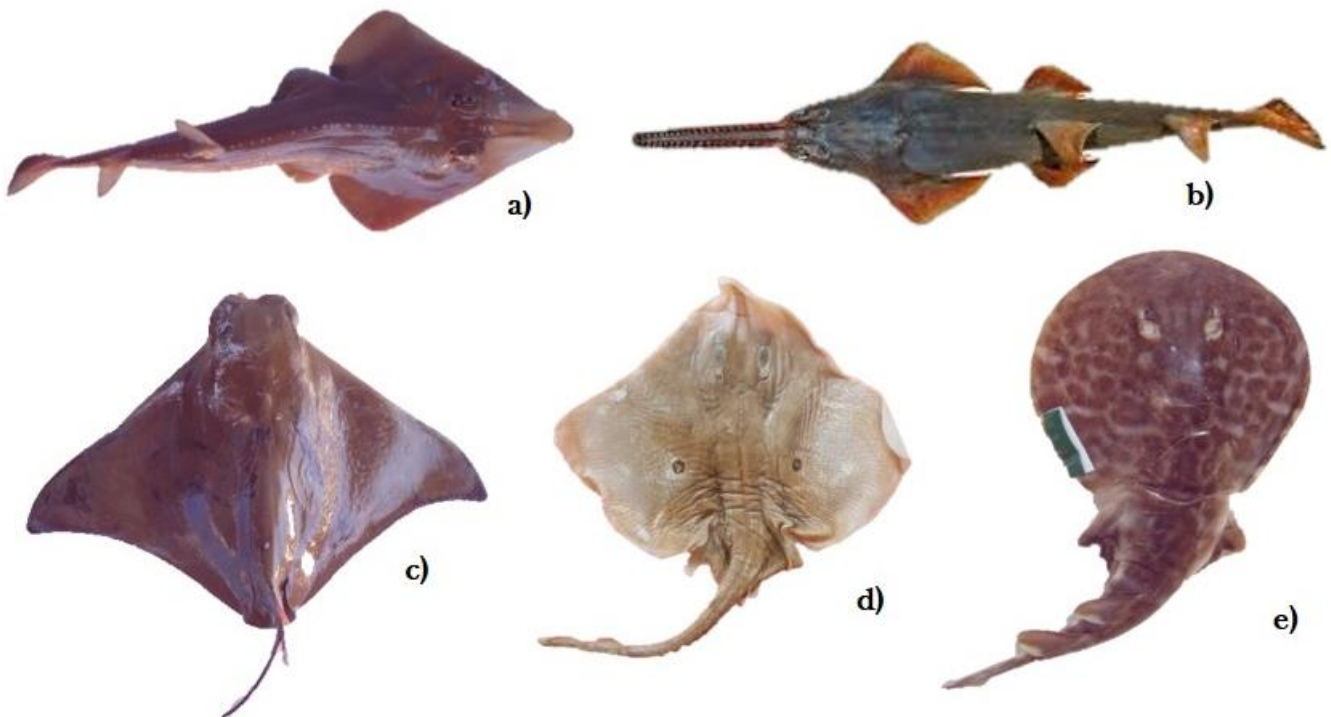


Figura 3. Ordenes de Batoideos. a) Rhinobatiformes, b) Pristiformes, c) Myliobatiformes, d) Rajiformes, e) Torpediniformes.

El suborden Torpediniformes comprende especies que se caracterizan por tener un rostro corto, cabeza y cuerpo deprimidos, los troncos y aletas pectorales forman un disco relativamente grueso en el que se hallan los músculos formados por placas motoras organizadas en series, los ojos son proporcionalmente pequeños, detrás de ellos se hallan los espiráculos. La cola es robusta y no está demarcada del tronco; más corta que el disco, con solapas cutáneas a lo largo del borde lateral inferior. La característica más importante del grupo es que presentan dos órganos eléctricos, que ocupan desde la parte anterior del disco hacia adelante (Nadal, 2001). Cuatro son las familias actualmente reconocidas de este grupo: Hypnidae (monotípica), Torperdinidae, Narkidae y Narcinidae (Fechhelm y McEachran, 1984).

Los miembros de la Familia Narcinidae son característicos de ambientes arenosos y fango-arenosos y forman parte de la fauna asociada al camarón. Se distinguen porque la región anterior del cuerpo, que incluye las aletas pectorales es de forma semicircular. Presentan una boca relativamente pequeña y protractil (formando un corto tubo) con pequeños dientes monocúspides que están dispuestos en una banda en cada mandíbula (Torres-Orozco, 1991; McEachran y Di-Sciara, 1995; Valadez, 2000).

Para esta familia se tienen registradas 37 especies contenidas en nueve géneros: *Benthobatis* Alcock 1898, *Diplobatis* Bigeloy y Schroeder 1948, *Discopyge* Heckel 1846, *Narcine* Henle 1834, *Crassinarke* Takagi 1951, *Heteronarce* Regan 1921, *Narke* Kaup 1826, *Temera* Gray 1831 y *Typhlonarke* Waite 1909. En México se tienen cinco especies contenidas en dos géneros *Narcine bancroftii* Griffith y Smith 1834, *Narcine brasiliensis* (Olfers 1831), *Narcine entemedor* Jordan y Starks 1895, *Narcine vermiculatus* Breder 1928 y *Diplobatis ommata* (Jordan y Gilbert 1890).

## ANTECEDENTES

Se han realizado diversos trabajos sobre la anatomía de peces batoideos enfocados en la descripción de estructuras esqueléticas y musculares en las que destacan:

- Fechhelm y McEachran en 1984 describieron el esqueleto de especies del género *Diplobatis* e hicieron una comparación con el género *Narcine* mencionando que existe variación en la mayoría de los caracteres.
- Miyake en 1988 describió la musculatura de especies de los géneros *Urotrygon* y *Urolophus*, los cuales fueron comparados con otros grupos de batoideos en los que se incluye al grupo de los Torpediniformes.
- Nishida en 1990 describió el esqueleto y musculatura de los miliobátidos, propone una nueva clasificación filogenética basada en la comparación de dichos caracteres con otras familias de batoideos en el que integra a los géneros *Narcine* y *Diplobatis*.
- Ruíz en 1993 trabajó con 3 especies de batoideos incluyendo a *Narcine brasiliensis*, en el que describe los cartílagos interrostrales orbitales, el gran desarrollo del cartílago anterorbital, cinturas pectoral y pélvica y neurocráneo.
- González en 1996 realizó un análisis filogenético de 12 especies de batoideos pertenecientes a las familias Rhinobatidae, Rajidae, Narcinidae, Dasyatidae, Urolophidae, Gymnuridae y Myliobatidae, con base en la descripción del neurocráneo y esqueleto hiobranquial.

- ’ Martínez en 1996 realizó un análisis del esqueleto de *Raja texana*, describiendo las estructuras del cráneo, escapulacoracoides, cintura pectoral y pélvica y gonopterigios en diferentes etapas de desarrollo.
  
- ’ Godínez en 1998 describió y comparó la musculatura craneal y branquial de especies pertenecientes a los géneros *Rhinobatos* y *Zapteryx*. Reporta que las diferencias en las especies de *Rhinobatos* fueron mínimas contrario a las diferencias de la musculatura branquial que se da en ambos géneros.
  
- ’ Wilga y Motta en 1998 estudiaron el patrón de la actividad muscular cefálica y mandibular de *Rhinobatos lentiginosus*; mencionando la función que tienen los músculos en el movimiento mandibular, observaron que este patrón difiere al de otros elasmobranquios.
  
- ’ Villavicencio en el 2000 definió la posición taxonómica de *Narcine entemedor* y *Narcine brasiliensis* a partir de análisis morfométricos, anatomía y coloración, por otra parte describe la edad y crecimiento de ambas especies mediante cortes en vertebras.
  
- ’ Wilga y colaboradores en el 2001 estudiaron las modificaciones y cambios anatómicos del patrón de la actividad muscular en 3 grupos de elasmobraquios: Galea, Squalea y Batoidea en el que sugieren un sinnfín de modificaciones en los patrones de actividad muscular en el curso de la evolución.
  
- ’ González en el 2003 describió el esqueleto y musculatura de 12 especies de la superfamilia Myliobatoidea, observó que en la anatomía del esqueleto existe una gran variabilidad entre los géneros, mientras que la musculatura presenta poca variación en especies del mismo género, los cuales se pueden deber a los diferentes hábitos.

- ’ Dean y Motta, en el 2004 describieron la musculatura craneal y mandíbula de *Narcine brasiliensis*, mencionan que la mandíbula es muy protusible y fácil de manejar, apropiada para el estilo de vida de esta especie, proponen un acoplamiento mandibular que se relaciona con el cartílago de Meckel y la musculatura craneal.
- ’ López en el 2011 realizó un estudio morfológico de la musculatura craneal y cerebro de *Diplobatis ommata* encontrando que la anatomía del sistema muscular y nervioso es similar a la de otros batoideos; a pesar de mostrar una musculatura craneal muy conservadora, presenta ciertas características típicas de los Torpediniformes.

## JUSTIFICACIÓN

Pocos son los estudios realizados sobre el grupo de los Torpediniformes por lo que es importante realizar descripciones anatómicas en dicho grupo y en especial *Narcine vermiculatus* ya que de esta especie no se tiene descripción alguna.

## **OBJETIVO GENERAL**

- Describir el esqueleto y la musculatura cefálica de *Narcine vermiculatus*.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

- Describir el esqueleto de *Narcine vermiculatus*.
- Describir la musculatura cefálica dorsal y ventral de *Narcine vermiculatus*.
- Comparar la musculatura encontrada en *Narcine vermiculatus* con la descrita para *Narcine brasiliensis* y *Diplobatis ommata*.



## MATERIAL Y MÉTODOS

TRABAJO EN CAMPO: Se colectó un total de 10 organismos de la especie *Narcine vermiculatus* en las costas de Guerrero y Chiapas por medio de chinchorro playero y red de arrastre en barco camaronero. Dichos organismos fueron identificados con las claves de McEachran y Di-Sciara (1995), se tomaron medidas morfométricas de cada uno (Figura 4) y posteriormente fueron fijados con formol salino al 10%.

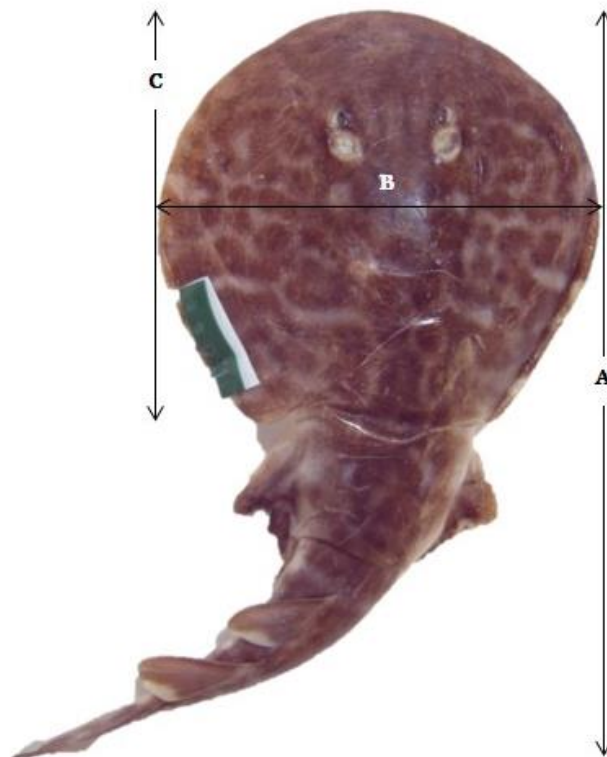


Figura 4. Medidas morfométricas. A) Longitud total, B) Ancho del disco, C) Longitud del disco.

TRABAJO EN LABORATORIO: Los especímenes fueron lavados en agua corriente para retirar el exceso de formol. Para la descripción de la musculatura craneal, se disectaron mediante la técnica convencional. De cada músculo se observó la forma, disposición, dirección de las fibras, origen e inserción. La terminología que se empleó es la utilizada por De Andrés *et al.* (1987), Nishida (1990), Miyake *et al.* (1992), Godínez (1998) y Wilga y Motta (1998).

Posteriormente, fueron procesados mediante la técnica de transparentación con tinción diferencial modificada de Dingerkus y Ulher (1977), la cual se describe a continuación. Cabe señalar que esta técnica se empleó en organismos menores de 60 cm.

- a) Fijación de los organismos en formol al 10%, al menos durante 72 horas.
- b) Lavado en agua corriente para quitar el exceso de formol.
- c) Quitar piel y vísceras a los organismos.
- d) Deshidratación del organismo en un tren de alcohol etílico (20, 40, 60, 80, 90 y 100%).
- e) Tinción con azul de alciano durante 24 horas.
- f) Rehidratación con alcohol etílico (100, 90, 80, 60, 40 y 20%).
- g) Lavado en agua durante 24 horas.
- h) Tinción con rojo de alizarina "S" durante 24 horas.
- i) Lavado en agua durante 24 horas.
- j) Colocación de los organismos en solución de KOH al 2%, hasta la maceración del músculo. Este proceso duró aproximadamente 30 días.
- k) Transparentación de los organismos en un tren de glicerina (20, 40, 60, 80, 90 y 100%).
- l) Almacenamiento de los organismos en glicerina al 100%.

Finalmente, se describieron las siguientes estructuras del esqueleto: neurocráneo, arcos branquiales, sinarcualia y cinturas pectoral y pélvica, donde se utilizó la terminología empleada por Nishida (1990), Miyake y McEachran (1991), Carvalho y Seret (2002) y Menni *et al.* (2008).

Adicionalmente se tomó un registro fotográfico utilizando las cámaras OLYMPUS SZ-20, SAMSUNG ES20 y SONY ALFA 200 LENTE 17-20 y una esquematización de las estructuras con ayuda de un microscopio estereoscópico marca LEICA EZ4D.

# RESULTADOS



## SISTEMA MUSCULAR

## DESCRIPCIÓN DE LA MUSCULATURA

Vista dorsal 1er. Nivel (Figuras 6 y 7):

Elevador rostral (LR): Constituido por un solo paquete muscular que se origina en la parte anterolateral del músculo epiaxial y las capsulas oticas y corre anterolateralmente hasta insertarse mediante un tendón en la zona anterolateral del cartílago anterorbital.

Epiaxial (EP): Se origina en la porción medial del cartílago escapulacoracoides y corre anteriormente insertándose en la parte posterior de las capsulas óticas.

Cucularis (CC): Se origina en la porción lateral del cartílago escapulacoracoides y corre anteriormente por debajo del elevador rostral y se inserta mediante un tendón a la altura del constrictor branquial superficial dorsal 4.

Constrictores branquiales superficiales dorsales (CBSD): Son cinco pares de músculos ubicados en posición lateral, las membranas que hay entre ellos proporcionan tanto el origen como la superficie de inserción de cada músculo, corren anteriormente desde su origen.

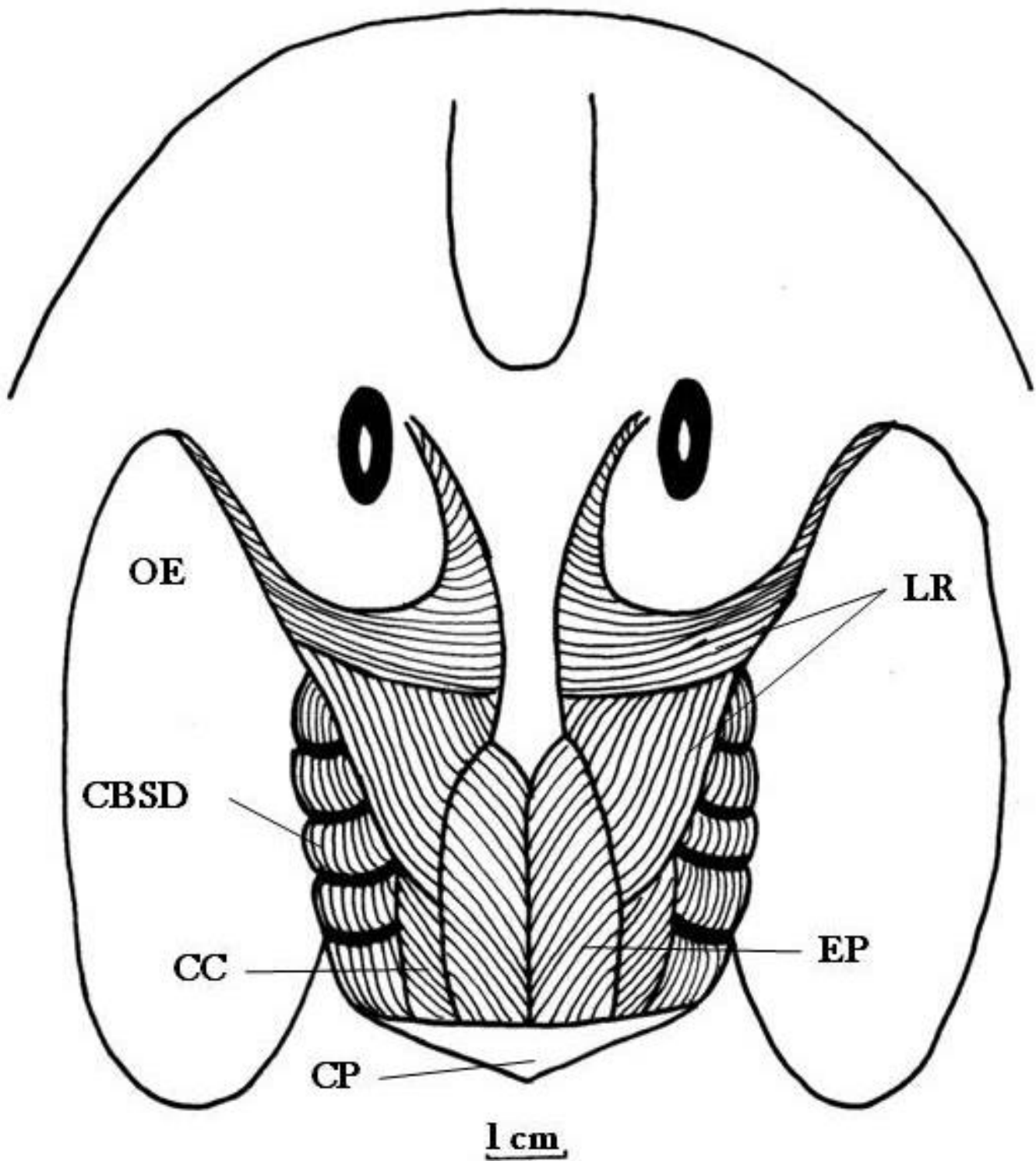


Figura 6. Vista dorsal nivel 1. CBSD: constrictores branquiales superficiales dorsales, CC: cucularis, CP: cintura pectoral, EP: epiaxial, LR: elevador rostral, OE: órgano eléctrico.

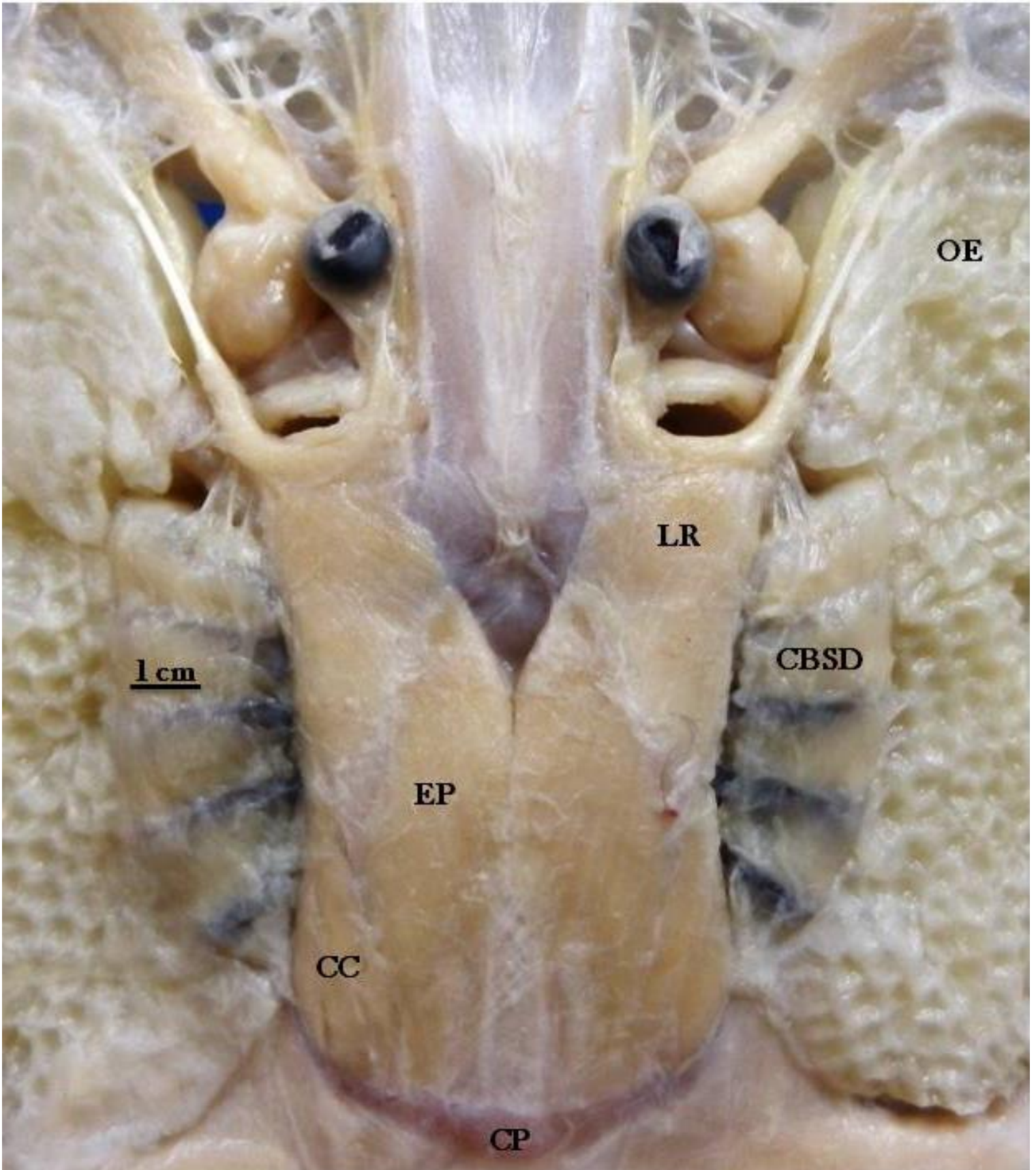


Figura 7. Vista dorsal nivel 1. CBSD: constrictores branquiales superficiales dorsales, CC: cucularis, CP: cintura pectoral, EP: epiaxial, LR: elevador rostral, OE: órgano eléctrico.

## Vista dorsal 2do. Nivel (Figuras 8 y 9):

Elevador hiomandibular (LH): Se origina en la región lateral de las capsulas óticas y corre lateralmente insertándose en la región ventral del cartílago hiomandibular.

Elevador del palatoc cuadrado (LP): Se origina sobre las capsulas óticas, sus fibras se dirigen anteriormente pasando por debajo del ojo hasta insertarse en la región anterolateral del cartílago palatoc cuadrado que se encuentra en la parte ventral de cráneo.

Espiracularis (SP): Se origina sobre la placa basal del neurocráneo, sus fibras se disponen sobre la región dorsal del cartílago espiracular y se inserta en la región dorsal del cartílago hiomandibular.

Preorbital lateral (POL): Se origina en el cartílago anterorbital, sus fibras corren posteriormente hasta insertarse en el complejo cuadratomandibular.

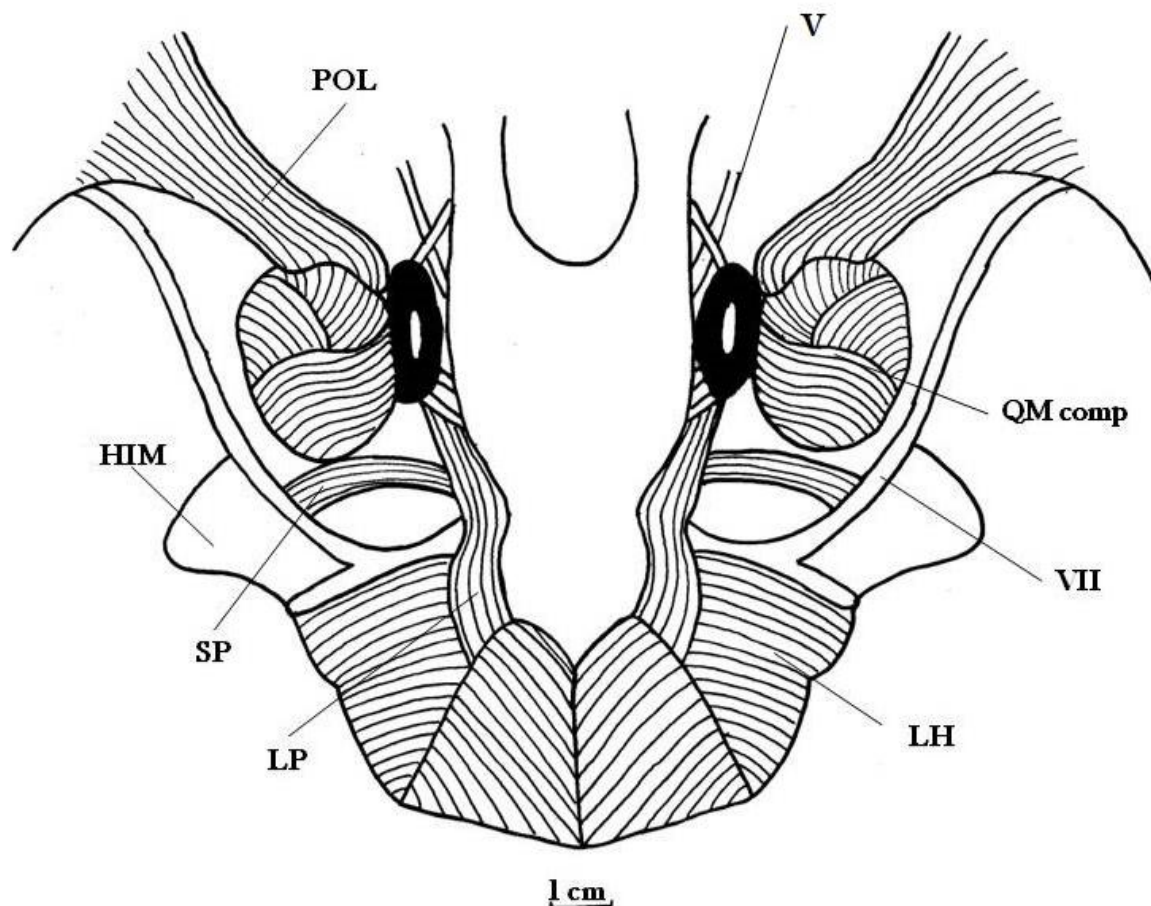


Figura 8. Vista dorsal nivel 2. HIM: cartílago hiomandibular, LH: elevador hiomandibular, LP: elevador del palatoc cuadrado, POL: preorbital lateral, QM comp: complejo cuadratomandibular, SP: espiracularis, V: nervio trigémino, VII: nervio facial.

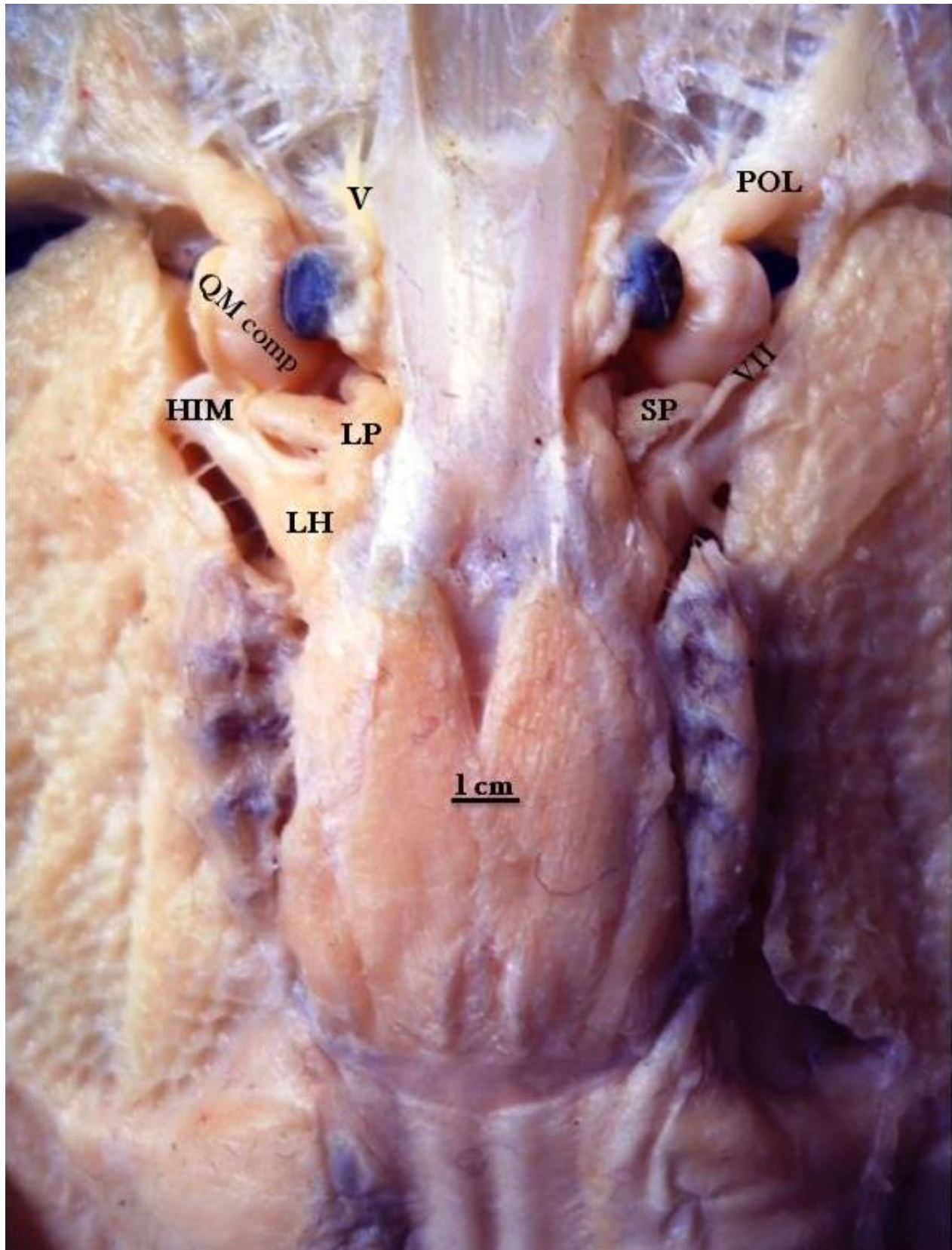


Figura 9. Vista dorsal nivel 2. HIM: cartílago hiomandibular, LH: elevador hiomandibular, LP: elevador del palatocaudal, POL: preorbital lateral, QM comp: complejo cuadratomandibular, SP: espiracularis, V: nervio trigémino, VII: nervio facial.



### Vista ventral 1er. Nivel (Figuras 10 y 11):

Depresor rostral (DR): Se distingue un solo paquete muscular que se une con su antímero en la región medial, se origina del rafe hipobranquial superficial y corre anterolateralmente hasta insertarse mediante un tendón en el cartílago anterorbital.

Coracoarcualis (CAC): Músculo par que se origina del cartílago escapulacoracoides, sus fibras corren anteriormente y se insertan en el rafe hipobranquial superficial a la altura del constrictor branquial superficial ventral 4 cubriendo una pequeña parte del origen del músculo coracomandibular.

Constrictores branquiales superficiales ventrales (CBSV): Son cinco pares de músculos ubicados en posición lateral, las membranas que hay entre ellos proporcionan tanto el origen como la superficie de inserción de cada músculo corriendo anteriormente desde se origen.

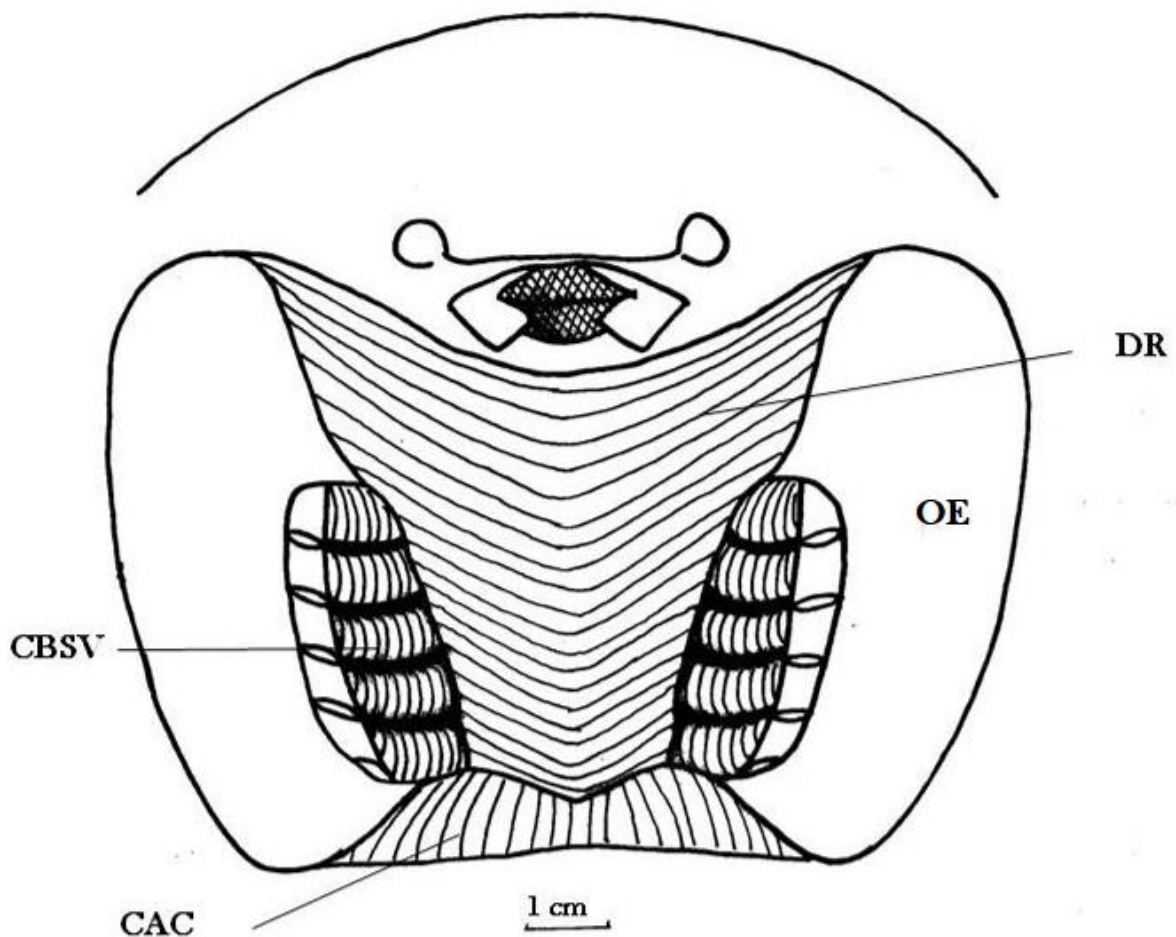


Figura 10. Vista ventral nivel 1. CAC: coracoarcualis, CBSV: constrictores branquiales superficiales ventrales, DR: depresor rostral, OE: órgano eléctrico.

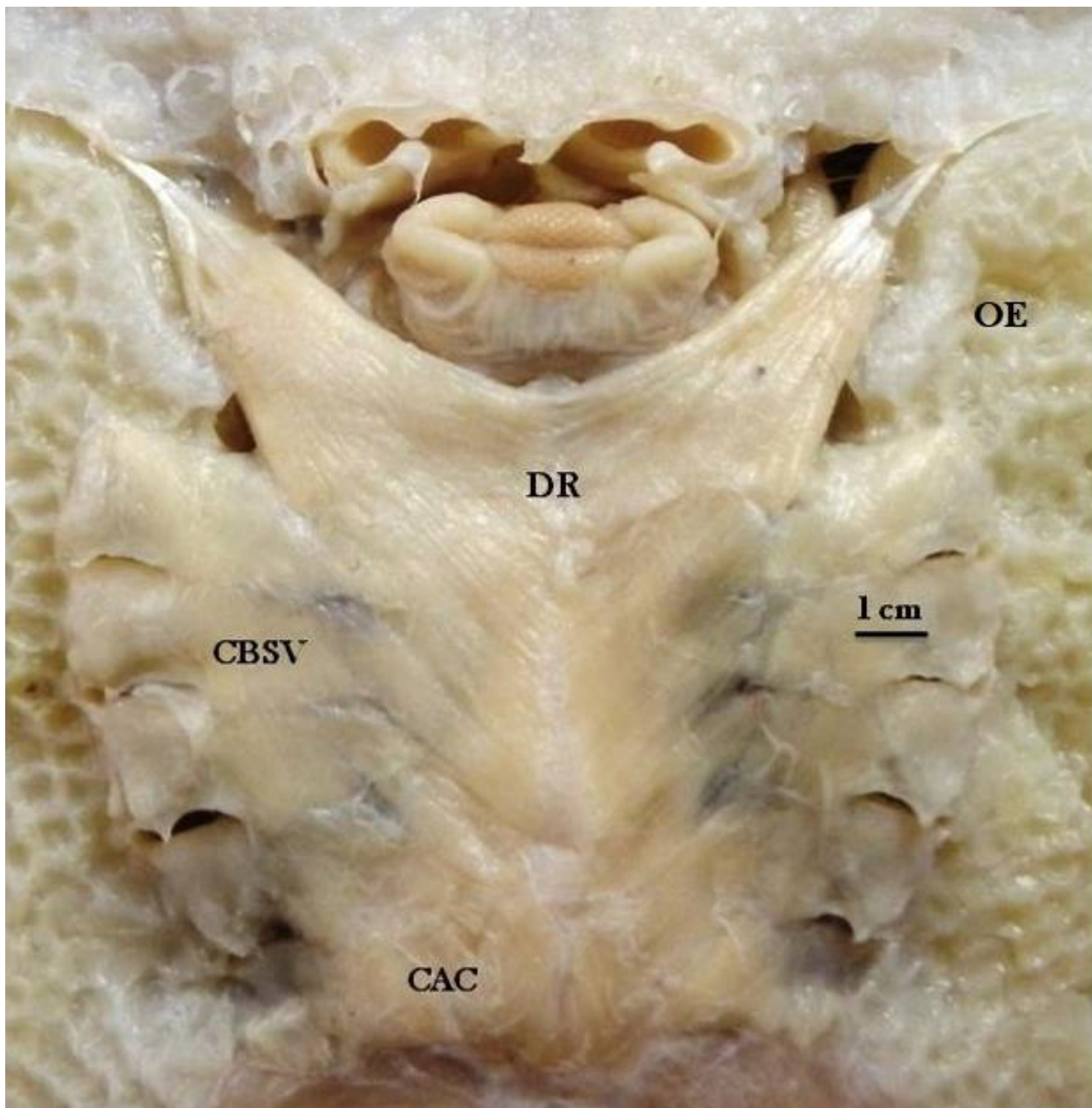


Figura 11. Vista ventral nivel 1. CAC: coracoarcualis, CBSV: constrictores branquiales superficiales ventrales, DR: depresor rostral, OE: órgano eléctrico.

## Vista ventral 2do. Nivel (Figuras 12 y 13):

Coracomandibular (CM): Músculo impar que se origina sobre el rafe hipobranquial profundo a la altura del constrictor branquial superficial ventral 5, las fibras corren anteriormente sobre la línea media ventral hasta insertarse en la parte media de la sínfisis mandibular del cartílago de Meckel.

Coracohiomandibular (CHIM): Es un músculo par cuyas fibras corren paralelas al músculo coracomandibular. Se origina del cartílago escapulacoracoides y se inserta mediante un tendón en la región dorsal del cartílago hiomandibular.

Interbranquiales (IB): Músculo par que se origina en el músculo coracomandibular y corre anterolateralmente hasta insertarse en el primer cartílago ceratobranquial.

Depresor hiomandibular (DHIM): Es un músculo impar cuyas fibras se disponen transversalmente sobre el músculo coracomandibular, se origina de la línea media en donde se fusiona con su antímero, corre lateralmente hasta insertarse en el cartílago hiomandibular.

Constrictor hioideo ventral (VR-HIC): Se origina sobre el coracomandibular, sus fibras corren lateralmente hasta insertarse sobre la región branquial.

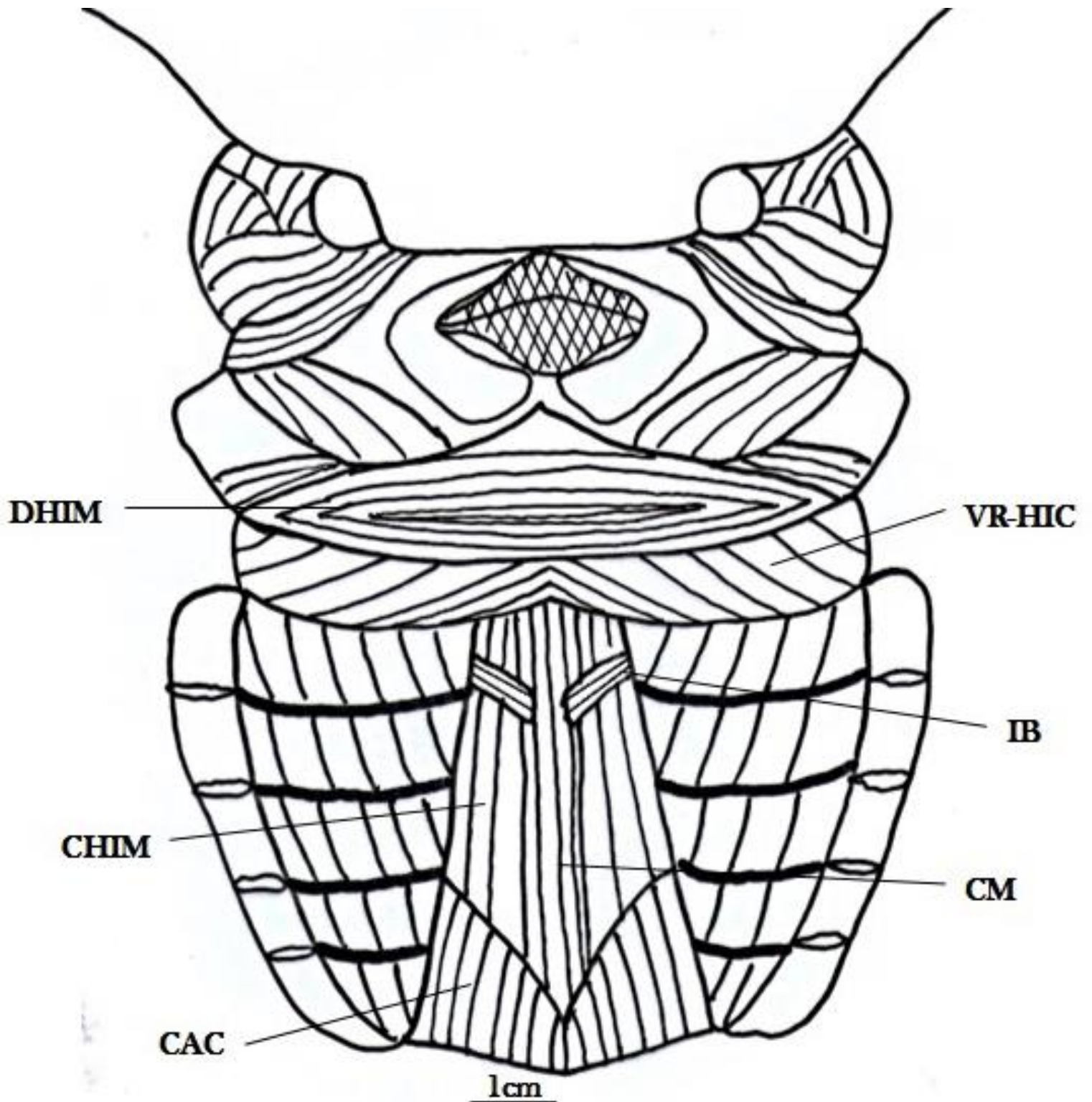


Figura 12. Vista ventral nivel 2. CAC: coracoarcualis, CHIM: coracohiomandibular, CM: coracomandibular, DHIM: depresor hiomandibular, IB: interbrancales, VR-HIC: constrictor ventral hioideo.

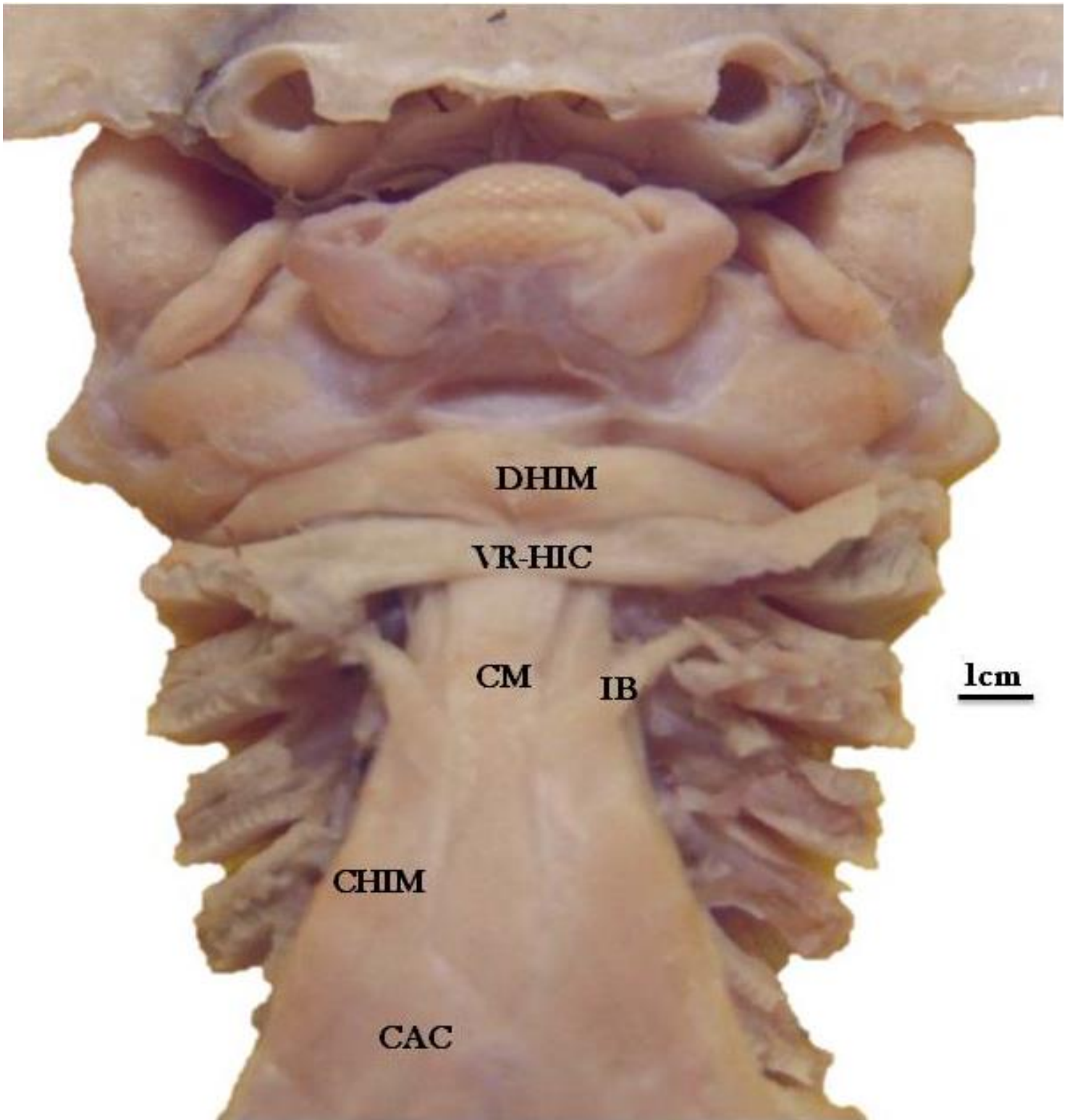


Figura 13. Vista ventral nivel 2. CAC: coracoarcualis, CHIM: coracohiomandibular, CM: coracomandibular, DHIM: depresor hiomandibular, IB: interbranquiales, VR-HIC: constrictor ventral hioideo.

## Complejo mandibular (Figura 14):

Complejo cuadratomandibular (QM comp): Músculo ovoide que está formado por dos paquetes musculares. El primer paquete se origina por medio de un tendón sobre el sustentaculum del cartílago de Meckel, sus fibras corren lateralmente y se insertan en el segundo paquete muscular.

El segundo paquete presenta una subdivisión y se origina por medio de un tendón sobre la superficie dorsal del cartílago palatocuadrado en la región anterior sus fibras corren posteriormente insertándose en el primer paquete muscular.

Preorbitalis medialis (POM): Se origina por medio de un tendón sobre el cóndilo articular del cartílago palatocuadrado, sus fibras corren en dirección anteriomedial pasando por debajo de las capsulas nasales hasta insertarse en la región orbital del cráneo.

Depresor mandibular (DM): Músculo par que se originan a partir de un tendón en la región caudal del cartílago de Meckel, sus fibras se dirigen anterolateralmente hasta insertarse en el cóndilo articular.

Musculo X (X): Se origina a partir de un tendón en la región media posterior de cartílago de Meckel, sus fibras se dirigen lateralmente pasando por arriba del músculo depresor mandibular hasta insertarse en la región dorsal del cartílago hiomandibular.

Cuadratomandibular profundo (QME): Se origina de la región anterior del cartílago Palatocuadrado, sus fibras se dirigen anterolateralmente fusionándose con el complejo cuadratomandibular.

Cuadratomandibularis medialis (QMM): Se origina de la región anterior del Palatocuadrado rodea el margen de la boca hasta insertarse en la región media posterior del cartílago de Meckel.

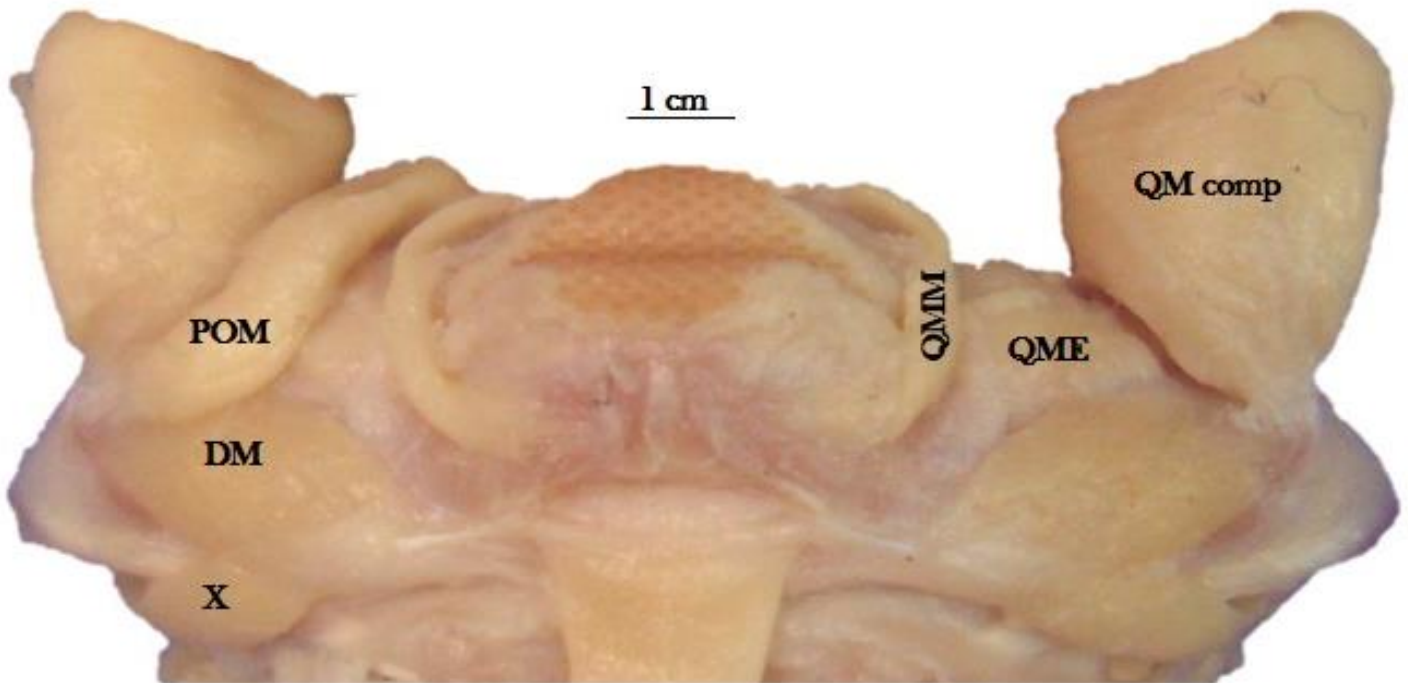
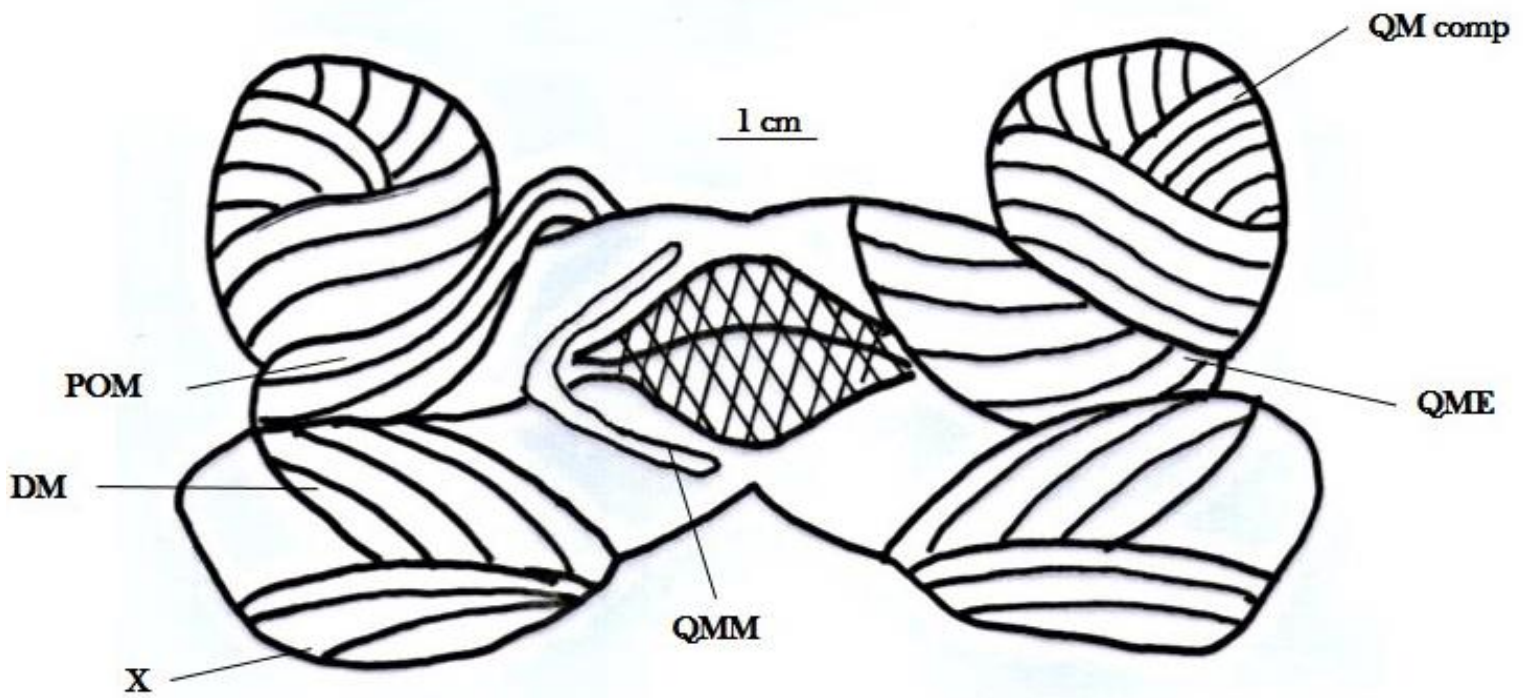


Figura 14. Complejo mandibular. DM: depresor mandibular, POM: preorbitalis medialis, QME: cuadratomandibular profundo, QM comp: complejo cuadratomandibular, QMM: quadratomandibularis medialis, X: músculo X.



## **SISTEMA ESQUELÉTICO**



## DESCRIPCIÓN DEL ESQUELETO

### Neurocráneo (Figuras 15 y 16):

Presenta un rostrum alargado y ancho, en el que se distinguen 2 fontanelas: la anterior (FA) va desde la punta del rostrum hasta la región de las capsulas nasales. La fontanela posterior (FP) que es corta y angosta, se halla desde la región orbital a las capsulas óticas y solo se presenta en organismos juveniles (Figura 15 b; 16 b). Los forámenes endolinfáticos (END) y perilinfáticos (PERI) se localizan en una depresión en medio de las capsulas óticas (Figura 15 a; 16 a).

Los cartílagos anterorbitales (CaA) se ramifican en la parte superior y se extienden lateralmente, se articulan en la porción posterior con los cóndilos anterorbitales (CoA). Sobre las capsulas nasales se observan los forámenes del canal preorbital (FCP) bien desarrollados (Figura 15 a; 16 a).

En vista ventral (Figura 15 c; 16 c) se observa que la placa basal es angosta y las capsulas nasales (CN) se extienden lateralmente. Por debajo de estas se observan los forámenes del canal orbitonasal (COB), además de un foramen en la parte media de la región orbital que corresponde al foramen de la arteria carótida (ACI).

En vista lateral (Figura 15 d; 16 d) se observa la fenestra frontoparietal (FF) la cual es grande; detrás de los cóndilos anterorbitales (CoA) se encuentran 5 forámenes que corresponden al foramen de la vena cerebral anterior (VA), foramen del nervio óptico (II), foramen del nervio oculomotor (III), la fisura orbital (FO) y por último la rama hiomandibular del foramen del nervio facial (VII).

En vista occipital (Figura 15 e; 16 e) se observa el foramen magnum y en ambos lados los forámenes del nervio vago.

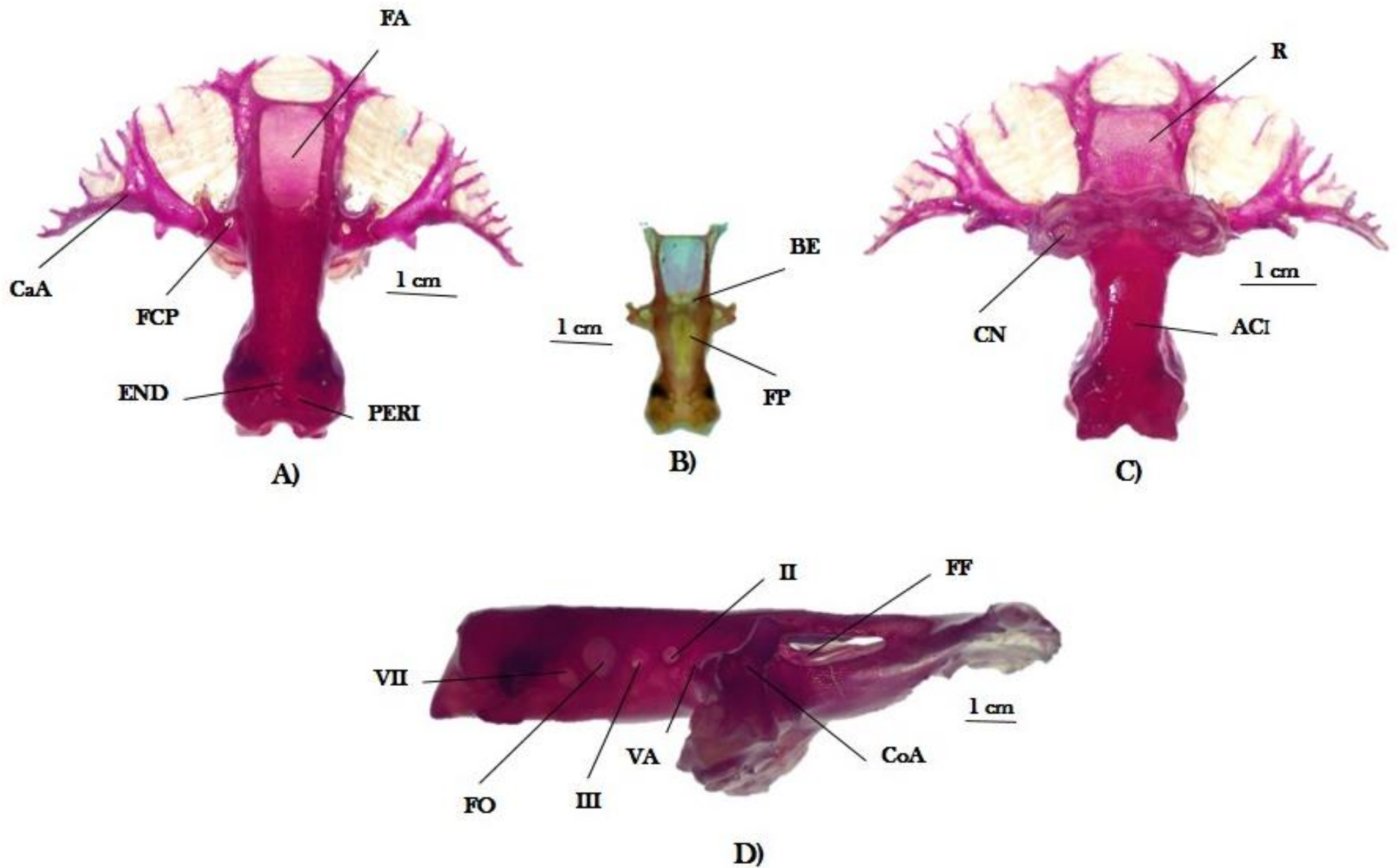


Figura 15. Neurocráneo. A) Vista dorsal adulto B) juvenil C) vista ventral D) vista lateral. ACI: foramen de la arteria carótida, BE: barra epifisial, CaA: cartilago anterorbital, CN: capsulas nasales, CoA: cóndilo anterorbital, END: forámenes endolinfáticos FA: fontanela anterior, FF: fenestra frontoparietal, FO: fisura orbital, FP: fontanela posterior, FCP: foramen del canal preorbital, PERI: forámenes perilinfáticos, R: rostrum, II: foramen del nervio óptico, Va: foramen de la vena cerebral anterior, III: foramen del nervio oculomotor, VII: rama hiomandibular del foramen del nervio facial.

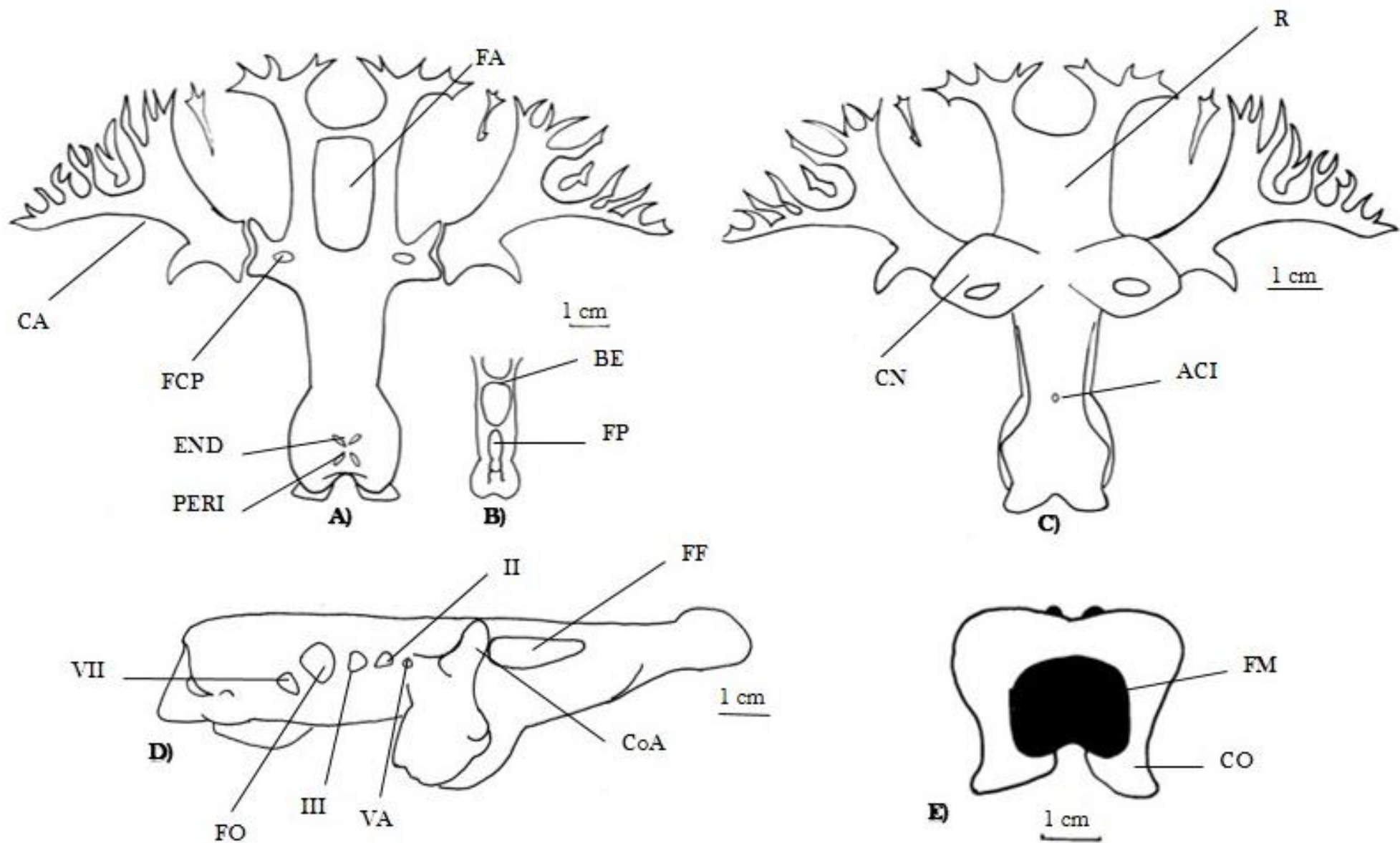


Figura 16. Cráneo. A) Vista dorsal adulto B) juvenil C) vista ventral D) vista lateral E) vista occipital. ACI: foramen de la arteria carótida, BE: barra epifisial, CaA: cartílago anterorbital, CN: capsulas nasales, CoA: cóndilo anterorbital, CO: cóndilo occipital, END: forámenes endolinfáticos FA: fontanela anterior, FF: fenestra frontoparietal, FM: foramen magnum, FO: fisura orbital, FP: fontanela posterior, FCP: foramen del canal preorbital, PERI: forámenes perilinfáticos, R: rostrum, II: foramen del nervio óptico, Va: foramen de la vena cerebral anterior, III: foramen del nervio oculomotor, VII: rama hiomandibular del foramen del nervio facial.

## Esqueleto hiobranquial (Figura 17):

El esqueleto hiobranquial está integrado por 8 arcos viscerales. El primero o arco mandibular se modifica para formar el palatoc cuadrado y el cartílago de Meckel. El segundo o arco hioideo está formado por los cartílagos ceratohial, basihial e hiomandibular. El tercero es el pseudohial que se conecta con el primer ceratobranquial y se proyecta lateralmente. Los últimos también conocidos como arcos branquiales proveen soporte a las branquias y faringe. La placa media dorsal se conecta a 5 pares de ceratobranquiales (6 en el caso de Hexatrygon) que se articulan dorsalmente con los epibranquiales (EP).

En *N. vermiculatus*, la mandíbula inferior (cartílago de Meckel) (CM) es ligeramente más ancha que la mandíbula superior (palatoc cuadrado) (PC) con dos cartílagos labiales (CLB) localizados en la parte media de la mandíbula, por debajo de la mandíbula se encuentran los cartílagos palatales (CP), los cuales no están articulados a alguna estructura del esqueleto (Figura 17 a).

Los cartílagos hiomandibulares (HIM) son anchos y cortos en hembras, mientras que en machos son más alargados. Se dirigen anteriormente hacia los cartílagos anterorbitales, por encima de ellos se articula los cartílagos espiraculares (CSP) que son delgados y arqueados (Figura 17 b). Sobre la superficie dorsal de los cartílagos hiomandibulares en machos se observa un foramen bien desarrollado, en tanto que las hembras se observa una reminiscencia (Figura 18).

El ceratohial (CH) es pequeño y delgado, se posiciona sobre el pseudohial ventral (PHV), el pseudohial ventral es estrecho y se articula con el pseudohial dorsal (PHD). Se observan tres pares de cartílagos hipobranquiales (HB), el primero es de forma arriñonada y se articula con el primer ceratobranquial (CB); el segundo hipobranquial es una placa ancha en el que se articulan el 2do y 3er ceratobranquial, el último par es muy pequeño y se articula debajo del 4to ceratobranquial (Figura 17 c).

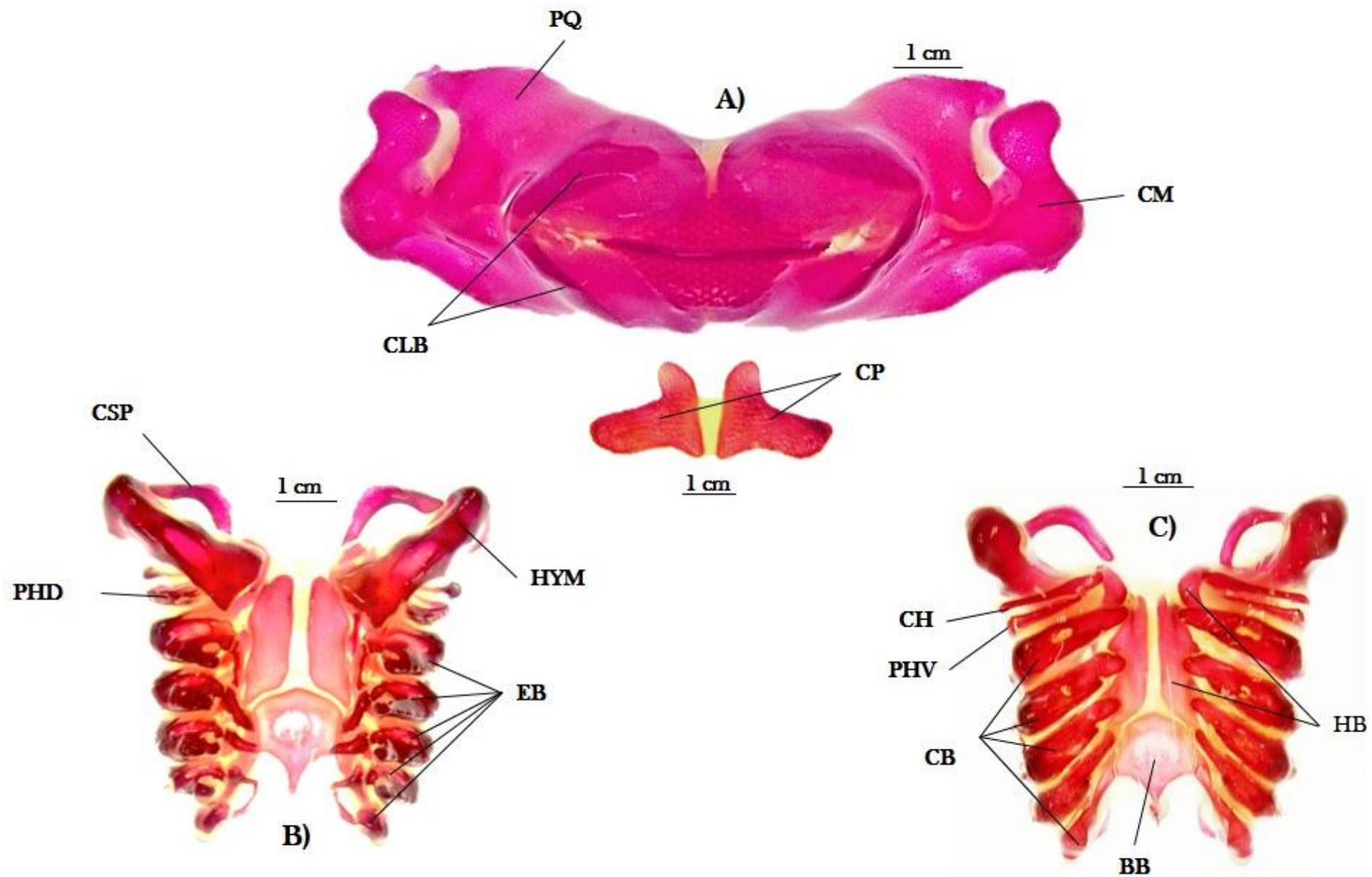


Figura 17. A) Mandíbula, B) arcos branquiales vista dorsal C) arcos branquiales vista ventral. BB: basibranchial, CB: ceratobranchiales, CH: ceratohial, CLB: cartilago labial, CM: cartilago de Meckel, CP: cartilago palatal, CSP: cartilagos espiraculares, EP: epibranchial, HB: hipobranchial, HIM: hiomandibular, PHD: pseudohial dorsal, PHV: pseudohial ventral, PQ: palatocuadrado.

En posición caudal a los hipobranquiales se encuentra el basibranquial (BB), que es impar, de forma redonda y se prolonga hacia la parte posterior por medio de un proceso agudo, en él se articula el 5to ceratobranquial (Figura 17 c).



Figura 18. Vista dorsal del cartílago hiomandibular. a) Hembra b) macho.

### Sinarcualia (Figura 19):

Es un cartílago largo y en forma de tubo que se forma por la fusión de las primeras vertebrae. En vista lateral se observan numerosos forámenes de los nervios espinales, dorsalmente se observa un proceso que se proyecta lateralmente desde el lado ventrolateral de la sinarcualia; este proceso es corto y de forma triangular.

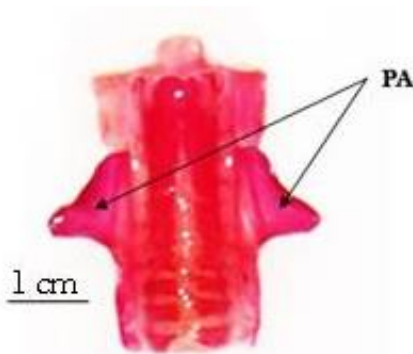


Figura 19. Vista dorsal de la sinarcualia. PA: procesos alares

### Cintura pectoral (Figura 20):

Se localiza por debajo de la sinarcualia y sirve de sostén a las aletas pectorales. Está formada por un cartílago supraescapular (CSES) arqueado. Se observan 2 procesos escapulares (PES) alargados y anchos que se articulan dorsalmente con el cartílago supraescapular y con el cartílago coracoescapular (zona coracoidea:

ZC) en la región ventral. En la zona glenoidea (ZG) se observa un foramen a cada lado de la cintura y 3 cóndilos articulares que corresponden al metacóndilo, procóndilo y mesocóndilo los cuales se articulan respectivamente con el metapterigio (MET), protopterigio (PRO) y mesopterigio (MESO) de la aleta pectoral.

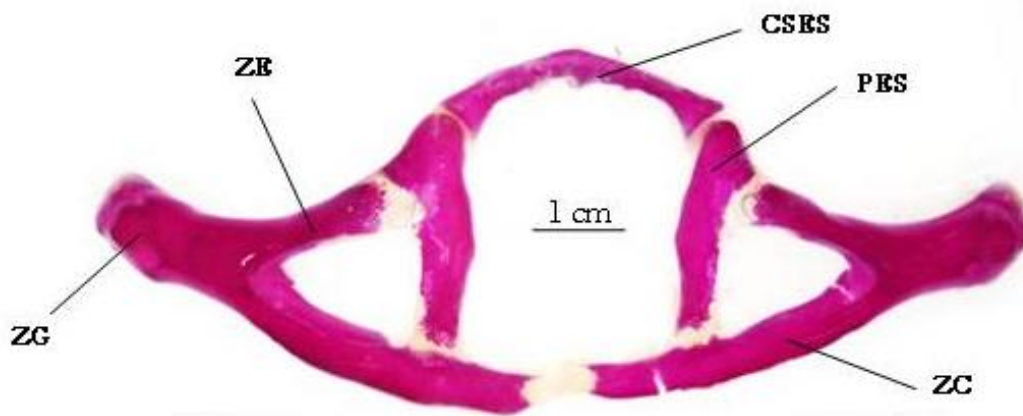


Figura 20. Cintura pectoral. Vista frontal. CSES: cartílago supraescapular, PES: proceso escapular, ZE: zona escapular, ZC: zona coracoidea, ZG: zona glenoidea.

#### Cintura pélvica (Figura 21):

Consta de una barra isquion-púbica (BI) más o menos recta, cuyos procesos prepélvicos (PPL) están muy alargados en tanto que los procesos iliacos (PIL) están menos desarrollados; por debajo de la zona acetabular (ZA) se distinguen los procesos isquiales (PI) pobremente desarrollados. En la región iliaca se pueden observar 1 pare de forámenes obturadores, así como dos pequeñas proyecciones a las cuales se articulan el protopterigio y el basipterigio de las aletas pélvicas.

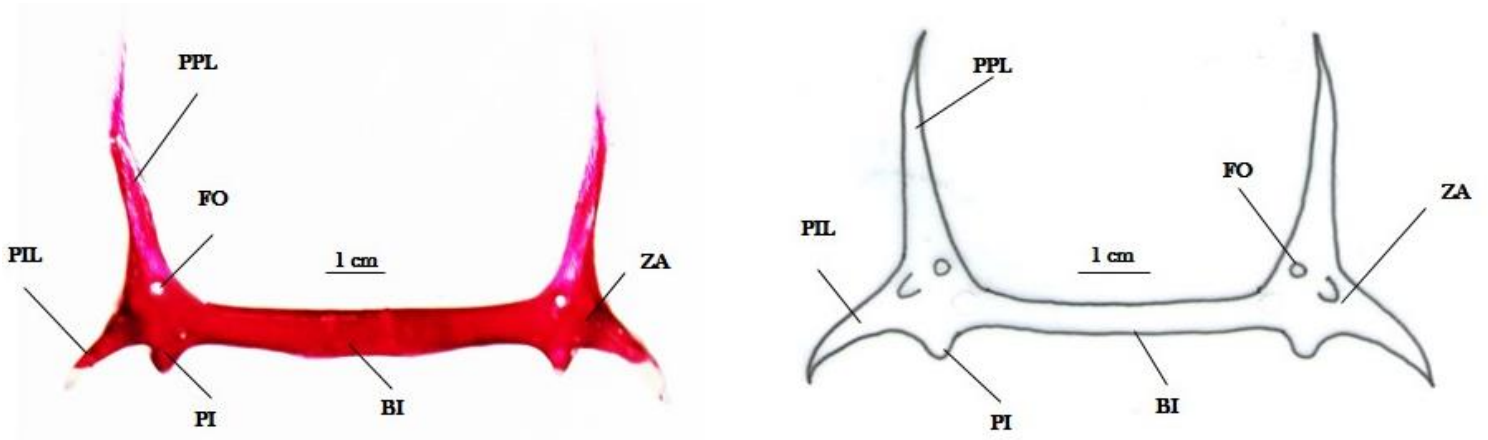


Figura 21. Cintura pélvica. BI: barra isquionpúbica, FO: foramen obturador, PPL: proceso prepélvico lateral, PI: proceso isquial, PIL: proceso iliaco, ZA: zona acetabular.

### Aletas (Figuras 22-25):

Del esqueleto impar de *N. vermiculatus* podemos mencionar que en cuanto a las aletas pares presentó de 27 a 34 radios para las pectorales (Figura 22). En el caso de las pélvicas presentaron 19 radios en hembras y 15 en el caso de los machos (Figura 23). Mientras que las aletas impares las cuales corresponden a la 1ª y 2ª aletas dorsales están constituidas de 7 a 8 y de 8 a 10 radios respectivamente (Figura 24 y 25), mientras que la aleta caudal presenta de 38 a 45 radios (Figura 26).

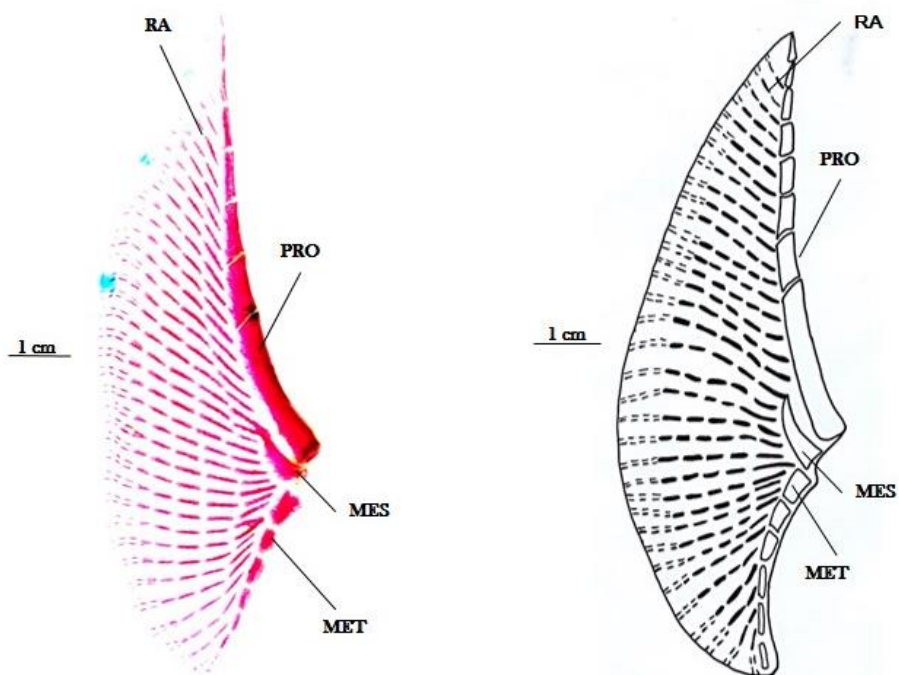


Figura 22. Aleta pectoral. MES: mesopterigio, MET: metapterigio, PRO: proptopterigio, RA: radio.



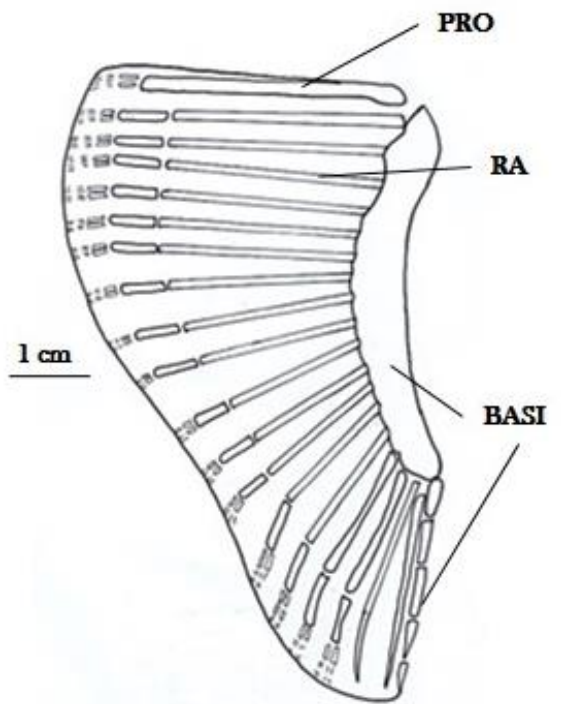
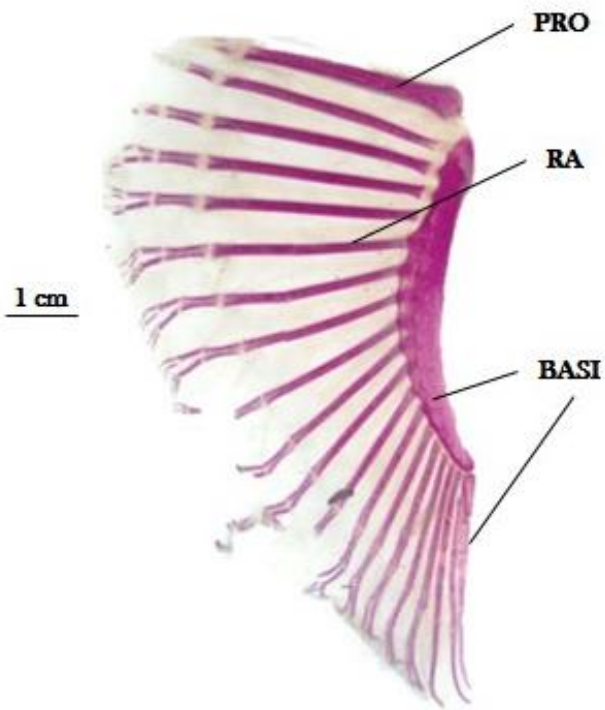


Figura 23. Aleta pélvica. BASI: basipterigio, PRO: protopterigio, RA: radio.

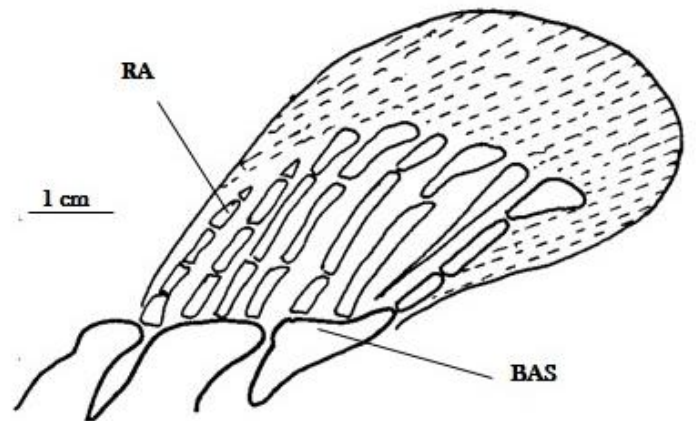
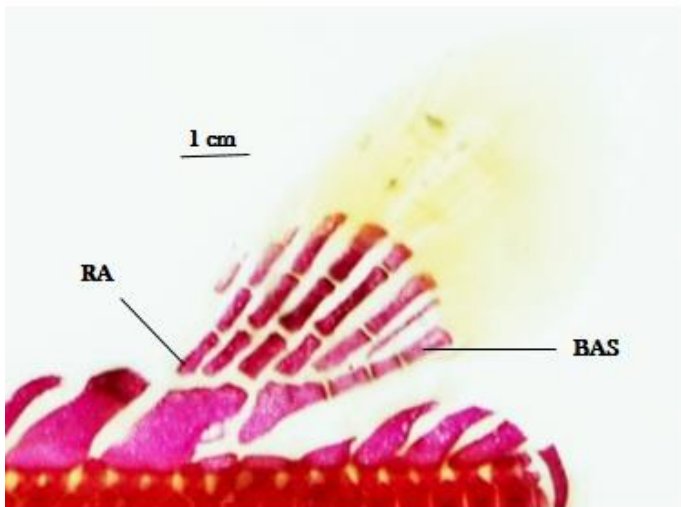


Figura 24. 1ª aleta dorsal. BA: basipterigio, RA: radios.

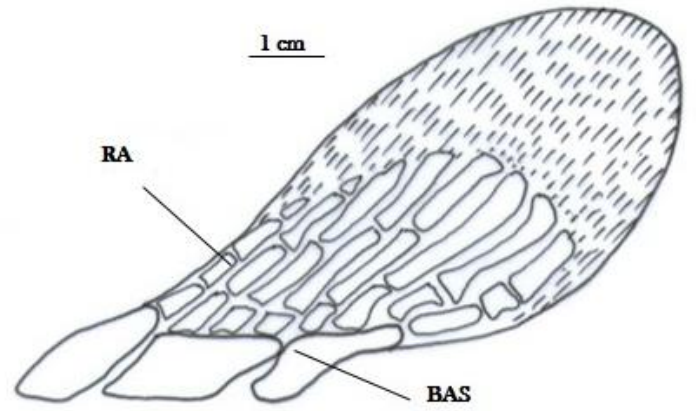
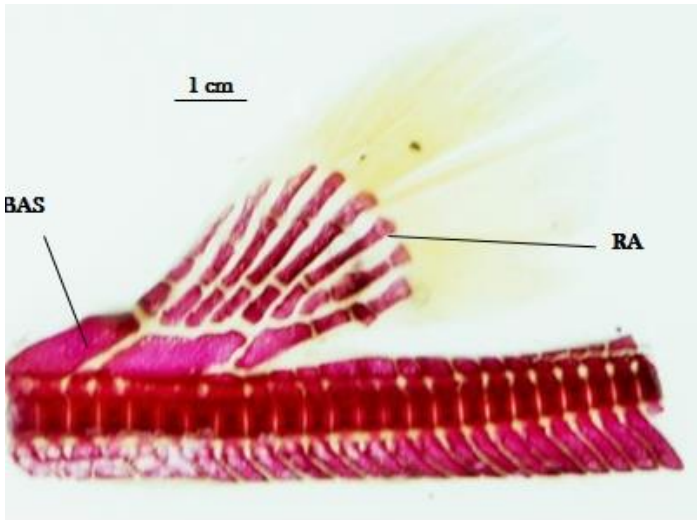


Figura 25. 2ª aleta dorsal. BA: basipterigio, RA: radios.

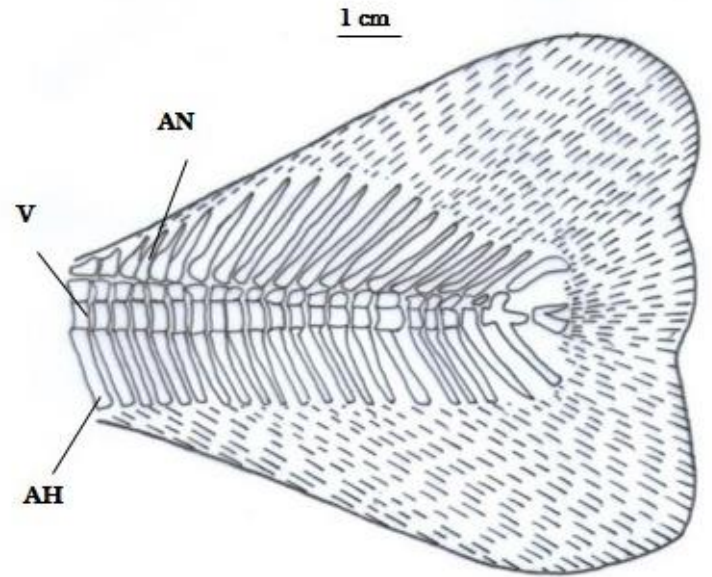
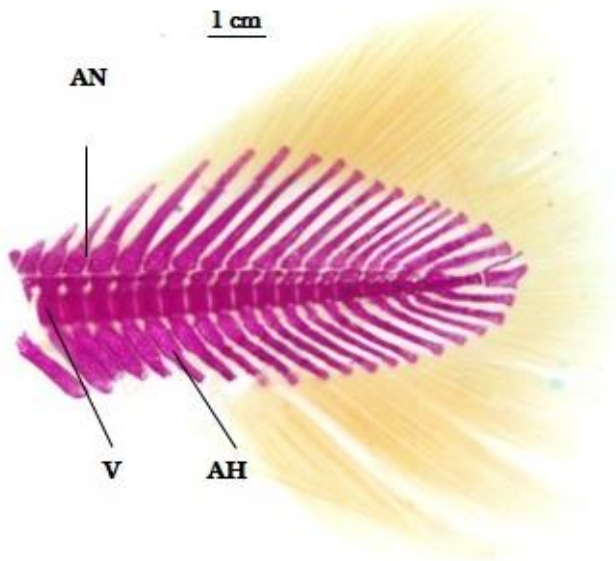


Figura 26. Aleta caudal. AH: arco hemal, AN: arco neural, RA: radio, V: vertebra.

## DISCUSIÓN

### • SISTEMA MUSCULAR

El patrón general de la musculatura cefálica en elasmobranquios fósiles, no ha variado mucho en comparación con especies recientes, sin embargo, se ha observado que algunas especializaciones en la forma de alimentación o adaptaciones para la vida bentónica, son las que cambian este patrón (De Andrés *et. al*, 1987; Dean y Motta, 2004; López, 2011).

Los músculos de la cabeza y el esqueleto branquial en batoideos y miliobátidos son más complejos que en algunos otros elasmobranquios. Así mismo muestran una considerable variación principalmente en la región cefálica ventral (González, 2003).

La musculatura craneal en los 10 organismos de *N. vermiculatus* no presenta variación en la forma, disposición y dirección de las fibras musculares así como en el origen e inserción; sin embargo, existen diferencias con otras especies de Torpediniformes.

En vista dorsal, los músculos que presentaron diferencias fueron: el elevador rostral (LR), el cual está formado por un solo paquete (Fig. 6 y 7) tal como lo reportan Dean y Motta (2004) para *N. brasiliensis* a diferencia de López (2011) quien reporta para *D. ommata* un doble paquete muscular.

El músculo epiaxial (EP) en *N. vermiculatus* se origina en la parte media del cartílago escapulacoracoides y se inserta en la parte posterior de las capsulas óticas (Fig. 6 y 7). En *N. brasiliensis* este músculo se origina de la sinarcualia y el cartílago escapulacoracoides y corre por debajo del elevador rostral, mientras que en *D. ommata* se origina en la cápsula ótica y corre por debajo del cartílago escapulacoracoides.

En posición lateral al músculo epiaxial se encuentra un músculo que por su ubicación y origen corresponden al músculo cucularis (CC) (Fig. 6 y 7), reportado por Wilga y Motta (1998) para *R. lentiginosus*, Godínez (1998) en *R. glaucostigma*, *R. lentiginosus*, *R. productus* y *Zapteryx exasperata* y González (2003) en miliobátidos. Este músculo no está descrito en *N. brasiliensis* y *D. ommata*.

La inserción del espiracularis varía entre tiburones y peces batoideos, en la mayoría de los Toperdiniformes y algunos Rajiformes este músculo se desarrolla de manera incompleta y se subdivide en dos haces, el primero rodea la abertura espiracular mientras que el otro se extiende ventralmente, puede jugar un papel funcional en la facilitación de la ventilación y/o alimentación (Miyake *et al.*, 1992).

En *N. vermiculatus*, el espiracularis (SP) se origina de la placa basal del neurocráneo extendiéndose sobre el margen dorsal del cartílago espiracular (Fig. 8 y 9), sin embargo, Dean y Motta (2004) y López (2011) reportan que el espiracularis se origina sobre las capsulas óticas.

El desplazamiento del origen y extensión del músculo espiracularis en torpedos del género *Narke* y *Narcine* y algunos otros grupos de rayas parecen ser desarrollados de forma independiente, sin embargo, son importantes para el movimiento de la mandíbula (Miyake, 1988).

La musculatura cefálica ventral mostró mayor diferencia. Dentro de los músculos que presentaron dichas diferencias está el depresor rostral (DR). Este músculo tanto en *N. vermiculatus* como en *N. brasiliensis* está formado por un solo paquete muscular, que se origina del rafe hipobranquial superficial (RHS) (Fig. 10 y 11), sin embargo, López (2011) describe en *D. ommata* un doble paquete muscular. Este músculo en las tres especies es muy grande y cubre casi totalmente la superficie ventral, De Andrés *et. al* (1987) reportan que este músculo es auxiliar para que el organismo pueda enterrarse en el lecho marino.

El cuadratomandibularis medialis (QMM) (Fig. 14) se observó en las 3 especies, Miyake (1988) mencionó que este músculo está presente en todos los

Torpediniformes (situado alrededor de la mandíbula, originándose en la parte superior e inferior del cartílago labial) y la gran mayoría de peces batoideos. Se asocia con la abertura de la boca y es análogo al músculo que rodea al cartílago labial descrito en *Ginglymostoma cirratum* (Moss, 1965; Miyake, 1988), por lo que estos músculos probablemente se desarrollaron de forma independiente para servir a funciones relacionadas con una vida bentónica.

Se observó que el músculo depresor hiomandibular (DHYM) e interbranquiales en *N. vermiculatus* están más desarrollados que en *D. ommata*.

El preorbitalis medialis (POM) en *N. vermiculatus* se origina por medio de un tendón sobre el cóndilo articular del cartílago palatoc cuadrado, sus fibras corren en dirección anteriomedial pasando por debajo de las capsulas nasales hasta insertarse en la región orbital del cráneo (Fig. 14) en tanto que en *N. brasilensis* se eleva sobre el margen lateral de la placa basal y se extiende caudolateralmente sobre el margen rostral de las mandíbulas, en *D. ommata* este músculo no se describe.

Algunas investigaciones sugieren que la acción del músculo preorbitalis representa un mecanismo de protusión ancestral y aunque este músculo se subdivide en algunos batoideos, en Rhinobatiformes conserva la función de elevar la mandíbula superior (Wilga *et al.*, 2001)

El complejo cuadratomandibular en *N. vermiculatus* está formado por dos paquetes musculares con origen tendinoso, presentando una subdivisión en el segundo paquete muscular (Fig. 14), sin embargo, Dean y Motta (2004) y López (2011) reportan que este músculo presenta 3 divisiones musculares con subdivisiones adicionales.

## • SISTEMA ESQUELÉTICO

Las comparaciones del esqueleto branquial en Chondrichthyes revelan mayor variabilidad en peces batoideos que en tiburones y quimeras, en el caso de los

Torpediniformes además de presentar modificaciones especializadas reflejan en su mayoría patrones primitivos (Miyake, 1988).

En el esqueleto las diferencias se relacionan con el sexo y talla. En el cráneo se observó que la fontanela posterior solo se presenta en organismos juveniles, ya que ésta se cierra cuando el organismo es adulto (Fig. 15 y 16) esta condición fue reportada por Ruiz (1993) y González (1996) para *N. brasiliensis*, *R. lentiginosus* y *R. texana*. El género *Narcine* es el único grupo dentro de los Torpediniformes que presenta dos fontanelas separadas por la barra epifisal (Figuras 15 y 16) y el límite posterior de la capsula nasal (Miyake, 1988).

Miyake (1988) menciona que los Torpediniformes no presentan canal preorbital por lo que de este modo los nervios pasan por encima de la capsula nasal a lo largo del neurocráneo, sin embargo, se observó que el cráneo de *N. vermiculatus* presenta un par de forámenes sobre las capsulas nasales que corresponden al canal preorbital. Fechhelm y McEachran (1984) en especies del género *Diplobatis* describen que estos forámenes se localizan sobre las capsulas nasales y son sumamente pequeños, mientras que González (1996) y Dean y Motta (2004) los reportan para *N. brasiliensis*.

En batoideos la mandíbula se desarticula completamente del complejo ceratohial-basihial, esta condición es derivada, los elementos hiodeos ventrales se pierden o se reducen y se acoplan al primer arco branquial en casi todos los casos excepto en las rayas eléctricas *Narke* y *Typhlonarke*.

En narcinidos las mandíbulas son robustas, fuertemente calcificadas y altamente protráctiles, provista de cartílagos labiales (Dean y Motta, 2004). En *N. vermiculatus* la mandíbula es robusta, el cartílago de Meckel (CM) es ligeramente más ancho que el palatocadrado (PC) con dos cartílagos labiales (CLB) localizados en la parte media de la mandíbula. Dean y Motta (2004) y Dean *et. al.*, (2008) mencionan que los cartílagos labiales son importantes para la protusión

maxilar durante la captura y procesamiento de la presa, permitiéndole una mejor proyección de la mandíbula sobre el bento.

El esqueleto hiobranquial de *N. vermiculatus* está formado por 5 pares de cartílagos ceratobranquiales articulados al cartílago hipobranquial, tal como lo reporta Miyake (1988) para los géneros *Narcine* y *Diplobatis*.

Se observó que el cartílago ceratohial es pequeño y delgado lo que concuerda con Miyake (1988) y Dean y Motta (2004) quienes consideran que el ceratohial en especies del género *Narcine* y *Discopyge* es vestigial y puede estar ausente o reducido, en tanto que los géneros *Benthobatis* y *Diplobatis* se articula lateralmente al primer hipobranquial. Mientras que la prolongación del proceso agudo en el cartílago basibranquial en *N. vermiculatus* es más prominente que en *N. brasiliensis*.

No se observaron diferencias en las cinturas pectoral y pélvica así como en la sinarcualia, mientras que el número de radios en aletas pectorales, caudales y dorsales, en ambos sexos, se incrementan conforme el organismo crece.

En cuanto a las diferencias entre sexos se encontró que:

- 1) Los cartílagos hiomandibulares (HIM) en hembras son anchos y cortos, mientras que en los machos son ligeramente más alargados.
- 2) Los machos presentan sobre la superficie dorsal de los cartílagos hiomandibulares, un foramen bien desarrollado, en tanto que las hembras solo se presenta una reminiscencia.
- 3) En machos el número de radios en las aletas pélvicas se reduce por la presencia de los gonopterigios, mientras que en las hembras permanece constante.

Fechhelm y McEachran (1984) consideran que los miembros de la familia Narcinidae son muy conservadores en su anatomía interna, mencionan que presentan caracteres sinapomórficos en la cintura pélvica, así como en las

estructuras del arco branquial de batoideos primitivos, caracteres que derivaron de *Pristiophorus* y *Rhinobatos*.

Las diferencias en el sistema esquelético de *N. vermiculatus* en comparación con las especies de Torpediniformes mencionadas es poca, mientras que en la musculatura, se confirma que la región cefálica ventral es la que presenta mayor especialización, debido a las adaptaciones para el hábitat y la alimentación.

## CONCLUSIONES

- La musculatura craneal dorsal y ventral de *N. vermiculatus* no presentó variación intraespecífica.
- La musculatura craneal ventral presentó mayor variación interespecífica en las especies de narcinidos estudiadas.
- Los músculos que presentaron variación en la musculatura craneal dorsal fueron: elevador rostral, epiaxial, cucularis y espiracularis.
- Los músculos que presentaron variación en la musculatura craneal ventral fueron: depresor rostral, depresor hiomandibular, interbranquiales, preorbitalis medialis y complejo cuadratomandibular.
- Las variaciones del esqueleto están relacionadas con el sexo y la talla.
- Las variaciones en relación con la talla fueron: la fontanela posterior y el incremento del número de radios.
- Las variaciones entre sexos se presentaron en: cartílagos hiomandibulares, y aletas pélvicas.



## LITERATURA CITADA

- Bessonart, M. y Rodríguez, A. 2007. Agnatos y Condrictios. Curso Biología animal. Facultad de Ciencias, UNAM. p. 9
- Bigelow, H. B. and Schroeder. 1953. Fishes of Western North Atlantic, Part 2. Sawfishes, guitarfishes, skates, rays, chimaeroids. Mem. Sears Found. Mar. Res. 588 pp.
- Camhi, M., S. Fowler, J. Musick, A. Brautigam, y S. Fordham. 1998. Sharks and they relatives: Ecology and conservation. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Information Press. Oxford, UK. 34 pp.
- Carvalho, M. R. and Seret, B. 2002. *Narcine lasti*, a new species of numbfish from western Australia and Indonesia (Chondrichthyes: Torpediniformes: Narcinidae). Records of the western Australian Museum. 20:393-408.
- Compagno, L. 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. *Am. Zool.*, 17(2): 303-322.
- Compagno, L. J. V. 1984. FAO Species Catalogue. Sharks of the world. An annotated and ilustred Catalogue of sharks species know to date. FAO Fish Synop. 4(125), Pt.1:249.
- Compagno, L. 1999. Endoskeleton. 514. En: Hamlett, W. (Ed.) *Sharks, Skates, and Rays. The biology of elasmobranch fishes*. The Johns Hopkins University Press, Londres. 514 p.
- De Andrés, A. V., García, G. J. M. y Muñoz-Chápuli, R. 1987. Ventral musculature in elasmobranchs: some functional and phylogenetic implications. Fifth Congress of European Ichthyologists Proceedings Stockholm. 57-63 p
- Dean, M. N. and Motta, J. P. 2004. Anatomy and Functional Morphology of the Feeding Apparatus of the Lesser Electric Ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea). *J. Morphology* 262:462–483.

- Dean, M. N., Ramsay, J. B. and Schaefer, J. T. 2008. Tooth reorientation affects tooth function during prey processing and tooth ontogeny in the lesser electric ray, *Narcine brasiliensis*. *Journal of Zoology* 111: 123–134.
- Dingerkus, G. and Ulher, D. L. 1997. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol.*, 52:229-232.
- Fechhelm, J. D. and McEachran, J. D. 1984. A revisión of the electric ray genus *Diplobatis*, with notes on the interrelationships of *Narcinidae* (Chondrichthyes: Torpediniformes). *Bull. Florida State Mus. Biol. Sci.* 29(5): 171-209.
- Godínez, R. J. 1998. Contribución al conocimiento de la musculatura craneal y branquial de *Rhinobatos productus*, *Rhinobatos glaucostigma*, *Rhinobatos lentiginosus* y *Zapteryx exasperata* (Batoidei: Rhinobatidae). Tesis (Biología). Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM, México. 81 pp
- González, I. M. 1996. Filogenia de doce especies de Batoideos (Chondrichthyes: Batoidimorpha) de México con base en la anatomía del cráneo. Tesis (Biología). Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 154 pp.
- González, I. M. 2003. Estudio de anatomía comparada de la superfamilia Myliobatoidea (Chondrichthyes) en México, con algunos comentarios de filogenia. Tesis (Biología). Doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 178 pp.
- Guerrero, A. C. 2008. Contribución al estudio morfológico del encéfalo y pares craneales en tres especies de Rajiformes (Elasmobranchii: Myliobatoidei). Tesis (Biología). Licenciatura, FES Iztacala, UNAM, México. 60 pp.
- Lagler, F. K., Bardach, E. J., Miller, R. R., y Passino, M. D. R. 1990. Ictiología. AGT Editor, S.A. México, D.F 167-169 p
- Last, P. R., and Stevens J. D. 1994. *Sharks and Rays of Australia*. CSIRO. Australia. 513 pp.

- López, B. R. 2011. Estudio morfológico de la musculatura craneal y cerebro de *Diplobatis ommata* (Elasmobranchii: Narcinidae). Tesis (Biología). Licenciatura, FES Iztacala, UNAM, México. 49 pp
- Martínez, V. V. M. 1996. Análisis descriptivo del esqueleto de *Raja texana* (Chondrichthyes: Rajoidei). Tesis (Biología). Licenciatura, FES Iztacala, UNAM, México. 58 pp.
- McEachran, J. D. and Di-Sciara, G. N. 1995. Peces Batoideos. En: Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Vol. II Vertebrados-Parte I. Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la alimentación. Roma.
- McEachran, J. D., Dunn, K. and Miyake, T. 1996. Interrelationships of the batoidfishes (Chondrichthyes: Batoidei). En: Stiassny, M., R. Parenti, & Johnson, G., (Ed.) *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego. 63-84 p.
- Menni, C. R., Rincón, G., García, L. M. 2008. *Discopyge castelloi sp. nov.* (Torpediniformes, Narcinidae), una nueva especie de raya eléctrica del Mar Argentino. Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat., n. s. 10(1): 161-171.
- Miyake, T. 1988. The systematics of the stingray genus *Urotrygon* with comments on the interrelationships within Urolophidae (Chondrichthyes, Myliobatiformes). University of Michigan. 491pp.
- Miyake, T. and McEachran, J. D. 1991. The morphology and evolution of the ventral gill arch skeleton in batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). Zool. J. Linn. Soc., 102:75-100.
- Miyake, T., McEachran, J. D. and B. K. Hall. 1992. Edgeworth's legacy of cranial muscle development with an analysis of muscles in the ventral gill arch of batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). J. Morphology, 212:213-256.
- Moss, S. 1965. Feeding mechanisms of the three sharks: *Galeocerdo cuvieri* (Peron and Le sueur), *Negaprion brevirostris* (Poey) and *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre). Unpubl. Ph. D dissert., Cornell University, Ithaca, New York.

- ☞ Nadal, J. 2001. Vertebrados: Origen, organización, diversidad y biología. Omega. Madrid, España. 465-480 pp.
- ☞ Navarro, G. J. A. 2011. Ecomorfología del aparato mandibular de peces batoideos. Tesis (Biología) Maestría, CICIMAR, IPN, México. 128 pp.
- ☞ Nishida, K. 1990. Phylogeny of the Suborder Myliobatoidei. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 108 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 (Biología). Licenciatura. FES Iztacala, UNAM, México.
- ☞ Torres-Orozco, R. 1991. Los Peces de México. AGT Editor S.A. México, D.F. 235 pp.
- ☞ Tricas, T. C., Deacon, K., Last, P., McCosker, J. E., Walker, I. y L. Taylor. 1998. Tiburones y rayas. Omega, Barcelona.
- ☞ Valadez, G. C. 2000. Hábitos alimentarios de las rayas (Chondrichthyes: Rajiformes) capturadas en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. Septiembre 1997- Agosto 1998. Tesis (MVZ). Maestría. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de Colima. México. 114 pp.
- ☞ Weichert, Ch. K. y W. Presh. 1981. Elementos de anatomía de los cordados. 4ta ed. Mc Graw-Hill. México. 531 p.
- ☞ Wiley, E. O. 1979. Ventral gill arch muscles and the Phylogenetic Relationship of *Latimeria* Occ. Pap. Calif. Acad. Sci. 134:56-67.
- ☞ Wilga, C. D. and Motta, P. J. 1998. Feeding mechanism of the Atlantic guitarfish *Rhinobatos lentiginosus*: modulation of kinematic and motor activity. J. Exp. Biol., 201:3167-3184.
- ☞ Wilga, C. D., Hueter, E., Wainwright, P. and Motta, P. 2001. Evolution of upper jaw protrusion mechanism in elasmobranch. *Am. Zool.*, 41: 1248-1257.
- ☞ Wilga, C. D. 2002. A functional analysis of jaw suspension in elasmobranchs. *Biol J Linn Soc.*, 75: 483-502.

- Villavicencio, G. C. J. 2000. Taxonomía, abundancia estacional, edad y crecimiento y biología reproductiva de *Narcine entemedor* Jordan y Starks (CHONDRICHTHYES; NARCINIDAE), en Bahía Almejas, B.C.S, México. Doctorado, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad autónoma de Nuevo León. 138 pp.
- Ziswiler, V. 1978. Vertebrados. Anamniotas. Ediciones Omega. Barcelona. 321 p.