



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

Descripción Anatómica de la Región Cefálica de
Hydrolagus coliei: Encéfalo, Cráneo, Músculo
(Chondrichthyes: Holocephalii: Chimaeridae).

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

BIOLOGO

PRESENTA:

ALLAN JAFET GARCÍA SÁNCHEZ

DIRECTOR DE TESIS: DRA. MONICA GONZALEZ ISAIS

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla de Baz, Estado de México

2022





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.



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 está 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 mi madre, María Teresa Sánchez Varela y a mi padre, Aurelio García Díaz, por las discusiones, los regaños, los desacuerdos, pero también por los buenos momentos, el apoyo y su cariño, que me han ayudado a ser quien soy en este momento.

A mi hermana, por ser una amiga y confidente, pero sobre todo por ser la mejor "second player" en mi vida.

A mi familia, por ser también una parte fundamental en mi crecimiento personal y académico. A todos ustedes, los quiero y les agradezco.

A mis hermanos y hermanas de otras especies que me brindaron su compañía, lamidas, rasguños y mordidas, pero, sobre todo, su amor.

A las amistades que, aunque nuestros caminos nos lleven por rumbos diferentes, dejaron su eco en mis memorias.

Agradecimientos.

Agradezco a la Dra. Mónica González y al Dr. Héctor Montes por aceptarme en su laboratorio, por sus enseñanzas y consejos y por ser una guía contundente en la realización de mi proyecto.

A mis asesores, la Dra. Bertha Segura, el Dr. Jorge Gersencowies, y el Dr. Rodolfo García por aceptar ayudarme en la revisión de mi tesis.

Agradezco a mi plantel, la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, así como al personal del Laboratorio de anatomía comparada por brindarme las condiciones y materiales apropiados para la realización de mi estudio.

Agradezco a los profesores de la carrera de Biología por compartirme sus conocimientos y experiencias que me ayudaron en mi formación como profesionalista.

Índice.

Dedicatorias.....	2
Agradecimientos.	3
Índice.	4
Resumen.....	5
Introducción.	6
-) Chondrichthyes.	6
-) Holocephalii.	7
-) <i>Hydrolagus colliei</i>	8
-) Musculatura de Holocéfalos.	10
-) Cráneo de Holocéfalos.	11
-) Encéfalo de Holocéfalos.	11
Antecedentes.	13
Justificación.	15
Objetivos.	15
-) Objetivo general.....	15
-) Objetivos particulares.	15
Material y método.....	16
-) Organismo.....	16
-) Descripción de la musculatura.....	16
-) Descripción del cráneo.....	17
-) Descripción del encéfalo.....	17
Resultados.	18
-) Descripción del encéfalo.....	18
-) Descripción del cráneo.....	21
-) Descripción de la musculatura.....	26
Discusión.	31
-) Encéfalo.....	31
-) Cráneo.....	33
-) Músculo.....	34
Conclusión.	39
Referencias.....	40

Resumen.

Los condriictios son un grupo de vertebrados acuáticos mandibulados que comprende un total de 1,237 especies. Este grupo abarca dos subclases: Elasmobranchii (tiburones y rayas actuales) y Holocephalii (quimeras, peces rata y peces elefante). Dentro de Holocephalii, la especie *Hydrolagus colliei* ha sido utilizada como modelo representativo de los holocéfalos en estudios enfocados en su anatomía. El objetivo de este trabajo fue elaborar una descripción anatómica detallada del encéfalo, cráneo y musculatura cefálica de *H. colliei*. Para ello se colectaron organismos de la especie en las costas del Golfo de California, en la Bahía de Kino, los cuales fueron diseccionados mediante técnicas convencionales. La morfología del cerebro, cráneo y la musculatura de la cabeza de *H. colliei* es consistente con las descripciones realizadas para otros holocéfalos. Las características del encéfalo corresponden con la morfología propia de holocéfalos modernos, es decir, de las familias Chimaeridae y Rhinochimaeridae, y de igual forma, son similares a las descritas para organismos bentopelágicos. El cráneo cuenta con caracteres plesiomórficos dentro del orden de los condriictios, contando con una suspensión mandibular de tipo holostílica. La musculatura cefálica presenta una mayor variación al compararla con condriictios modernos, es decir, tiburones y rayas. Por otro lado, se observó un mayor desarrollo en los músculos pertenecientes al grupo mandibular, esto relacionado a sus hábitos alimenticios. La descripción anatómica aquí presentada nos da mayores bases y fundamentos para reforzar la taxonomía propuesta en la literatura para esta especie y, de igual forma, para entender más acerca de su forma de vida.

Introducción.

-) Chondrichthyes.

Los condriictios o peces cartilaginosos (Fig. 1) son un grupo de vertebrados acuáticos mandibulados (gnatostomados) que comprende un total de 1,237 especies válidas en todo el mundo (Eschmeyer y Fong, 2015) las cuales están divididas dentro de las dos grandes clases del grupo: Elasmobranchii (que cuenta con los tiburones y rayas actuales) y Holocephalii (especies de quimeras, peces rata y peces elefante) (Wourms, 1977; Compagno, 1977 y 1990; Grogan y Lund, 2000; Nelson, 2006; Del Moral-Flores *et al.*, 2015 y 2016). En el trabajo reciente de Del Moral-Flores y colaboradores (2016) describen que la diversidad del grupo, en México, está representada por 214 especies incluidas en 84 géneros, 40 familias y 14 órdenes.

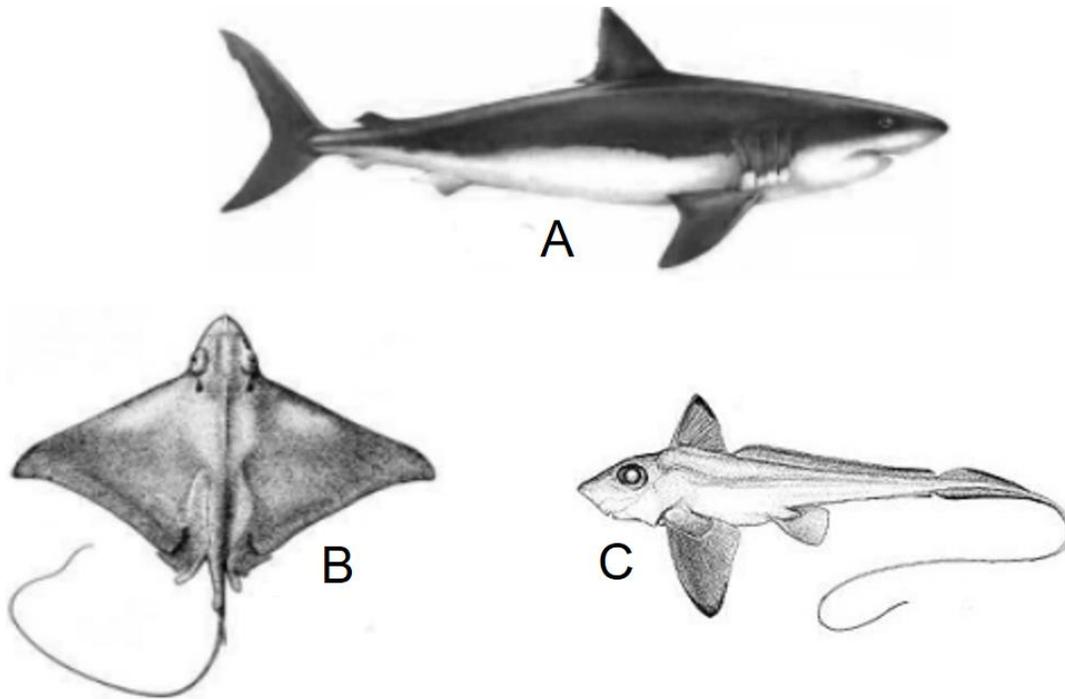


Fig. 1. Organismos de la Clase Chondrichthyes: Tiburones (A), Rayas (B) y Quimeras (C). (Tomado de Nelson 2006).

La característica principal del grupo de los condriictios es la presencia de un endoesqueleto cartilaginoso con calcificación prismática de capas de hidroxapatita, de ahí el nombre derivado del griego khóndros, "cartílago" e ikthýs, "pez", peces cartilaginosos. Así mismo, poseen un esqueleto dérmico a manera de denticúlos (escamas placoideas), aletas soportadas por radios blandos no segmentados (ceratotriquia), sin vejiga gaseosa ni pulmones, el intestino presenta una válvula espiral y presentan fertilización interna por medio de la modificación de las aletas pélvicas (mixopterigios), entre otras características que los distinguen del resto de los cordados (Compagno, 1977 y 1990; Nelson, 2006).

En casi todos los taxones conocidos, fósiles y existentes, la fertilización es interna por medio de mixopterigios que se insertan en la cloaca femenina y en el oviducto(s); se conocen períodos de gestación de dos años, el más largo de todos los vertebrados (Nelson, 2006). Recientemente Barnett en el 2008 describe que los condriictios exhiben dos tipos de desarrollo embrionario: viviparidad, en la que se retienen los huevos en desarrollo en la hembra y nacen crías que nadan libremente y oviparidad, en la que huevos fertilizados se depositan sobre el sedimento o se adhieren a un objeto y la eclosión es externa a la hembra.

Otra de sus características, que los separa de los peces óseos, es que son organismos de tallas relativamente grandes; las especies grandes tienen un promedio de 1.5 m de largo y las pequeñas entre 10 y 30 cm. En cuanto al peso, más de 100 especies llegan a un peso máximo de 70 kg, el resto, hasta 2000 kg o más (Compagno, 1990).

Los condriictios presentan una amplia distribución en ambientes marinos, más del 55% de las especies habitan en plataformas continentales, y dentro de estas un 5% se encuentran en aguas dulces. Debido a la amplia distribución de algunas especies epi y mesopelágicas, tanto de tiburones como de rayas, en México se tienen registradas 120 especies en el Pacífico y 118 en el Atlántico, 24 del total de especies están presentes en ambos litorales de México (Del Moral-Flores *et al.*, 2016). Mallatt (2008), plantea que la distribución de los condriictios se debe a sus muy variados modos de alimentación. Las mandíbulas, las aletas pareadas y la musculatura apendicular y cefálica fueron de principal importancia para la transición a la alimentación por medio de la depredación de animales marinos, desde plancton y diminutos invertebrados bentónicos hasta ballenas.

-) Holocephalii.

Dentro de Holocephalii, el orden Chimaeriformes es el único no extinto hasta la fecha. De acuerdo con Didier (1995) este orden se caracteriza por tener una dentadura que consta de pocas placas dentales grandes y el palatocadrado fusionado al neurocráneo; dos aletas dorsales, la primera eréctil, de base corta, y precedida de una espina eréctil, la segunda no erecta, baja y de base larga; boca inferior; fertilización interna (huevos encerrados en una cápsula marrón); el agua para respirar se toma principalmente por las fosas nasales; longitud máxima de 1.5 m.

El orden incluye tres familias (Callorhinchidae, Rhinochimaeridae y Chimaeridae), seis géneros y 31 a 50 especies (Compagno, 1990); para el caso de México, se registran el 15.1 % de las especies conocidas a nivel mundial. La familia Chimaeridae se encuentra integrada por cinco especies, con el género *Hydrolagus* como el de mayor riqueza específica para todo el grupo,

mientras que Rhinochimaeridae cuenta con 3 especies y 2 géneros y finalmente Callorhinchidae con un solo género (Del Moral-Flores *et al.*, 2016).

Callorhinchidae: se distribuye en el hemisferio sur. Hocico alargado y flexible con estructura en forma de gancho; cola heterocerca. Presenta un solo género, *Callorhinchus* (Del Moral-Flores *et al.*, 2016).

Rhinochimaeridae: se encuentra en localidades dispersas en todo el mundo, en mares templados y tropicales, a una profundidad de 200 a más de 2000 m. Hocico largo y puntiagudo; primera aleta dorsal eréctil; segunda aleta dorsal larga, baja y no falcada; cola dificerca, es decir, la columna vertebral se extiende hasta la punta y divide la aleta caudal simétricamente; la aleta caudal puede ser confluyente o separada de la aleta anal. Ovíparos: hueveras fusiformes, con anchos rebordes horizontales filamentosos (Del Moral-Flores *et al.*, 2016).

Chimaeridae: se localiza en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico en aguas templadas a tropicales, en su mayoría por debajo de los 200 m. Hocico corto y redondeado; primera aleta dorsal eréctil; segunda aleta dorsal larga y baja; aleta caudal dificerca; aleta anal confluyente con aleta caudal en *Hydrolagus*. Machos con cierre de cabeza. Ovíparos; se depositan grandes cápsulas de huevo en forma de renacuajo sobre el sustrato. Espina dorsal con glándula venenosa asociada, cuyo veneno lastima a los humanos (Del Moral-Flores *et al.*, 2016).

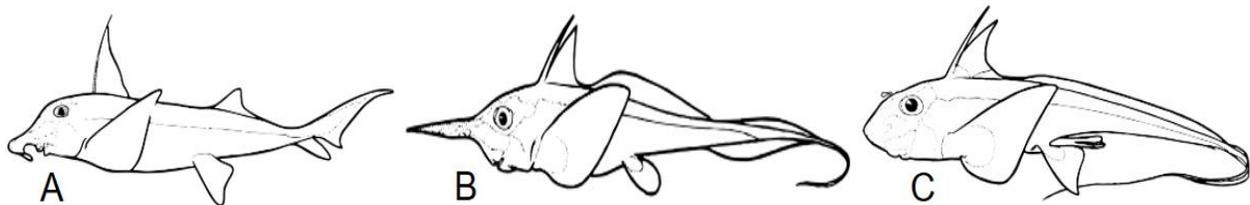


Fig. 2. Familias de Holocephalii: Callorhinchidae (A), Rhinochimaeridae (B) y Chimaeridae (C).

-) *Hydrolagus colliei*.

Dentro de la familia Chimaeridae, *Hydrolagus* es el género representativo, con 26 de las 45 especies reportadas para esta familia (Del Moral-Flores *et al.*, 2016). La especie *Hydrolagus colliei* (Fig. 3), descrita por primera vez en el trabajo de Lay y Bennett (1839), se distingue por los siguientes caracteres: canales de la línea lateral oral y preopercular que no comparten una rama común corta del canal infraorbitario; borde anterior de la espina de la aleta dorsal no serrado; regiones anterior y posterior de la segunda aleta dorsal considerablemente más altas que la región media; las aletas pectorales cuando están deprimidas no llegan más allá del origen de las aletas pélvicas; sin aleta anal; eje de la aleta caudal horizontal con la aleta casi simétrica, los

lóbulos epiaxial e hipaxial del mismo tamaño; coloración marrón o marrón rojiza con pequeñas manchas blancas en la cabeza y el tronco.

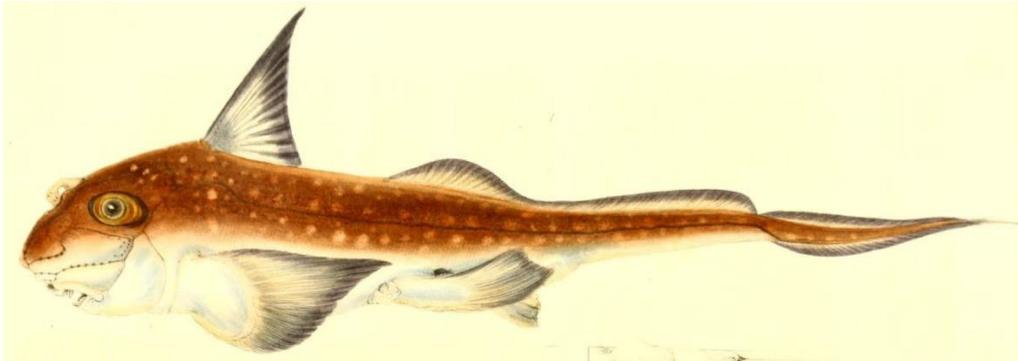


Fig. 3. Dibujo de *Hydrolagus colliei*. (Tomado de Lay y Bennett, 1839).

Dentro de su forma de vida, Barnett (2008) describe el hábitat de *H. colliei* de tipo marino demersal, encontrado en un rango de profundidad entre los 0 a 913 m, usualmente entre los 50 a 400 m, distribuida principalmente en el Pacífico noreste, aguas caracterizadas por ser frías. Su alimentación está basada en moluscos, crustáceos y peces, principalmente, aunque también suele alimentarse de equinodermos y gusanos. Durante su ciclo de vida, la hembra extruye dos huevos a la vez (cada uno contenido en una cápsula). Las cápsulas de huevos terminan plantadas verticalmente en el barro o simplemente acostadas con filamentos enredados en el fondo. Las hembras que extruyen huevos se pueden encontrar durante todo el año.

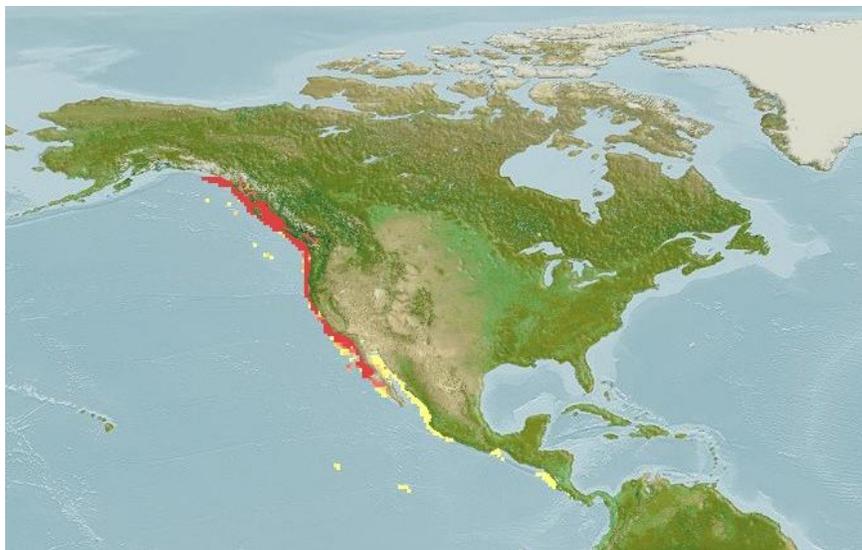


Fig. 4. Mapa de distribución de *Hydrolagus colliei*. (Tomado de Froese y Pauly 1999).

-) Musculatura de Holocéfalos.

Los estudios sobre musculatura han sido a nivel anatómico y se han enfocado principalmente en los músculos que participan en los mecanismos de alimentación (Ribbink, 1971); en los músculos de la cabeza (Didier, 1995; Dearden *et al.*, 2021), arcos branquiales, cintura pectoral y el tronco (Didier, 1995).

Estudios recientes, sobre la anatomía muscular de la cabeza de los holocéfalos, agrupan a los músculos de acuerdo con su apego (origen e inserción de un músculo) y su función. El grupo mandibular está formado por los músculos encargados de la elevación y abducción de los cartílagos que componen la mandíbula (palatoc cuadrado, cartílago de Meckel y cartílagos labiales): elevador de la comisura de la boca anterior, elevador de la comisura de la boca posterior, labial anterior, intermandibular, aductor mandibular anterior y aductor mandibular posterior.

La placa del músculo hioides embrionario da lugar al constrictor del hioideo o constrictor opercular; el músculo elevador del hioideo e interhioideo se separan de la lámina del hioides bastante temprano durante el desarrollo embrionario (el elevador se separa de la parte superior de su borde anterior, el interhioideo desde su parte inferior) (Edgeworth, 1935). Estos músculos forman el grupo hioideo que comprende a aquellos músculos encargados de la elevación y constricción del cartílago hioideo y se encuentran inervados por el nervio craneal VII (Didier, 1995).

El grupo arco branquial comprende los músculos branquiales (constrictores branquiales y aductores del arco branquial) y epibranquiales (cucularis superficial y profundo y el protractor pectoral dorsal) inervados por los nervios craneales IX y X. Durante el desarrollo embrionario, el cucularis se separa en dos músculos: el cucularis superficial y el cucularis profundo (Edgeworth, 1935).

Por debajo de los arcos branquiales, se encuentra el grupo hipobranquial formado por los músculos branquiales ventrales (coracobranquial, coracomandibular y coracohioideo) que son inervados por nervios espinales (Didier, 1995).

De igual forma, algunos trabajos que incluyen el estudio morfológico de los músculos extrínsecos del ojo mencionan que existen un total de seis, dos oblicuos y cuatro rectos (Cunha *et al.*, 2016; Gurley y Motta, 2019). Estos músculos son los encargados de dar movimiento y soporte al ojo del organismo. Durante el movimiento del globo ocular, estos músculos forman tres pares (antagonistas y sinérgicos). Los rectos superior e inferior son responsables del movimiento alrededor del eje horizontal del globo ocular, dirigiendo así el ojo hacia arriba o hacia abajo. Los

músculos rectos medial y lateral son responsables del movimiento alrededor del eje vertical moviendo los ojos hacia adelante y hacia atrás. Finalmente, los músculos oblicuos inferior y superior son responsables de la rotación del globo ocular alrededor del eje óptico, rotando al ojo dorsolateral y ventrolateralmente (Gurley y Motta, 2019).

-) Cráneo de Holocéfalos.

Al igual que con la musculatura, se han separado a las diferentes estructuras del cráneo en dos grupos principales: condrocáneo o neurocráneo, el cuál abarca todo el cartílago que rodea al encéfalo y el esplanocráneo o viscerocráneo que engloba a las mandíbulas, arco hioideo y arcos branquiales (De Beer y Moy-Thomas, 1935; Ribbink, 1971; Raikow y Swierczewski, 1975; Didier, 1995; Mollen *et al.*, 2012; Dearden *et al.*, 2021).

Las características esqueléticas se han sostenido durante mucho tiempo por su importancia filogenética ya que estos caracteres pueden estudiarse tanto en fósiles como en organismos vivos (Didier, 1995). La morfología rostral es un carácter importante en los análisis cladísticos de elasmobranquios. El rostro puede ser determinado incluso cuando no se encuentra asociado con otros restos óseos, como dientes, y por lo tanto se puede usar para compilar listas de fauna extinta (Inoue *et al.*, 2010; Mollen *et al.*, 2012).

Según Kemp (1999) las quimeras se alimentan de gambas, moluscos, gasterópodos y erizos-del mar. Su dentición está adaptada para ese tipo de alimentación pues posee placas dentígeras, constituidas de dos pares de placas en la mandíbula superior y un par en la mandíbula inferior. En los juveniles, las placas son delgadas y frágiles siendo fácilmente quebradizas, en los adultos son más resistentes (Giacomo y Perier, 1996; De Morais *et al.*, 2017; Roman *et al.*, 2020). Así mismo, poseen tres pares de dientes en forma de placa dividida en un par de dientes palatinos, un par de dientes vomerinos en la mandíbula superior y un par de dientes en la mandíbula inferior. Estos dientes varían de espesura con el crecimiento del animal (Kemp, 1999).

-) Encéfalo de Holocéfalos.

Los condictios fueron el primer grupo en exhibir el arquetipo de cerebro vertebrado altamente homólogo (Striedter, 2005), que incluye, rostrocaudalmente, el prosencéfalo (telencéfalo y diencéfalo), el mesencéfalo (mesencéfalo) y el rombencéfalo (cerebelo y médula oblongada) (Northcutt, 1978). Los trabajos que se han dedicado al estudio morfológico del cerebro de los condictios, son variados (Northcutt, 1978; Smeets *et al.*, 1983; Smeets, 1998; Hofmann, 1999; Ito *et al.*, 1999; Yopak *et al.*, 2007; Yopak y Montgomery, 2008; Gardiner *et al.*, 2012) y a pesar de que algunos llegan a trabajar con quimeras, solo unos cuantos se enfocan específicamente en ellas (Didier, 1995; Lisney *et al.*, 2008).

Dentro de los estudios del cerebro de los condriictios, el cerebelo es la estructura de mayor interés para los investigadores. La foliación cerebelar y la variación en forma y tamaño de esta área del cerebro ha sido estudiada en varios clados de vertebrados, como pájaros (Iwaniuk *et al.*, 2007), mamíferos (Leto *et al.*, 2015) y peces cartilagosos (Yopak *et al.*, 2007; Lisney *et al.*, 2008; Puzdrowski y Gruber, 2009; Yopak *et al.*, 2016). Dicha variación dentro del grupo de los condriictios es extrema, en comparación con cualquier otro taxón, con variaciones que van desde una superficie completamente lisa hasta una superficie con convexidades y pliegues profundos y ramificados (Yopak *et al.*, 2016).

Al igual que en el resto de los vertebrados, existen diez pares de nervios craneales asociados con el cerebro de las quimeras los cuales se nombran según la estructura a la que inervan; I, olfatorio; II, óptico; III, oculomotor; IV, troclear; V, trigémino; VI, abducens; VII, facial; VIII, acústico; IX, glossofaríngeo; X, vago (Northcutt, 1978).

Para comprender mejor la anatomía del cerebro, éste se ha dividido en varias zonas relacionadas con los núcleos de los nervios o con componentes de estos. En el rombencéfalo se observan cuatro zonas. La zona somatomotora/ventral contiene el núcleo del nervio abducens, y proyecciones somatomotoras hacia la médula espinal, en su región ventral cuenta con la unión hacia el tegmentum mesencefálico en donde se encuentran los núcleos del oculomotor y del troclear. La zona intermedioventral/visceromotora contiene el núcleo del nervio abducens en la región intermedioventral, mientras que los núcleos motores de los nervios trigémino, facial, glossofaríngeo y vago constituyen la columna visceromotora. La zona intermediodorsal/viscerosensorial posee el núcleo del nervio trigémino en la parte superficial del área intermediodorsal, además, es el centro común de terminación de las fibras aferentes viscerales que ingresan al cerebro a través de los nervios facial, glossofaríngeo y vago. Finalmente, la zona dorsal/somatosensorial está constituida por dos grandes centros nerviosos de la línea lateral, el núcleo dorsal y núcleo intermedio octavolateral (Smeets *et al.*, 1983).

Otra zona que puede diferenciarse es la perteneciente al istmo y al mesencéfalo. Esta región se subdivide así misma en dos, la zona motora, que incluye los núcleos de los nervios III y IV y que ocupa la parte medial del tegmentum mesencefálico y la zona sensorial que comprende la parte lateral del tegmentum y el tectum (Smeets *et al.*, 1983).

Antecedentes.

Los trabajos que nos permiten adentrarnos de primera mano al grupo de los condriictios son bastos, importantes en aspectos relacionados con la diagnosis, descripción, taxonomía y distribución de las especies dentro del grupo (Wourms, 1977; Compagno, 1977 y 1990; Grogan y Lund, 2000; Nelson, 2006; Del Moral-Flores *et al.*, 2015 y 2016).

De igual forma, se pueden encontrar en la literatura trabajos relacionados con la descripción, taxonomía, distribución e historia de vida de la especie *Hydrolagus colliei* (Lay y Bennett, 1839; Raikow y Swierczewski, 1975; Krupp y Bussing, 1995; Didier y Rosenberger, 2002; Barnett, 2008; Inoue *et al.*, 2010)

Ribbink (1971), describió los músculos relacionados con la manipulación de la mandíbula y el complejo labial a partir de la especie *Callorhinchus capensis*. El cartílago premandibular accesorio se considera que es utilizado para desenterrar presas grandes del sustrato, mientras que el complejo labial superior manipula el alimento dirigiéndolo a la boca. De igual forma, concluye que la trituración de presas grandes es mediante la contracción del músculo elevador mandibular.

De Beer y Moy-Thomas (1937), realizaron un estudio embriológico (realizado por de Beer) y uno paleontológico (realizado por Moy-Thomas) sobre las estructuras pertenecientes al neurocráneo y al arco hioideo de un embrión de 95 mm de *Callorhinchus antarcticus*. Concluyen que en Holocephalii está presente un verdadero proceso ótico; el arco hioideo posee elementos faringohiales y epihiales y es el más primitivo conocido en las formas vivas; el canal etmoidal es un espacio extracraneal, en relación con la formación del tabique interorbitario; la cápsula auditiva tiene un piso cartilaginoso completo, pero una pared mediana incompleta.

Didier (1995), analizó las relaciones filogenéticas a nivel de género y familia de Holocephalii existentes, utilizando caracteres morfológicos como los músculos de la cabeza, tronco y arcos branquiales, así como del cartílago del condrocráneo y arcos branquiales. Propone una nueva filogenia del grupo en donde agrupa a las familias en dos superfamilias: Callorhinchoidea con la familia Callorhinchidae y Chimeroidea englobando a Rhinochimaeridae y Chimaeridae.

Northcutt (1989), evaluó la variación cerebral entre condriictios al analizar las características neuronales entre especies de condriictios vivos. Llega a la conclusión de que los primeros condriictios poseían cerebros relativamente pequeños. Además, concluye que el tamaño relativo del cerebro parece haber aumentado de forma independiente en algunos miliobatiformes y en el ancestro común de los tiburones heterodontos y galeomorfos, además, menciona que el cuerpo cerebelar ha aumentado drásticamente de tamaño y presenta una foliación de forma compleja e independiente en algunos tiburones, batoideos y galeomorfos.

Yopak y colaboradores (2007), evaluaron la variación de la organización del cerebro y la foliación cerebelar de tiburones y holocéfalos. Establecieron un Índice Visual de Foliación para cuantificar la complejidad estructural del cerebelo en función de la longitud, el número y la profundidad de los pliegues. Concluyeron que es posible que en tiburones y holocéfalos, el tamaño del cerebro y el tamaño relativo de cada una de sus estructuras es una consecuencia de su locomoción, hábitat y estilo de vida.

Huber y colaboradores (2008), realizaron un análisis de los mecanismos de alimentación y la composición de la mandíbula de *H. colliei*. Descubren que, a pesar de que *H. colliei* no posee caracteres morfológicos asociados con la durofagia, puede generar fuerzas de mordida comparables con otros elasmobranquios durófagos. Concluyen que el 93% de la fuerza para la mordida es dada por el músculo aductor mandibular anterior.

Yopak y Montgomery (2008), examinaron la morfología del cerebro de tiburones de aguas profundas y holocéfalos, en base a su filogenia y a su ecología. Observaron que ambos grupos presentan características comunes: un telencéfalo relativamente reducido y un cuerpo cerebeloso liso, así como un agrandamiento de la médula. Además, concluyen que la variación cerebral en los condriktios de aguas profundas muestra patrones adaptativos aparte de los patrones filogenéticos, y que los patrones cerebrales particulares podrían interpretarse como "cerebrotipos".

Huber y colaboradores (2011), elaboraron una guía básica para la musculatura craneal de las tres principales radiaciones de los peces cartilagosos existentes. Entre los elasmobranquios, los tiburones están representados por el cazón espinoso *Squalus acanthias* y los batoideos por el pez guitarra del sur *Rhinobatos percellens*. Los holocéfalos están representados por el pez rata manchado *Hydrolagus colliei*. Los músculos hipobranquiales y faríngeos se describen además de los músculos craneales, ya que estas estructuras también participan en la alimentación y la respiración.

De Morais y colaboradores (2017), analizaron los diferentes modelos de dentición de los condriktios, de acuerdo con su subclase. En el caso de Holocephalii, encontraron que estos poseen dientes en forma de placas, las cuales están adaptadas para triturar materiales más sólidos y rígidos. Para el caso de Elasmobranchii, observaron que las alteraciones en el patrón morfológico, a lo largo de la historia evolutiva del grupo, presenta una mayor variación en los dientes, maxilas y aletas y que, a diferencia de Holocephalii, los dientes de cada sub-clase dentro del grupo están arreglados en hileras en el palatoc cuadrado y en el cartílago de Meckel. Finalmente, concluyen que la variación de los modelos de dentición está relacionada con los diferentes hábitos alimenticios de cada especie.

Justificación.

Las descripciones anatómicas toman una mayor importancia a la hora de tratar de resolver las relaciones filogenéticas entre taxones extintos y actuales, dentro y fuera del grupo de interés, a través de la agrupación de organismos por caracteres morfofisiológicos compartidos. A pesar de los estudios anatómicos realizados en especies en el grupo Holocephalii, aún faltan evidencias que nos permitan establecer con mayor exactitud la filogenia del grupo, y para ello, es importante realizar estas descripciones.

Objetivos.

-) Objetivo general.

Elaborar una descripción anatómica detallada del encéfalo, cráneo y musculatura cefálica de *Hydrolagus colliei*.

-) Objetivos particulares.

- Describir el encéfalo de *H. colliei*.
- Describir el cráneo de *H. colliei*.
- Describir la musculatura cefálica de *H. colliei*.

Material y método.

-) Organismo.

Se realizó una colecta con red agallera en las costas del Golfo de California, en la Bahía de Kino del estado de Sonora, México. La identificación a nivel de especie fue a través de las claves de identificación de Krupp y Bussing (1995). Los organismos fueron sexados en base a la presencia o ausencia de mixopterigios. La rotulación de los ejemplares incluyó fecha, localidad, colector, código numérico de referencia, talla, peso, sexo, zona de pesca y equipo con que se capturó. Finalmente, los ejemplares fueron colocados en recipientes con formaldehído al 10%.



Fig. 5. Zona de colecta: Bahía de Kino, Sonora (Tomado de goglemaps.com).

-) Descripción de la musculatura.

Luego del desollamiento completo del organismo, se pudieron observar los paquetes musculares craneales superiores. Los músculos superiores fueron retirados para tener acceso a los músculos medios y estos a su vez se retiraron para acceder a los músculos profundos. Así mismo, se retiraron los ojos para poder acceder a los músculos extrínsecos del ojo. Se realizaron dibujos digitales a escala en el software Paint Tool SAI, en posiciones dorsal, ventral y lateral de cada conjunto muscular de modo que se observó el apego (origen e inserción del músculo), forma y orientación de las fibras musculares, además de la posición general de cada músculo. Dichas características fueron utilizadas para la identificación de los músculos mediante el uso de la nomenclatura de Didier (1995).



Fig. 6. Disección de la musculatura de *H. colliei* en vista lateral (A) dorsal (B) y ventral (C).

-) Descripción del cráneo.

Al haber retirado todos los músculos, se hizo limpieza del cráneo. Se hicieron dibujos digitales a escala en vista dorsal, ventral y lateral del neurocráneo, las mandíbulas, los cartílagos labiales y los arcos branquiales. Se retomó el trabajo de Didier (1995) para la identificación de los cartílagos.

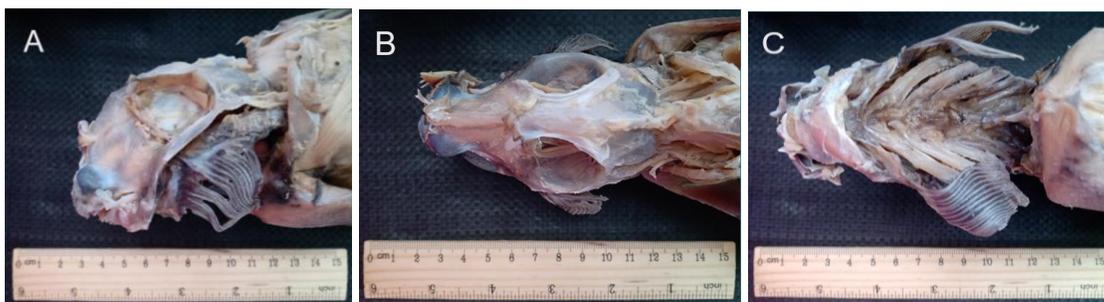


Fig. 7. Disección del cráneo de *H. colliei* en vista lateral (A) dorsal (B) y ventral (C).

-) Descripción del encéfalo.

Finalmente, se abrió el condrocráneo en su región dorsal desde las cápsulas nasales hasta la unión con la columna vertebral para poder tener acceso al encéfalo en vista dorsal. Se retiró uno de los ojos para observar al encéfalo en vista lateral. Para acceder al encéfalo en vista ventral se retiraron los arcos branquiales y posteriormente las mandíbulas, finalmente se abrió el cartílago de la base del neurocráneo. De igual forma, se realizaron dibujos a escala de cada vista, cuidando la posición natural del organismo. Se utilizó la nomenclatura de Northcutt (1989) y Smeets (1998).



Fig. 8. Disección del encéfalo de *H. colliei* en vista lateral (A) dorsal (B) y ventral (C).

Resultados.

-) Descripción del encéfalo.

Cerebro.

El cerebro de *H. colliei* es alargado y se encuentra dentro del neurocráneo, desde el rostro a la altura de las cápsulas nasales hasta la unión con las primeras vértebras (Fig. 9). Los ojos de este organismo son grandes en comparación con el cerebro, ya que constituyen aproximadamente el 30% de su longitud total. Estos se localizan laterales al cerebro y se extienden desde la mitad del canal del tercer ventrículo hasta la mitad del cuerpo cerebelar. Las estructuras que componen el cerebro son: bulbos olfatorios, telencéfalo, diencefalo, mesencéfalo, cerebelo y médula oblongada.

1) Bulbos olfatorios.

Los bulbos olfatorios se ubican anteriormente, ligeramente curvados en dirección ventral (Fig. 9). En la región rostral están delimitados por los sacos olfatorios, estos a su vez, están cubiertos por una cápsula nasal de cartílago. En la región caudal se conectan con los lóbulos del telencéfalo. Ocupan aproximadamente el 10% de la longitud del cerebro.

2) Telencéfalo.

Representan un 39.7% de la longitud del cerebro. En la unión con los bulbos, los lóbulos son angostos y se encuentran separados uno del otro en esta región, posteriormente se ensanchan en dirección caudal lo que provoca que ambos lóbulos se junten, sin embargo, no existe fusión entre ellos (Fig. 10A, 10B y 11).

3) Diencefalo

Es la estructura más pequeña del encéfalo, ocupando sólo el 7.7% de la longitud total. Delimitado por el telencéfalo anteriormente y por el mesencéfalo posteriormente (Fig. 9).

4) Mesencéfalo.

Se localiza debajo del cerebelo y está dividido en una porción dorsal y una ventral. La región dorsal está formada por el tectum mesencefálico (Fig. 9, 10A y 10B) que a su vez se encuentra dividido en dos lóbulos ópticos, separados por un surco. En la región ventral se ubica el tegmentum mesencefálico (Fig. 9 y 11). Su longitud es de aproximadamente el 13.8% del total del encéfalo.

5) Cerebelo.

El cerebelo está formado por un cuerpo cerebelar (Fig. 9 y 10A) y las aurículas cerebelares (Fig. 9, 10A y 10B). El cuerpo o corpus cerebelar tiene forma ovoide y se localiza por encima del cerebro medio, se extiende rostralmente sobre el tectum mesencefálico y caudalmente sobre la hoja auricular superior. Representa el 16.4% de la longitud total del cerebro, es simétrico y

presenta un solo surco muy poco visible en la región media, el cual tiene dirección rostro-caudal. Su porción anterior suele ser más ancha que la posterior. En la parte basal del corpus se encuentran los pedúnculos cerebelares (Fig. 10B) a ambos lados del cuarto ventrículo, los cuales unen al cerebelo con el cerebro medio. Estos están limitados rostralmente con la parte posterior del tectum mesencefálico y caudalmente con la hoja auricular superior. En la región media, por debajo del cerebelo, se proyecta ventralmente el tallo cerebelar, este es una estructura redondeada que ocupa la parte anterior del cuarto ventrículo. Las aurículas cerebelares se observan claramente al retirar el cerebelo (Fig. 10B). Están formadas por dos hojas, una hoja superior rostromedial y una hoja inferior caudolateral.

6) Médula oblongada

La médula oblongada ocupa en promedio el 27.5% de la longitud total del cerebro y se localiza en la región posterior del encéfalo. En vista dorsal está cubierta casi en su totalidad por el cerebelo (Fig. 10A). Al retirar el cerebelo se observa el cuarto ventrículo, que es relativamente largo y se encuentra delimitado a los lados por los pedúnculos del cerebelo (Fig. 10B).

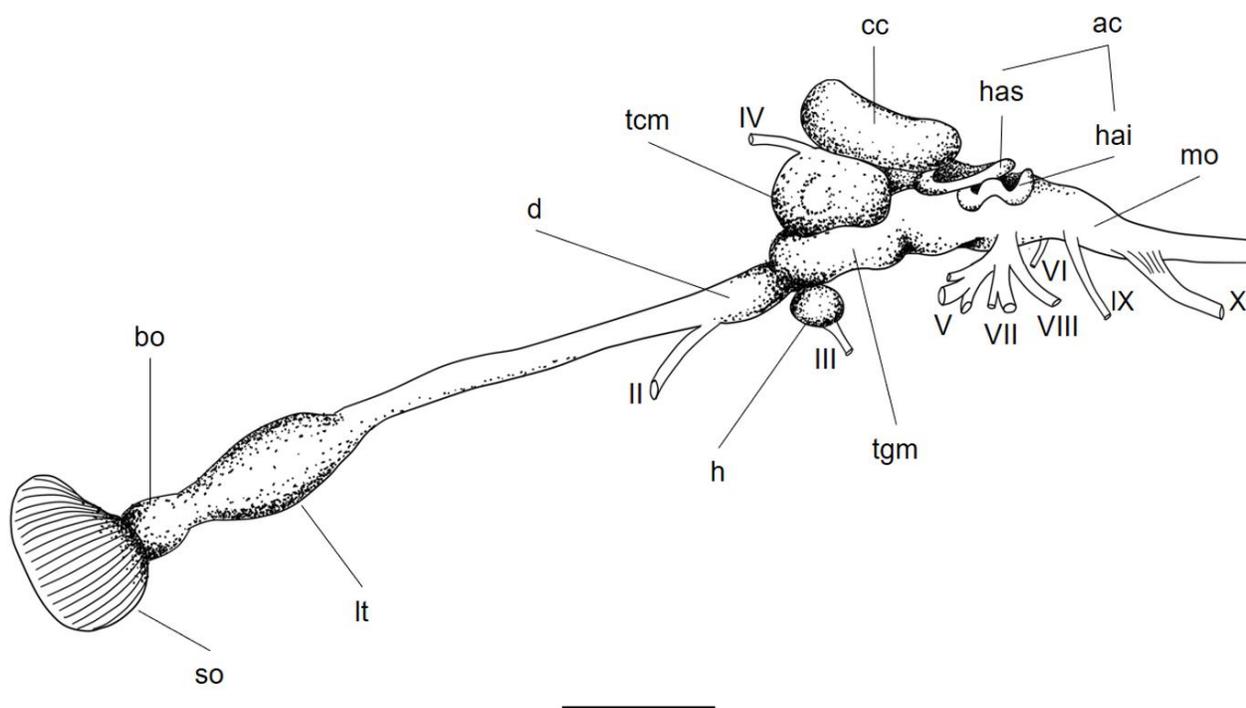


Fig. 9. Encéfalo de *H. colliei* en vista lateral. ac: aurículas cerebelares; bo: bulbo olfatorio; cc: cuerpo cerebelar; d: diencéfalo; h: hipófisis; hai: hoja auricular inferior; has: hoja auricular superior; lt: lóbulo telencefálico; mo: médula oblongada; so: saco olfatorio; tcm: tectum mesencefálico; tgm: tegmentum mesencefálico. Nervios craneales: II: nervio óptico; III: nervio oculomotor; IV: nervio troclear; V: nervio trigémino; VI: nervio abducens; VII: nervio facial; VIII: nervio auditorio; IX: nervio glossofaríngeo; X: nervio vago. Escala = 1 cm (A). Escala = 0.5 cm (B).

Nervios craneales.

El nervio olfatorio (I) (no ilustrado) se ubica dentro de los bulbos olfatorios. El nervio óptico (II) marca el límite entre el telencéfalo y el diencefalo ya que se origina de la región ventral del diencefalo (Fig. 9 y 11) y es relativamente delgado, se dirige rostralmente y se curva hasta unirse al ojo. El nervio oculomotor (III) se origina en la parte ventral del mesencéfalo y se dirige caudalmente (Fig. 9 y 11), mientras que el nervio troclear (IV) se encuentra en la parte dorsal y se dirige rostralmente (Fig. 9 y 10). El nervio abducens (VI) se localiza en la región ventral de la médula oblongada (Fig. 9 y 11) y es, dentro de los diez pares de nervios, el más delgado. Los nervios, trigémino (V), facial (VII) y auditorio (VIII), se originan a partir de la pared lateral de la médula oblongada, ligeramente anterior al origen del par VI (Fig. 9). El par V empieza como una rama ancha y se dirige rostralmente en donde se subdivide en 3 ramas, el par VII se subdivide en 2 ramas y finalmente el par VIII se dirige caudalmente. El nervio glosofaríngeo (IX) es relativamente delgado, se origina en la pared lateral de la médula oblongada, posterior al origen de los nervios V, VII Y VIII (Fig. 9). Finalmente, el nervio vago (X) se origina posterior al par IX, en la pared lateral de la médula, es ancho y se dirige caudalmente (Fig. 9).

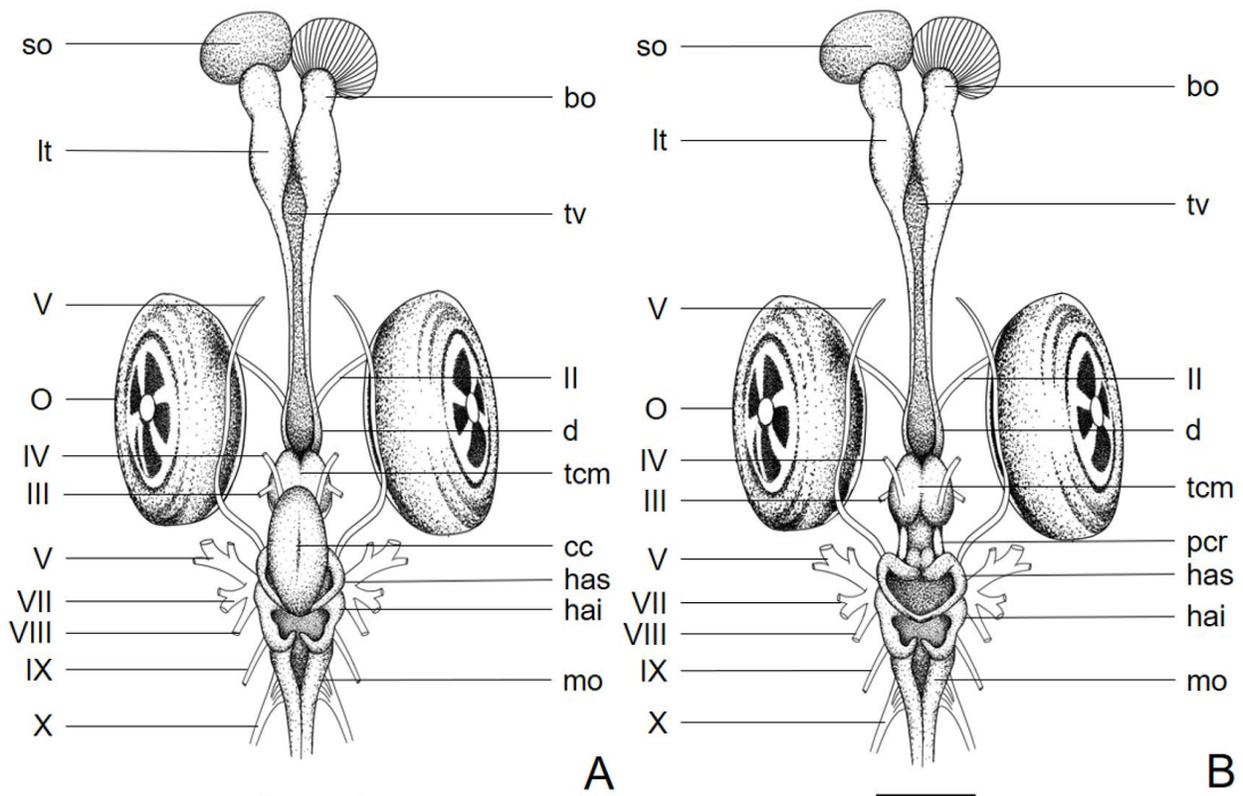


Fig. 10. Encéfalo de *H. colliei* en vista dorsal con cerebelo (A) y sin cerebelo (B). bo: bulbo olfatorio; cc: cuerpo cerebelar; d: diencefalo; hai: hoja auricular inferior; has: hoja auricular superior; lt: lóbulo telencefálico; mo: médula oblongada; O: ojo; pcr: pedúnculo cerebelar; so: saco olfatorio; tcm: tectum mesencefálico; tv: tercer ventrículo. Nervios craneales: II: nervio óptico; III: nervio oculomotor; IV: nervio troclear; V: nervio trigémino; VI: nervio abducens; VII: nervio facial; VIII: nervio auditorio; IX: nervio glosofaríngeo; X: nervio vago. Escala = 1 cm.

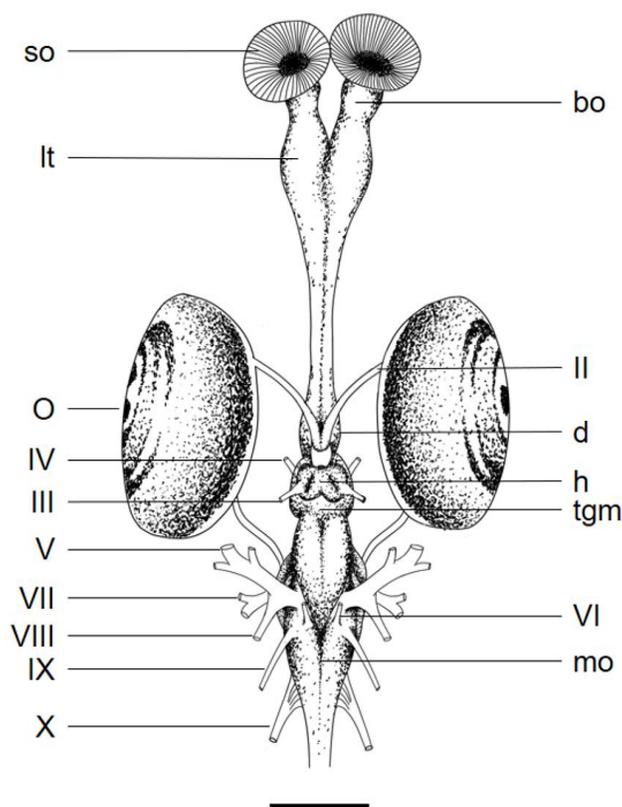


Fig. 11. Encéfalo de *H. colliei* en vista ventral. bo: bulbo olfatorio; d: diencéfalo; h: hipófisis; lt: lóbulo telencefálico; mo: médula oblongada; O: ojo; so: saco olfatorio; tgm: tegmentum mesencefálico. Nervios craneales: II: nervio óptico; III: nervio oculomotor; IV: nervio troclear; V: nervio trigémino; VI: nervio abducens; VII: nervio facial; VIII: nervio auditorio; IX: nervio glossofaríngeo; X: nervio vago. Escala = 1 cm.

-) Descripción del cráneo.

Condrocráneo.

En el condrocráneo se localiza la región orbital (Fig. 12A y 12B), delimitada anteroventralmente por tejido conectivo a partir del cual se originan los músculos aductor mandibular anterior y posterior, dorsalmente se proyecta una lámina lateral de tejido conectivo que forma a la cresta anteorbital, esta lámina continúa en dirección caudal hasta insertarse con la cresta postorbital la cual forma el límite posterior de la órbita; ventralmente se encuentra delimitando la cresta suborbital la cual tiene inicio en la parte posterior de la articulación del palatoc cuadrado y termina en la proyección laminar del proceso ótico. Las órbitas están separadas por el tabique interorbitario (Fig. 12B) el cual es una pared delgada de tejido conectivo.

Anterior a las órbitas hay una amplia área de cartílago perteneciente a la región etmoidal, esta región contiene al canal etmoidal por el cual pasan los lóbulos del telencéfalo que terminan en los bulbos olfatorios (Fig. 12). La entrada a este canal es a través del foramen oftálmico, localizado cerca de la cresta anteorbital y dentro de la órbita; la salida es a través del foramen rostral localizado en la base de la varilla rostral medial. En esta área también se ubican las cápsulas

nasales, las cuales cubren a los bulbos olfatorios. Estas cápsulas sobresalen lateralmente de la región anteroventral de la zona etmoidal. Lateral a las cápsulas, se encuentran los pares de varillas rostrales laterales.

Posterior a la región orbital está la región ótica (Fig. 12). Aquí, los canales semicirculares se observan como zonas bulbosas que sobresalen de la superficie dorsal del neurocráneo. El límite posterior dorsal de la región ótica está dado por la cresta occipital, a partir de la cual se forma una banda de tejido conectivo que se inserta en el borde anterior de la sinarcualia, esta a su vez, se articula en su base con dos cóndilos que surgen de la parte posterior del neurocráneo. En la parte dorsal de la sinarcualia se localiza la articulación de la que se origina la espina de la primera aleta dorsal. Finalmente, se puede encontrar el proceso ótico en el borde posterior de la plataforma suborbital, ventral a la cápsula ótica.

En la zona ventral del neurocráneo hay una gran área de cartílago que conforma la base del neurocráneo (Fig. 12C). Esta área se extiende desde la región ventral del palatoc cuadrado hasta la unión con la articulación de la sinarcualia, en el extremo posterior del neurocráneo. En la zona anterior de la base se encuentran 2 pares de surcos con dirección rostrocaudal. En la zona posterior hay otro par de surcos que corresponden a la zona de unión del músculo elevador del hioideo, además, existen 2 pares de forámenes a partir de los cuáles surgen nervios derivados de la rama del nervio glosofaríngeo.

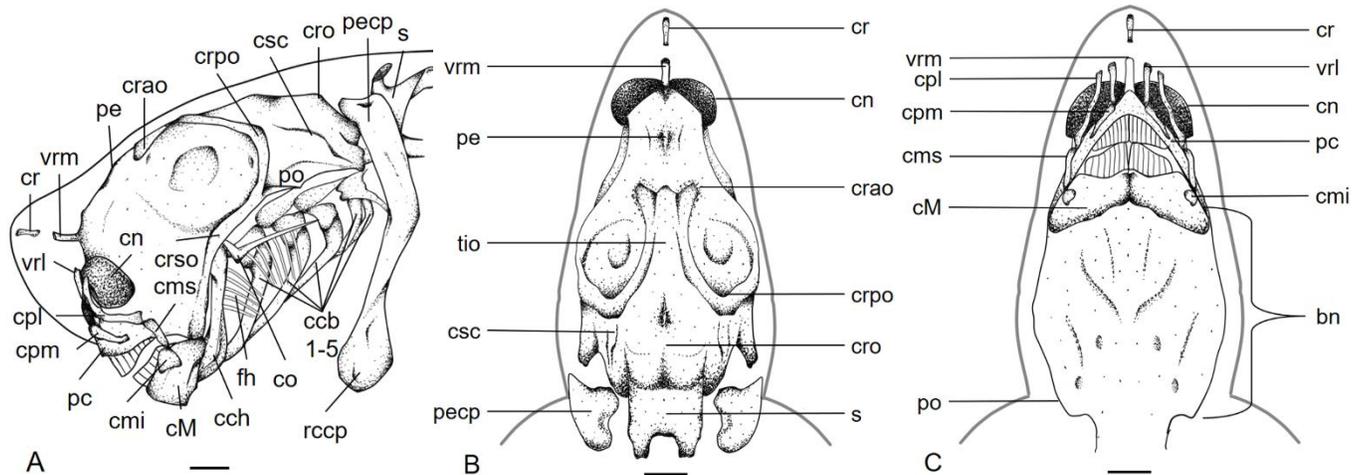


Fig. 12. Cartílagos del cráneo de *H. coliei* en vista lateral (A), dorsal (B) y ventral al retirar el arco hioideo y los arcos branquiales (C). bn: base del neurocráneo; ccb: cartílagos ceratobranquial 1 a 5; cch: cartílago ceratohial; cM: cartílago de Meckel; cmi: cartílago maxilar inferior; cms: cartílago maxilar superior; cn: cápsula nasal; co: cartílago opercular; cpl: cartílago prelabial; cpm: cartílago premaxilar; cr: cartílago rostral; crao: cresta anteorbital; crpo: cresta postorbital; crso: cresta suborbital; cro: cresta occipital; csc: conductos semicirculares; fh: filamentos hioideos; pc: palatoc cuadrado; pe: proceso etmoidal; pccp: proceso escapular de la cintura pectoral; po: proceso ótico; rccp: región coracoidal de la cintura pectoral; s: sinarcualia; tio: tabique interorbitario; vrl: varilla rostral lateral; vrm: varilla rostral medial. Escala = 1cm.

En la zona del rostro está el cartílago rostral, el cual tiene forma de un cilindro delgado y no está articulado con el neurocráneo. Este se encuentra dentro de tejido conectivo en el morro del organismo. La varilla rostral medial es el más próximo al cartílago rostral y es una proyección tubular que surge de la parte anterior de la región etmoidal. Las varillas rostrales laterales son cartílagos cilíndricos que se prolongan dorsalmente y se articulan a la base de las cápsulas nasales (Fig. 13).

Los cartílagos labiales son un conjunto de cartílagos pareados relativamente pequeños localizados en el morro del organismo. El cartílago prelabial tiene un proceso dirigido dorsalmente, lateral a las cápsulas nasales, y se alarga posteriormente. En su borde anteroventral se articula el premaxilar superior, este cartílago es plano, ancho en la región donde se articula con el prelabial y se prolonga posteroventralmente en donde se angosta y se encuentra soportando al labio superior. El maxilar superior se articula al borde posteroventral del prelabial y se extiende ventralmente en donde se articula con el maxilar inferior, el cual es en forma de bloque y está lateral a la abertura de la boca sosteniendo el borde del labio inferior (Fig. 13).

El cartílago premandibular (no ilustrado) se encuentra dentro de tejido conectivo en la sínfisis del cartílago de Meckel y es muy pequeño. Este cartílago es el único relacionado con la mandíbula inferior.

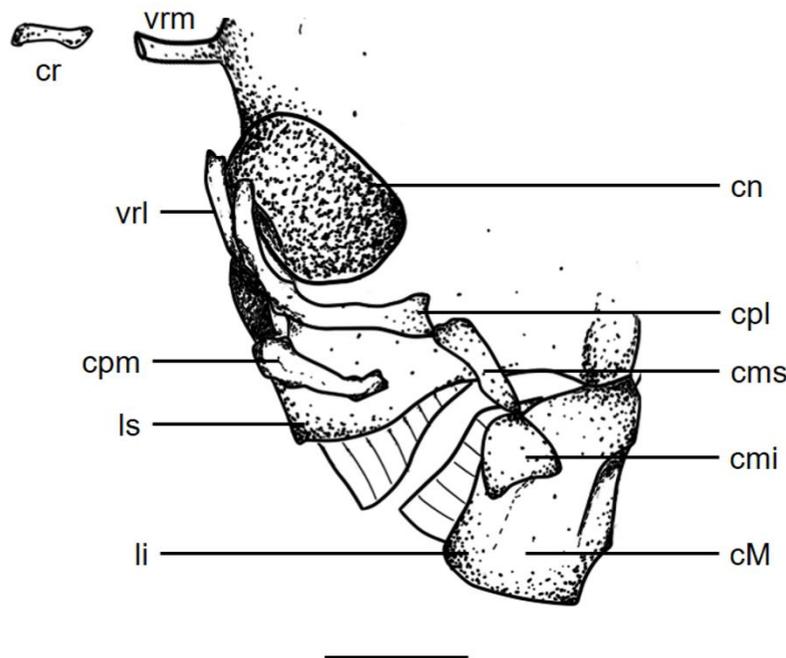


Fig. 13. Cartílagos rostrales de *H. colliei* en vista lateral. cM: cartílago de Meckel; cmi: cartílago maxilar inferior; cms: cartílago maxilar superior; cn: cápsula nasal; cpl: cartílago prelabial; cpm: cartílago premaxilar; cr: cartílago rostral; li: labio inferior; ls: labio superior; vrl: varilla rostral lateral; vrm: varilla rostral medial. Escala = 1cm.

Esplacnocráneo.

El palatoc cuadrado del organismo está fusionado al neurocráneo (Fig. 12A y 13). El cartílago de Meckel se ubica anterior a la órbita en la región ventral del organismo y se compone por dos cartílagos unidos por una línea media o sínfisis, la cual termina en una barbilla en el borde posterior del cartílago de Meckel. Los dientes se encuentran en forma de placas pareadas, teniendo un total de cuatro. Las placas del cartílago de Meckel tienen una separación entre ellas más notoria que las placas del palatoc cuadrado (Fig. 14).

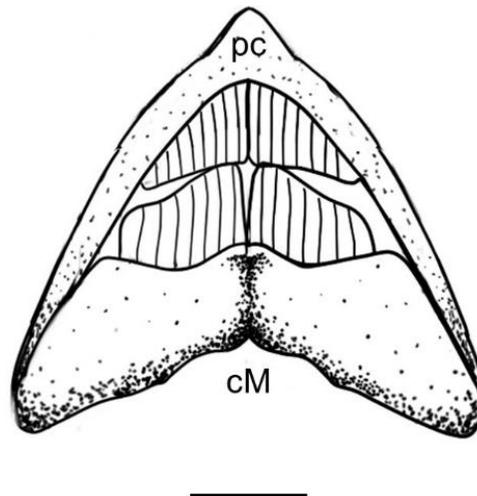


Fig. 14. Mandíbulas de *H. coliei* en vista ventral. cM: cartílago de Meckel; pc: palatoc cuadrado. Escala = 1cm.

El arco hioideo junto con los arcos branquiales, se localizan dentro de la cavidad faríngea en la parte ventral del neurocráneo. Están cubiertos lateralmente por una lámina opercular la cual tiene una única abertura que va desde la zona anterior de la aleta pectoral hacia la zona ventral del organismo.

El arco hioideo está compuesto por cuatro cartílagos: el faringohial, epihial, ceratohial y basihial (Fig. 15A). El epihial es el más cercano al neurocráneo y se articula en el extremo dorsal del ceratohial. En su borde posterior hay una faceta del cartílago opercular que se articula en la unión del epihial y ceratohial. El cartílago opercular se extiende posteriormente formando un filamento delgado a partir del cual se prolongan los llamados filamentos hioideos. El ceratohial es largo, prolongándose desde su articulación con el cartílago epihial hacia la región ventral en donde se curva, internándose en la cavidad bucal. En el borde posterior de la región media del ceratohial existen más filamentos hioideos, los cuales, junto con los que surgen del filamento del cartílago opercular, ayudan a soportar al opérculo. En el borde ventral del ceratohial se articula al cartílago basihial (Fig. 15A y 15B), asociado con pequeñas masas fibrocartilaginosas pareadas en su borde posterior y se encarga de sostener la almohadilla de la lengua.

Los arcos branquiales se localizan posteriores al arco hioideo (Fig. 15A y 15B). Se pueden observar cinco arcos branquiales, cuatro de ellos bien desarrollados mientras que el último está reducido y fusionado al cuarto arco. Estos arcos cuentan con los siguientes cartílagos: faringobranquial, epibranquial, ceratobranquial, hipobranquial y basibranquial.

Los faringobranquiales son cartílagos alargados y planos que se encuentran casi paralelos a la base del neurocráneo (Fig. 15A). El primero de ellos está asociado en su borde ventral a los bordes dorsales de los cartílagos epibranquiales 1 y 2, el segundo, se articula a los epibranquiales 2 y 3. Hay un tercer cartílago, justo por detrás del segundo faringobranquial, este es grande con una zona central a partir de la cual se proyectan dos procesos, uno de ellos, el dorsal, se prolonga hasta unirse en la región ventral de la notocorda, mientras que el ventral se extiende caudalmente hasta articularse con la región medial del borde anterior de la cintura escapular. La región ventral de este cartílago está en contacto con la región posterior del borde dorsal del tercer epibranquial y con los bordes dorsales de los ceratobranquiales 4 y 5.

Los cartílagos epibranquiales son 3, articulados en su borde ventral a los ceratobranquiales 1, 2 y 3 (no existen cartílagos epibranquiales para los ceratobranquiales 4 y 5) (Fig. 15A). El primer epibranquial tiene un proceso que se prolonga anteriormente y se articula entre la base ventral del faringohial y la base dorsal del epihial.

El ceratobranquial es el más largo de los cartílagos de los arcos branquiales, se dirige ventralmente y se curva hacia la región medio-ventral del organismo (Fig. 15A y 15B). Dorsalmente se asocian con los cartílagos epibranquiales (Fig. 15A) y ventralemente hay un pequeño proceso que sirve de unión hacia los cartílagos hipobranquiales (Fig. 15B).

A partir del borde de la base de los ceratobranquiales 1, 2 y 3 se articulan los cartílagos hipobranquiales (Fig. 15B), uno por cada cartílago ceratobranquial. El hipobranquial más caudal es más largo que los demás ya que este se articula con los ceratobranquiales 4 y 5.

Existen cuatro cartílagos basibranquiales no pareados, incrustados en tejido conectivo (Fig. 15B). El primero se articula directamente con el hipobranquial 1, los siguientes dos basibranquiales están asociados con estructuras fibrocartilaginosas pareadas las cuales forman un puente que se articula con los cartílagos hipobranquiales 2 y 3. El cuarto cartílago basibranquial es plano y se prolonga posteriormente, teniendo una porción ancha anterior a partir de la cual se articulan los arcos 4 y 5 y una porción angosta que termina en punta en la parte posterior.

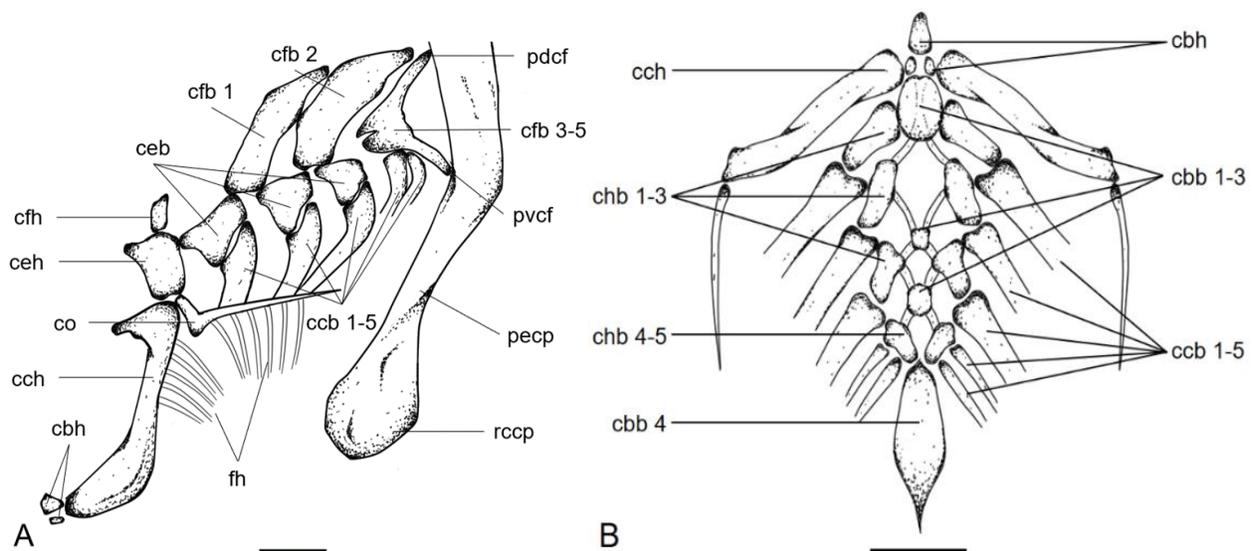


Fig. 15. Arco hioideo y arcos branquiales de *H. colliei* en vista lateral (A) y ventral (B). cbb: cartílago basibransial; cbh: cartílago basihial; ccb: cartílago ceratobranquial; cch: cartílago ceratohial; ceb: cartílago epibransial; ceh: cartílago epihial; cfb: cartílago faringobranquial; cfh: cartílago faringohial; chb: cartílago hipobranquial; co: cartílago opercular; fh: filamentos hioideos; pdcf: proceso dorsal del cartílago faringobranquial; pecp: proceso escapular de la cintura pectoral; pvcf: proceso ventral del cartílago faringobranquial; rccp: región coracoidal de la cintura pectoral. Escala = 1cm.

-) Descripción de la musculatura.

Elevador de la comisura de la boca anterior, ECBA (Fig. 16A y 17A). Es un músculo plano que se origina a partir de 2 puntos en la cresta anteorbitaria a través de una banda de tejido conectivo, la banda de fibras más larga se encuentra en posición anterior (ECBA) mientras que la más corta está en posición posterior (ECBP). Anteriormente ECBA se fusiona con ECBP para insertarse, tras pasar por debajo del ligamento labial, en la cara ventromedial del cartílago maxilar superior con algunas fibras en el extremo posterior de este cartílago.

Elevador de la comisura de la boca posterior, ECBP (Fig. 16A, 17A y 18A). El músculo se origina en la cresta anteorbitaria hacia ECBA. Es la banda más corta del paquete muscular y se ubica en posición posterior a ECBA. Se inserta en el extremo posterior del cartílago maxilar superior.

Aductor mandibular anterior, AMA (Fig. 16A, 16B, 17A, 17B y 18B). Es un paquete muscular grueso que se extiende del lado derecho al lado izquierdo en la parte anterior del condrocráneo. Se origina a partir de la lámina preorbitaria con algunas fibras anteriores y algunas posteriores que también se originan en la fascia preorbitaria, pero con un ligero desfase hacia la parte posterior. Las dos bandas de fibras se dirigen hacia la cara ventral en donde se insertan en el cartílago de Meckel mediante un tendón grueso que envuelve la superficie lateral de dicho cartílago.

Aductor mandibular posterior, AMP (Fig. 16B, 16C, 17B, 17C y 18C). Se origina en la fascia preorbitaria y la cresta suborbital. Sus fibras pasan por debajo de AMA y se inserta en el cartílago de Meckel mediante un tendón robusto, algunas fibras se insertan en el cartílago labial.

Labial anterior, LA (Fig. 16A). Es un músculo estrecho y alargado, que se origina desde la punta anterior del cartílago premaxilar y se extiende hasta insertarse en el extremo posterior del cartílago maxilar superior.

Intermandibular, IM (no ilustrado). Es un músculo delgado cuyas fibras se originan de la región media del borde anterior del cartílago de Meckel hasta insertarse en los cartílagos premandibulares.

Constrictor opercular dorsal, COD (Fig. 16A y 17A). Es un músculo lateral que cubre el extremo dorsal del opérculo. Las fibras se dirigen ventralmente en donde se insertan en el tejido conectivo de la cubierta opercular, el cual también está en contacto con COV.

Constrictor opercular ventral, COV (Fig. 16A y 18A). Distribuido en el extremo ventral del opérculo. Sus fibras se originan en la región ventral y se dirigen dorsalmente hasta insertarse en el tejido conectivo de la cubierta opercular, algunas fibras anteriores se insertan en la base del cartílago de Meckel.

Elevador del hioideo, EH (Fig. 16B). Es un paquete muscular plano y corto. Se localiza en el interior de la cavidad opercular en la cara inferior del neurocráneo, ventral a la órbita. Se inserta en el borde dorsal del cartílago epihial.

Interhioideo, IH (Fig. 16B, 16C, 18B y 18C). Se encuentra por dentro de la cavidad opercular. Es un músculo delgado que se origina desde el borde posterior del cartílago de Meckel, algunas fibras se originan desde la inserción de CM al maxilar inferior. Se prolonga con dirección dorsal hacia el cartílago ceratohial en donde se inserta en la cara lateral del mismo.

Cucularis superficial, CS (Fig. 16A y 17A). Este músculo tiene origen en la cresta postorbital, sus fibras se extienden posteriormente hasta su inserción en la cara lateral de la cintura pectoral en donde se angosta.

Cucularis profundo, CP (Fig. 16B y 17B). Es un músculo plano que se origina en la parte inferior del estante óptico, pasa por debajo de CS y por dentro de la cavidad del opérculo y se inserta en la cara interna de la cintura pectoral.

Constrictor branquial, CBr (Fig. 19). Son paquetes musculares que se originan en la cara interna de los cartílagos epibranciales y se insertan en la cara interna de los ceratobranquiales, de los tres primeros arcos branquiales.

Aductor del arco branquial, AAB (Fig. 19). Al igual que los constrictores branquiales, estos se originan de la cara interna de los cartílagos epibranchiales hacia los cartílagos ceratobranquiales de los primeros tres arcos branquiales. Existe un cuarto músculo asociado a los últimos dos arcos branquiales, el cual se origina del borde inferior del cartílago faringobranquial 3-5, se dirige ventralmente en donde el músculo se divide en dos bandas que se insertan cada una en los cartílagos ceratobranquiales 4 y 5.

Epiaxial, EA (Fig. 16 y 17). Este paquete muscular se origina desde el condrocráneo, dorsal a la órbita ocular y se extiende a lo largo de la superficie dorsal con dirección caudal, por lo que en los esquemas sólo se representa su origen a partir del condrocráneo. Al llegar a la inserción de la espina de la primera aleta dorsal las fibras se segmentan en dos paquetes, los cuales rodean dicha aleta.

Protractor pectoral dorsal, PPD (Fig. 16B y 17B). Este paquete muscular se encuentra muy cercano a EA. Tiene origen en el borde postorbitario en donde se inserta por debajo de CS. Las fibras salen en dirección dorsal de forma perpendicular a CS y se curvan con dirección caudal hasta insertarse en la cintura pectoral en una fracción del borde anterosuperior.

Coracomandibular, CM (Fig. 16B, 18B y 18C). Este músculo se origina de una depresión central en la cara anterior del coracoides de donde posteriormente se divide en dos bandas con dirección hacia la parte anterior. Cada banda se inserta de manera independiente en los extremos laterales del borde posterior de cM.

Coracohioideo, CH (Fig. 16B, 16C, 18A, 18B y 18C). Pasa por debajo de CM. Algunas fibras se originan en la zona medial del cartílago de Meckel mientras que otras se conectan a las dos bandas laterales de CM. Se extiende con dirección caudal y se inserta sobre tejido conectivo denso que rodea los cartílagos premandibulares.

Coracobranquial, CB (Fig. 16C y 18C). Es un músculo que se localiza en el interior de la cavidad opercular. Cuenta con múltiples divisiones que se originan del coracoides y de la cara interna de la cintura pectoral, cada división, se inserta en los cartílagos ceratobranquiales.

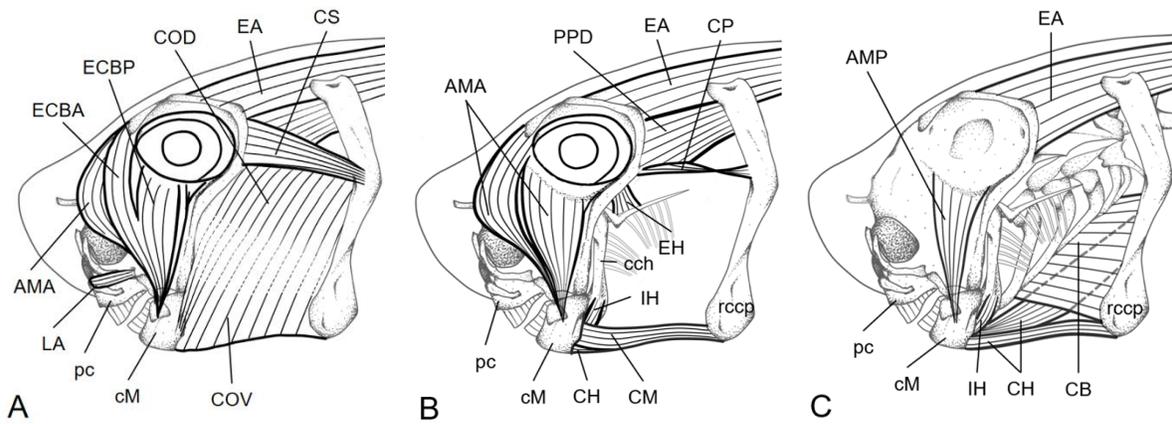


Fig. 16. Vista lateral de los músculos craneales superficiales (A), medios (B) y profundos (C) de *H. colliei*. AMA: aductor mandibular anterior; AMP: aductor mandibular posterior; cM: cartilago de Meckel; CB: coracobranquial; cch: cartilago ceratohial; ce: cintura pectoral; CH: coracohioideo; CM: coracomandibular; COD: constrictor opercular dorsal; COV: constrictor opercular ventral; CP: cucularis profundo; CS: cucularis superficial; EA: epiaxial; ECBA: elevador de la comisura de la boca anterior; ECBP: elevador de la comisura de la boca posterior; EH: elevador del hioideo; IH: interhioideo; LA: labial anterior; PPD: protractor pectoral dorsal; pc: palatocadrado. Escala = 1 cm.

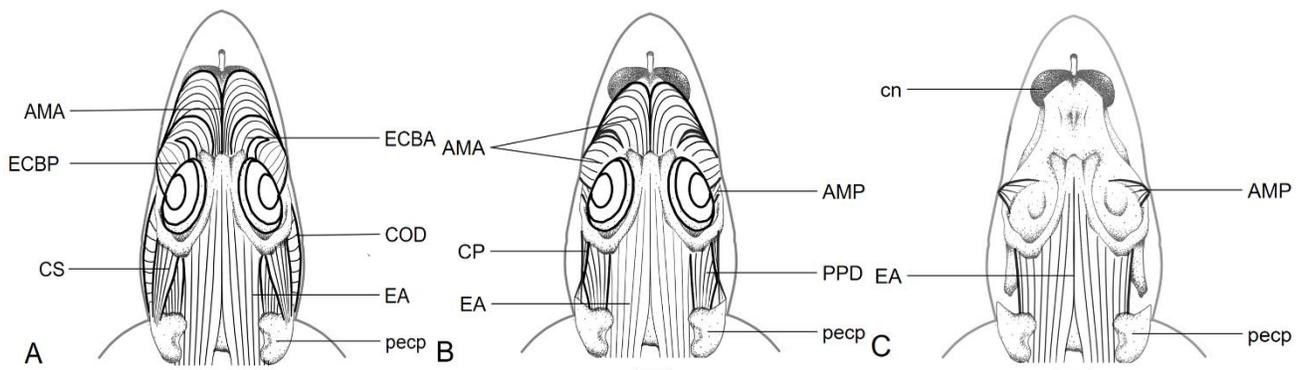


Fig. 17. Vista dorsal de los músculos craneales superficiales (A), medios (B) y profundos (C) de *H. colliei*. AMA: aductor mandibular anterior; AMP: aductor mandibular posterior; ce: cintura pectoral; CP: cucularis profundo; CS: cucularis superficial; COD: constrictor opercular dorsal; EA: epiaxial; ECBA: elevador de la comisura de la boca anterior; ECBP: elevador de la comisura de la boca posterior; PPD: protractor pectoral dorsal. Escala = 1 cm.

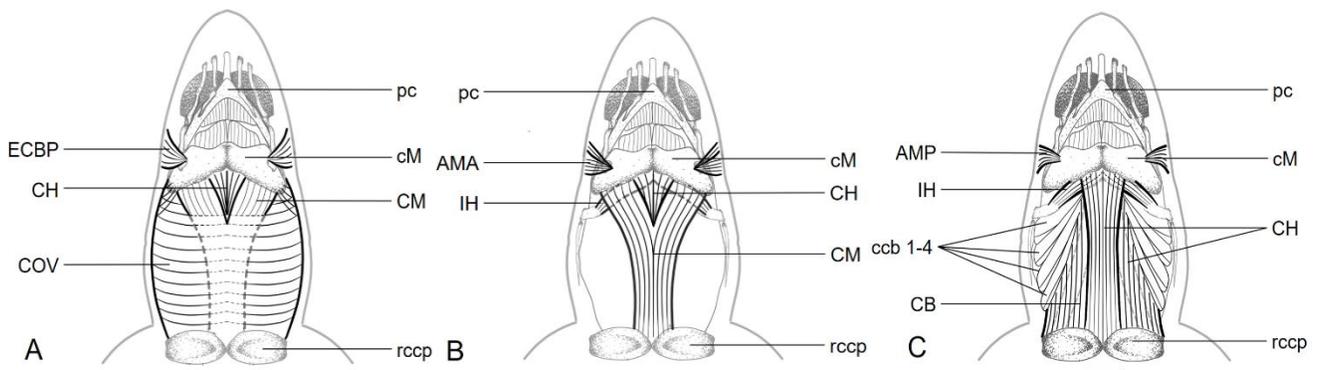


Fig. 18. Vista ventral de los músculos craneales superficiales (A), medios (B) y profundos (C) de *H. colliei*. AMP: aductor mandibular posterior; CB: coracobranquial; ccb: cartilagos ceratobranquiales; CH: coracohioideo; cM: cartilago de Meckel; CM: coracomandibular; COV: constrictor opercular ventral; ECBP: elevador de la comisura de la boca posterior; IH: interhioideo; pc: palatocadrado. Escala = 1 cm.

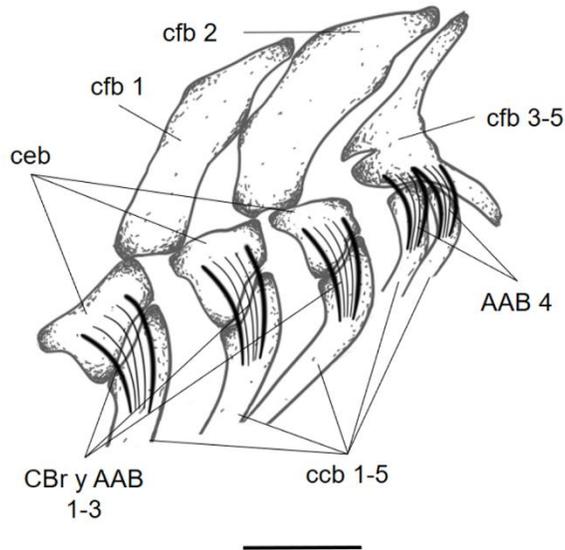


Fig. 19. Vista lateral de los músculos de los arcos branquiales. AAB: aductor del arco branquial; CBr: constrictor branquial; ccb: cartílago ceratobranquial; ceb: cartílago epibranchial; cfb: cartílago faringobranquial. Escala = 1 cm.

Músculos extrínsecos del ojo.

Estos músculos se caracterizan por ser delgados y alargados y pueden dividirse en dos grupos de acuerdo con su inserción en la región orbital (Fig. 20). Las fibras de los músculos oblicuo superior y oblicuo inferior se dirigen anteriormente hasta insertarse en la zona anteromedial de la región orbital en el foramen orbital anterior y se originan de la zona dorsal y ventral del ojo, respectivamente. Los músculos que se insertan en el foramen orbital posterior en la zona posteromedial de la región orbital son: el recto superior cuyo origen es en la zona dorsal del ojo, el recto medial que se origina de la zona anteromedial, el recto lateral originado en la región posterodorsal y el recto inferior originado en la región ventromedial.

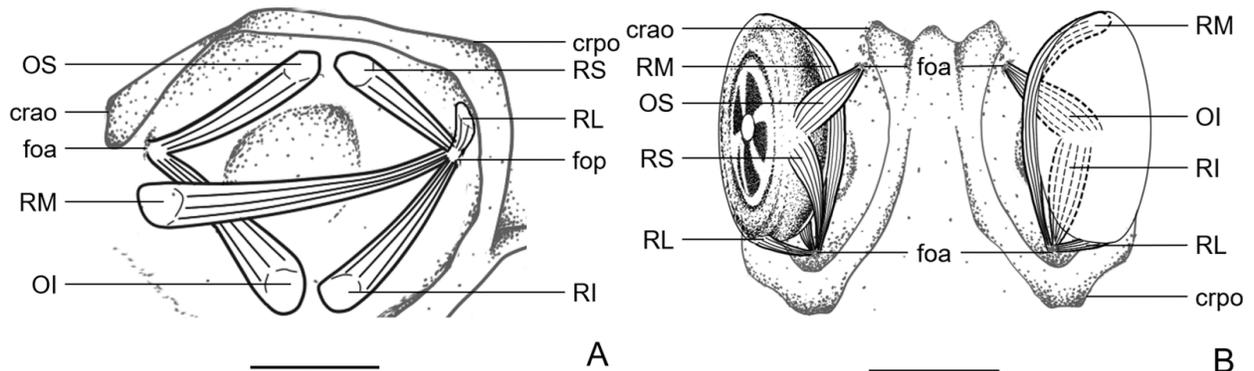


Fig. 20. Músculos extrínsecos del ojo de *H. colliei* en vista lateral al retirar el ojo (A) y vista dorsal (B) con los músculos dorsales del lado izquierdo y los ventrales del lado derecho. crao: cresta anteorbital; crpo: cresta postorbital; foa: foramen orbital anterior; fop: foramen orbital posterior; OI: músculo oblicuo inferior; OS: músculo oblicuo superior; RI: músculo recto inferior; RL: músculo recto lateral; RM: músculo recto medial; RS: músculo recto superior. Escala = 1 cm.

Discusión.

-) Encéfalo.

Los bulbos olfatorios se ubican en posición ventral, muy cercanos a la boca (Fig. 9, 10A, 10B y 11), algo que ha sido descrito en elasmobranquios bentónicos (Bell, 1993) y en el resto de las quimeras (Didier, 1995), estos, junto al telencéfalo están relacionados al sentido del olfato. El telencéfalo es una estructura que Smeets (1998) menciona como un centro de control importante para este sentido, y dado que en *H. colliei* representa el 39.7% de la longitud del cerebro, se puede asumir que el olfato es de gran importancia para esta especie.

El hábitat característico de las quimeras es en aguas frías y relativamente profundas en donde la poca cantidad de luz las ha llevado a desarrollar ojos relativamente grandes, algo muy relacionado con organismos que dependen de su visión (Lisney, 2010). Esto puede sugerir que el sentido de la vista es de mucha importancia para los holocéfalos debido al tamaño relativamente grande de sus ojos, además, de acuerdo con Smeets (1998), organismos de ojos grandes poseen un tectum mesencefálico bien desarrollado, algo que se puede observar en *H. colliei* ya que el tectum mesencefálico representa un 13.8% de la longitud total del cerebro (Fig. 9). Lo anterior sugiere que el sentido de la vista es también muy importante para *H. colliei*. Esto también se ha observado en condriictios bentopelágicos en donde el tectum mesencefálico es aproximadamente el 14% de la longitud total (Yopak *et al.*, 2007; Yopak y Montgomery, 2008; Yopak, 2012),

El cerebelo de *H. colliei* carece de foliaciones, llegando a ser casi liso a excepción de un ligero surco en su eje anteroposterior (Fig. 10A). Debido a los diferentes rangos de foliación cerebelar dentro del grupo de los condriictios, se ha sugerido la utilización de un Índice Visual de Foliación (Yopak *et al.*, 2007; Yopak y Montgomery, 2008) que cuenta con cinco niveles, siendo el nivel 1 de nula o poca foliación hasta el nivel 5 con extrema foliación con surcos ramificados profundos y un cerebelo asimétrico, por consiguiente, *H. colliei* entraría dentro de la categoría de nivel 1 con poca foliación, sin embargo, dicha clasificación cae en la subjetividad de cada observador.

De acuerdo con Smeets (1998), el cerebelo no se asocia directamente al sistema motor del organismo, sino que funciona como un control intermedio a dicha acción del movimiento, por lo que un cerebelo pequeño y poco foliado implica que el organismo no es capaz de llevar a cabo movimientos tan complejos, esto puede estar relacionado a estrategias de depredación pasivas y niveles de actividad bajos (Northcutt, 1978; Yopak *et al.*, 2007; Lisney *et al.*, 2008; Yopak y Montgomery, 2008; Yopak, 2012), algo que demuestra Yopak y Montgomery (2008), quienes observaron que tiburones y holocéfalos de aguas profundas presentan poca foliación cerebelar,

como en el caso de *Squalus griffini*, *Oxynotus bruniensis*, y *Rhinochimaera pacifica* y foliación mínima en el caso de *Deania calcea*, *Centroscymnus owstoni*, e *Hydrolagus novaezealandiae*.

El telencéfalo relativamente alargado, el mesencéfalo reducido, pero bien desarrollado, y el cerebelo y médula de un tamaño relativamente pequeño de *H. colliei*, son características propias de organismos bentopelágicos. Esto se ve reflejado en la forma de vida de esta especie, como su alimentación a base de moluscos, crustáceos y otros organismos bentónicos, así como su distribución en aguas frías y relativamente profundas. De igual manera, estas características están presentes en holocéfalos modernos, siendo más específicos, en la familia Chimaeridae, a diferencia de Callorhynchidae y Rhinochimaeridae que cuentan con telencéfalos más pequeños y médulas alargadas, correspondiente a holocéfalos basales, por lo que se refuerza la idea de que la variación en tamaño de las estructuras principales del cerebro sigue patrones filogenéticos dentro del grupo Holocephalii (Yopak y Montgomery, 2008; Inoue *et al.*, 2010).

Yopak y colaboradores (2007) mencionan que los holocéfalos podrían estar más relacionados a tiburones antiguos como Squalidae y Hexanchidae ya que estos presentan telencéfalos poco desarrollados (menor al 50% de la longitud total del cerebro) en comparación a los tiburones modernos como Carcharhinidae y Lamnidae que tienen telencéfalos alargados (mayor al 50% de la longitud total del cerebro). Esta división agrupa al cerebro de los condriictios en dos morfotipos. El morfotipo galeomorfo, propio de tiburones modernos (Orectolobiformes, Lamniformes, Carcharhiniformes y Heterodontiformes) que cuentan con un cerebelo más complejo con hipertrofia, asimetría y varios grados de foliación, además de telencéfalos hipertrofiados y mesencéfalos cubiertos casi en su totalidad por el cerebelo. El morfotipo escualomorfo, que incluye miembros de tiburones antiguos (Squaliformes, Hexanchiformes, Pristiophoriformes y Squatiniformes), se caracteriza por un cerebelo liso y simétrico, un telencéfalo pequeño y poco desarrollado y un tectum mesencefálico bien desarrollado y expuesto (Northcutt, 1978; Yopak *et al.*, 2007; Yopak y Montgomery, 2008). Es este último morfotipo el que se ve reflejado en las quimeras, como en el caso de *H. colliei*.

De manera general, la posición y el acomodo de los nervios craneales dentro del neurocráneo es similar a lo reportado en otras especies de quimeras (Didier, 1995; Lisney, 2010) con algunas excepciones en la longitud de algunos nervios, siendo más notorio en la rama del nervio olfatorio que es relativamente más corta en *H. colliei*. Lo anterior, está relacionado con las características únicas de la cabeza de cada familia de quimeras, algo que se discutirá más adelante.

-) Cráneo.

Condrocráneo.

La forma de la cabeza es relevante, ya que hay una clara diferencia entre las 3 familias dentro del orden Chimaeriformes. *H. colliei*, en representación de la familia Chimaeridae, presenta un neurocráneo poco comprimido en comparación al neurocráneo más compacto de Callorhinchidae o más robusto en el caso de Rhinochimaeridae. Las regiones etmoidal y ótica en *H. colliei* tienen una longitud similar, mientras que en Callorhinchidae la región ótica es más larga que la etmoidal y en Rhinochimaeridae la región etmoidal tiene mayor longitud que la ótica (Didier, 1995).

Delimitando al condrocráneo se encuentra la sinarcualia (Fig. 12A y 12B) la cual es una estructura que incorpora múltiples elementos de dos o más vértebras anteriores del esqueleto axial. Se ha visto que en Batoidea y Placodermi, las vértebras individuales se desarrollaron normalmente y solo más tarde se incorporaron a la sinarcualia, algo que también ocurre durante el desarrollo de *Callorhinchus milii* donde posteriormente los elementos vertebrales que se forman directamente detrás de la sinarcualia continúan incorporándose a este durante el crecimiento (Johanson *et al.*, 2015). Esta estructura se ha adquirido de manera convergente en el grupo fósil Placodermi, en Chondrichthyes (Holocephali, Batoidea), dentro del grupo de teleósteos Syngnathiformes y, en diversos grados, en una variedad de taxones de mamíferos (Didier, 1995; Johanson *et al.*, 2015).

H. colliei cuenta con cuatro pares de cartílagos rostrales superiores: prelabial, premaxilar, maxilar superior y maxilar inferior (Fig. 12A y 13) y un par inferior: premandibular (no ilustrado), al igual que en el resto de las quimeras, a excepción de *Callorhinchus* en el que Didier (1995) encontró un quinto par superior llamado cartílago pedicular que se encuentra en el borde anteroventral de la abertura nasal y se articula con el cartílago prelabial.

En este estudio se observó la presencia de un cartílago rostral, en algunos especímenes de *H. colliei*. Dicho cartílago, al menos dentro de la bibliografía consultada, no ha sido ilustrado ni discutido dentro del grupo de los holocéfalos, pero sí en el grupo de los elasmobranquios. En los tiburones este cartílago se encuentra a manera de un rostro compuesto por un cartílago rostral medial y dos cartílagos rostrales laterales, estos tres elementos se fusionan anteriormente en un nodo rostral (Gilbert, 1967; Mollen *et al.*, 2012). Esto podría indicar, que el cartílago rostral no articulado sea una condición basal, dentro del grupo de los condictios. Sin embargo, Nishida (1990) encontró dicho cartílago en algunos especímenes de *Urotrygon microphthalmum*, e igual que en *H. colliei*, el cartílago no está articulado con el neurocráneo. La explicación de esta estructura presente en ambos grupos requiere un análisis sistemático más específico.

Esplacocráneo.

Una de las características que define a la subclase de los Holocéfalos, es la fusión que existe entre el palatoc cuadrado y la región etmoidal del neurocráneo. Esta fusión también ha sido descrita en algunos Selachii (De Beer y Moy-Thomas, 1935). Las quimeras al ser en gran mayoría organismos bentónicos, presentan dientes fusionados en forma de placas ubicadas horizontalmente sobre el palatoc cuadrado y el cartílago de Meckel y que, durante el crecimiento, dichas placas se prolongan hacia adelante, lo que ayuda en la eficacia en el forrajeo (De Beer y Moy-Thomas, 1935). Este mismo acomodo se observó en las placas dentarias de *H. colliei*.

Otra característica en común es que el arco hioideo, a pesar de su cercanía al cartílago de Meckel, no se encuentra fusionado a éste, por lo que no ayuda a sostenerlo (Didier, 1995), como en el caso de *H. colliei*. Selaquios actuales poseen un arco hioideo que ayuda a sostener al cartílago de Meckel, sin embargo, este no sería el caso para algunos tiburones del paleozoico. Dadas estas características, los holocéfalos son considerados como gnatostomados primitivos teniendo una suspensión mandibular de tipo holostílica (De Beer y Moy-Thomas, 1935).

De igual forma el arco hioideo y los arcos branquiales, presentan un arreglo similar entre las familias de holocéfalos, con ligeras variaciones. En *H. colliei* el cartílago basihial se compone de tres elementos: un cartílago anterior plano y triangular y dos más pequeños en dirección posteroventral al primero, en Callorhinchidae el cartílago basihial es un único elemento pequeño y redondeado, en Rhinochimaeridae se compone de dos elementos siendo el anterior triangular, similar a *H. colliei*, y uno posterior ligeramente más pequeño y redondeado (Didier, 1995). Otra diferencia se presenta en el número de filamentos operculares, para el caso de *H. colliei* este presenta 12 filamentos en el cartílago opercular y 18 en el ceratohial, Callorhinchidae cuenta con 5 en el cartílago opercular y entre 5 a 6 en el ceratohial y finalmente Rhinochimaeridae con 7 y 12 respectivamente. Dentro del grupo de los condictios también existe una variación natural con respecto a la distribución de los rayos branquiales: los elasmobranquios poseen múltiples filamentos branquiales en sus arcos hioideo y branquiales, mientras que los holocéfalos poseen un opérculo sostenido por filamentos que surgen únicamente del arco hioideo (Gillis *et al.*, 2011).

-) Músculo.

Grupo mandibular.

Dentro de los músculos observados, el que presentó un mayor tamaño y grosor fue el aductor mandibular anterior. Debido a la dieta de estos organismos, basada principalmente en moluscos, se esperaría un mayor desarrollo de los músculos encargados de generar la fuerza necesaria para atravesar las conchas de sus presas. Huber y colaboradores (2008), al analizar los

mecanismos de alimentación de *H. colliei*, encontraron que los músculos responsables de generar la fuerza para la mordida eran precisamente los músculos AMA y AMP, siendo el 93% generada por la acción de AMA y un 7% por AMP, lo que corresponde al tamaño observado en ambos músculos donde AMA sobrepasa en grosor y tamaño a AMP (Fig. 16B y 16C).

Didier (1995) menciona que en Callorhinchidae, Rhinochimaeridae y Chimaeridae, AMA es un músculo inusual ya que toda su masa se localiza anterior a la órbita y que las fibras musculares se insertan en forma pinnada con una delgada tira de tejido conectivo que divide este músculo en dos partes, concordando con lo observado en este estudio (Fig. 16B). A diferencia del origen de AMP en la fascia preorbital y en la cresta suborbital en *H. colliei*, en *Callorhinchus*, este músculo se origina desde la fascia preorbital y se superpone parcialmente a AMA; en Rhinochimaeridae se origina sólo de la cresta suborbital (Didier, 1995). En tiburones, el complejo aductor mandibular está formado por dos grupos musculares: el preorbital y el cuadratomandibular, ambos asociados al palatocadrado (Motta y Wilga, 1995).

ECBA y ECBP mostraron un tamaño menor en comparación con sus antagonistas AMA y AMP, esto puede atribuirse a la acción que efectúa cada músculo. La acción de ECBA en conjunto con ECBP es la de abducir los cartílagos labiales, es decir, retraen o elevan a los cartílagos abriendo la boca, mientras que AMA y AMP son los responsables de la aducción de los cartílagos labiales, es decir, estos músculos son los antagonistas de ECBA y ECBP ya que regresan a los cartílagos a su estado original, cerrando la cavidad bucal, por lo cual, su tamaño es relativamente menor.

Para el caso de ECBA, se observaron diferencias entre hembras y machos de *H. colliei*. En las hembras, algunas fibras de ECBA se insertan en el labio superior, y aunque siguen partiendo del mismo origen del que surge dicho paquete muscular, algunos autores llaman a esta porción del músculo *levator anguli oris anterior pars rostralis* o elevador de la comisura de la boca parte rostral, lo cual hace referencia a las fibras que se insertan en el labio superior en la región rostral (Kesteven, 1933; Raikow y Swierczewski, 1975; Didier, 1995). Didier (1995) encontró que esta pequeña porción de fibras de ECBA en *Callorhinchus* se inserta en el borde lateral del rostro, mientras que en *Rhinochimaera* y *Harriotta* se inserta en el ángulo interno del cartílago prelabial.

Los músculos LA e IM, se asocian a los cartílagos labiales, su tamaño relativamente pequeño, en comparación a los otros músculos del grupo mandibular, se debe a que su función se limita a la extensión de los cartílagos del labio superior e inferior (Huber *et al.*, 2011). Para casi todas las especies de quimeras, IM se inserta de manera similar a *H. colliei*, excepto en *Callorhinchus* donde se origina del borde posterior del palatocadrado y se inserta superficial a IH en el borde ventral del cartílago de Meckel (Didier, 1995).

Grupo hioideo.

Como se pudo observar COD y COV forman una sola lámina que recubre todo el opérculo (Fig. 16A). De acuerdo con Huber (2011) este acomodo y orientación de las fibras, permite a ambos músculos realizar la contracción de la cavidad faríngea. Algunas diferencias de los músculos COD y COV entre el grupo Holocephalii y Elasmobranchii es en cuanto al tamaño de la lámina de fibras que comprimen la cavidad faríngea, teniendo una mayor extensión en tiburones debido a que esta lámina debe abarcar las hendiduras branquiales (máximo siete) que presentan las especies de tiburones (Motta y Wilga, 1995), a diferencia de las quimeras que sólo presentan una hendidura branquial. En *Rhinochimaera pacifica*, *Harriotta raleighana*, e *Hydrolagus novaezealandiae*, hay una pequeña porción de fibras de COV que se insertan en el borde posterior del cartílago de Meckel, donde se origina CM (Didier, 1995). Esto también pudo observarse para el caso de *H. colliei* (Fig. 16A).

La posición que presenta EH (Fig. 16B) le permite elevar y regresar a su posición original al cartílago hioideo, el periodo entre la elevación hasta el regreso se da en un ciclo respiratorio (Huber *et al.*, 2011). Este músculo, junto con IH son los encargados de la abducción del arco hioideo. Edgeworth (1935) describió a IH y EH como músculos derivados de la lámina del músculo constrictor del hioideo.

Grupo del arco branquial.

Los músculos CS y CP se asocian con la cintura pectoral (Fig. 16A, 16B, 17A y 17B) en las caras dorsal y ventral, respectivamente. Ribbink (1971) sugiere que CS tira de toda la cintura pectoral hacia arriba y hacia adelante, acercando la cintura a la cavidad opercular, sin embargo, Huber (2011) menciona que esta acción se llevaría a cabo por la acción de los músculos CS y CP al estar insertados ambos en la cara superficial y ventral de la cintura pectoral. Se sugiere que este movimiento ayudaría en el cierre del opérculo en *Chimaera* (Vetter, 1878) y en *Callorhinchus* (Ribbink, 1971), por lo que la función en *H. colliei* podría ser similar.

Los constrictores branquiales se ubican entre los cartílagos epi y ceratobranquiales de los arcos branquiales (Fig. 20), por tanto, su contracción causa la aducción de estos (Huber *et al.*, 2011). Didier (1995) sólo pudo encontrar el primer CBr en *Rhinochimaera*, pero sugiere que el patrón sigue el de *Callorhinchus* que consiste en tres constrictores branquiales, uno por cada arco branquial (contando solo los tres primeros), de igual manera, sugiere el mismo arreglo de CBr para el género *Hydrolagus*. Asociados a los constrictores se encuentran los aductores del arco branquial que de igual manera ayudan a la aducción de los arcos (Huber *et al.*, 2011). Estos músculos se encuentran también en conjunto a los cartílagos epi y ceratobranquiales, siendo tres

AAB en total, sin embargo, se puede localizar un cuarto AAB, pero insertado en el complejo faringobranquial en los arcos branquiales 4 y 5, por lo que algunos autores nombran a este último como constrictor esofágico (Edgeworth, 1935 y Didier, 1995).

El músculo PPD está asociado a la cara ventral de la cintura pectoral (Fig. 16B y 17B) y realiza la extensión de la articulación de la cintura, actuando en oposición a su músculo antagonista que flexiona la cintura. Este músculo antagonista es mencionado como retractor pectoral dorsal (Didier, 1995), sin embargo, este músculo pertenece al grupo muscular del tronco, por lo que no fue considerado para este estudio.

Grupo hipobranquial.

CM se encontró asociado con la cintura pectoral y con el cartílago de Meckel (Fig. 16B y 18B) y estaría encargado de la abducción del último (Huber *et al.*, 2011). Esto provocaría un acercamiento entre ambas estructuras, resultando en la apertura de la cavidad bucal. La forma en que el músculo se divide en dos paquetes de fibras que se insertan en los laterales del cartílago de Meckel, formando una “V” (Fig. 18B), se ha encontrado en otros géneros de Holocephalii a excepción de *Callorhinchus* en donde una parte central del músculo forma un tendón largo que se divide cuando alcanza el borde anterior del cartílago de Meckel (Didier, 1995).

Algunas de las fibras de CM se encontraron relacionadas con CH, de hecho, el origen de CH es a partir del tejido conectivo que rodea las fibras de CM (Fig. 16B, 16C, 18A, 18B y 18C). La función de CH es la de abducir al cartílago basihial (Huber *et al.*, 2011), en el cual, como pudo observarse, se inserta en su cara ventral.

El paquete muscular CB (Fig. 16C y 18C) comprende una lámina que puede separarse en cinco secciones de fibras pero que no son reconocibles a simple vista. Edgeworth (1935) explica que estas cinco secciones del coracobranquial, en Holocephalii, se desarrollan por separado, pero durante las últimas etapas del desarrollo embriológico las cinco bandas musculares crecen juntas, por lo que se termina formando una sola lámina que permanece separada solo en sus inserciones, concordando con lo observado. Por otro lado, la contracción de CB hace que la parte ventral del cartílago branquial se mueva hacia abajo y hacia atrás, expandiendo así las cavidades bucal y branquial (Ribbink, 1971).

Grupo Epibranquial.

A pesar de que la mayor porción de EA se encuentra a lo largo del dorso del tronco del organismo, su inserción es hacia el condrocráneo, por lo que este músculo si es considerado en este estudio dentro de los músculos de la cabeza. Este músculo contribuye a la elevación del condrocráneo

(Huber *et al.*, 2011) y la disposición y dirección de las fibras se mantiene en todas las especies de quimeras (Didier, 1995).

Músculos extrínsecos del ojo.

De manera general, los condriictios cuentan con un total de seis músculos extraoculares, dos oblicuos y cuatro rectos, al igual que en *H. colliei*, sin embargo, estos pueden presentar variaciones ya sea en el tamaño, grosor o incluso en la cantidad de músculos que posean de acuerdo a factores externos como lo son el hábitat o el modo de locomoción del organismo (Graf y Brunken, 1984), como en el caso de *Mobula thurstoni* en donde Cunha y colaboradores (2016) encontraron un quinto músculo recto asociado con el músculo recto lateral.

La inervación de estos músculos, en *H. colliei*, sigue el patrón presente en los vertebrados: el nervio IV inerva el oblicuo superior, en condriictios y osteíctios el nervio VI solo inerva al recto lateral, pero en la lamprea y en la mayoría de los tetrápodos inerva a dos músculos. Los músculos oblicuo inferior, recto inferior, medial y superior son inervados por el nervio III (Fritzsche *et al.*, 1990; Young, 2008).

Conclusión.

La morfología del encéfalo, cráneo y la musculatura de la cabeza de *H. colliei* es consistente con las descripciones realizadas para otros holocéfalos. En el caso del cerebro, el tamaño del telencéfalo y del mesencéfalo nos indican que esta especie presenta un alto grado de desarrollo de los sentidos de la vista y del olfato. Las características del encéfalo corresponden con la morfología propia de holocéfalos modernos, es decir, de las familias Chimaeridae y Rhinochimaeridae, y de igual forma, son similares a las descritas para organismos bentopelágicos, como en el caso de *Squalus griffini*, *Oxynotus bruniensis*, y *Rhinochimaera pacifica*. El cráneo de *H. colliei* cuenta con caracteres plesiomórficos dentro del orden de los condriktios, como el acomodo y la distribución de los cartílagos labiales, la disposición de las mandíbulas, el acomodo de las placas dentarias, la fusión del palatocadrado con la región etmoidal del condrocráneo y la relación entre el arco hioideo y el cartílago de Meckel, de igual forma, estas características son propias de organismos gnatostomados primitivos. La musculatura cefálica de *H. colliei* presentó ligeras variaciones dentro de los holocéfalos, en cambio, se halló una mayor variación al compararla con condriktios modernos, lo que es más notorio en los músculos del complejo aductor mandibular y del constrictor del hioideo. Por otro lado, se observó un mayor desarrollo en los músculos pertenecientes al grupo mandibular, esto relacionado a sus hábitos alimenticios. Finalmente, la descripción anatómica aquí presentada nos da mayores bases y fundamentos para reforzar la taxonomía propuesta en la literatura para esta especie y, de igual forma, para entender más acerca de su forma de vida.

Referencias.

- Barnett, L. A. K. 2008. Life history, abundance, and distribution of the spotted ratfish, *Hydrolagus coliei*. *Capstone Projects and Master's Theses*. 73.
- Bell, M. S. 1993. Convergent evolution of nasal structure in sedentary elasmobranchs. *Copeia*. 144–158 pp.
- Compagno, L. J. V. 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. *Amer. Zool.* Vol. 17: 303-322 pp.
- Compagno, L. J. V. 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes*. Vol. 28: 33-75 pp.
- Cunha, M. C., L. E. Oliveira y J. R. Kfoury Jr. 2016. Comparative anatomy of the extraocular muscles in four Myliobatoidei rays (Batoidea, Myliobatiformes). *J. Anat.* Vol. 228: 877-886 pp.
- De Andrés, A., J. M. García y G. R. Muñoz-Chápuli. 1987. *Ventral musculature in elasmobranchs: some functional and phylogenetic implications*. En: Proceedings of the Fifth Congress of European Ichthyologists. Stockholm, Department of Vertebrate Zoology, Swedish Museum of Natural History.
- De Beer, G. R. y J. A. Moy-Thomas. 1935. On the Skull of Holocephali. *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.* Vol. 224, núm. 514: 287-312 pp.
- De Moraes, T. A. C., R. L. Raha, C. A. L. Veiga y B. C. E. Malavasi. 2017. Análisis y descripción de los diferentes modelos de dentición de los Chondrichthyes de acuerdo con su subclase. *REDVET*. Vol. 18, núm. 9: 1-14 pp.
- Del Moral-Flores, L. F., J. J. Morrone, J. Alcocer-Durand, H. Espinosa-Pérez y G. Pérez-Ponce de León. 2015. Listado anotado de los tiburones, rayas y quimeras (Chondrichthyes: Elasmobranchii, Holocephali) de México. *Arxius de Miscelánea Zoológica*. Vol. 13: 47-163 pp.
- Del Moral-Flores, L. F., J. J. Morrone, J. Alcocer-Durand y G. Pérez-Ponce de León. 2016. Diversidad y afinidades biogeográficas de los tiburones, rayas y quimeras (Chondrichthyes: Elasmobranchii, Holocephali) de México. *Revista de Biología Tropical*. Vol. 64, núm. 4.
- Dearden, P. R., R. Mansuit, A. Cuckovic, A. Herrel, D. Didier, P. Tafforeaus y A. Pradel. 2021. The morphology and evolution of chondrichthyan cranial muscles: a digital dissection of the elephantfish *Callorhynchus milii* and the catshark *Scyliorhinus canicula*. *J of Anat.* Vol. 238, núm. 5: 1082-1105 pp.
- Didier, D. A. 1995. Phylogenetic systematics of extant chimaeroid fishes (Holocephali, Chimaeroidei). *American Museum Novitates*. Number 3119, 86 pp.
- Didier, D. A. y L. J. Rosenberger. 2002. The spotted ratfish, *Hydrolagus coliei*: Notes on its biology with a redescription of the species (Holocephali: Chimaeridae). *California Fish and Game*. Vol. 88, núm. 3: 112-125 pp.
- Edgeworth, F. H. 1935. *The Cranial Muscles of Vertebrates*. Camb. Univ. Press.

Eschmeyer, W. N. y J. D. Fong. 2015. Species by family/subfamily. Catalog of fishes. California Academy of Sciences. Disponible en: <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>

Fritzsche B., R. Sonntag y R. Dubuc. 1990. Organization of the six motor nuclei innervating the ocular muscles in lamprey. *J Comp Neurol*. Vol. 294: 491-506 pp.

Froese, R. y D. Pauly, (eds.) 1999. *FishBase 99: conceptos, estructura y fuentes de datos*. ICLARM, Manila, Filipinas. 322p.

Gardiner, M. J., R. E. Hueter, K. P. Maruska, J. A. Sisneros, B. M. Casper, D. A. Mann y L. S. Demski. 2012. Sensory physiology and behavior of elasmobranchs. En: J. C. Carrier, J. A. Musick y M. R. Heithaus (eds.). *Biology of Sharks and Their Relatives*. Segunda edición. 349-401 pp.

Giacomo, E. E. y M. R. Perier. 1996. Feeding Habits of Cockfish, *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali: Callorhynchidae), in Patagonian Waters (Argentina). *Mar: Freshwater Res*. Vol. 47: 801-808 pp.

Gilbert, C. R. 1967. A revision of the hammerhead sharks (family Sphyrnidae). *Proceedings of the United States National Museum*, Vol. 119, núm. 3539: 1-88 pp.

Gillis, J. A., K. A. Rawlinsonb, J. Bell, W. S. Lyon, C. V. H. Baker y N. H. Shubin. 2011. Holocephalan embryos provide evidence for gill arch appendage reduction and opercular evolution in cartilaginous fishes. *PNAS*. Vol. 108, núm. 4: 1507-1512 pp.

Graf W. y W. J. Brunken. 1984. Elasmobranch oculomotor organization: anatomical and theoretical aspects of the phylogenetic development of vestibulo-oculomotor connectivity. *J Comp Neurol*. Vol. 227: 569-581 pp.

Grogan, E. D. y R. Lund. 2000. *Debeerius ellefseni* (fam., nov., gen., nov., spec., nov.), an autodiastylic chondrichthyan from the Mississippian Bear Gulch Limestone of Montana (USA), the relationships of the Chondrichthyes, and comments on gnathostome evolution. *J. Morphol*. Vol. 243: 219-245 pp.

Gurley, M. y P. Motta. 2019. An Analysis of Extraocular Muscle Forces in the Piked Dogfish (*Squalus acanthias*). *The Anatomical Record*. Vol. 302: 837-844 pp.

Huber, D. R., M. N. Dean y A. P. Summers. 2008. Hard prey, soft jaws and the ontogeny of feeding mechanism in the spotted ratfish *Hydrolagus colliei*. *Journal of the Royal Society Interface*. Vol. 5: 941-952 pp.

Huber, D. R., M. C. Soares y M. R. de Carvalho. 2011. Cartilaginous Fishes Cranial Muscles. En: Farrell A.P. (ed.). *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*. Vol 1: 449-462 pp.

Inoue, G. J., M. Miya, K. Lam, Boon-Hui Tay, J. A. Danks, J. Bell, T. I. Walker y B. Venkatesh. 2010. Evolutionary Origin and Phylogeny of the Modern Holocephalans (Chondrichthyes: Chimaeriformes): A Mitogenomic Perspective. *Mol. Biol. Evol*. Vol. 27 núm. 11: 2576–2586 pp.

Iwaniuk, A. N., P. L. Hurd y D. R. W. Wylie. 2007. Comparative morphology of the cerebellum. 2. Size of folia. *Brain Behav Evol*. Vol. 69: 169-219 pp.

Johanson, Z., C. Boisvert, A. Maksimenko, P. Currie y K. Trinajstić. 2015. Development of the Synarcual in the Elephant Sharks (Holocephali; Chondrichthyes): Implications for Vertebral Formation and Fusion. *PLoS ONE*. Vol. 10 núm. 9.

Kemp, N. E. 1999. Integumentary System and Teeth. En: Hamlet, William C. *Sharks, Skates, and Rays: The Biology of elasmobranch fishes*. Londres: The John Hopkins University Press. 43-68 pp.

Kesteven, H. L. 1933. The Anatomy of the Head of *Callorhynchus antarcticus*. *J. of Anatomy*. Vol. 67: 443-474 pp.

Krupp, F. y W. A. Bussing. 1995. Quimeras. Chimaeridae. Quimeras ñatas. Rhinochimaeridae. Quimeras picudas. 791-798 pp. En: F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter y V. H. Niem (eds.). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). Roma, Italia.

Lay, G. T. y E. T. Bennett. 1839. Fishes. En: J. Richardson, N. A. Vigors, G. T. Lay, E. T. Bennett, R. Owen, J. Gray, W. Buckland y G. B. Sowerby (eds.), *The zoology of Captain Beechey's voyage*. 41-75 pp. London: Henry G. Bohn.

Leto K., M. Arancillo, E. Becker, A. Buffo, C. Chiang, B. Ding, W. obyns, I. Dusart, P. Haldipur, M. Hatten, M. Hoshino, A. Joyner, M. Kano, D. Kilpatrick, N. Koibuchi, S. Marino, S. Martínez, K. Millen, T. Millner, T. Miyata, E. Parmigiani, K. Schiling, G. Sekerková, R. Sillitoe, C. Sotelo, N. Uesaka, A. Wefers, R. Wingate y R. Hawkes. 2015. Consensus paper: cerebellar developmen. *Cerebellum*. DOI: 10.1007/s12311-0150724-2.

Lisney, T. J. 2010. A review of the sensory biology of chimaeroid fishes (Chondrichthyes; Holocephali). *Rev Fish Biol Fisheries*. Vol. 20: 571-590 pp.

Lisney, T. J., K. E. Yopak, J. C. Montgomery y S. P. Collin. 2008. Variation in brain organization and cerebellar foliation in chondrichthyans: batoids. *Brain Behav Evol*. Vol. 72: 262-282 pp.

Mallatt J. 2008. The origin of the vertebrate jaw: neoclassical ideas versus newer, development-based ideas. *Zoo Sci*. Vol. 25: 990-998 pp.

Mollen, F. H., Sabine, P. Wintner, Samuel, P. Iglésias, Sean, R. Van Sommeran y John W. M. Jagt. 2012. Comparative morphology of rostral cartilages in extant mackerel sharks (Chondrichthyes, Lamniformes, Lamnidae) using CT scanning. *Zootaxa*, 3340: 29-43 pp.

Motta, P. J. y C. D. Wilga. 1995. Anatomy of the Feeding Apparatus of the Lemon Shark, *Negaprion brevirostris*. *Journal of Morphology*. Vol. 226: 309-329 pp

Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc.

Nishida, K. 1990. Phyogeny of the subordeor myliobatoidei. *Memoris of the faculty of fisheries. Hokkaido University*. Vol. 37 (1-2): 1-108 pp.

Northcutt, R. G. 1978. Brain organization in the cartilaginous fishes. En: Hodgson, E. S., Mathewson, R. F. (eds). *Sensory biology of sharks, skates and rays*. Office of Naval Research, Arlington, 117-193 pp.

- Northcutt R. G. 1989. The phylogenetic distribution and innervation of craniate mechanoreceptive lateral lines. En: Coombs, S., Gorner, P., Munz, H. (eds). *The mechanosensory lateral line: neurobiology and evolution*. Springer, Berlin. 17-78 pp.
- Puzdrowski, R. L. y S. Gruber. 2009. Morphology features of the cerebellum of the Atlantic stingray, and their posible evolutionary signifance. *Integr Zool*. Vol. 4: 110-122 pp.
- Raikow, R. J. y E. V. Swierczewski. 1975. Functional anatomy and sexual dimorphism of the cephalic clasper in the Pacific ratfish (*Chimaera colliei*). *J. Morphol*. Vol. 145: 435-440 pp.
- Ribbink, A. J. 1971. The jaw mechanism and feeding of the holocephalan, *Callorhynchus capensis* Dumeril, contributions to the functional morphology of fishes part VI. *Zool. Africana*. Vol. 6: 45-73 pp.
- Roman, J. M., A. M. Chierichetti, A. S. Barbini y B. L. Scenna. 2020. Feeding habits of the cockfish, *Callorhynchus callorynchus* (Holocephali: Callorhynchidae) from off northern Argentina. *Neotrop Ichthyol*. Vol. 18 núm. 1.
- Smeets, W. J. A. J., R. Nieuwenhuys y B. L. Roberts. 1983. *The Central Nervous System of Cartilaginous Fishes: Structure and Functional Correlations*. Springer; 1ra edición.
- Smeets, W. J. A. J. 1998. Cartilaginous fishes. En: Nieuwenhuys, R., Roberts, B. L. (eds.). *The Central Nervous System of Vertebrates*. Berlin, Springer-Verlag. 551-646 pp.
- Striedter, G. F. 2005. *Principles of Brain Evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Vetter, B. 1878. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen-und Kieferrnusculatur der Fische. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw*. Vol. 12.
- Wourms, J. P. 1977. Reproduction and development in chondrichthyan fishes. *Amer. Zool*. Vol. 17:379-410 pp.
- Yopak, K. E. 2012. Neuroecology of cartilaginous fishes: the functional implications of brain scaling. *Journal of Fish Biology*. Vol. 80: 1968-2023 pp.
- Yopak K. E., T. J. Lisney, S. P. Collin y J. C. Montgomery. 2007. Variation in brain organization and cerebellar foliation in chondrichthyans: sharks and holocephalans. *Brain Behav Evol*. Vol. 69: 280-300 pp.
- Yopak, K. E. y J. C. Montgomery. 2008. Brain organization and specialization in deep-sea chondrichthyans. *Brain Behav Evol*. Vol. 71: 287-304 pp.
- Yopak, K. E., V. L. Galinsky, R. M. Berquist y L. R. Frank. 2016. Quantitative classification of cerebellar foliation in cartilaginous fishes (Class: Chondrichthyes) using three-dimensional shape analysis and Its Implications for evolutionary biology. *Brain Behav Evol*.
- Young, G. C. 2008. Number and arrangement of extraocular muscles in primitive gnathostomes: evidence from extinct placoderm fishes. *Biol Lett*. Vol. 4: 110-114 pp.