



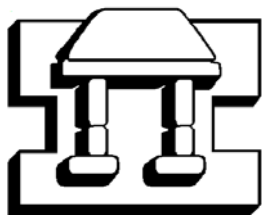
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

CONTRIBUCIÓN AL ESTUDIO ANATOMICO
DE LOS NERVIOS ESPINALES PRECAUDALES DE
Gymnura micrura
(Elasmobranchii: Batoidei)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I Ó L O G O
P R E S E N T A :
FRANCISCO CUÉLLAR QUIJANO

DIRECTOR DE TESIS:
M. en C. JORGE R. GERSENOWIES RODRÍGUEZ



IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO 2004



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

He procurado presentar las pruebas recogidas lo mejor que he sabido, y en mi opinión, resulta forzoso reconocer que el hombre, a pesar de las nobles cualidades que le adornan, de la compasión que muestra hacia los más menesterosos, de su bondad no sólo para con los hombres, sino también para las criaturas más insignificantes, de su intelecto divino y de que ha llegado a elucidar los movimientos y constitución del sistema solar, a pesar de todo ello, digo, el hombre aún lleva impresa en su estructura corpórea la huella indeleble de su humilde origen.

CHARLES DARWIN.
EL ORIGEN DEL HOMBRE

*-Ayer, sólo eran monos. Dales tiempo.
-Pues si eran monos, quien tuvo retuvo...
-No, esta vez será diferente... Vuelve dentro
de alrededor de un siglo y verás...*

*Los dioses, hablando de la Tierra, en la versión
cinematográfica del libro de H. G. Wells,
El hombre que podía hacer milagros (1936).*

CARL SAGAN.
EL CEREBRO DE BROCA

*For millions of years, mankind lived just like animals
Then something happened which unleashed the power of our imagination...
We learned to TALK.*

PINK FLOYD.
THE DIVISION BELL

Si nos atenemos al criterio de la proporción entre la masa cerebral y masa corporal, los tiburones son los más inteligentes especímenes de la fauna piscícola, circunstancia congruente con el papel que la naturaleza asigna a estos peces, ya que los depredadores de la mar deben ser más inteligentes que los comedores de plancton. Tanto por lo que respecta al progresivo aumento de la masa cerebral en proporción al peso del cuerpo como en lo concerniente a la formación de centros coordinadores en los tres principales componentes de sus cerebros, la evolución de los tiburones se ha desarrollado, curiosamente, de forma paralela a la evolución de los vertebrados superiores en tierra firme.

CARL SAGAN.
LOS DRAGONES DEL EDÉN

Dedico esta tesis

A mis Padres

José Guadalupe Cuéllar Luna y Jovita Quijano Escamilla,

por su fuerza, valor, entereza, amor y
buen juicio para guiar a bien a su familia.

A mis Hermanos

**Salvador, Marcela, Miguel Ángel, José Guadalupe,
Gloria, Rosa María, y Rodolfo** por el apoyo siempre mostrado,
confianza, comprensión, esperanza, cariño, amor y respeto.

A mis Cuñados

Enrique, Juan Carlos y Miguel Ángel .

A mis Cuñadas

Martha y Perla Concepción.

A mis Sobrinos

**Mauricio, Erika, Daniel, Raquel, Azucena Mariana,
Juan Carlos, Miguel Ángel, Karen Alexa, Diana Laura y Michelle.**

Gracias, sin ustedes jamás hubiera podido ser.

Agradecimientos:

Quiero agradecer a todas las personas que han influido y tomado parte en la realización de esta tesis, en particular a mi Asesor, Director de Tesis y Amigo: el Maestro en Ciencias **JORGE R. GERSENOWIES RODRÍGUEZ**. De quién he tomado enseñanzas, amistad y buen juicio.

Mis sinodales M. En C. Mónica González I., Alba Marquez E., M. En C. Mario Cardenas L. y M. En C. Héctor M. Montes D.; que me han ayudado a moldear, ajustar, dar forma y dirección a las ideas vertidas en esta tesis. Así como a todos los Profesores y Académicos que intervinieron en mi formación profesional; un caluroso saludo con agradecimiento y respeto.

A mis compañeros de generación, que me acompañaron en los momentos difíciles y sobre todo en los agradables, a Eduardo, Alfredo, Enrique, Gabriela, Beatriz Adriana, Marcela, Miriam, Renata, Edmundo, Teresa Karina, Gustavo, Eduardo (capitán lalo), Rocío, Alberto Borrego, Martha Laura, Laura, Alejandra, Alma, Verónica, Tatiana, Jessica (Los Osos), Cinthya, Lucero, Beatriz, Sofía, David, Enrique, Gabriel (Pippen), Julio, Gina, Nati, Carlita, Carla, Mariana, Claudia Cecilia, Claudia Patricia, Alejandro, ETC.... Gracias a todos ellos, si me falta alguno mil disculpas, estén en donde estén siempre seremos amigos de generación, con una gran admiración y respeto.

A mis compañeros y amigos en el laboratorio Rocío (otra vez), Gabriela, Mónica, Ana, Ariel, Katia, Erick, Oscar, Enrique, Gerardo, Graciela, Pedro, Alfredo, Martín, Lalo, Daniela, Adriana, Aurora, Lilia, el querido y bien ponderado James Kurts también conocido como Jaime. Gracias a todos ellos, aprendo cada día más sobre compañerismo y buena voluntad.

Al equipo de atletismo, comenzando por el Coach Flavio Camacho, y los vales del equipo Hugo, Damián, Mario Mota, Mario (galleta), Parmalat, Felipe, Cinthya, Víctor Hugo, Gerardo, Mirna, Claudia, Los Coach's Memo, Chava y Alex, los compañeros Rojo y Pastrana, Sergio, José Luis, Mariana, Víctor Josafat y las recientes adquisiciones Ariel, Carlos (Chachá) y Justo (Cachetitos).

Gracias a todos ellos, que formaron parte de mi vida académica, social y deportiva, sin ellos, no podría decirme **universitario; GOYA....**

ÍNDICE.

| | PAGINA |
|---|--------|
| 0. RESUMEN | 1 |
| I. INTRODUCCIÓN | 2 |
| I. I. Generalidades | 2 |
| I. II. Estructura del sistema nervioso de Peces | 6 |
| I. III. Modelos evolutivos de sistema nervioso en peces | 12 |
| I. IV. Tamaño del cerebro | 15 |
| I. V. Elasmobranquios | 16 |
| I. VI. Organización del sistema nervioso en Elasmobranquios | 17 |
| I. VI. I. Desarrollo del cerebro | 17 |
| I. VI. II. Sistema nervioso central | 20 |
| I. VI. III. Sistema nervioso periférico | 26 |
| II. ANTECEDENTES | 29 |
| III. MODELO ANIMAL | 30 |
| IV. JUSTIFICACIÓN | 32 |
| V. OBJETIVOS | 33 |
| VI. MÉTODO | 34 |
| VII. RESULTADOS | 35 |
| VII. I. Inervación dorsal | 35 |
| VII. II. Inervación ventral | 42 |
| VIII. ANÁLISIS DE RESULTADOS | 48 |
| IX. CONCLUSIONES | 51 |
| X. APÉNDICE I | 53 |
| Datos Merísticos de Batoideos | 53 |
| XI. APÉNDICE II | 57 |
| CARACTERÍSTICAS OSTEOLÓGICAS DE <i>Gymnura micrura</i> : | |
| Aleta Pectoral | 57 |
| Aleta Pélvica | 60 |
| Cintura pectoral | 61 |
| Cintura Pélvica | 63 |
| Columna Vertebral | 64 |
| Cráneo | 65 |
| XII. APÉNDICE III | 67 |
| Inervación Espinal de <i>Urotrygon aspidorus</i> : | 67 |
| Nervios Espinooccipitales | 67 |
| Nervios Espinales | 68 |
| Inervación Espinal de <i>Squalus acanthias</i> | 72 |
| XIII. APÉNDICE IV | 75 |
| Abreviaturas y Significados | 75 |
| XIV. BIBLIOGRAFÍA | 77 |

0. RESUMEN

El sistema nervioso central (SNC) en vertebrados está compuesto por el cerebro y la médula espinal, del cual emergen un conjunto de nervios pares que forman al sistema nervioso periférico (SNP), innervando a las porciones del organismo. Este sistema varía en diversos grados y en muchos casos no está descrito, tal es el caso de muchos peces, grupo que representa la radiación adaptativa más grande de vertebrados. En los peces cartilagosos se presentan organismos con arreglos corporales diferentes, tal es el caso de los hipotremados que están deprimidos dorsoventralmente, modelo corporal que sugiere un arreglo diferente de estructuras y de su sistema nervioso periférico. Siendo pocos los estudios realizados en dicho sistema en estos organismos, se decidió tomar como especie de estudio a *Gymnura micrura*, gracias a su morfología homogénea, se realizaron disecciones exponiendo los nervios a observación directa, se obtuvo un organismo regionalizado en tres segmentos de su aleta pectoral: el segmento I o anterior con un arreglo similar en ambas caras del organismo (dorsal y ventral), el segmento II o medio que presentó un arreglo diferente pero con más especialización sobre todo en los bordes o márgenes de la aleta en su cara ventral, y el segmento III o caudal que también mantiene un arreglo similar en ambas caras; una aleta pélvica que mostró regularidad en su arreglo gracias a su función en el nado del organismo. Lo anterior nos muestra un organismo con arreglo especializado y un medio de locomoción complicado mezclando las dos mecánicas o movimientos de la aleta pectoral (oscilatorio y ondulatorio).

I. INTRODUCCIÓN.

I.I. GENERALIDADES.

En los metazoarios con una organización tisular, existe un sistema específico para la transmisión de estímulos y la regulación funcional del cuerpo, conocido como sistema nervioso. En los animales con un cierto grado de complejidad, la organización del sistema nervioso es mayor, posee núcleos y cordones nerviosos en donde los estímulos pasan de unas fibras a otras. En casi todos los grupos aparece un centro dominante, el cerebro (Fig. 1). En los vertebrados al igual que en todos los animales bilateralmente simétricos, el cerebro tiene una posición cefálica, cerca de los principales órganos de exploración, y se extiende hacia la porción caudal en un tubo nervioso dorsal único, llamado médula espinal. Así, el cerebro y la médula espinal forman al sistema nervioso central (SNC); del cual emergen prolongaciones pares denominados nervios, que van a todas las porciones del organismo y en cuyo trayecto se pueden formar ganglios, y en algunos casos plexos, estos constituyen al sistema nervioso periférico (SNP) (Romer y Parson, 1981).

El sistema nervioso periférico posee la función de recoger la información generada tanto a nivel de tegumento (exterorecepción) como de las estructuras somáticas (propiocepción) para conducirla al sistema nervioso central por diferentes vías sensitivas, donde es procesada para dar las respuestas adecuadas a las vías motoras para el control muscular y de los órganos internos para su correcta función y homeostasis (Romer y Parson, 1981; Butler y Hodos, 1996).

Las facultades de la percepción sensorial, los procesos centrales y las respuestas durante el desarrollo de los organismos, sin duda residen en dicho sistema, en el curso de la evolución, los componentes del sistema nervioso central y periférico han florecido dentro de una diversidad funcional de estructuras, formas y tamaños, que rivaliza con pocos órganos. Esto nos proporciona una herramienta

de uso e indicativo directo para conocer el grado de diversificación y adaptación de los diferentes organismos, observando que en base a su arreglo, se pueden inferir muchas de las características, modos de vida, tipo de alimentación e incluso, si ya no poseen representantes actuales, como y porqué se extinguieron (Kotrschal, et. al., 1998; Butler y Hodos, 1996).

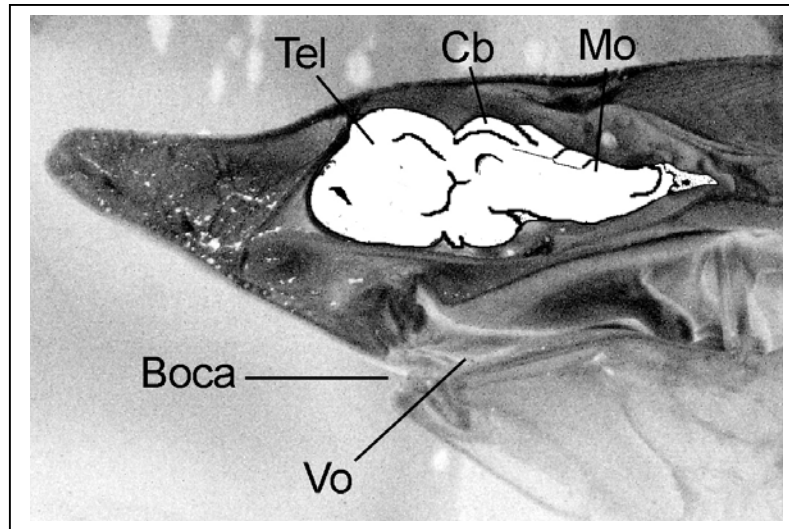


Figura.1. Vista transversal del encéfalo (cerebro) de tiburón: Tel. Telencéfalo; Cb. Cerebelo; Mo. Medula Oblonga. (ver abreviaturas en apéndice IV).

En los peces, con un estimado de 25 000 especies a nivel mundial, representa la radiación adaptativa más grande de vertebrados, después de los conodontos, de los agnatos a los teleósteos, con un enorme rango taxonómico y ocupa virtualmente todos los hábitat acuáticos (Kotrschal, et. al., 1998), desde las aguas tropicales someras, hasta las profundidades abisales; en algunos casos adoptando formas de vida similar a la de anfibios. Adaptando las necesidades y demandas del desarrollo a cada nicho, con inercias de construcción y evolutivas en el sistema nervioso, mostrando desde diseños básicos hasta variaciones individuales del mismo dentro del grupo (Fig. 2).

En resumen, las distancias filogenética y ecológica nos muestran el significado de la variabilidad del sistema nervioso, como en las comparaciones entre el sistema nervioso de tiburón y el de teleósteo o con otros taxones. Para

conocer estas tendencias, es necesario saber las características que tienen en común los diferentes organismos con hábitos similares, por lo tanto, la ecología y

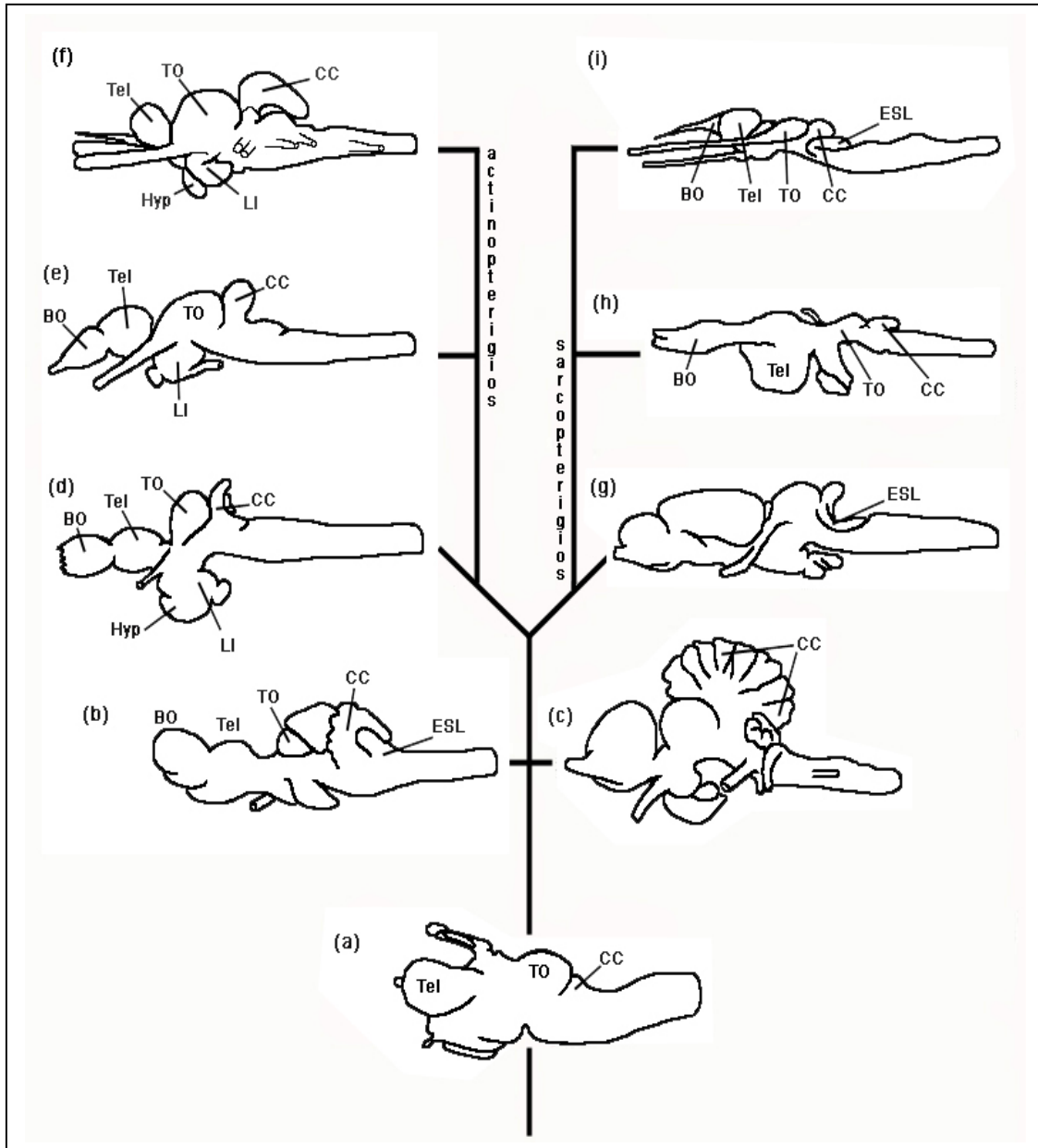


Figura. 2. Variaciones en cerebros entre grupos taxonómicos de peces. (a) *Petromyzones*, (b) *Acanthias*, (c) *Cetorhinus*, (d) *Acipenser*, (e) *Amia*, (f) *Gadus*, (g) *Calamoichthyes*, (h) *Ceratodus* y (i) *Latimeria*: Tel. Telencéfalo; TO. Tectum Óptico; CC. Cuerpo Cerebeloso o cerebelo; BO. Bulbos Olfatorios; LI. Lóbulo Inferior; Hyp. Hipófisis y ESL. Lóbulo Electrosensorial. (Kotrschal, et. al., 1998) (ver abreviaturas en apéndice IV).

la filogenia de las especies nos ayudan a establecer este tipo de asociaciones significativas entre diferentes caracteres taxonómicos (Fig. 2). El desarrollo de los órganos también es muy importante ya que nos indica en que estadio de la ontogénesis se está recapitulando la filogenia de la especie en estudio (Kotrschal, et. al., 1998, Butler y Hodos, 1996).

Examinando la convergencia de caracteres en diferentes especies de hábitos similares, ya sea de ambientes pelágicos o profundos, el nicho provoca una especialización en los diferentes facultades sensoriales. La mayoría de los peces que se orientan de manera visual, además del desarrollo de la línea lateral y un oído interno de gran agudeza son de tipo epipelágicos y mesopelágicos. En los batipelágicos, el tamaño del cerebro y de los lóbulos para la visión y gusto están muy reducidos. En los peces de hábitos bentónicos el sentido que gana importancia es la quimiorrecepción y disminuye el área de la visión, particularmente en zonas con agua turbia, en los peces de agua dulce tropical de los lagos Africanos, la predominancia visual surge como una presión de selección para incrementar el tamaño del telencefalo no olfativo. Por lo tanto, el desarrollo de caracteres cognitivos (aprendizaje espacial y resolución de problemas) están vinculados de manera directa con la orientación visual (visión) (Fig. 3) (Kotrschal, et. al., 1998).

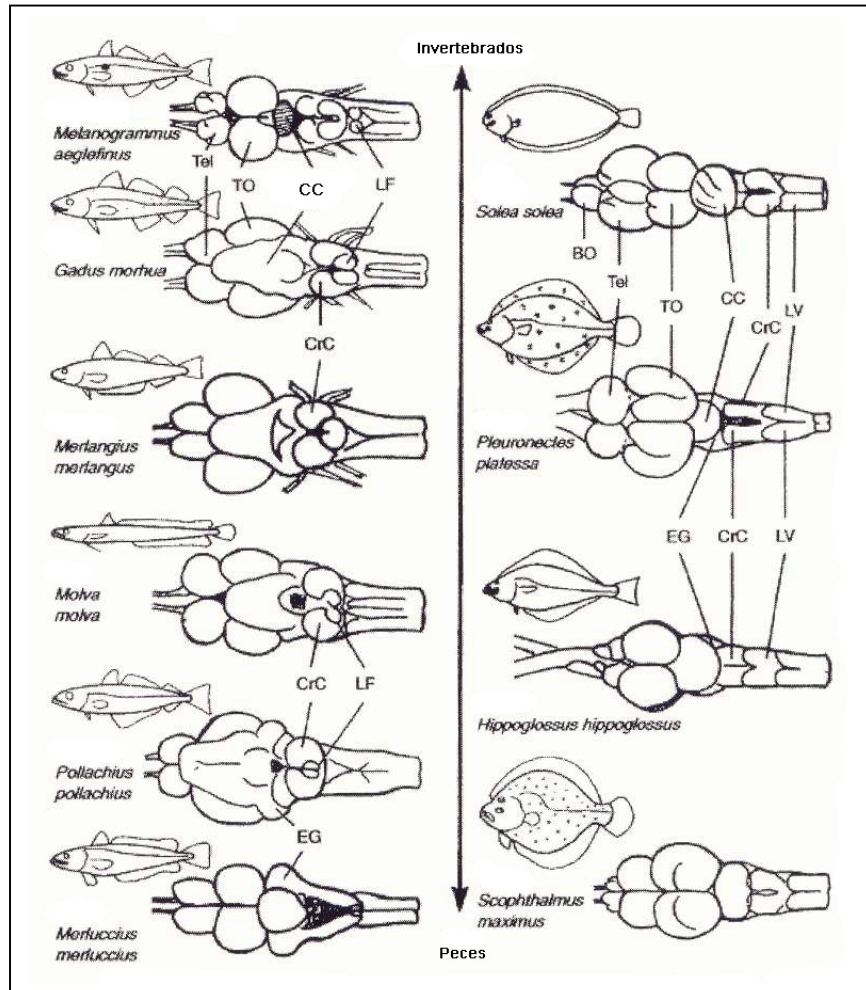


Figura. 3. Ejemplo de las diferentes adaptaciones en el cerebro de peces en base a su nicho: Tel. Telencéfalo; TO. Tectum Óptico; CC. Cerebelo; LF. Lóbulo Facial; CrC. Cresta Cerebelosa; BO. Bulbos Olfatorios; LV. Lóbulo Vago y EG. Eminencia Granular. (Kotrschal, et. al., 1998) (ver abreviaturas en apéndice IV).

I. II. ESTRUCTURA DEL SISTEMA NERVIOSO DE PECES.

Una de las mejores estrategias de estudio en la neurobiología evolutiva es la comparación de la variación cerebral a lo largo de los taxones vivientes, reconocer caracteres morfológicos comunes y su significado evolutivo, para reconstruir la probable historia filogenética del sistema nervioso desde el pez

hasta el humano. Solo muestreando las variaciones existentes se pueden reconocer caracteres adaptativos comunes, una vez que estos estén identificados, su valor biológico puede ser formulado y probado (Northcutt, 1977).

Por tanto, dos características o niveles neuronales de organización han sido reconocidos para resolver la filogenia tiburones, aves y mamíferos como son el índice de cefalización y el arreglo anatómico (Northcutt, 1977).

El sistema nervioso presenta un desarrollo alométricamente negativo con relación al tamaño del cuerpo (Northcutt et al., 1978), los peces ontogenética y filogenéticamente pequeños tienden a poseer cerebros relativamente más grandes y visceversa (Bauchot et al., 1982; Brandstätter y Kotrschal, 1990; Ridet y Bauchot, 1990a). En comparaciones intergrupales basadas comúnmente en el índice de cefalización (indicado por el tamaño del cerebro con relación al tamaño de su cuerpo), el cual puede sesgar las conclusiones cuando se excluye la información relacionada con el tamaño neuronal o el número real de neuronas y las conexiones entre ellas (Pagel y Harvey, 1989).

Aunque el índice de cefalización exija una interpretación cuidadosa, parece ser una tendencia burda hacia el incremento en el tamaño del cerebro durante el desarrollo filogenético. La bóveda cerebral puede limitar el tamaño del cerebro únicamente en algunos de los representantes más pequeños de los perciformes modernos. Sin embargo, en la mayoría de los peces, el cerebro es apreciablemente menor que el espacio de la bóveda craneal disponible y en algunos casos puede ocupar solamente alrededor del 6% de dicha cavidad en algunos elasmobranquios (Kruska, 1988), el espacio excedente se llena usualmente de tejido graso linfático (Fig. 1).

Los cerebros de peces exhiben un arreglo serial de tres subdivisiones típicas como en los demás vertebrados, con unas pocas vías descendentes desde el cerebro, el sistema motor se encuentra regulado en su mayor parte por la

médula espinal (Davis y Northcutt, 1983; Northcutt y Davis, 1983; Nieuwenhuys et al., 1998) con la excepción de varios reflejos sobresalientes del tallo cerebral (como el sistema de neurona de Mauthner para la huida). La información somatosensorial llega al cerebro principalmente por medio de nervios especializados, normalmente el trigémino (V), facial (VII), vago (X) y tres nervios de la línea lateral, dos anteriores y uno posterior, además de una vía ascendente de la médula espinal. Rostralmente, la médula espinal se continua con el tallo cerebral, el mesencéfalo y el diencefalo; el cerebelo se origina en la porción medio dorsal del tallo cerebral y un par de lóbulos ópticos (tegmentum óptico) que cubre al mesencéfalo se ubican rostralmente. El telencéfalo consiste de dos hemisferios cerebrales pares con bulbos olfatorios unidos en su porción rostral en la mayoría de los peces (Figs. 2,3 y 4) (Kotrschal, et. al., 1998).

El tallo cerebral aloja los centros primarios relacionados con todas las funciones somatosensoriales, excepto el olfato y la visión, y se caracterizan por un grado de variabilidad equiparado por pocas divisiones cerebrales (Allis, 1897; Johnston, 1901; Herrick 1906; Kappers et al., 1967; Northcutt, 1996; Webb y Northcutt, 1997) (Fig. 4).

El mesencéfalo y el diencefalo se continúan rostral al tallo cerebral con sistemas de conexión e integración de estructuras cerebrales que provienen del cerebelo, tectum óptico y cerebro anterior (Davis y Northcutt, 1983). El tallo cerebral y el tegmentum son continuos el uno con el otro y los núcleos subcerebelosos gustativos secundarios pueden servir como una frontera arbitraria. En dirección rostrocaudal, el tercer ventrículo cambia de una brecha a un canal estrecho antes de abrirse al cuarto ventrículo (Kotrschal, et. al., 1998).

El lóbulo inferior del hipotálamo y el hemisferio ventral diencefálico sirven como centros de integración multimodal, como en el resto de los vertebrados, el tegmentum hipotalámico sirve para convertir las señales sensitivas en hormonales

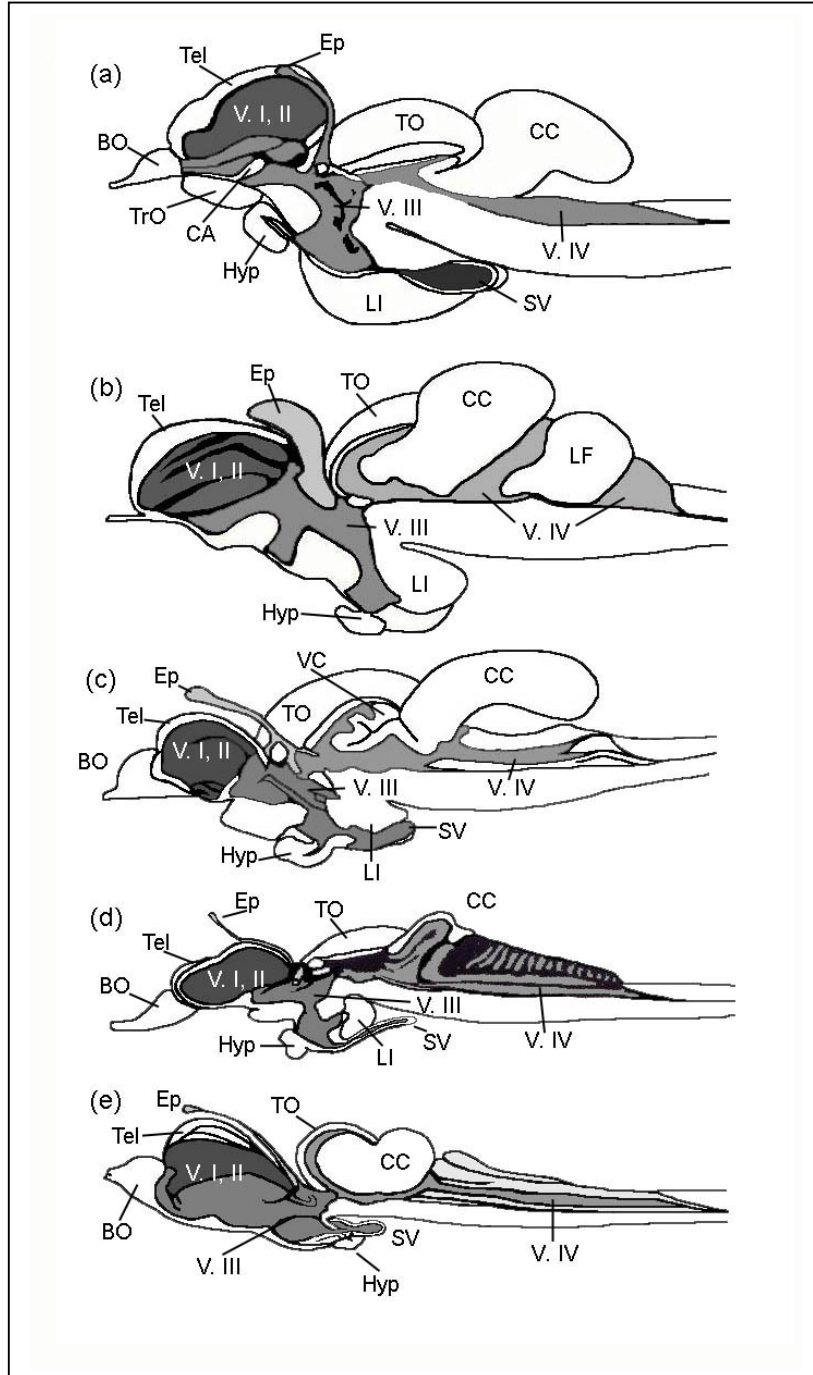


Figura 4. Representación esquemática del corte transversal de cerebro de diferentes peces a) Teleostei: *Blennius*, b) Teleostei: *Tinca*, c) Teleostei: *Salmo*, d) Holostei: *Amia* y e) Chondrostei: *Acipenser*. Tel. Telencéfalo; BO. Bulbos Olfatorios; Ep. Epífisis; TO. Tectum Óptico; CC. Cerebelo; LI. Lóbulo Inferior; SV. Saco Vasculoso; Hyp. Hipófisis; CA. Comisura Anterior; TrO. Tracto Óptico; VC. Válvula Cerebelar; LF. Lóbulo Facial; V. I, II, III y IV. Ventriculos del uno al cuatro. (Kotrschal, et. al., 1998) (ver abreviaturas en apéndice IV).

y dar como respuestas, variaciones en el comportamiento. El saco vasculoso es un órgano de función aun desconocida. La neurohipófisis sirve como una unidad central de comando humoral de fisiología y comportamiento, y se controla a sí misma vía hipotálamo; dorsalmente, el plexo coroideo del tercer ventrículo forma varias extensiones, tales como el saccus dorsalis sensible a la luz y a la epífisis endocrina u otros órganos circumventriculares (Leonhardt, 1980; Vigh-Teichmann y Vigh, 1983) (Fig. 4).

El cerebelo varía desde uno pequeño, semejante al de anfibios relacionados con actividad sedentaria, peces bentónicos, a una estructura prominente en muchos teleósteos modernos. Aunque relativamente grande en tiburones pelágicos o teleósteos de mayor movilidad, no es una característica para un estilo de vida pelágico, también, en muchos peces electrosensitivos modernos, esta estructura llega a estar muy desarrollada y puede igualar la superficie cerebral completa como ocurre en *Gnathonemus* (Maler et al., 1991) (Fig. 4).

El hábeas y la válvula cerebelosa, esta última como una extensión rostral por abajo del tectum óptico, se conectan íntimamente y parecen jugar un papel en la orientación espacial, propiocepción, coordinación motora y movimientos oculares. El área acústica central (Evans, 1940) y el pars medio (Finger, 1983a) forman un área parecida a la granulosa en la superficie cerebelosa ventral y varía en tamaño con el desarrollo periférico del aparato auditivo (Evans, 1940; Popper y Fay, 1993). Las señales de oído interno y de la línea lateral terminan en la eminencia granularis, un área parvocelular en ambos lados del corpus lateral. La crista cerebelosa, caudal y en continuación con la capa molecular del corpus, procesa predominantemente señales de la línea lateral (Davis y Northcutt, 1983) (Fig. 4).

Provieniendo del techo mesencefálico, el tectum óptico consiste de un par de hemisferios dorsales, separados por los espacios ventriculares (Kishida, 1979; Kotschal y Junger, 1988; Guthrie, 1990) (Fig. 4).

El telencéfalo se desarrolla en la región más rostral del tubo neural embrionario formando dos hemisferios (Meader, 1939), dichos hemisferios en los taxones más ancestrales de agnatos, elasmobranquios y sarcopterigios se desarrollan por evaginación de las paredes laterales (Nieuwenhuys, 1982) y contienen a los ventrículos laterales. En contraste, el cerebro anterior de los actinopterigios se forma por eversión de las paredes dorsales del tubo embrionario. Los hemisferios son por lo tanto sólidos y con un ventrículo en forma de "T" que separa las dos mitades hasta la superficie dorsolateral, centralmente, los dos hemisferios están muy cerca y pueden estar estrechamente unidos o fusionados, además, las fibras olfatorias secundarias que terminan a lo largo de la estructura completa, virtualmente todas las modalidades sensoriales proyectan a su porción dorsal mediante la vía lemniscal (Finger, 1980) e hipotalámica así como también el aporte olfativo primario que recibe el cerebro anterior ventral. Los peces que se les ha extirpado el cerebro anterior (telencéfalo y diencéfalo), se alimentan, crecen y se comportan de manera normal en la mayoría de los casos, pero exhiben una disminución significativa en su aprendizaje (Rooney y Laming, 1988; Laming y McKinney, 1990) y son incapaces de desempeñar tareas socialmente complejas.

Los bulbos olfatorios de todos los peces, evaginados desde el extremo rostral del tubo neural embrionario, sus ventrículos están secundariamente reducidos o ausentes en los actinopterigios avanzados, los bulbos permanecen unidos al telencéfalo rostral y están asociados a la mucosa olfatoria en los teleósteos ostarioficeos. En los *gadidos*, los bulbos se ubican entre el cerebro anterior y la mucosa olfatoria igual o más cerca de la región posterior (Evans, 1935, 1940; Okamura, 1966) (Figs. 3 y 4).

Los pericariones del nervio terminal, se ubican en la unión entre el bulbo olfatorio y el telencéfalo, enviando procesos a la mucosa olfatoria, al diencéfalo y desde luego a la mayoría de las áreas cerebrales incluyendo la retina (Demski y

Schwanzel-Fukuda, 1987; Stell et al., 1987; Von Bartheld y Meyer, 1988; Nieuwenhuys et al., 1998). La función de este sistema olfato-retiniano que contiene GnRH (gonadotropina) es todavía incierta.

I. III. MODELOS EVOLUTIVOS DE SISTEMA NERVIOSO EN PECES.

La diversificación morfológica en los peces es muy alta comparada con la de otros vertebrados, aun cuando reconocemos las diferencias entre distintos niveles taxonómicos (Stephan, 1967; Jolicoeur et al., 1984). Esto puede ser, por lo menos parcialmente, explicado por el número potencialmente mayor de modalidades sensoriales en ambientes acuáticos, debido a las propiedades físicas del agua, comparado con los nichos disponibles por animales terrestres (Atema et al., 1988). Aparte de la visión, olfato y audición, la exposición de los peces a un extenso conjunto de sentidos acuáticos adicionales incluyendo la línea lateral, patrones diferentes para el gusto externo (papilas gustativas y células quimiosensoriales) y una gama de sistemas electroreceptores, no sorprende la variación cerebral que refleja esta riqueza de adaptaciones sensitivas. Comparado con los mamíferos, la estructura cerebral en los peces es más probable que haya evolucionado para resolver una variedad de presiones espaciales y de desarrollo. En los peces, es donde la neurogénesis continúa en la mayor parte de su vida, la alometría podría explicar los cambios en la morfología cerebral a lo largo de toda la vida (Brandstätter y Kotrschal, 1989, 1990).

Los agnatos actuales, como las lampreas y los mixinoideos, son vestigios bastante monomórficos de una considerable diversidad de especies paleozoicas y representan una pequeña fracción de esa fauna. Una radiación temprana de los cerebros, que presumiblemente existió en los conodontos (Aldridge y Purnell, 1996), pero es probable que sus características se hallan perdido para siempre debido a la pobre fosilización (Fig. 5).

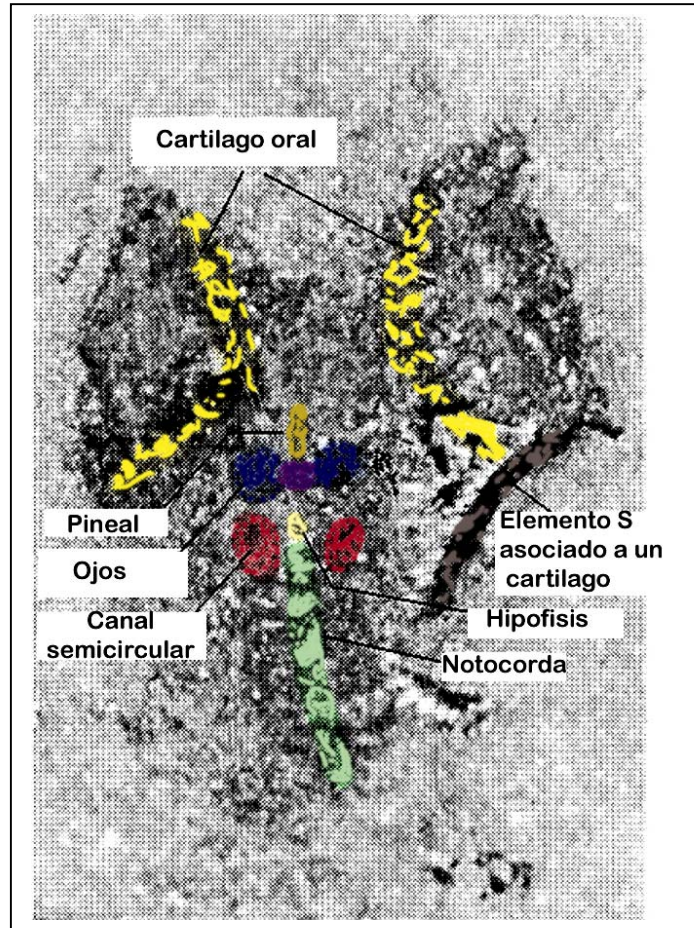


Figura. 5. Fotografía de la porción cefálica de un organismo conodonto. Interpretado por Donoghue et al. (2000) y Sweet and Donoghue (2001).

Las similitudes entre las lampreas y los mixinoideos se caracterizan por presentar unos bulbos olfatorios bien desarrollados y un tallo cerebral predominante, mientras que el telencéfalo y el tectum óptico permanecen relativamente pequeños. El pequeño cerebelo en lampreas es probablemente homólogo a la eminencia granularis más que al corpus cerebeloso de gnatostomados (Northcutt, 1996). En los mixinoideos el cerebelo está virtualmente ausente y el tercer y cuarto ventrículo carecen de cubiertas coroides. Las diferencias en la orientación sensitiva y morfología cerebral entre estos dos grupos, es más probable que esté asociada con las diferencias en el hábitat que con la filogenia (Braun, 1996). Las sensaciones visuales y de la línea lateral predominan en lampreas de aguas someras, mientras que los cerebros de los

mixinoideos, mesobentónicos, son relativamente menores con incremento relacionado con los sentidos químicos y táctiles. Paralelamente a los patrones de la estructura cerebral y el énfasis sensitivo de los peces bentónicos de mares profundos, los cerebros de los mixinoideos pueden estar secundariamente reducidos y ser un cerebro muy especializado más que primitivo (Wicht, 1996).

El cerebro de sarcopterigios (peces pulmonados y coelacanto) parece estar más estrechamente relacionado al diseño general del cerebro de salamandras que al de peces, los cerebros de este grupo se elongan con ventrículos grandes y un cerebelo pequeño que apenas es visible desde el exterior, el cerebro anterior en sus ventrículos contiene un plexo coroideo parecido al de los tetrápodos, el tectum óptico se fusiona medialmente en peces pulmonados y el mielencéfalo se presenta en todas las especies como amplias columnas longitudinales para el procesamiento electrosensorial. En el celacanto con un cerebro relativamente pequeño, se acerca más al rango de anfibio que al de actinopterigio (Northcutt et al., 1978). Su hábea cerebelosa es más grande que en anfibios actuales, con un componente auditivo muy evidente, probablemente relacionado con el procesamiento de la información electrosensorial. El tectum óptico es relativamente pequeño y diferente al de otros vertebrados, además, su glándula pineal se proyecta ventralmente (Fig.2).

Los condroictios, incluyendo tiburones, rayas y quimeras, poseen cerebros relativamente grandes con ventrículos espaciosos que se extienden hasta el cerebelo, los bulbos olfatorios se desarrollan bien en tiburones bentónicos, mientras que las especies pelágicas generalmente presentan grandes cerebelos (Kruska, 1988). Los engrosamientos sobresalientes de la pared dorsal romboencefálica resulta de la modalidad electrosensorial del grupo. El cerebro de la quimeras se parece mucho al de tiburones, con excepción de un elongado tallo telencefálico, cuando los gruesos globos oculares se desplazan rostralmente en el complejo telencefalo-bulbo olfatorio (Figs. 2, 4 y 8).

I. IV. TAMAÑO DEL CEREBRO.

La diferencia en el volumen o la masa encefálica a lo largo de diferentes radiaciones, es una medida importante en la evolución del cerebro. Una comparación directa es demasiado compleja, debido al gran rango del tamaño corporal en los vertebrados. No obstante muchas comparaciones han sido obtenidas a través de la determinación de las relaciones alométricas entre la masa del cerebro y la masa del cuerpo, para la obtención del coeficiente de alometría. Este coeficiente es una medida de la relación en la masa o volumen del cerebro para cualquier relación en la masa o volumen del cuerpo. Las discusiones sobre el concepto han llevado a conocer como una cantidad numérica puede indicarnos el significado biológico. Afortunadamente Jerison (1970, 1973) hace una revisión crítica a los índices y sugiere que la curva está basada en el supuesto de que las muestras presentan un rango de variaciones en los valores reales debido un posible error de medición que podría ser reemplazado por una curva de dispersión producto del muestreo de una región existente para un taxón. Esta región esta representada por un eje principal definido para una distribución de puntos de manera rectangular al área en donde estos caen. Esta área y su eje principal esta encerrada por un polígono mínimo de convexión con el cuál se mapea el área de muestra (Northcutt, 1977).

Así, los datos para la representación de dicho coeficiente, muestran que los elasmobranquios poseen un cerebro tan grande que se compara con el de muchas aves y algunos mamíferos, además, tiene aproximadamente la misma variación en el tamaño cerebral que el encontrado en la mayoría de las clases de vertebrados superiores. Por lo tanto, la concepción común de que los elasmobranquios son criaturas con bajo índice cerebral es falsa (Northcutt, 1977).

I. V. ELASMOBRANQUIOS.

Los elasmobranquios, dentro de los chondrichthyes son parte de la radiación adaptativa temprana de los gnatostomados, los estudios sobre su biología básica, empezaron de forma temprana en el desarrollo cultural de la humanidad, sin embargo, en el siglo XX, y en particular en nuestro país, se han olvidado, generando un estancamiento en el conocimiento de la biología de este grupo (Gersnowies et al., 1992; Romer y Parson, 1981) (Fig. 6).

Los elasmobranquios son organismos en los que se presentan características como la presencia de un pedicelo óptico que le proporciona soporte al ojo y es exclusiva del grupo, también presentan escamas placoideas, que consisten de una base de hueso acelular y un dentículo en el que los bordes salientes se orienta por lo regular hacia la parte posterior de la placa; además solo se presenta cartílago en el sistema esquelético y de soporte, no obstante de estar reforzado por calcificación, difiere del hueso en la estructura del tejido, la calcificación del cartílago es única, en la cuál se depositan sales de calcio (hidroxiapatita de calcio) formando una capa superficial de placas prismáticas llamadas tejos, esta calcificación prismática es la principal característica sinapomórfica del grupo; evidencia que nos lleva a concluir que el cartílago es el primer tejido endoesquelético que apareció en el desarrollo de los vertebrados y en especial en los elasmobranquios (Applegate, 1967); Hall (1982) ha demostrado la presencia de hueso pericondrial en vértebras.

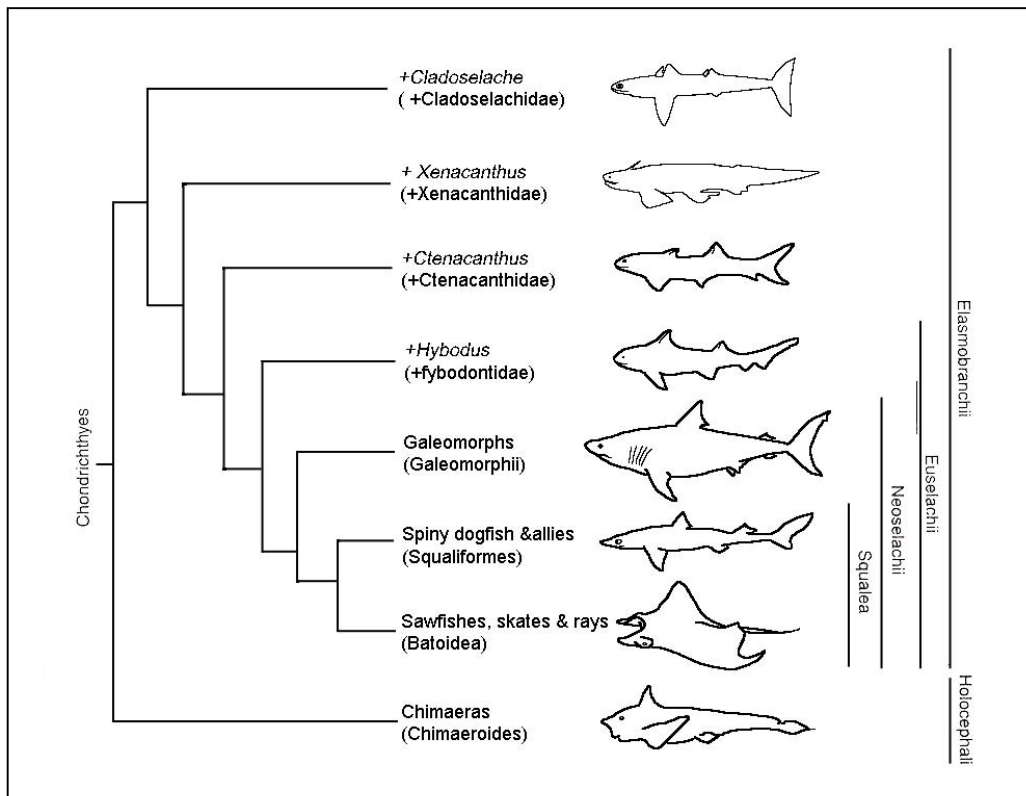


Figura. 6. Filogenia de los peces cartilagosos fósiles y actuales (Chondrichthyes) (Karel, et. al., 2001).

I. VI. ORGANIZACIÓN DEL SISTEMA NERVIOSO EN ELASMOBRANQUIOS.

I. VI. I DESARROLLO DEL CEREBRO

El desarrollo del sistema nervioso es el típico de los vertebrados, desarrollándose a partir de un tubo neural que se origina de una placa del neuroectodermo. En su extremo anterior (cabeza), se formaron dos vesículas: el arquicéfalo y el deuteroncéfalo (Fig. 7 a), separados por un pliegue encefálico ventral, estas vesículas dan origen, de la porción rostral a la caudal, al telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo y, dividido por la fisura al romboencéfalo (Fig. 7 b), en esta etapa se puede observar la protuberancia que va a dar origen a la epífisis y el receso preóptico, además de un marcado proceso "neuroporico". Entre el romboencéfalo y el mesencéfalo, crece otra vesícula que es el metencéfalo (Fig. 7

c), el diencefalo se desplaza hacia una porción ventrocaudal y el telencefalo se desplaza hacia porciones rostrales. En el diencefalo se desarrollan estructuras como el quiasma óptico, el lóbulo posterior, el saco infundibular y el receso preóptico. En un estado más avanzado en el desarrollo, el romboencefalo pasa a formar al mielencefalo, aparece el cuerpo cerebeloso sobre el metencefalo y aparece la decusación del nervio troclear, se desarrolla más el mesencefalo y las estructuras de origen diencefálico, además del marcado crecimiento de la epífisis y la lamina terminal (Fig. 7 e), para el desarrollo del cerebro, el telencefalo da origen a los lóbulos hemisféricos unidos por las comisuras anterior y habenular, de lo que era el receso neuroporicus, se inserta el pedúnculo olfatorio, que une los bulbos con el telencefalo. Se encuentra detrás de los hemisferios la paráfisis y sobre la comisura anterior la glándula pineal, el diencefalo une a estos con el mesencefalo, por debajo de este, emerge el nervio óptico del receso preóptico que se asocia el nervio oculomotor. Ventral a este, se encuentran el lóbulo inferior y el lóbulo neurointermedio. El mesencefalo se une, a través del nervio troclear, al cuerpo cerebeloso por la lamina superior de la aurícula que baja hacia la porción caudal por la tela coroidea del ventrículo romboencefálico; el romboencefalo se encuentra por debajo del cuerpo cerebeloso y de este se proyectan el nervio anterior de la línea lateral, el nervio abducens, facial, octavo lateral, glossofaríngeo y vago; además del nervio posterior de la línea lateral y el trigémino, de manera caudal se continua con la médula espinal (Fig. 7 y 8).

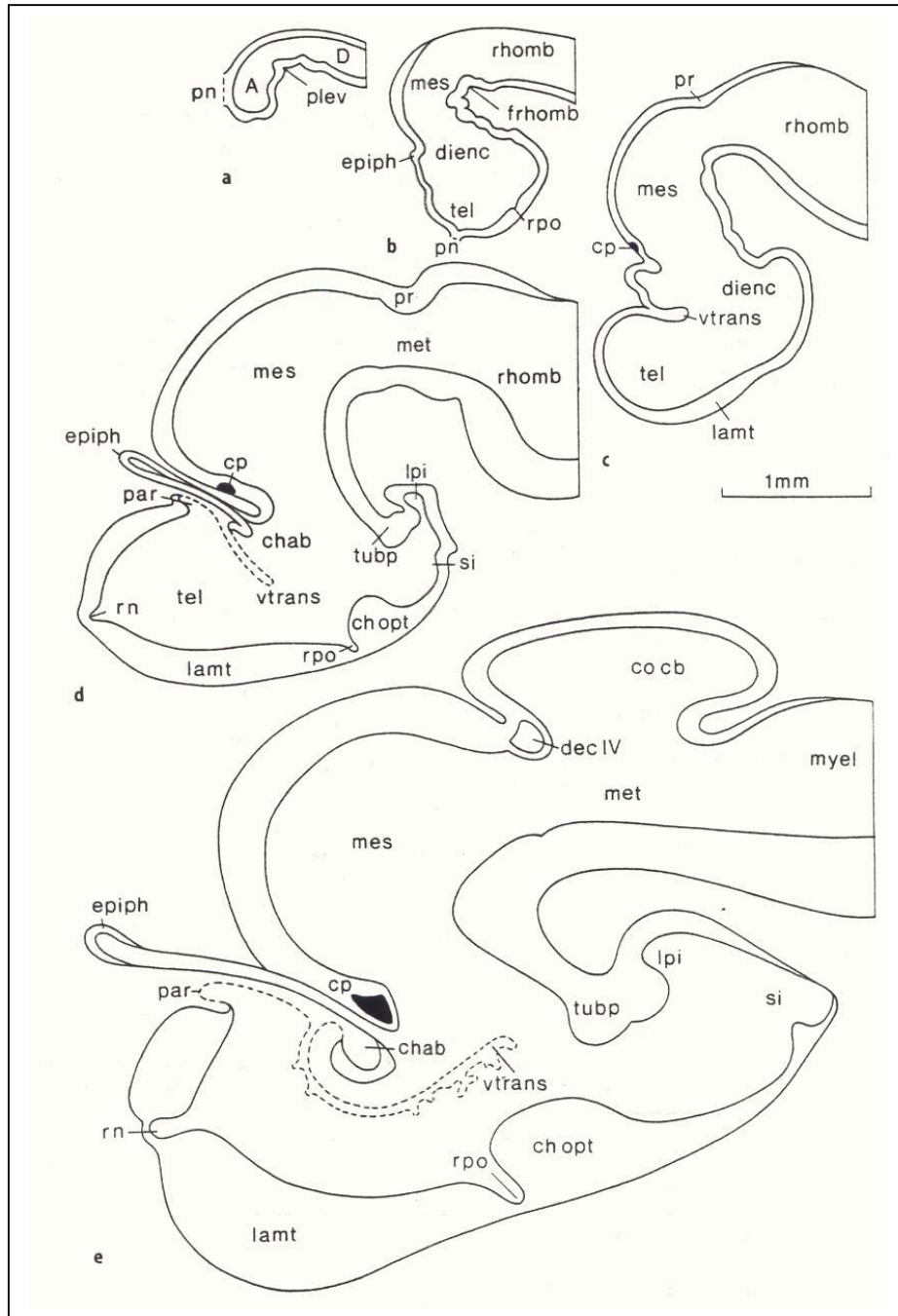


Figura. 7. Desarrollo del cerebro de *S. acanthias* en diferentes estados, a): embrión de 4 mm, b): 10 mm, c): 16-17 mm, d): 27 mm y e): 70 mm (según von Kupffer en Smeets, 1997): A. Arquiencéfalo; D. Deuteroencéfalo; rhomb. Romboencéfalo; mes. Mesencéfalo; dienc. Diencefalo; tel. Telencéfalo; met. Metencéfalo; miel. Mielencéfalo; co. cb. Cuerpo Cerebeloso; ch opt. Chiasma Óptico; epiph. Epíffsis. (ver abreviaturas en apéndice IV).

I. VI. II SISTEMA NERVIOSO CENTRAL.

El cerebro del tiburón exhibe un rango de variación interespecífica muy bajo, pero se puede hablar de dos caracteres principales de desarrollo. Los tiburones hexanquiformes, escualiformes y pristioforiformes que poseen un cuerpo cerebeloso no convoluptivo, dorsalmente un tectum óptico muy bien desarrollado y un telencéfalo con pobre desarrollo. Los tiburones galeomorfos poseen un cuerpo cerebeloso bien desarrollado con un cierto grado de asimetría en muchas familias (orectolobiformes, lámnidos, caracarinidos y esfirnidos), el tectum óptico se encuentra por debajo del cerebelo y el telencéfalo se encuentra hipertrofiado. No obstante existen excepciones a estas tendencias, los sciliorhinidos poseen un complejo desarrollo del telencéfalo que es característicos de los galeomorfos, pero su cerebelo no está evertido como en los escualomorfos. Los heterodontos son un taxón problemático, su desarrollo general sugiere que está muy relacionado con los escualomorfos con el que frecuentemente se agrupa, sin embargo, Compagno (1973) los asignó, a los galeomorfos en base a caracteres craneales y de la aleta pectoral (Fig. 8) (Smeets, 1997).

Los batoideos poseen una organización compleja en el telencéfalo caracterizado por hipertrofia y migración celular que reduce los ventrículos laterales a vestigios. Los Rajiformes y los Torpediniformes poseen un cerebelo ligeramente evertido, mientras que los miliobatiformes aparentan haber desarrollado independientemente un gran cerebro y un cerebelo complejamente evertido asimétricamente, que es semejante al de los carcarinidos y esfirnidos, a su vez estos también son considerados como uno de los elasmobranquios con un desarrollo neural más complejo (Smeets, 1997).

Las quimeras (holocéfalos) poseen cerebros muy similares a los elasmobranquios, pero están separados de ellos por un número caracteres neurales. Todas las quimeras poseen bulbos olfatorios sésiles surgiendo del polo rostral del telencéfalo, a diferencia de los elasmobranquios que salen de la porción lateral del mismo, y están conectados por largos pedúnculos (tractos) olfatorios;

las quimeras poseen una hipertrofia de la porción media dorsal del techo telencefálico, cerca del núcleo central, casi en la formación del palio, originando los dos hemisferios telencefálicos, dos particularidades que caracterizan a todos los elasmobranquios vivientes. Finalmente, las quimeras presentan especialización en el telencéfalo medio, que es más grande que la mitad de todo el cerebro (Smeets, 1997).

En los elasmobranquios como en otros vertebrados, los grandes cambios en la evolución del cerebro ocurren en el techo del cerebro anterior, medio y posterior. La médula oblongada es una estructura un tanto más conservadora, y los núcleos sensitivos y motores son fácilmente reconocibles en la mayoría de los vertebrados, aunque la variación en la médula espinal y por tanto en los nervios raquídeos no se ha estudiado (Fig. 8) (Smeets, 1997).

El telencéfalo de los elasmobranquios, como en otros vertebrados, consiste de hemisferios cerebrales pares formados por la evaginación del telencéfalo, la porción medial caudal se caracteriza por no llevar lateralmente a los hemisferios. En todos los vertebrados los bulbos olfatorios salen por una evaginación secundaria de los hemisferios cerebrales, tal es el caso de los elasmobranquios, sin embargo los bulbos olfatorios y sus pedúnculos (tractos olfatorios) son más laterales. Estudios recientes en tiburones y rayas revelan que los centros olfatorios telencefálicos son exclusivos de estos y de los vertebrados terrestres. El núcleo central del paleo recibe muchas proyecciones ascendentes provenientes del tálamo. En este centro paleal ahora se sabe que recibe entradas sensoriales de visión, línea lateral y trigémino, la topografía y las proyecciones talámicas ascendentes. Nada se conoce aun sobre sus conexiones pero la topografía de la formación del paleo sugiere que es homóloga al paleo medial (complejo del hipocampo) de vertebrados terrestres (Fig. 8) (Smeets, 1997).

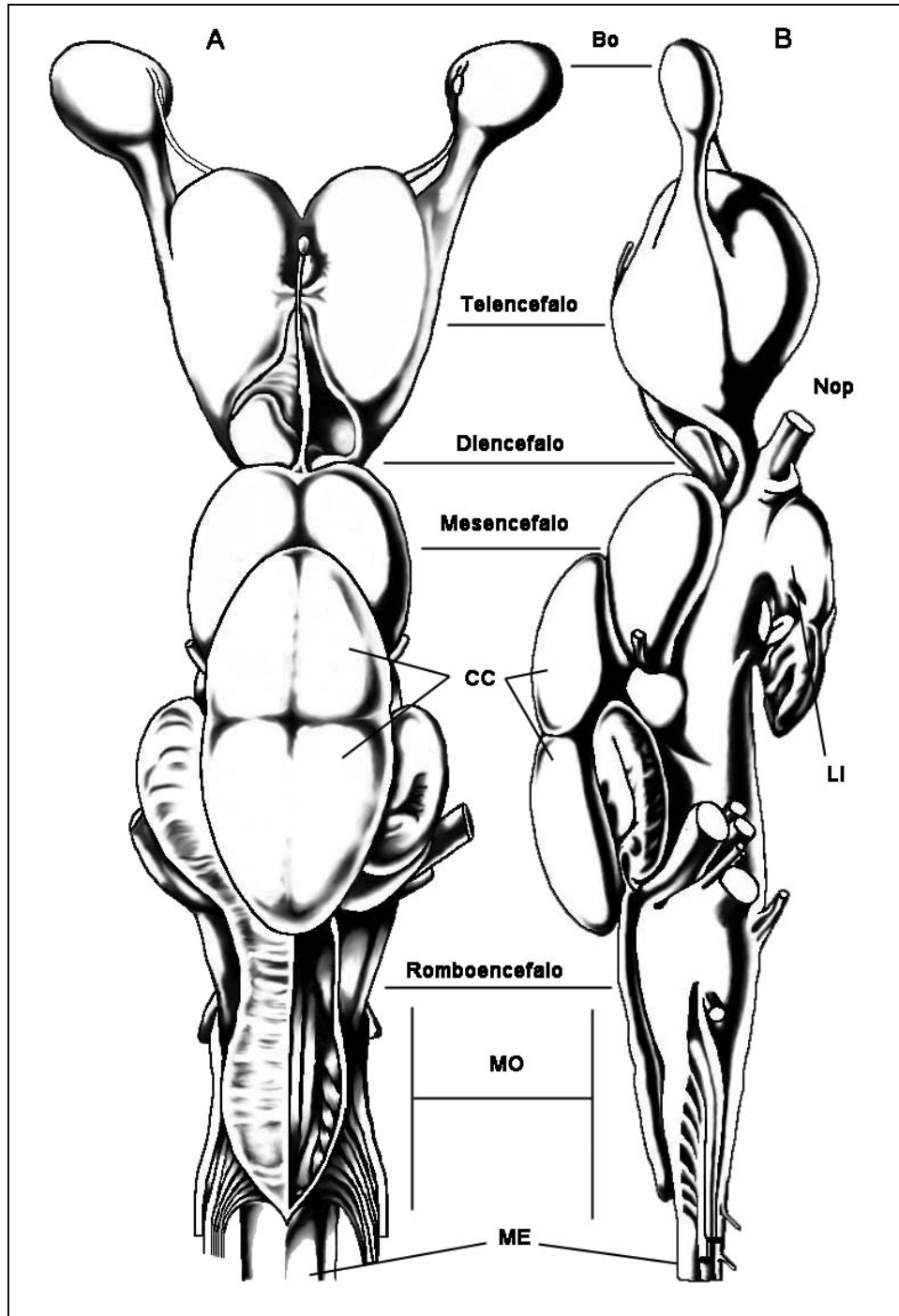


Figura. 8. Esquema del cerebro de *Squalus acanthias* A: vista dorsal, B: vista lateral izquierda: Bo. Bulbos Olfatorios; Nop. Nervio Óptico; CC. Cuerpo Cerebeloso; LI. Lóbulo Inferior; MO. Médula Oblonga y ME. Médula Espinal. (Smeets, 1997) (ver abreviaturas en apéndice IV).

El telencéfalo medio está formado por fibras ascendentes y descendentes del cerebro anterior, el área preóptica y un complejo celular conocido como el núcleo taeniae. Basados en nuestro conocimiento en otros vertebrados, el núcleo taeniae es posiblemente homólogo a porciones del complejo amigdaloides (Smeets, 1997).

El diencéfalo de los elasmobranquios consiste en tres divisiones: epitálamo, tálamo e hipotálamo. El epitálamo está formado por el núcleo habenular, la comisura habenular y una serie compleja de vías aferentes y eferentes (complejo estría medular) que llegan a dicho núcleo. La nomenclatura telencefálica y las homologías propuestas están sostenidas por una serie de hipótesis no basadas en hechos y que se encuentran sujetas a ser probadas por futuros estudios anatómicos e histoquímicos (Smeets, 1997).

El tálamo de elasmobranquios está dividido en una porción dorsal y otra ventral, el tálamo de tiburones escualomorfos es muy similar al de muchos otros vertebrados anamnióticos, pero el tálamo de los tiburones galeomorfos está caracterizado por una pared talámica imbricada y una considerable migración y diferenciación de su núcleo central. Las aferentes retináles y tectales constituyen las más grandes entradas para ambas divisiones: ventral y dorsal, las más mediales a las zonas talámicas y retináles, reciben vías ascendentes cerebelares y espinales. Entonces, el tálamo de tiburones recibe pocas vías ascendentes sensoriales y existe una considerable separación entre las modalidades sensoriales (Smeets, 1997).

Hasta la fecha, poco es lo que se sabe acerca de la tercera división del diencéfalo, el hipotálamo, comprende una área rostral preóptica, al centro incluyendo los lóbulos inferiores, y un área caudal o área posterior hipotalámica. Las proyecciones retináles son conocidas como área preóptica rostro ventral, y las entradas a la área preóptica y a los lóbulos inferiores son pocas, casi no se conoce sobre las vías hipotalámicas eferentes (Smeets, 1997).

El mesencéfalo de elasmobranquios consiste de dos áreas: dorsal (tectum óptico y torus semicircular) y ventral (tegmentum). El tectum óptico de tiburones consiste de múltiples láminas o zonas, pero no se ha determinado el número exacto. El tectum proyecta rostralmente al pretectum y tálamo, terminando en el núcleo que también recibe vías retináles y caudalmente de la formación reticular medular contralateral e ipsilateral situado más caudalmente (Smeets, 1997).

Como la zona tectal periventricular es lateral en tiburones, la lamina celular pierde su arreglo compacto y se convierte en un núcleo laxo llamado torus semicircularis. Las conexiones de este núcleo siguen siendo desconocidas, pero un núcleo situado en un lugar similar en otros anamniotas se sabe que recibe información auditiva y de la línea lateral (Smeets, 1997).

El tegmentum consiste de muchos núcleos conspicuos, uno es, el núcleo óptico basal que forma al piso tegmental ventrolateral, este núcleo recibe fibras ópticas del ojo contralateral y sus eferentes aún son desconocidas, en otros vertebrados el núcleo óptico basal se presumía como una proyección del cerebelo. La región tegmental central está ocupada por el núcleo intercolicular que recibe vías espinales y sus eferentes también son desconocidas, en otros vertebrados este núcleo se proyecta rostralmente al tálamo formando una vía somatosensorial ascendente. En su posición mediodorsal el fascículo longitudinal medial, forma una importante vía del tallo cerebral involucrado con funciones oculares y vestibulares. Más caudalmente los núcleos oculomotor y troclear también están localizados en el tegmentum (Smeets, 1997).

El cerebelo de elasmobranquios consiste de un cuerpo central impar y con las aurículas situadas lateralmente, cada aurícula está dividida en la hoja dorsomedial y la hoja ventrolateral, continuándose con la región acusticolateral de la médula (Fig. 8) (Smeets, 1997).

Estudios previos han enfatizado en el sentido de que el tamaño del cuerpo cerebelar se correlaciona con el tamaño del cuerpo del organismo, y con la musculatura somática, pero animales de la misma talla (como *Squalus acanthias*, *Mustelus canis* y *Sphyrna tiburo*) exhiben el arreglo cerebelar complejo visto en todos los tiburones. La distribución compleja de la foliación cerebelar en todo el grupo, sugiere que esta condición ha sido desarrollada independientemente en muchas ocasiones. Las quimeras y todos los tiburones escualomorfos examinados poseen un cuerpo dividido en lóbulos anterior y posterior, sugiriendo que esta condición es ancestral para todos los peces cartilagosos, un carácter similar se presenta en heterodontidos y sciliorhinidos. No obstante, en lamniformes y en los carcariniformes avanzados, poseen un cerebelo voluptuoso dividido en tres lóbulos. Los batoideos presentan un desarrollo complejo independiente del cerebelo; los rajiformes y torpediniformes, poseen un cerebelo no voluptuoso, pero los rinobatidos poseen un cerebelo dividido en tres lóbulos como muchos tiburones avanzados, los miliobatiformes presentan esta tendencia con mayor grado de desarrollo al poseer una foliación compleja como en los carcarinidos (Smeets, 1997).

El significado funcional del incremento de volumen cerebelar en elasmobranquios es desconocida, pero puede ser muy similar a la descrita para el incremento en las vías sensoriales relacionadas con el control motor, desafortunadamente en otros grupos, es poca la información disponible acerca de las vías sensoriales que llegan al cerebelo; Se han demostrado tractos ascendentes espinocerebelosos, pero proyecciones directas laterales descritas en estudios previos no han sido confirmadas experimentalmente. Boord y Campbell (1977) demostraron que hay proyecciones directas de los nervios de la línea lateral a las aurículas del cerebelo, semejante a las fibras vestibulares. Lesiones de la aurícula resultan en movimientos circulares y daño locomotriz, pero estudios del cerebelo (corpus) con lesiones provocadas han revelado que no hay daño locomotriz. Ebbesson y Campbell (1973) examinaron las vías eferentes cerebelosas en *Ginglymostoma* y demostraron que ambas vías, ascendentes y

descendientes, son comunes a las de otros vertebrados. Las células de purkinje del cerebelo de tiburones terminan en un núcleo cerebelar profundo, como en otros vertebrados, pero las proyecciones directas al núcleo vestibular o médula espinal, como lo sugieren algunos estudios, no han sido confirmadas. El núcleo cerebelar termina en la formación reticular medular tanto medial como lateral, el núcleo rojo del tegmentum, el núcleo troclear y oculomotor, y en el tálamo dorsal posterior. Así, el cerebelo posee proyecciones descendentes, modulando las vías de salida de la formación reticular al núcleo motor de los nervios craneales y a la médula espinal; y una ascendente del brazo conjuntivo (brachium conjuntivum) llega a niveles del tálamo dorsal, esta última proyección es particularmente interesante ya que sugiere que el relevo tálamo-telencefálico de las vías aferentes cerebelares puede existir; en otros vertebrados las proyecciones tálamo-telencefálico van a un área motora del isocortex. La demostración de esta vía en un futuro, puede reforzar la creencia que el telencéfalo está involucrado de manera directa en el control motor sugerido por la observación de Ebbesson de la existencia de vías telencefálicas directas al núcleo medular (Fig. 8) (Smeets, 1997).

I. VI. III SISTEMA NERVIOSO PERIFERICO.

La médula espinal, mantiene una estructura muy similar a través de sus distintas porciones con la sustancia blanca, circundando a la sustancia gris central la cuál rodea a su vez el canal central, en términos generales, la médula espinal está formado, de adentro a afuera, por: el canal central, cuernos o astas dorsal, lateral y ventral (sustancia gris); los fonículos dorsal, ventral y laterales (sustancia blanca), y la salida en ciertas zonas de los nervios espinales conocidas como raíces dorsal y ventral (Fig. 9). En cuanto a la estructura del sistema nervioso periférico, en elasmobranquios se ha descrito un sistema que consta de dos tipos de raíces nerviosas que surgen de la médula espinal (Romer y Parson, 1981). Se conoce que de la raíz dorsal llegan las vías sensitivas somáticas, visceral y surge vía motora visceral, mientras que de la raíz ventral solamente surge la vía motora

somática. En estado adulto los nervios periféricos están completamente mielinizados (Kappers, et. al., 1967), es decir, poseen una capa de mielina que recubre la fibra nerviosa formando una vaina de sustancia grasa, dándole un aspecto brillante y lustroso. Esta cubierta está originada por dos tipos de células especializadas gliales: oligodendrocitos en el sistema nervioso central y gliocitos en el sistema nervioso periférico (Kappers, et. al., 1967).

En el sistema nervioso periférico, se encuentran todas las vías neuronales que salen y llegan al cerebro y la médula espinal con organización básicamente metamérica, condición conocida como neuromerismo (Walker, 1975, 1980) (Fig. 10). Hay una porción autónoma en la periferia del sistema nervioso que consiste en neuronas motoras que inervan a los órganos viscerales, glándulas y generalmente a la musculatura lisa. Este sistema tiene una subdivisión, cuando menos en los vertebrados superiores, conocido como simpático y parasimpático; la primera aumenta la actividad del corazón y disminuye los procesos digestivos y tiene otros efectos que ayudan al cuerpo a ajustarse a condiciones de estrés. La segunda tiene efectos contrarios (Walker, 1975, 1980). Además, un nervio puede contener los dos tipos de neuronas, sensoriales (aférentes) y motoras (eferentes). Estas se mezclan en la porción distal del nervio, pero tienden a segregarse cerca y dentro del sistema nervioso central. Además de distinguir entre neuronas sensitivas y motoras, también es posible distinguir entre neuronas sensoriales que inervan a receptores somáticos y viscerales (Walker, 1975, 1980) (Fig. 7, 9 y 10). Sin embargo no existen descripciones del sistema nervioso periférico de batoideos, a excepción del trabajo realizado por Flores Martínez (2001).

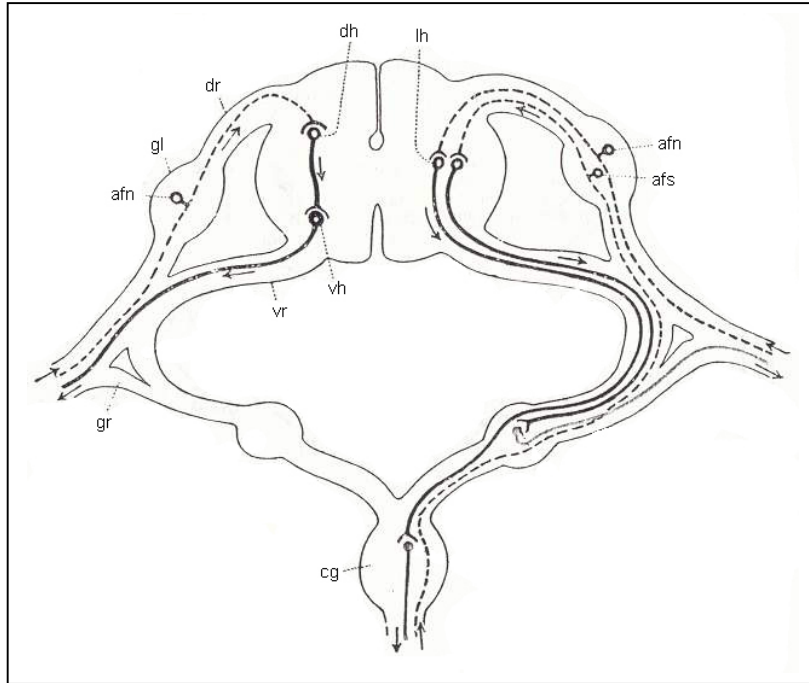


Figura. 9. Esquema de corte transversal de médula espinal, mostrando las raíces dorsal y ventral: dh Interneurona Dorsal; vh. Interneurona Ventral; dr. Raíz Dorsal; vr. Raíz Ventral; gl. Ganglio; cg. Cuerpo Ganglionar. (Goodrich, 1930) (ver abreviaturas en apéndice IV).

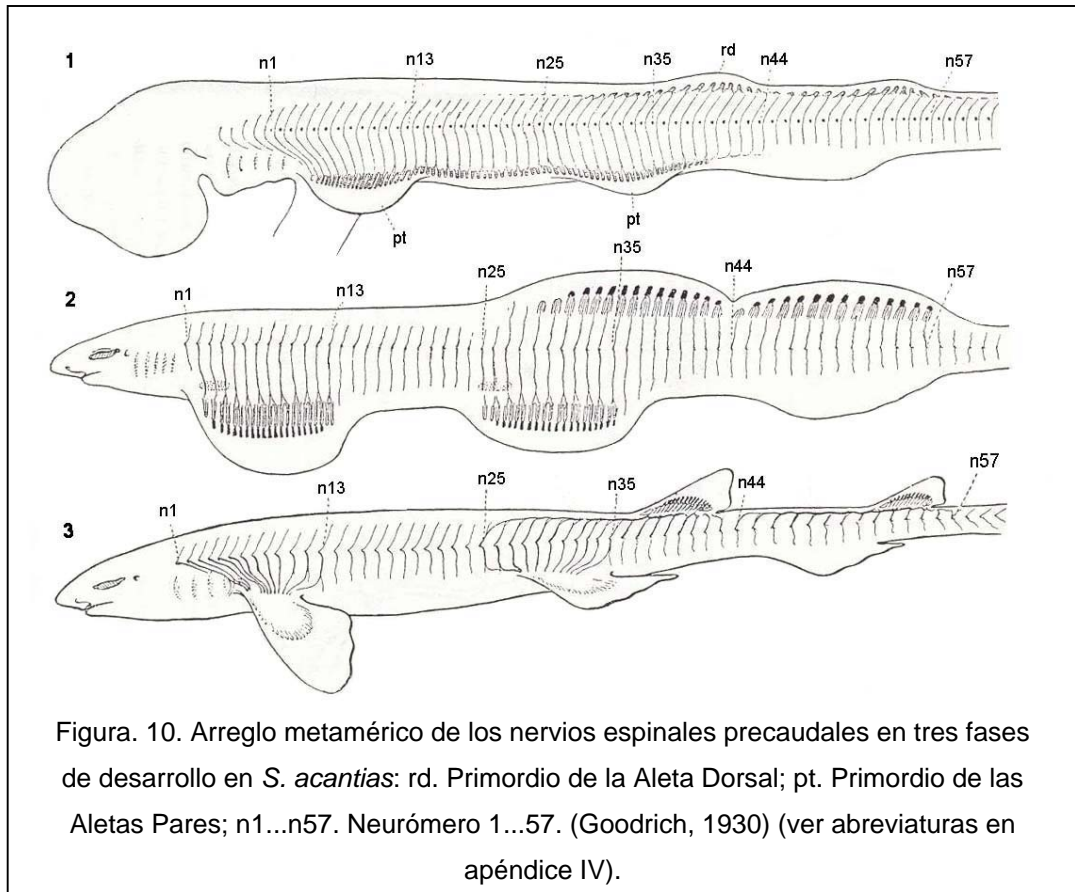


Figura. 10. Arreglo metamérico de los nervios espinales precadales en tres fases de desarrollo en *S. acantias*: rd. Primordio de la Aleta Dorsal; pt. Primordio de las Aletas Pares; n1...n57. Neurómero 1...57. (Goodrich, 1930) (ver abreviaturas en apéndice IV).

II. ANTECEDENTES.

El sistema nervioso central de los elasmobranquios es más complejo que el de ciclóstomos y en muchos aspectos está más cercano al de los mamíferos que el de los teleósteos (Bauchot, et al. 1976; Northcutt, 1977 y 1989).

El encéfalo es grande y bien desarrollado con una estructura que difiere ampliamente de los ciclóstomos y de los peces óseos (Young, 1980), algunos datos sugieren que los Myliobatiformes poseen el mayor desarrollo del complejo neural dentro de los elasmobranquios (Northcutt, 1989), pero al igual que en los restantes vertebrados presenta el patrón básico de cinco divisiones que son: telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, metencéfalo y mielencéfalo.

Con respecto del sistema nervioso periférico, en 1920 Norris y Hughes describen la anatomía de 6 nervios craneales, los nervios occipitales, los nervios hipobranquiales y los tres primeros nervios espinales de *Squalus acanthias*.

En 1942, Hyman realiza un estudio anatómico del encéfalo, nervios craneales, occipitales e hipobranquiales así como de la línea lateral del mismo organismo (*Squalus acanthias*) y en rajitas, sin embargo en este último, realiza una generalización al grupo y no hace mención de ninguna especie en particular.

En general, Walker en 1980, Bohensky en 1981, Ashley y Chiasson en 1988 y Rossenzweig en 1993, realizaron estudios en *Squalus acanthias*, enriqueciendo el estudio hasta el sistema de la línea lateral y nervios espinales tomando este como esquema general para los restantes elasmobranquios.

En 1998, Maruska y Tricas realizan un estudio de la morfología, distribución y patrones de inervación del sistema mecanosensitivo de la línea lateral de *Dasyatis sabina*.

En el año 2001 Flores Martínez realizó un estudio descriptivo del sistema nervioso periférico en *Urotrygon aspidorus* mediante una técnica de tinción de nervios y disección directa, obteniéndose un modelo optativo diferente al esquema general, pero por desgracia sin publicar (Anexo C). Dicho modelo se retomó en este estudio para la comparación directa del sistema nervioso periférico.

Los estudios que hacen referencia al sistema nervioso periférico están realizados en *Squalus acanthias* y suelen ser no muy precisos, puede ser por la difícil manipulación de los nervios (Freihöfer, 1966); mientras que los estudios en batoides, con excepción del citado anteriormente, están encaminados casi exclusivamente hacia aspectos de su línea lateral (Boord y Northcutt, 1982; Koester, 1983), los estudios realizados de los elementos periféricos de la línea lateral son incompletos y hacen poca referencia a su función (Maruska y Tricas, 1998).

III. MODELO ANIMAL.

En la necesidad de buscar un modelo animal para el análisis del sistema nervioso periférico de las rajas se debe buscar una especie accesible por su gran abundancia y distribución en las costas mexicanas (Bigelow y Shroeder, 1953; Compagno, 1984) como lo es ***Gymnura micrura*** o mejor conocida como raya mariposa. Es un organismo con hábitos bentónicos, de tamaño reducido (12.3 a 65.0 cm), forma deprimida dorso-ventralmente (casi plana), superficie dorsal del disco lisa color café, carece de escamas placoideas, y superficie ventral blanquecina; presenta una morfología homogénea con disco rómbico de 1.2 a 1.5 veces tan ancho como largo; un hocico obtuso con un ángulo de 100 a 120 °, y un ángulo rostral a nivel de los espiráculos de $117^\circ \pm 4^\circ$; cola delgada con manchas blancas, sin espina venenosa, que constituye en promedio el 28 % de la longitud total, con pliegue dérmico poco notable; aletas pectorales continuas a ambos lados de la cabeza con 120 a 130 radios, aletas pélvicas de 17 a 19 radios, sin aleta dorsal ni caudal (Ruíz, 1993) (ver apéndice II). No tiene importancia comercial, es de fácil captura como pesca acompañante en diversas pesquerías como en la camaronera de arrastre, o con chinchorro en pesca ribereña. Además de no ser un organismo en extremo especializado ni posee características muy primitivas, por lo cual se puede considerar como un patrón morfofuncional representativo de los batoideos (Miyake, et. al., 1992) (ver figura 12).

Su ubicación taxonómica de acuerdo a Compagno (1977) y Nelson (1994) es la siguiente:

Clase: *Chondrichthyes*.

Subclase: *Elasmobranchii*.

Orden: *Rajiformes*.

Suborden: *Myliobatoidei*.

Superfamilia: *Myliobatoidea*.

Familia: *Gymnuridae*.

Genero: *Gymnura*.

Especie: ***Gymnura micrura***. Nelson, 1994 (Fig. 12).

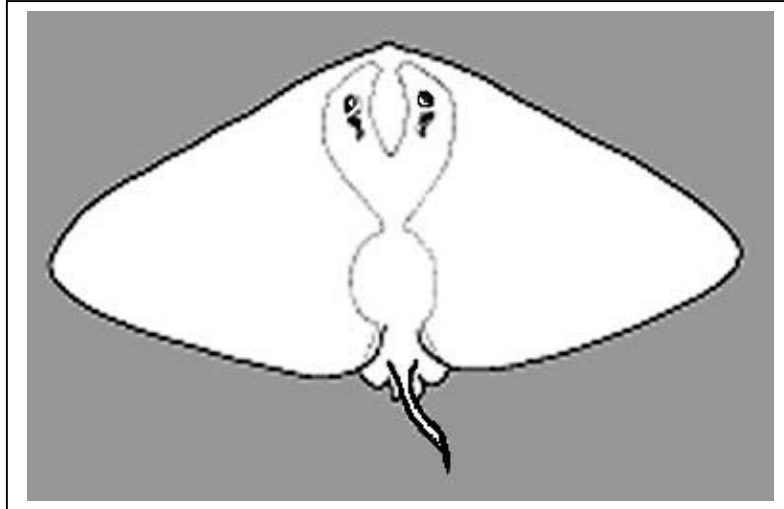


Figura. 11 Esquema de *Gymnura micrura*.

IV. JUSTIFICACIÓN.

Durante la evolución, una de las estructuras de difícil seguimiento es el sistema nervioso, debido a que es un tejido blando, deja pocas trazas en el registro fósil, siendo escasos los trabajos realizados con este fin (Jarvik, 1980). De manera tradicional, el sistema nervioso se ha estudiado a través de disecciones directas, realizando cortes seriales de la especie de interés o retirando la musculatura, encontrando los nervios entre dichos los paquetes, pero debido a la gran dificultad de manejo y preservación, no se han descrito a fondo la mayoría de las especies de interés ya sea biológico o comercial. Por tanto es imperativo examinar la organización nerviosa de los representantes actuales, para conocer la dirección de las vías a través de las cuales pueden haber evolucionado los sistemas más complejos (Northcutt, 1984; Eckert et. al., 1994) y proponer la forma de acción de la selección natural en este grupo.

En el siglo pasado, el cerebro de los peces cartilaginosos fué considerado como un estado primitivo generalizado de los vertebrados, realizándose descripciones sobre la anatomía externa del encéfalo, así como del sistema lateral principalmente de las especies *Squalus acanthias*, *Scyliorhinus caniculata*, *Raja clavata* y *Pteroplatea valencienni*. En estos estudios se consideró que los elasmobranquios poseen cerebros relativamente grandes, sistemas sensitivos complejos, mecanismos sofisticados de reproducción, adaptaciones especializadas de osmorregulación, algunas especies presentan sistemas de termorregulación (Wenhuys et. al., 1998); y su sistema nervioso fue considerado, como ya se dijo, un estado primitivo de los vertebrados, hecho que llevó a considerar el estudio de dicho sistema como indispensable para la comprensión, origen, evolución y funcionamiento del sistema nervioso.

Debido a que *Gymnura micrura* es una especie poco estudiada, y que solo se han realizado hasta la fecha algunos estudios entre el que se encuentran, un estudio de Montes Domínguez, dos de González Isais (1996 y 2003); uno

realizado por Ruíz (1993) sobre su osteología comparándola con la de otros hipotremados de México, señalando que el sistema esquelético sirve como referencia para la descripción del sistema nervioso producto de este estudio. Otro es el realizado por Rosenberg (2001) en el cual analiza la locomoción de la aleta pectoral en batoideos, comparando entre el movimiento oscilatorio contra ondulatorio, esto nos permite predecir un arreglo más complejo de los nervios que inervan la aleta.

Además, aunque no es un organismo que se consume, su población está siendo afectada, debido a su captura como fauna acompañante en la pesquería de camarón. Comercialmente hablando, se utiliza para la elaboración de alimento para peces de ornato y como fuente para la obtención de ácido úrico, además su cultivo es demasiado caro, llegando a costar hasta 57 \$ USD un organismo vivo, según la GSML Price List (www.gulfspecimen.org/pricelist-4-00-p3.html) en el año 2002.

V. OBJETIVOS.

Describir la organización de los nervios espinales hasta la región precaudal de ***Gymnura micrura***.

Describir la trayectoria de los nervios espinales de ***Gymnura micrura*** utilizando al esqueleto como sistema de referencia.

Comparar anatómicamente el arreglo encontrado con el reportado para ***Urotrygon aspidorus*** por Flores Martínez (2001) y ***Squalus acanthias*** descrito por Norris y Hughes (1920).

VI. MÉTODO.

1. Se utilizaron 11 organismos de *Gymnura micrura* de la colección interna del laboratorio de Anatomía Animal Comparada en la Unidad de Morfología y Función en la FES-Iztacala.
2. Se tomaron sus medidas morfométricas en el laboratorio (Apéndice 1).
3. Se desollaron los especímenes.
4. Los nervios se disectaron retirando la musculatura axial y apendicular los organismos por segmentos hasta exponer completamente los nervios.
5. Se realizaron esquemas y se tomaron fotografías con cámara digital marca SONY.
6. Para describir los nervios se utilizó la nomenclatura propuesta por Fürbringer (1897) según (Norris y Hughes, 1920).
7. Se realizaron comparaciones por segmento con *Urotrygon aspidorus* descrito por Flores Martínez (2001) y *Squalus acanthias* descrito por Norris y Hughes en 1920, Walker en 1980, Ashley y Chiasson en 1988 y Rossenzweig en 1993, para establecer las diferencias entre los patrones de inervación periférica.

VII. RESULTADOS.

Para realizar la descripción de los nervios espinales, se dividió al organismo en una cara dorsal y otra ventral, así como la aleta pectoral del organismo en tres segmentos que van desde la porción rostral del organismo, hasta la porción caudal de la aleta pélvica. Estos tres segmentos fueron denominados con base en la inserción de los pterigóforos (radios) en el esqueleto apendicular del organismo, teniendo los siguientes segmentos: el segmento I, denominado rostral, que comprende la inervación desde el morro hasta el radio 31 (fig. 12, 13 y 18); el segmento II, denominado medio que es el mayor, debido a que los nervios que se proyectan corresponden a la zona de la articulación pectoral (fosa glenoidea del escapulocoracoides), comprende la inervación desde el radio 32 hasta el radio 86 (fig. 12, 13, 15 y 18); y el segmento III, denominado caudal, que comprende la inervación desde el radio 87 hasta la aleta pélvica (Fig. 17 y 18).

VII. I INERVACIÓN DORSAL.

En el segmento rostral (I), once nervios mixtos, surgen de la cara lateral de la sinarcualia asociándose a los nervios espinooccipitales, los cuales se denominaron, de acuerdo con la nomenclatura de Fürbringer (1897) según (Norris y Hughes,1920), como los nervios X, Y y Z; formando el plexo cervicobraquial (Fig. 13). Dicho plexo se divide e inerva el segmento rostral en las dos porciones del organismo, tanto dorsal como ventral (Fig. 13 y 19), teniendo que los nervios corren sobre cada radio desde el primero hasta el vigésimo, a partir del radio vigésimo primero los nervios se bifurcan hasta el radio trigésimo primero, siendo el único segmento con inervación similar tanto en la porción dorsal como en la ventral del organismo (Fig. 13, 18, 19 y 25)

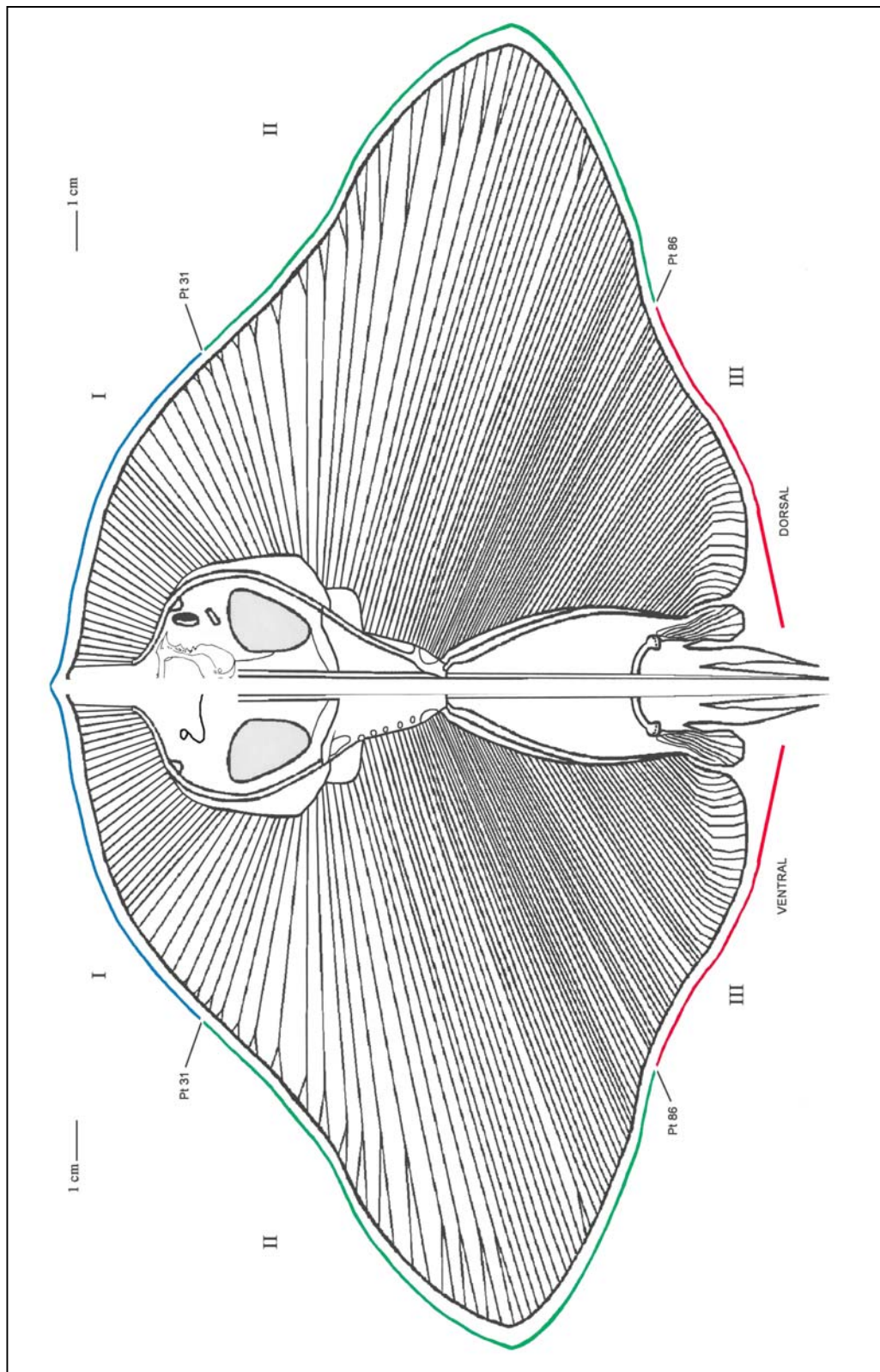


Figura. 12. Esquema del esqueleto de *Gymnura micrura* y sus porciones: Pt 31 y 86. Pterigóforo 31 y 86 respectivamente. (ver abreviaturas en el apéndice IV).

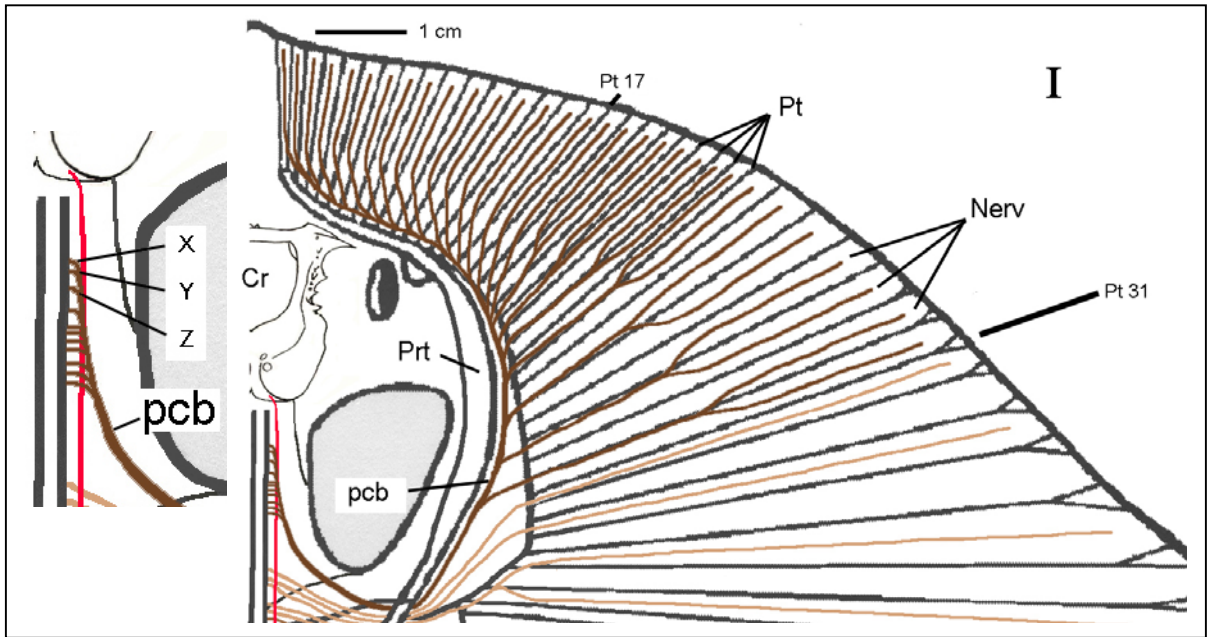


Figura. 13. Esquema del segmento rostral dorsal de *Gymnura micrura*, mostrando el plexo cervicobraquial (pcb), su salida en la sinarcualia y la lamina lateral de la columna vertebral (izquierda). Prt. Protopterigio; Pt. Pterigóforo; Nerv. Nervios; Cr. Cráneo; x, y, z. Los nervios X, Y y Z respectivamente. El nervio en color rojo es el nervio vago, que sale del foramen del nervio vago, los nervios en café son los nervios en la porción de interés y los nervios en café claro son los nervios de la porción posterior (ver abreviaturas en el apéndice IV).

En el segmento medio (II), el organismo presenta inervación de la médula espinal a través de las raíces dorsales y ventrales, con arreglo por grupos nerviosos. El segmento está inervado por cinco grupos nerviosos, los cuales llegan a 55 radios aproximadamente, el patrón es de alternancia, teniendo un nervio por cada dos radios y cuando se dividen los elementos de cada radio en la porción distal de la aleta, este se encuentra alternado, un nervio por cada cuatro radios; estos grupos presentan el siguiente arreglo: el primero grupo es de 3 nervios, de los cuales los dos primeros inervan cada uno a un radio y el tercero se bifurca para inervar a dos radios; el segundo grupo está compuesto de 4 nervios, 3 dorsales, el primero se bifurcan para inervar a dos radios y los otros 2 inervan cada uno a un radio, hay 1 que corre por la porción ventral, el tercero del grupo, se une con el segundo nervio del grupo siguiente para posteriormente formar un plexo ventral; el tercer grupo tiene 5 nervios, 3 dorsales, los cuales inervan cada uno a un radio y 2 ventrales, el segundo, que se une con el tercero del grupo anterior y el cuarto que corre independiente; el cuarto grupo tiene 4 nervios, 2

dorsales que inervan a un solo radio y 2 ventrales, segundo y cuarto que salen independientes; hasta aquí todos los nervios incluyendo el plexo cervicobraquial pasan a través del foramen mayor del escapulocoracoides (ver apéndice II); del quinto grupo y último, salen 10 nervios, los dos primeros inervan a un solo radio, el tercer nervio del grupo es ventral y los restantes 7 nervios forman un plexo, que inerva a los mismos 7 radios, todos pasan por el foramen caudodorsal del escapulocoracoides (fig. 14 y 15).

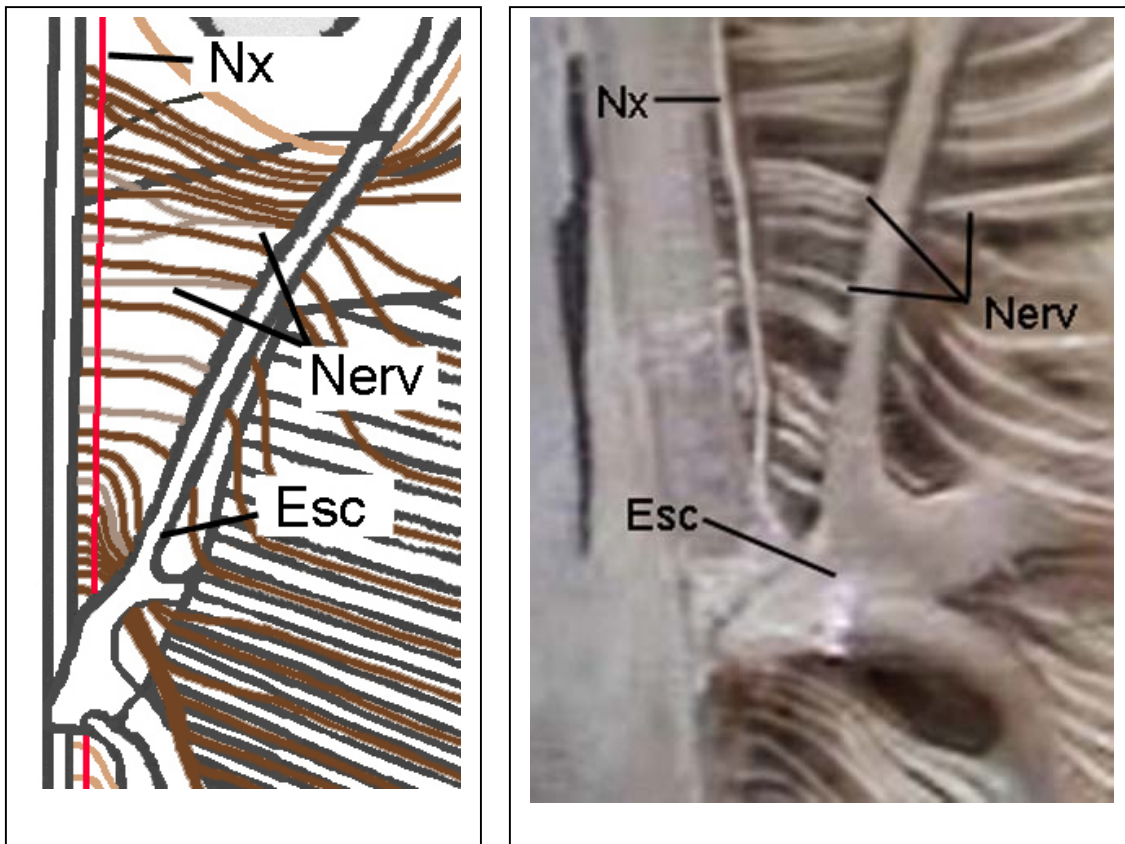


Figura. 14. Esquema (izquierda) y fotografía (derecha) de los paquetes de nervios que salen de la región escapular dorsal de *Gymnura micrura*: Nx. Nervio vago; Nerv. Nervios y Esc. Escapulacoracoides; los nervios en color café son dorsales, los nervios de color café grisáceo son ventrales y el plexo en café claro es el plexo cervicobraquial; cabe aclarar que es una representación esquemática (ver abreviaturas en el apéndice IV).

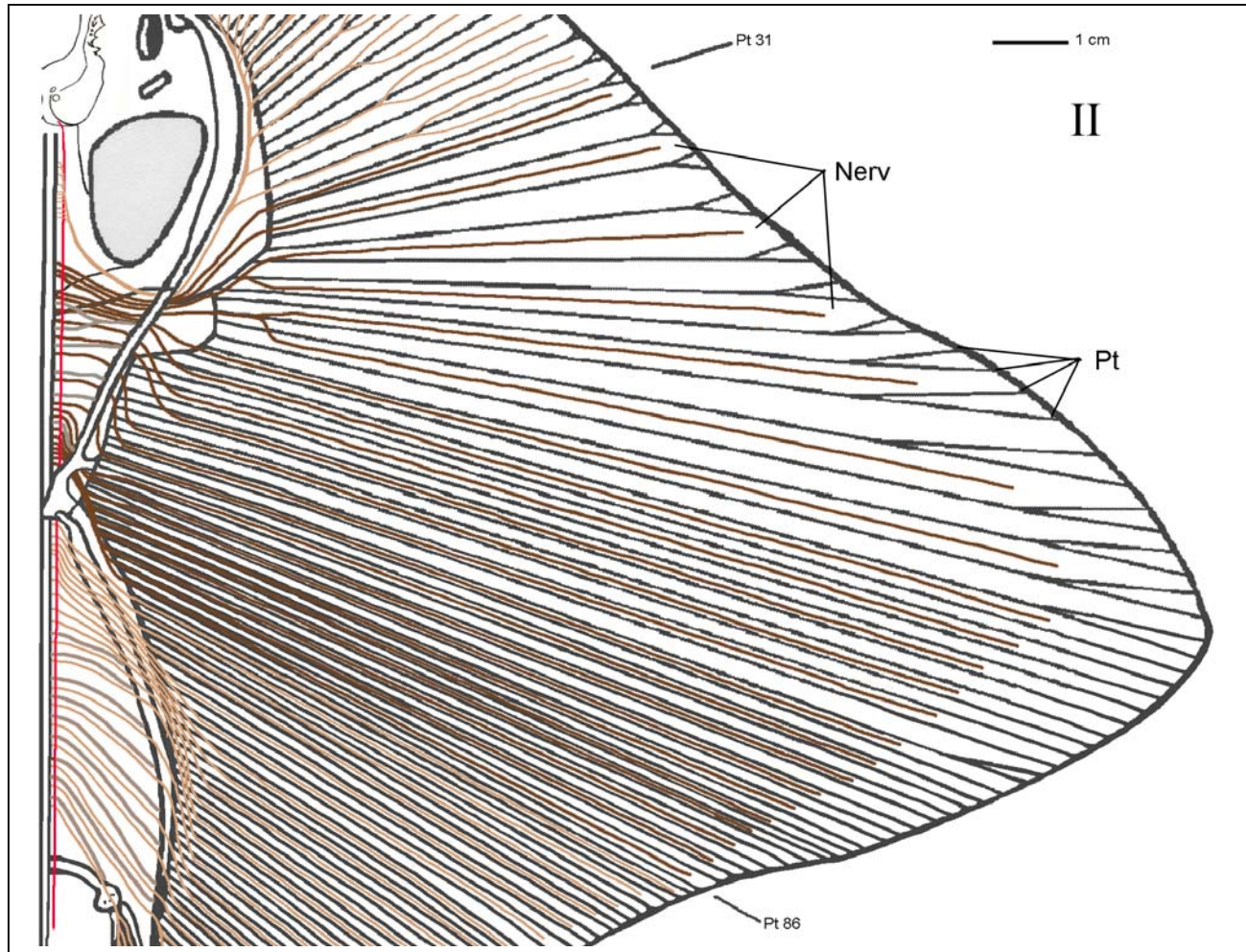


Figura. 15. Esquema de la inervación dorsal en *Gymnura micrura* del segmento medio hasta el borde, los nervios en color café son dorsales, los nervios de color café grisáceo son ventrales y los nervios en color café claro son los que no corresponden al segmento de interés, se señalan los límites del segmento con las líneas por fuera del esquema del organismo (ver abreviaturas en el apéndice IV).

El segmento caudal (III) esta inervado por 11 grupos nerviosos, los cuales llegan a 43 radios aproximadamente. Sigue presentando un arreglo alternado de un nervio por cada dos radios; en el primer grupo, posee 5 nervios y el segundo también posee 5 nervios, cada uno de ellos inerva a un radio; los siguientes nueve grupos son de dos nervios, uno corre ventralmente y el otro inerva a un sólo radio, el grupo 10 también es de dos nervios, uno ventral y otro dorsal, pero este se bifurca distalmente inervando a dos radios; el grupo 11 y último, también de dos nervios, uno ventral y uno dorsal, llega a la aleta pélvica, dividiéndose para inervar la cantidad de radios que se encuentren, que pueden ser hasta de 20, estos

nervios son muy delgados (Fig. 16 y 17).

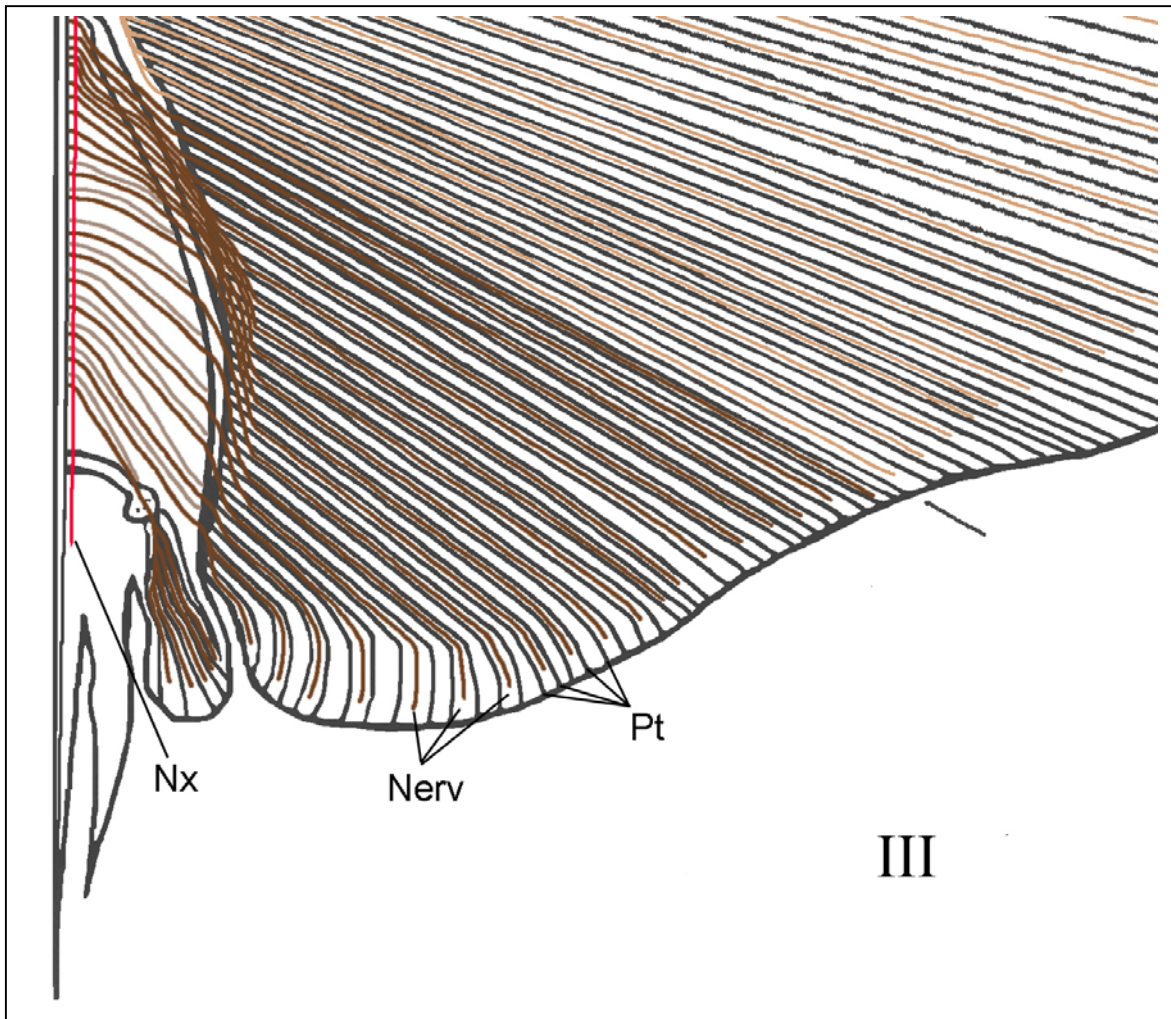


Figura. 16. Esquema de la inervación dorsal en *Gymnura micrura* del segmento caudal, incluyendo la inervación de la aleta pélvica, los nervios en color café son dorsales, los nervios de color café grisáceo son ventrales y los nervios en café claro no corresponden al segmento, se señala el borde con la línea fuera del esquema (ver abreviaturas en el apéndice IV).

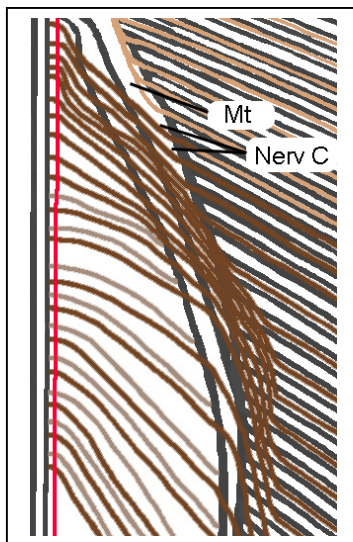


Figura. 17. Esquema de la salida en la inervación dorsal en *Gymnura micrura* en el segmento caudal: Mt. Metapterigio; Nerv C. Nervios Caudales; los nervios de color café son dorsales, los de color café grisáceo son ventrales, los nervios en color café claro no corresponden al segmento y el nervio en rojo es el nervio vago (ver abreviaturas en el apéndice IV).

También se observa en la región dorsal el nervio vago, que es el X par craneal y que aparentemente llega hasta los músculos caudales así como a los gonopterigios.

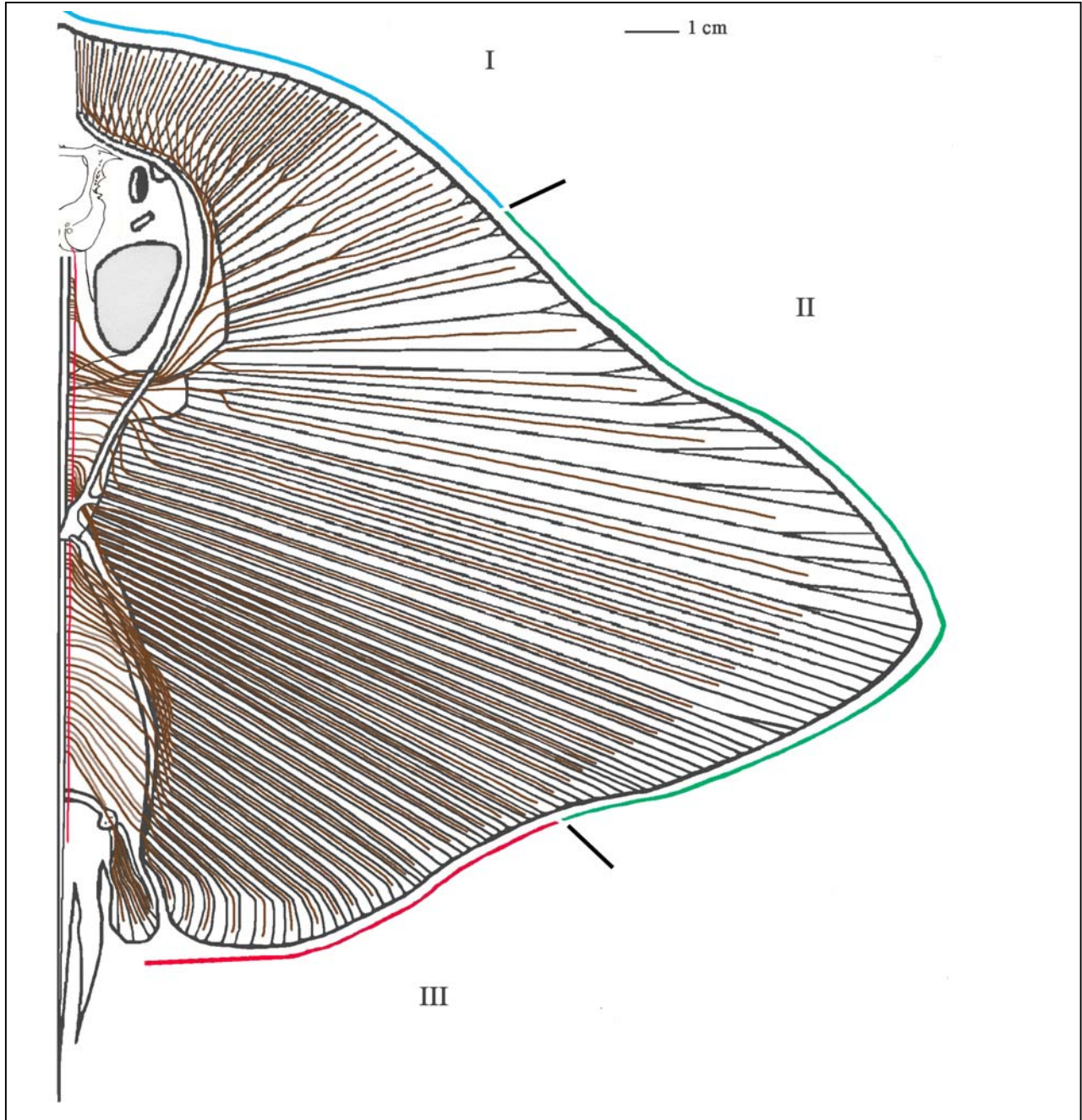


Figura. 18. Esquema de la inervación dorsal de *Gymnura micrura* mostrando los tres segmentos: el segmento I o rostral, el segmento II o medio y el segmento III o caudal; los nervios en color café son dorsales, los nervios de color café grisáceo son ventrales, el nervio en color rojo es el nervio vago (ver abreviaturas en el apéndice IV).

VII. II INERVACIÓN VENTRAL.

En la región ventral, el arreglo general de la inervación es diferente de la dorsal. El segmento rostral (I), está inervado por el plexo cervicobraquial de la misma manera que en la cara dorsal, sólo que dicho plexo pasa a través del foramen anterior del escapulocoracoides (apéndice II, Figs. 32, 33 y 34) (Fig. 19 y 25).

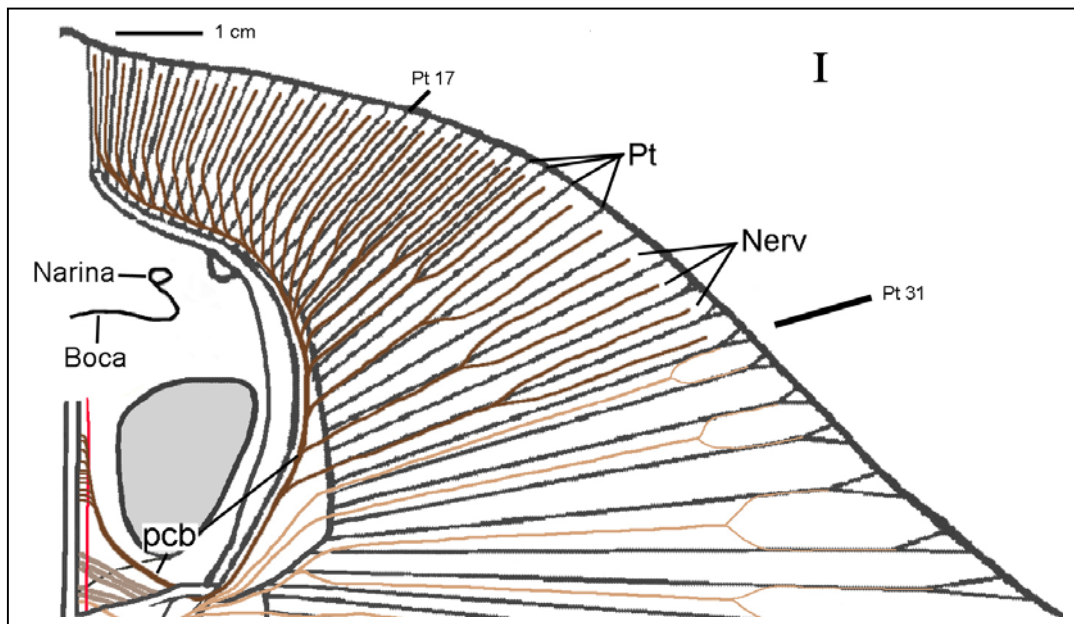


Figura. 19. Esquema de del segmento rostral ventral de *Gymnura micrura*, mostrando el plexo cervicobraquial (pcb); los nervios en color café son los nervios de la porción de interés, los nervios en café grisáceo son dorsales (ver abreviaturas en el apéndice IV).

En el segmento medio (II), en la porción ventral no se observó por donde surgieron los nervios debido a la estructura del escapulocoracoides en este organismo, pero el arreglo en la cara dorsal nos permite inferir por donde salen los nervios y su trayectoria. En dicho segmento inervado por los grupos de nervios dorsales, el patrón sigue siendo de alternancia, teniendo un nervio por cada dos radios en la porción proximal a los elementos basales, pero en la porción media de los radios, los nervios se bifurcan, inervando la inserción del tendón, y no entre los paquetes musculares, teniendo una inervación a los lados de los radios. La disección directa no permitió observar si el nervio alcanza a las divisiones de los elementos marginales (Fig. 20, 22 y 25). El arreglo de los nervios es el siguiente:

el primer grupo dorsal de 3 nervios de los cuales ninguno es ventral; del segundo grupo de 4 nervios, uno es de inervación ventral, el tercero del grupo, se une con el segundo nervio del tercer grupo para formar un plexo del que surgen 7 nervios que pasan por el foramen anterior del escapulacoracoides, los dos primeros llegan a un radio y se bifurcan en la porción distal como se detalló anteriormente, los siguientes dos se dividen para inervar cada uno a dos radios, y posteriormente, los cuatro nervios se bifurcan a su vez en la porción distal, los siguientes tres nervios llegan cada uno a un radio y se bifurcan en su porción distal manteniendo el patrón; el cuarto nervio del mismo tercer grupo llega a un radio y se bifurca; del cuarto grupo de 4 nervios, 2 ventrales llegan cada uno a un radio y se bifurcan en su porción distal; del quinto y último grupo, de 10 nervios, el tercero es ventral y se divide en dos nervios antes de salir del escapulacoracoides que llegan a un radio y se bifurcan en su porción distal. Estos últimos cinco nervios salen del escapulacoracoides a través de los forámenes alineados. Los restantes 7 nervios dorsales forman un plexo que pasa por el foramen caudoventral del escapulacoracoides, en la cara ventral se divide inervando a 11 radios, todos se bifurcan en su porción distal (Fig. 20, 21, 22 y 25).

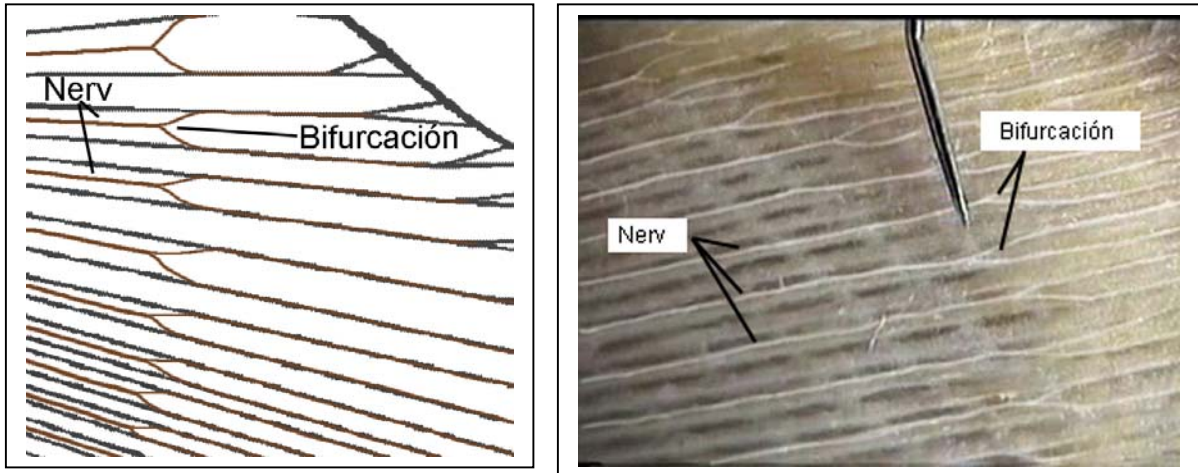


Figura. 20. Esquema (izquierda) y fotografía (derecha) de la bifurcación de los nervios en su parte distal en *Gymnura micrura*: Nerv. Nervios (ver abreviaturas en el apéndice IV).

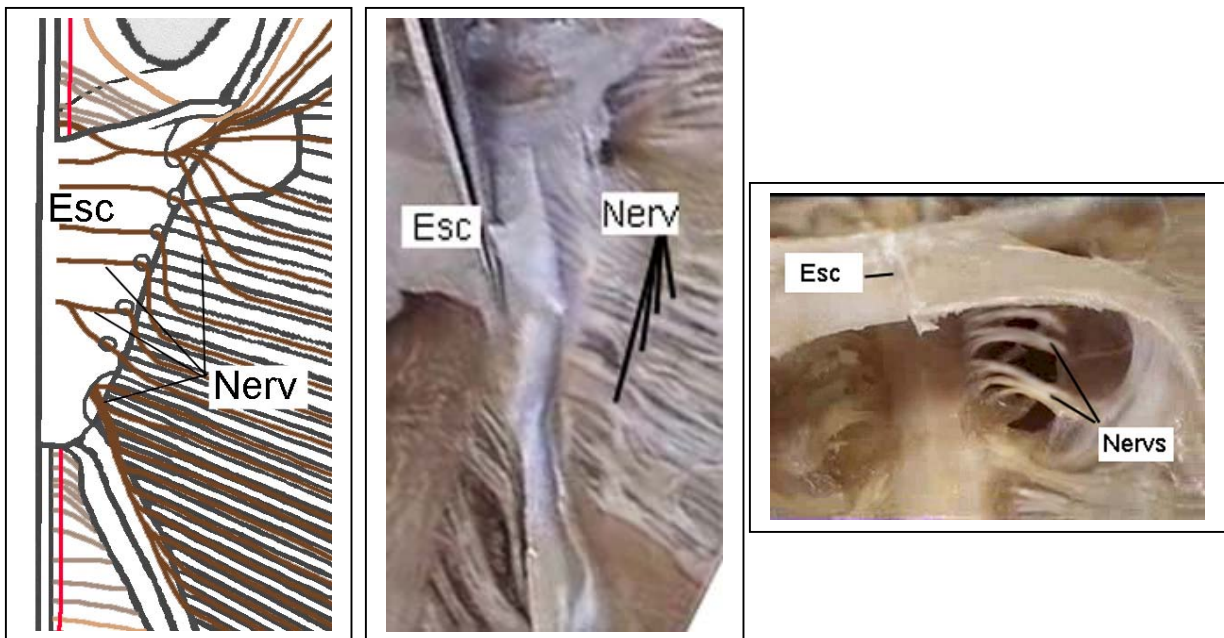


Figura. 21. Esquema (izquierda): Esc. Escapulacoracoides; Nerv. Nervios. Fotografía (centro) de la salida de los nervios del escapulacoracoides hacia los radios a través del foramen anterior y posterior ventral y por los foramen alineados. Y la fotografía que muestra los paquetes de nervios por dentro del escapulacoracoides (derecha) (ver abreviaturas en el apéndice IV).

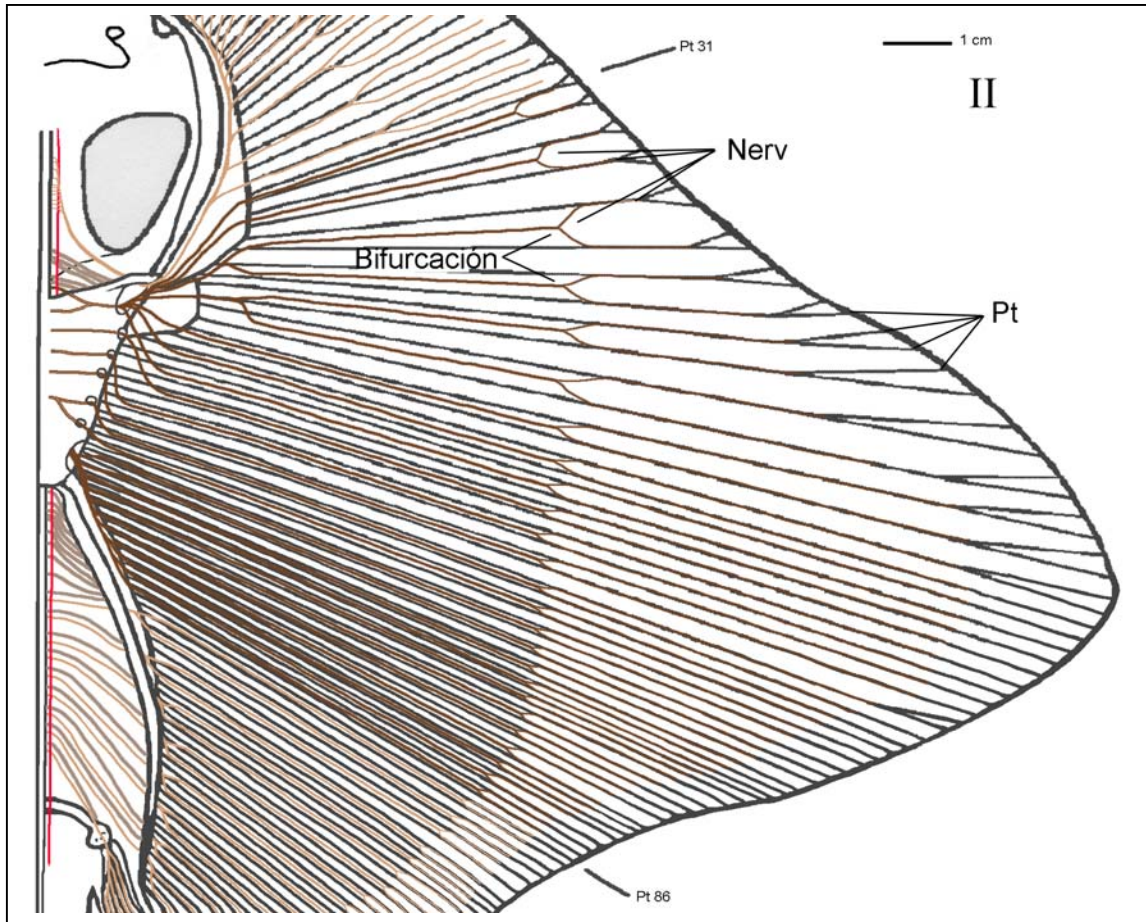


Figura. 22. Esquema de la inervación ventral en *Gymnura micrura* del segmento medio hasta el borde, los nervios que no se observa la raíz desde la columna son los nervios que se encuentran dentro del escapulacoracoides en color café, los nervios en café grisáceo son dorsales y en café claro no corresponden al segmento de interés, se señalan los límites del segmento con las líneas por fuera del esquema del organismo (ver abreviaturas en el apéndice IV).

El segmento caudal (III) está inervado por 9 grupos de nervios, los cuales llegan a 18 radios aproximadamente, sigue siendo un arreglo alternado de un nervio por cada dos radios, todos los paquetes son de dos nervios, uno de ellos corre dorsalmente y el otro se divide, inervando a dos radios, todos se bifurcan en su porción distal; el grupo 9, también de dos nervios, uno dorsal y otro ventral, llega a la aleta pélvica, dividiéndose para inervar todos los radios que se encuentren, que pueden ser hasta 20, nuevamente, estos nervios son muy finos (Fig. 23, 24 y 25).

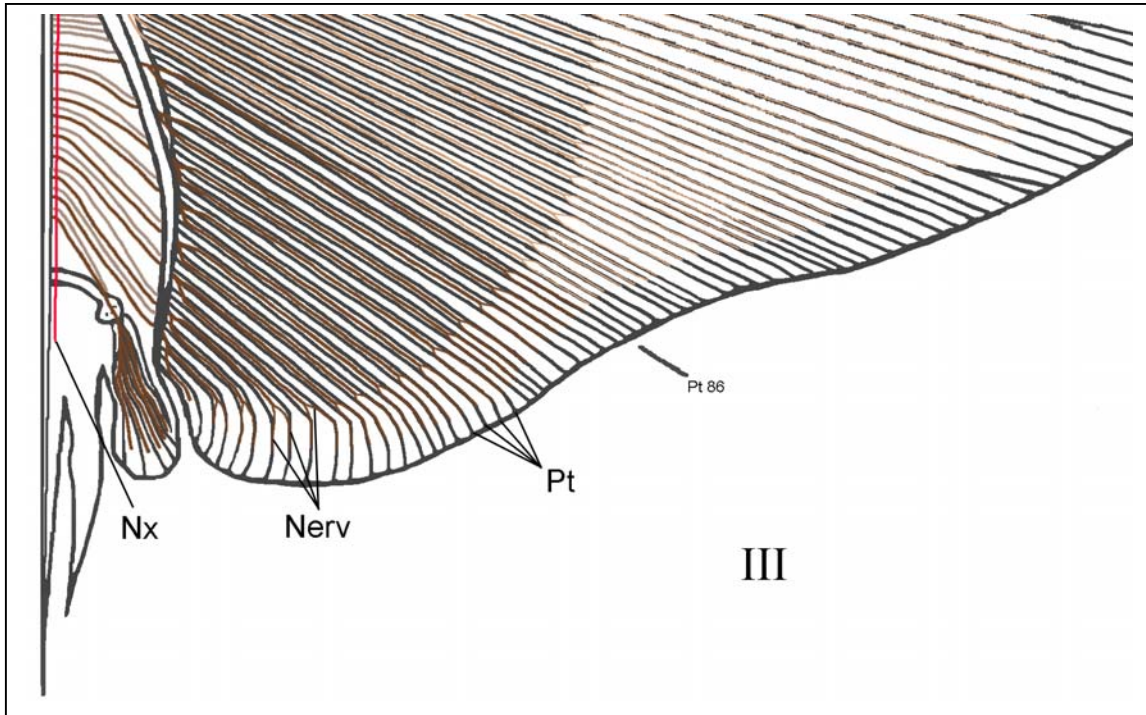


Figura. 23. Esquema de la inervación ventral en *Gymnura micrura* del segmento caudal hasta la aleta pelvica, los nervios en color café son ventrales, los nervios de color café grisáceo son dorsales y los nervios en café claro no corresponden al segmento de interés, el nervio en color rojo es el nervio vago (Nx). Se señala el límite del segmento con la línea por fuera del esquema del organismo (ver abreviaturas en el apéndice IV).

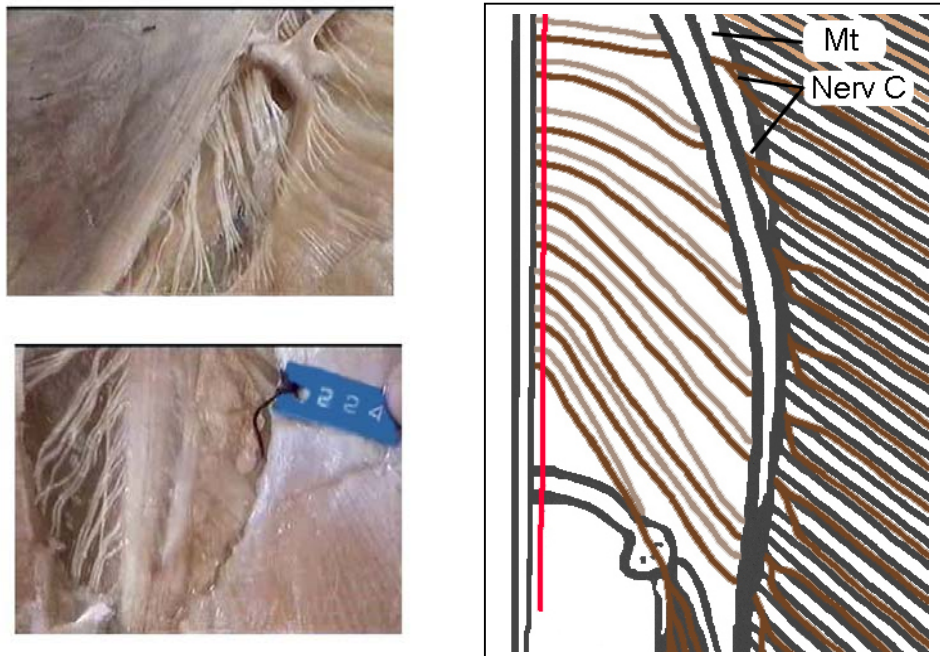


Figura. 24. Fotografías de la inervación en el segmento caudal, dorsal (arriba) y ventral (abajo), esquema de las salidas ventrales en el segmento caudal (derecha): Mt. Metapterigio; Nerv C. Nervios Caudales.

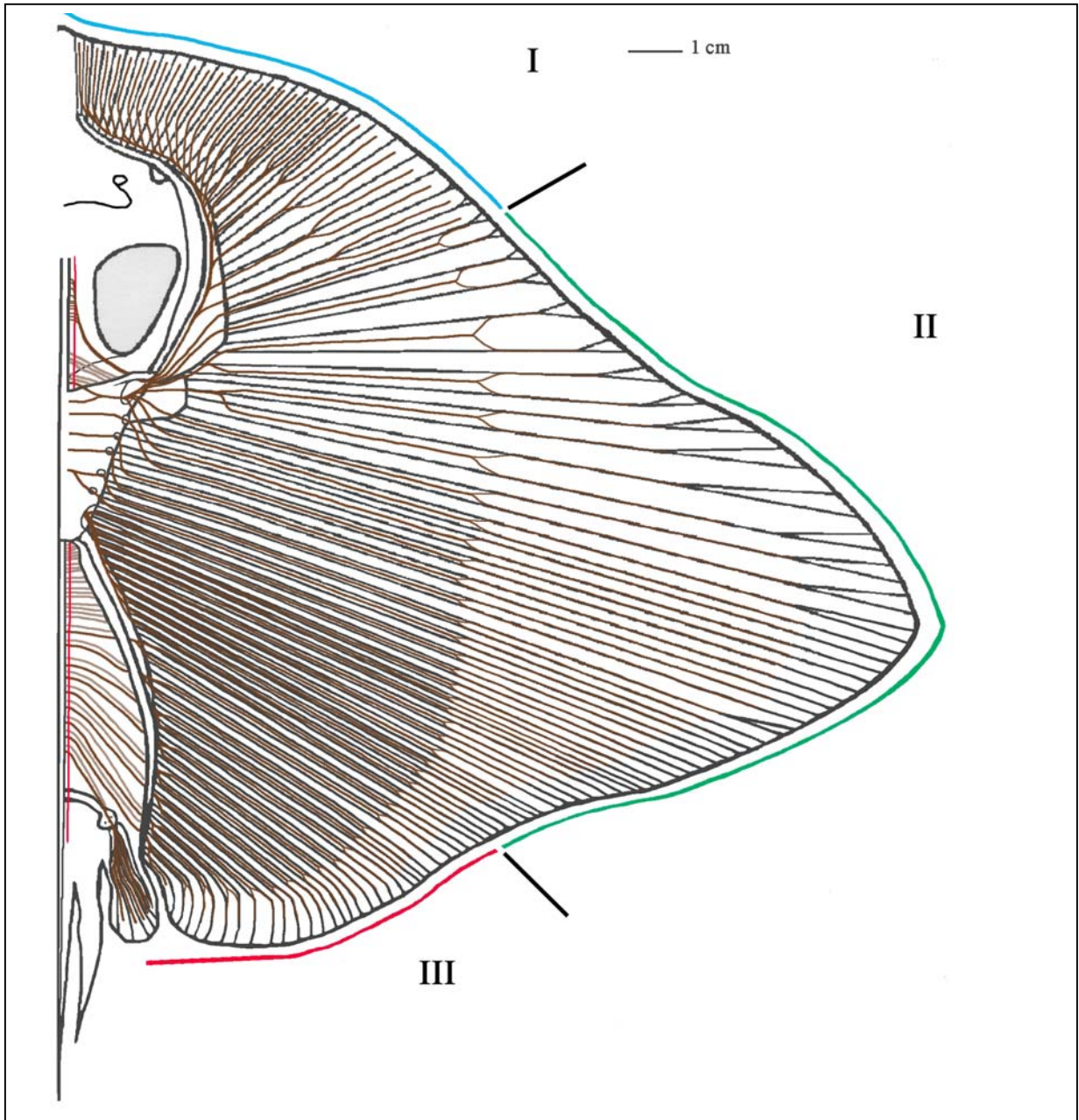


Figura. 25. Esquema de la inervación ventral de *Gymnura micrura* mostrando los tres segmentos: el segmento I o rostral, el segmento II o medio y el segmento III o caudal; los nervios en color café son ventrales, los nervios de color café grisáceo son dorsales, el nervio en color rojo es el nervio vago, se notan las diferencias con respecto de la inervación dorsal en el escapulacoracoides y en las bifurcaciones de los nervios en la parte distal de los radios.

VIII. ANÁLISIS DE RESULTADOS.

Los patrones encontrados en *Gymnura micrura* no corresponden a la inervación reportada para *Urotrygon aspidorus*, que también es un hipotremado y mucho menos a la reportada para *Squalus acanthias*, que es un pleurotremado y que se ha venido tomando como organismo tipo en el estudio de la morfología de los elasmobranquios. La organización diferente de estos modelos corporales nos indica las características propias del organismo, el arreglo de su musculatura y de su sistema nervioso, encontrándose lo siguiente:

El nervio hipobranquial, presente en *Squalus acanthias* y que corre junto al plexo cervicobraquial inervando a los músculos hipobranquiales, en *Gymnura micrura* y *Urotrygon aspidorus* no se observa, probablemente se fusione con el plexo cervicobraquial.

El plexo cervicobraquial es el que inerva la parte rostral de la aleta pectoral en *Gymnura micrura*, siendo 31 los nervios en esta zona, con un arreglo similar al que presenta *Urotrygon aspidorus*, solo con 21 nervios e incluso con el mismo número de nervios occipitales, inervando la misma zona, en *Squalus acanthias* la salida de los nervios es la misma, la diferencia es la inervación en el organismo, ya que en este no presenta la aleta pectoral pronunciada, el número de nervios es menor, siendo 13 para la aleta, formando los primeros 4 a 5 un verdadero plexo, los demás pasan directamente a la aleta pectoral.

En cuanto a la inervación medial de la aleta, en *Urotrygon aspidorus* se encuentra un plexo pectoral, que llega a toda la porción medial de la aleta, a los radios que se articulan con la cintura pectoral, específicamente con el mesoptergio, la inervación marginal no está reportada en el trabajo de Flores Martínez (2001), así que se infiere que no hay división o bifurcación. En *Gymnura micrura* no existe un plexo pectoral como tal, la inervación mostrada en la porción medial del organismo, es de gran complejidad reflejando la especialización de la

cintura pectoral o escapulacoracoides, que difiere en forma y tamaño, que permite un mecanismo de locomoción basado en los dos tipos de movimiento de la aleta, los nervios se acomodan en ambas caras de la aleta para mayor control y sensibilidad del organismo, incluso con las divisiones observadas en su porción ventromarginal (Fig. 27). En *Squalus acantias* el plexo pectoral no está presente.

Respecto a la porción caudal de la aleta pectoral, en *Urotrygon aspidorus* surgen 23 pares de nervios que llegan al metapterigio, dividiéndose en las dos caras de la aleta e inervando a cada uno de los radios en esa porción de la aleta; en *Gymnura micrura* hay mayor número de nervios con una inervación más compleja de la aleta, teniendo incluso divisiones en la porción terminal de la misma, y además bifurcaciones de los nervios en su porción marginal inervando a los últimos elementos de los radios, siguiendo un patrón de inervación propio; y en *Squalus acanthias* no se reporta dicha inervación.

En la inervación de la aleta pélvica, en *Urotrygon aspidorus* se presenta un plexo lumbrosacro con 15 nervios en dirección del proceso prepúbico de la cintura pélvica, se dividen en dos ramas para inervar las dos caras del organismo (dorsal y ventral), llegando a cada radio de la aleta; en *Gymnura micrura* el plexo aparece como el último de los nervios del tercer grupo que surge de la columna vertebral en la porción caudal a la aleta pectoral, las dos caras están inervadas por un solo nervio, no por la división del mismo, además, presenta más radios en la aleta (aproximadamente 20) todos inervados. En *Squalus acanthias* se presentan 10 nervios, uniéndose los últimos para formar el plexo lumbrosacro e inervar a cada radio de la aleta, además de que el primer nervio de la aleta forma al nervio colector, nervio que en hipotremados no se observa.

Con estos patrones de inervación en los tres organismos, los hipotremados poseen un patrón corporal dorsoventralmente deprimido, y un tipo de desplazamiento diferente, que les permite no solo ondular su cuerpo a través de su eje sagital, movimiento de los pleurotremados como *Squalus acantias*; *U.*

aspidorus oscila su aleta pectoral, su cuerpo permanece recto en el plano sagital sirviendo la cola para dar dirección y no propulsión. *Gymnura micrura*, también hipotremado, con una aleta pectoral que abarca prácticamente todo su cuerpo, oscilan y ondulan a la vez su aleta en el plano frontal, es un tipo de nado intermedio para los hipotremados, con dos ondas por cada oscilación en su manera de locomoción y la postura de las aletas pélvicas dándole dirección al organismo, a manera de timón (Rosenberger, 2001), comportamiento reflejado en la especialización muscular y arreglo de los nervios sobre todo en su porción marginal; no ondulan su cuerpo en el mismo plano que los pleuronectiformes, incrementando el grado de dificultad de su locomoción y por lo tanto el tipo de nado así como los diferentes hábitos.

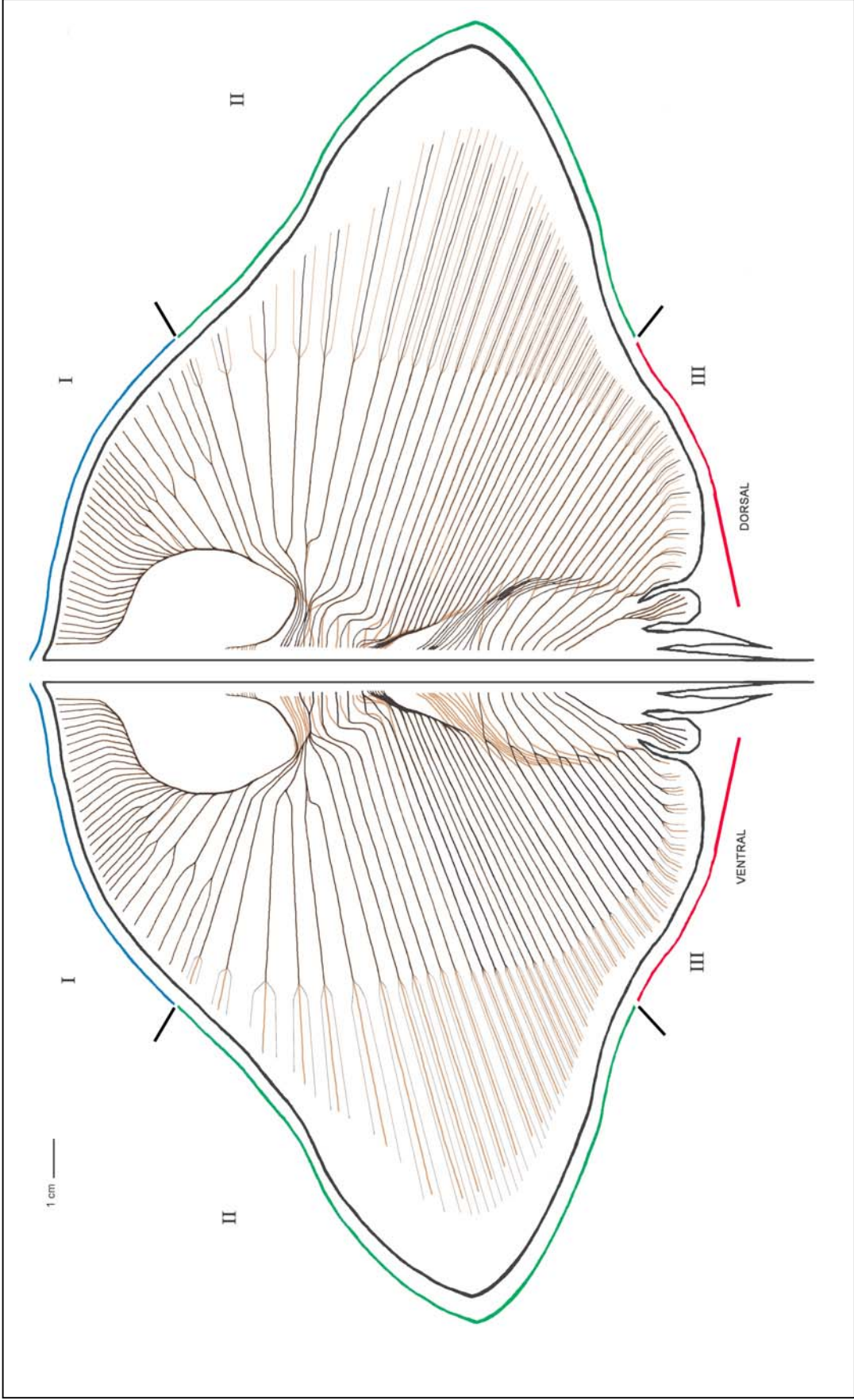


Figura. 27. Esquema de la inervación en *Gymnura micrura* sin esqueleto. Los nervios en café oscuro representan la inervación de la cara correspondiente.

IX. CONCLUSIONES.

En general, la organización y trayectoria de los nervios espinales precaudales de *Gymnura micrura* no es parecida a la descrita para *Urotrygon aspidorus* ni para el organismo tipo en elasmobranquios *Squalus acanthias*, en la forma de sus estructuras, el patrón corporal, el tipo de nado y los hábitos.

En sus estructuras, la cintura escapular, diferente en tamaño y forma, juega un papel importante en los hipotremados, ya que la mayor parte del cuerpo del organismo es su aleta pectoral, muestra un arreglo y especialización nerviosa diferente al de pleurotremados. En su aleta pélvica, el arreglo es similar, aunque no con el mismo grado de especialización.

Por tanto, el patrón corporal y el tipo de nado sugieren un nicho diferente al de los dos organismos producto de la comparación.

Describir la organización y la trayectoria de los nervios ayudó a conocer la anatomía funcional de *Gymnura micrura* en su porción espinal precaudal. La comparación del patrón en este organismo con *Urotrygon aspidorus* y *Squalus acanthias* ayudó a establecer semejanzas y diferencias entre estos como parte del mismo grupo, para conocer más sobre las tendencias evolutivas y establecer ramas, y grados de evolución entre estos, es importante realizar más estudios sobre la anatomía y la conducta de los condroictios, y sobre todo de los hipotremados.

X. APÉNDICE I

DATOS MERÍSTICOS DE BATOIDEOS.

Debido a que los objetivos del trabajo no incluyen el desarrollo del sistema nervioso periférico como parte del establecimiento de los caracteres alométricos, los datos merísticos solo se tomaron como medida de control y verificación para la especie, los datos que se tomaron y su representación esquemática son los siguientes:

- 1.- Longitud total.
- 2.- Longitud del disco.
- 3.- Ancho del disco.
- 4.- Diámetro del ojo.
- 5.- Distancia interorbital.
- 6.- Longitud preorbital del morro.
- 7.- Distancia interespiracular.
- 8.- Longitud del morro.
- 9.- Longitud del morro ala axila.
- 10.- Longitud del borde de la sección transversal del espiráculo al morro.
- 11.- Ángulo del morro en frente del nivel de los espiráculos.
- 12.- Longitud del morro a la cloaca.
- 13.- Longitud caudal.
- 14.- Longitud preoral del morro.
- 15.- Distancia internarinal.
- 16.- Distancia de la boca a la primera hendidura branquial.
- 17.- Distancia de la boca a la segunda hendidura branquial.
- 18.- Distancia de la boca a la tercera hendidura branquial.
- 19.- Distancia de la boca a la cuarta hendidura branquial.
- 20.- Distancia de la boca a la quinta hendidura branquial.
- 21.- Distancia interbranquial de la primera hendidura.
- 22.- Distancia interbranquial de la segunda hendidura.
- 23.- Distancia interbranquial de la tercera hendidura.
- 24.- Distancia interbranquial de la cuarta hendidura.
- 25.- Distancia interbranquial de la quinta hendidura.
- 26.- Ancho de la boca.
- 27.- Longitud del clasper .

sexo.-

Masa.-

El número corresponde al de los esquemas.

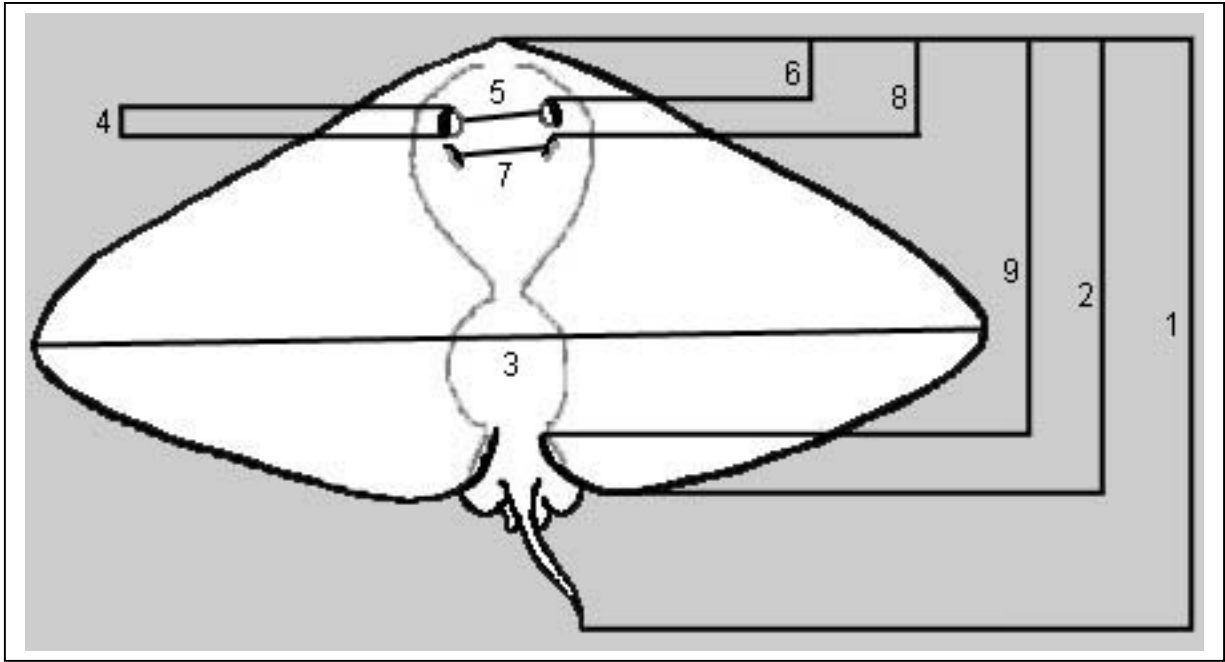


Figura. 27. Diagrama de las medidas merísticas tomadas en la cara dorsal del organismo, del 1 a 9 en *Gymnura micrura*.

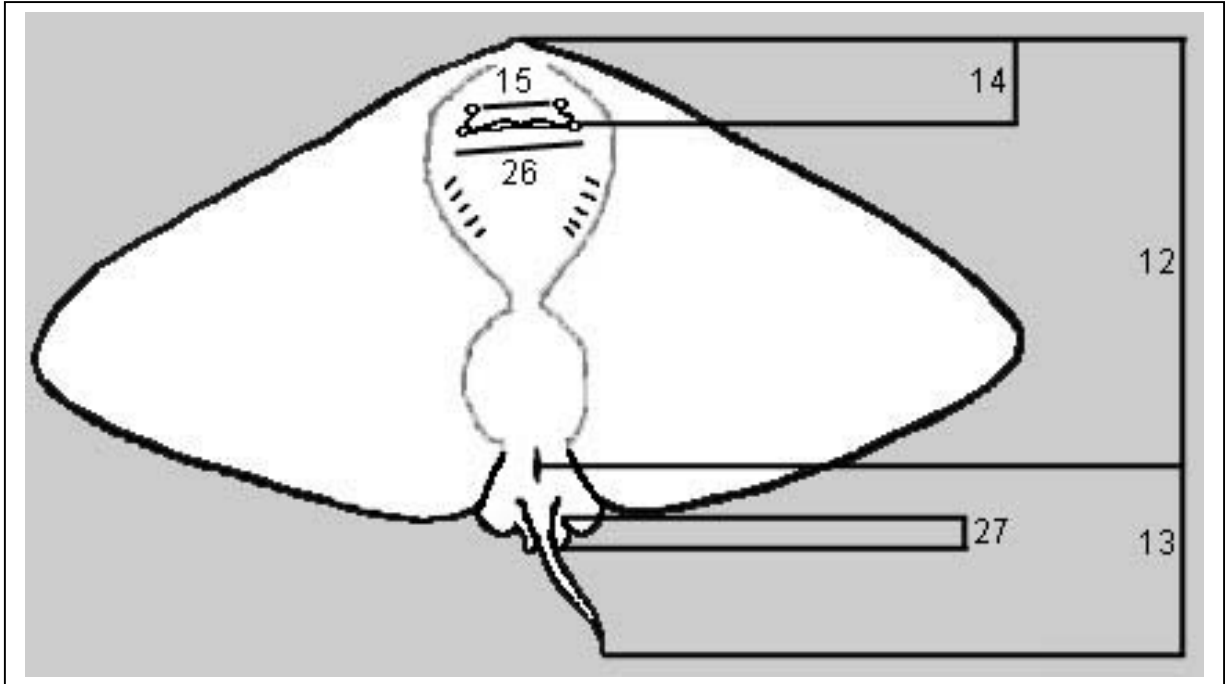


Figura. 28. Diagrama de las medidas merísticas tomadas en la cara ventral del organismo, del 12 a 15, 26 y 27 en *Gymnura micrura*.

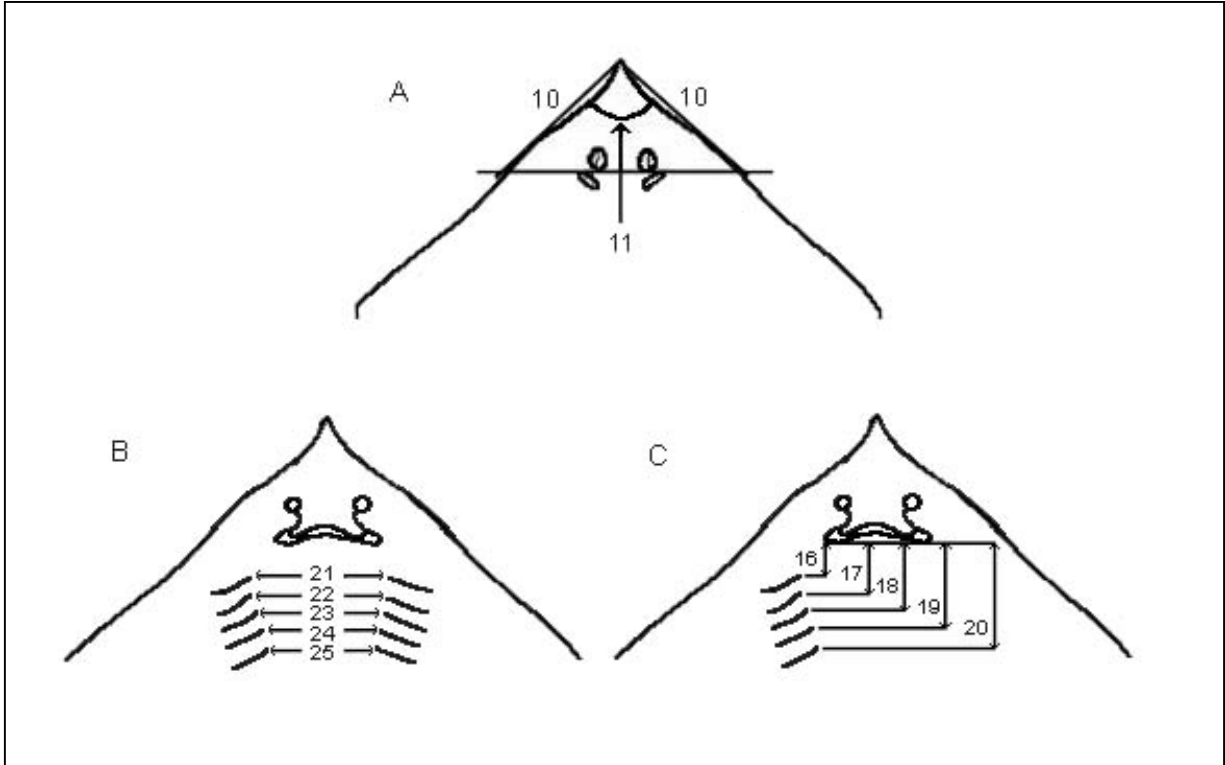


Figura. 29. Diagrama de las medidas merísticas restantes tomadas en ambas caras, en A se muestran las medidas de longitud y ángulo del morro, en B se muestran las medidas interbranquiales y en C se muestran las distancias entre branquias y boca de *Gymnura micrura*.

XI. APÉNDICE II.

CARACTERÍSTICAS OSTEOLÓGICAS DE *Gymnura micrura*:

Aleta pectoral.

En la zona basal de la aleta se encuentran tres elementos, el protopterigio que tiene una forma semicircular y está aplanado a manera de lámina, formando un estuche esquelético que protege al aparato branquial. En la zona articular se observa una doble unión, con la cintura pectoral y con un cartílago de forma triangular que corresponde al mesopterigio, no se observa articulación directa entre el mesopterigio y el metapterigio. El metapterigio se extiende en dirección rostrocaudal tendiendo a unirse en su posición más caudal, está compuesto por 4 elementos esqueléticos, el más proximal posee una longitud igual a el doble de la suma de los otros 3 elementos. Este elemento se articula directamente con la cintura escapular, la articulación que se forma es esférica, similar a un trocánter, la cuál tiene un amplio movimiento; esto implica doble movilidad en la aleta pectoral pudiendo funcionar tanto como aleta pectoral, como aleta anal. Entre el mesopterigio y el metapterigio se observan 8 pterigóforos, que se articulan directamente a la cintura pectoral (Ruíz 1993) (Fig. 30).

Podemos decir que la primera porción de la aleta constituye una estructura continua con forma de surco, ahí se forma una articulación muy fuerte entre el mesopterigio y el protopterigio con la cintura escapular, formando un complejo continuo y rígido. En su porción rostral, el protopterigio se extiende hacia la porción anterior formando 2 semicírculos en cuyo extremo anterior presenta 4 articulaciones, 3 con el cartílago preorbital y una con la cápsula nasal, formando entre el cráneo y la aleta un espacio donde se observan los 5 arcos branquiales (Ruíz 1993) (Fig. 30).

En la porción más apical se observan una serie de pterigóforos fusionados (4 ptergóforos) los cuales forman cuatro radios con 8 niveles. Los primeros 5 niveles forman radios únicos que se bifurcan a partir del sexto, presentando a su vez, dos bifurcaciones en el sexto y octavo (Ruíz 1993) (Fig. 30).

La aleta está compuesta de 129 radios ; del radio 1 al 28 presenta 5 elementos los cuales se bifurcan a partir del primero; del 29 al 30 presenta 8 elementos que se bifurcan y presentan 3 elementos por cada lado del radio; del radio 31 al 33 posee 9 elementos que se bifurcan y presentan 4 por lado; el radio 34 presenta 10 elementos bifurcados y 4 por lado; el radio 35 presenta 11 elementos bifurcados y 3 por lado; el radio 36 presenta 12 elementos bifurcados y 4 por lado; el radio 37 presenta 15 elementos que se bifurcan y 3 por lado; el radio 38 presenta 14 elementos que se bifurcan y 4 por lado; el radio 39 presenta 15 elementos que se bifurcan y 4 por lado; los radios 40 y 41 presentan 14 elementos que se bifurcan y 4 por lado; los radios 42, 43 y 44 presentan 44 elementos que se bifurcan y 4 por lado; los radios 45 y 46 presentan 16 elementos que se bifurcan y 5 por lado; los radios 47 y 48 presentan 17 elementos que se bifurcan y 5 por lado; el radio 49 presenta 17 elementos que se bifurcan y 6 por lado; los radios 50 al 52 presentan 18 elementos que se bifurcan y 7 por lado; los radios 53 al 60 presentan 18 elementos que se bifurcan y 20 por lado; el radio 61 presenta 14 elementos que se bifurcan y 14 por lado; el radio 62 presenta 18 elementos que se bifurcan y 13 por lado; los radios 63 al 68 presentan 19 elementos que se bifurcan y 12 por lado; los radios 69 al 78 presentan 18 elementos que se bifurcan y 12 por lado; los radios 79 al 87 presentan 16 elementos que se bifurcan y 13 por lado; los radios 88 al 96 presentan 14 elementos que se bifurcan y 13 por lado; los radios 97 al 103 presentan 13 elementos que se bifurcan y 12 por lado; el radio 104 presenta 6 elementos que se bifurcan y 13 por lado; el radio 105 presenta 6 elementos que se bifurcan y 13 por lado; los radios 106 al 127 presentan 6 elementos que se bifurcan y 10 por lado; el radio 128 presenta 4 elementos que se bifurcan y 6 por lado; y el radio 129 presenta 3 elementos que se bifurcan y 3 por lado. No se

presentan ceratotricos, además de que en todas las bandas el último elemento se vuelve a bifurcar (Ruíz 1993) (Fig. 30).

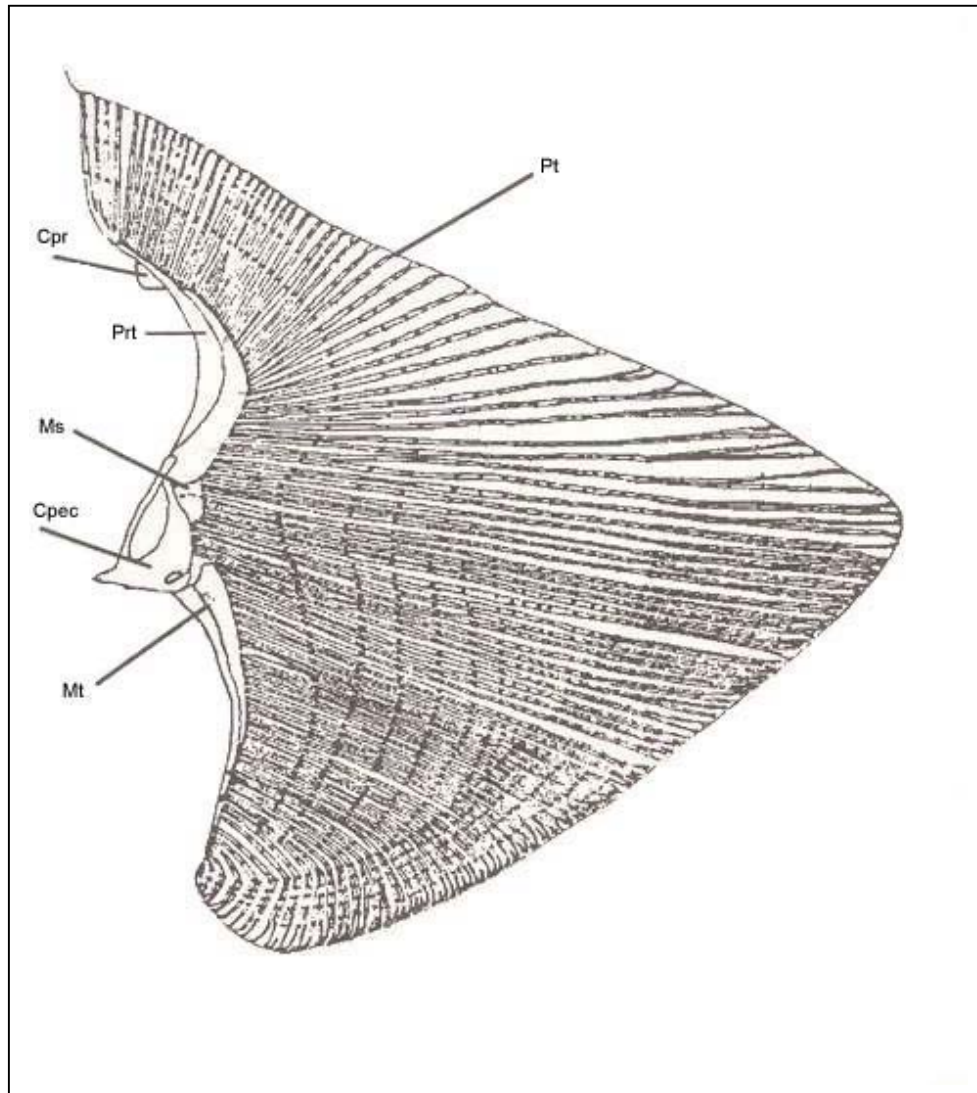


Figura. 30. Esquema de la aleta pectoral de *Gymnura micrura*: Cpr. Cartílago Prerostral; Prt. Protoptergio; Ms. Mesoptergio; Cpec. Cintura Pectoral; Mt. Metapterigio y Pt. Pterigoforos (abreviaturas ver apéndice IV).

Aleta pélvica.

La aleta pélvica presenta en su porción basal un protopterigio alargado, éste a su vez posee dos pequeños elementos tanto en su extremo anterior como en su borde.

El basipterigio se articula directamente con la cintura pélvica y posee una serie de 4 elementos posteriores. Al basipterigio se articulan una serie de pterigoforos formando un total de 20 radios. Los cuales, de rostral a caudal, presentan el siguiente arreglo: Los radios del 1 al 5 presentan 8 pterigoforos y del 6 al 20 se bifurcan. Es relevante el que la aleta pélvica esté en extremo reducida lo cual nos permite suponer que su función natatoria ha sido asumida por la aleta pectoral (Ruíz 1993) (fig. 31).

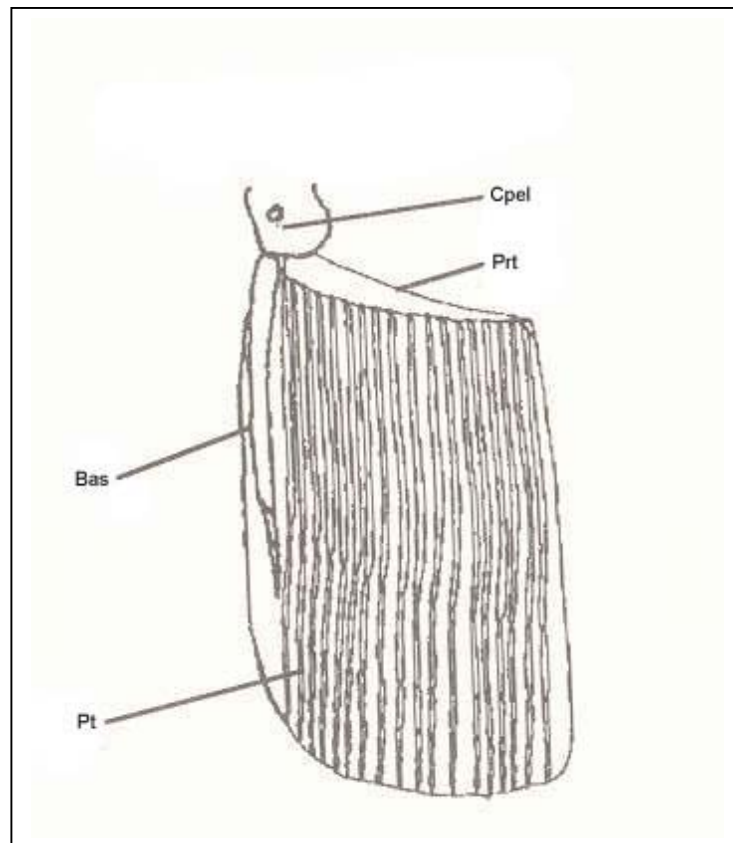


Figura. 31. Esquema de la aleta pélvica de *Gymnura micrura*: Cpel. Cintura Pélvica; Prt. Protopterigio; Bas. Basipterigio y Pt. Pterigoforo (abreviaturas ver apéndice IV).

Cintura pectoral.

La cintura pectoral está formada por una barra que indica la fusión de dos cartílagos, coracoescapular y los cartílagos supraescapulares formando una estructura compleja en forma de "H", la cuál, al asociarse con el protopterigio, el mesopterigio y el metapterigio forman una estructura semejante a un "8". Ventralmente la porción coracoidea forma una lámina continua, la cual tiende a presentar dos procesos anteriores y dos procesos posteriores, en cuyos extremos apicales se encuentran dos zonas articuladas claramente definidas. En la región articular anterior se articula el protopterigio y en la posterior el metapterigio. Por detrás de la articulación del protopterigio se encuentra una pequeña zona articular, que es la región en donde se articula el mesopterigio, desde ahí hasta la región articular del metapterigio se observa una serie de 8 pterigoforos que se articulan directamente en la región de la cintura pectoral (Ruíz 1993) (figs. 32,33 y 34).

Lateralmente a la lámina ventral se observan 4 forámenes, en vista ventral el foramen anterior es claramente visible siendo éste el mayor de todos y 3 forámenes alineados en pequeñas dimensiones. En dicha zona, en vista lateral se diferencian dos porciones, una dorsal y otra ventral. En la región ventral se observan los 4 forámenes descritos anteriormente, más uno un poco mayor a los alineados y menor al foramen anterior, el cual se encuentra justo en la base de la región articular del metapterigio. En la porción dorsal, que corresponde a la región escapular y del cartílago supraescapular, observamos una estructura que presenta dos forámenes. Desde una perspectiva dorsal, la cintura recuerda la forma de una mariposa y en cada zona se observan dos forámenes, el más anterior es el mayor y abarca un poco más de una tercera parte del área total dorsal, este foramen se encuentra ubicado en la porción anterior y no se observa articulación alguna entre las branquias y la cintura pectoral, sin embargo es notorio que en el último arco branquial presenta una débil articulación con la porción dorsal de la cintura pectoral. El otro foramen esta en extremo reducido y se encuentra cerca de la porción articular del metapterigio, no se observa una articulación directa entre las

dos porciones dorsales de la cintura pectoral, sin embargo ambas están muy próximas entre sí y se articulan en la porción terminal dorsal de la sinarcualia (Ruíz 1993) (figs. 32,33 y 34).

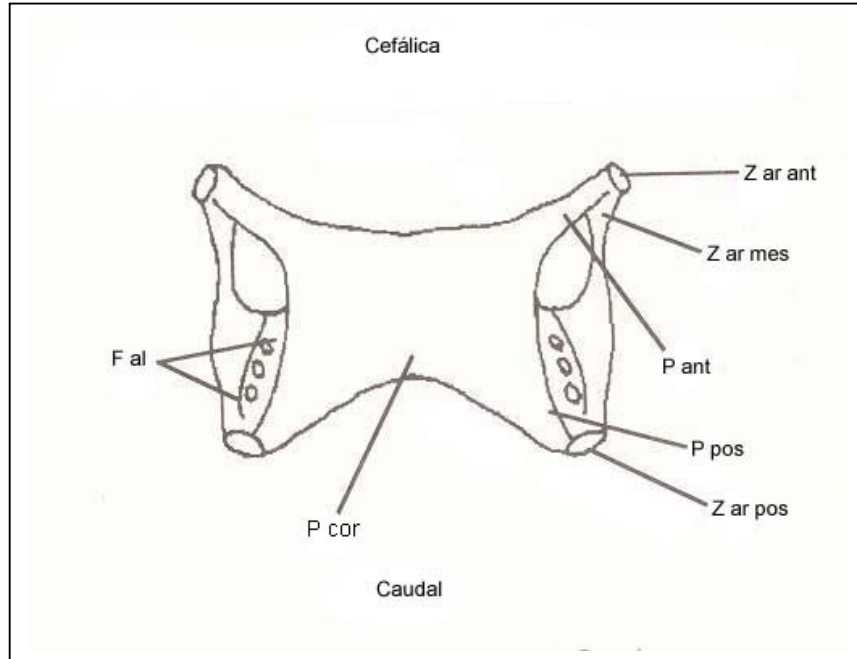


Figura. 32. Esquema de la cintura pectoral (escapulocoracoides), vista ventral, de *Gymnura micrura*: Z ar ant. Zona Articular Anterior; P ant. Porción Anterior; F al. Forámenes Alineados (abreviaturas ver apéndice IV).

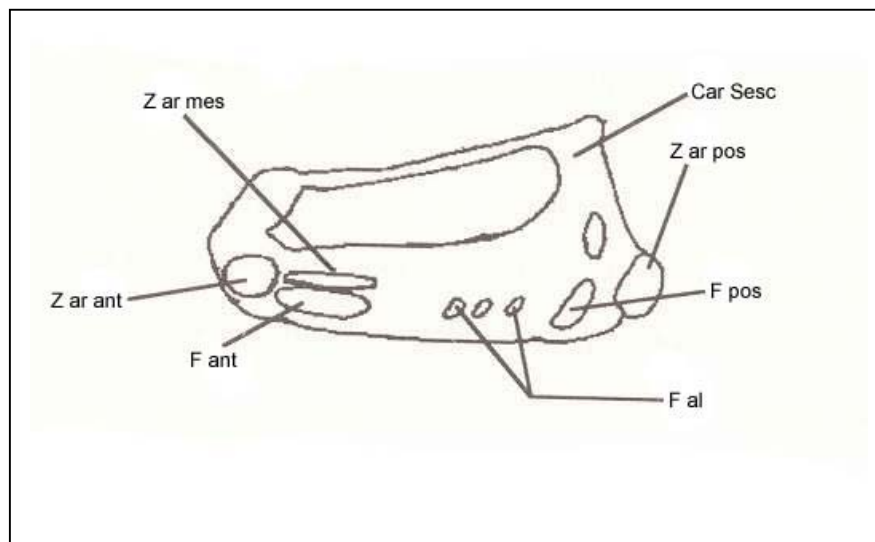


Figura. 33. Esquema de la cintura pectoral (escapulocoracoides), vista lateral, de *Gymnura micrura*: F ant. Foramen anterior; F pos. Foramen Posterior (abreviaturas ver apéndice IV).

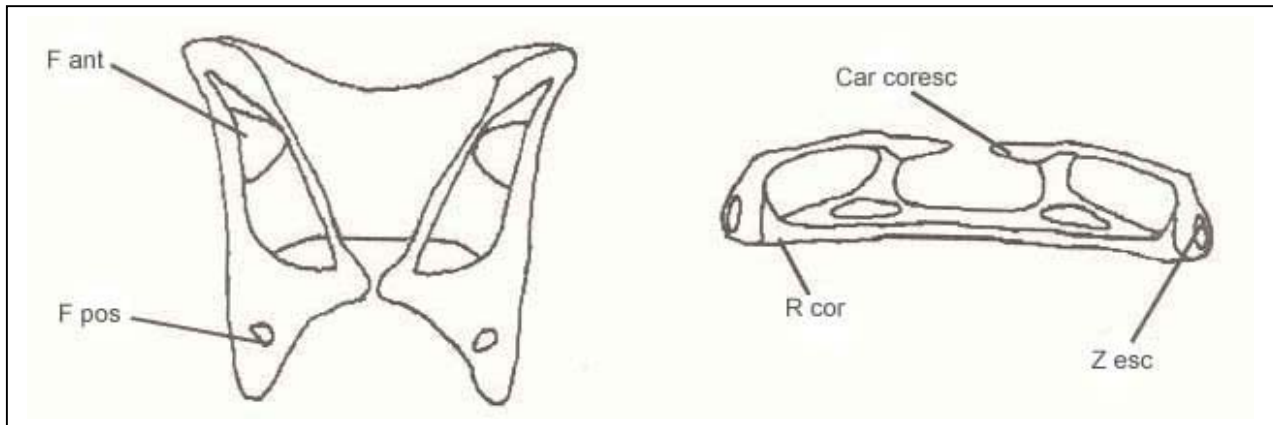


Figura. 34. Esquema de la cintura pectoral (escapulocoracoides), vista dorsal izquierda, de *Gymnura micrura*: Car coreosc. Cartílago Coracoescapular; R cor. Región Coracoidea; Z esc. Zona Escapular (abreviaturas ver apéndice IV).

Cintura pélvica.

La cintura pélvica está compuesta por una barra isquiopúbica, la cuál tiene una forma de “U” aplanada e invertida, su cuerpo principal en sección transversal, posee una forma ovoide y en sus extremos se forma una lámina aplanada, ensanchada y en cuya porción central se reconocen tres forámenes claramente visibles, no se observa el proceso prepúbico y el proceso isquiático a manera de espina se encuentra reducido. En la porción caudal de la zona aplanada se observan dos zonas articulares, una para el protopterigio que es la más anterior y otra para el basipterigio que es la más posterior (Ruíz 1993) (fig. 35).

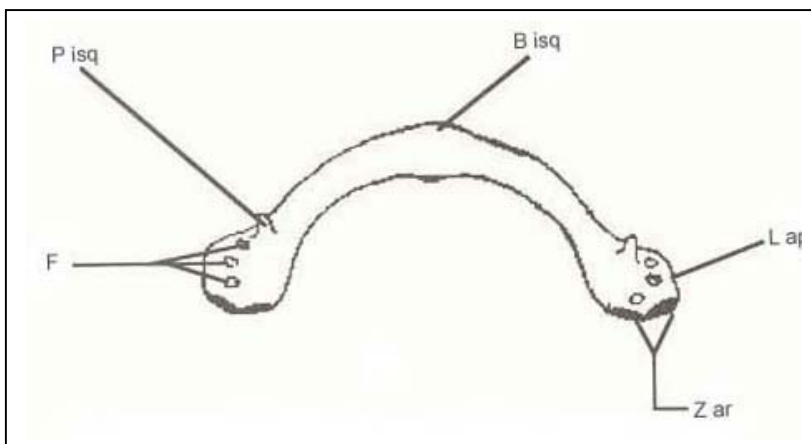


Figura. 35. Esquema de la cintura pélvica, vista dorsal, de *Gymnura micrura*: P isq. Proceso Isquiático; B isq. Barra Isquiática; L apl. Lámina Aplanada; F. Forámenes; Z ar. Zona Articular (abreviaturas ver apéndice IV).

Columna vertebral.

La columna vertebral está formada por tres regiones claramente visibles, la primera región que se encuentra articulada con el cráneo, consta de 44 vértebras fusionadas, la cual es una estructura compacta cuyos procesos laterales al fusionarse forman dos láminas, las cuales presentan 11 orificios en ambos extremos, es notorio el incremento del grosor de ésta estructura. La zona que continua corresponde a la región torácica, los elementos están fuertemente unidos sin llegar a estar fusionados, existiendo un total de 33 vértebras, no se observa ningún tipo de costillas dorsales, esta región se considera que termina en el inicio de la cintura pélvica ya que no se observa un carácter diferencial que nos permita separarlas de las vértebras caudales. La siguiente región corresponde a las vértebras caudales, estas son el eje de sostén de una cola filamentosa, las vértebras se caracterizan porque conforme se ubican en una posición más caudal van perdiendo fuerza de unión entre ellas, así como a reducir su tamaño. Existen un total de 119 vértebras caudales (Ruíz 1993) (fig. 36).

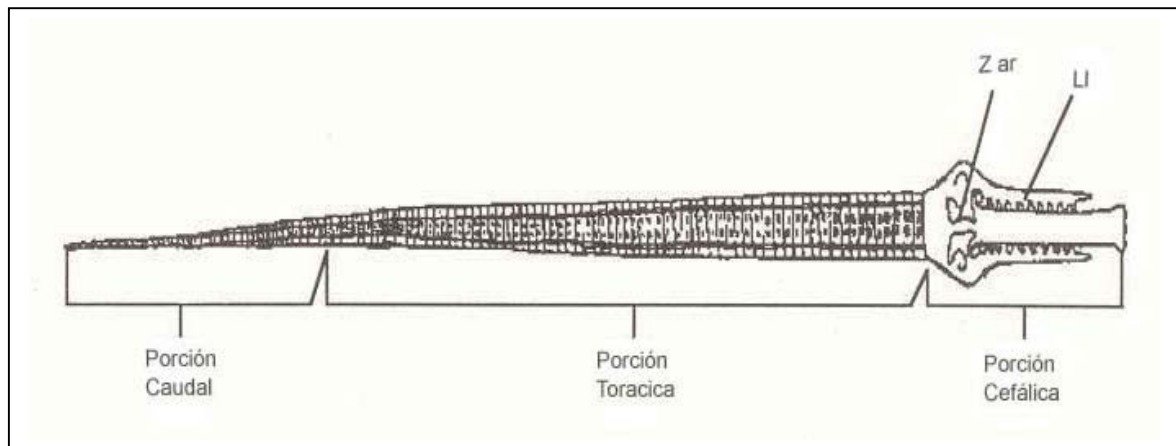


Figura. 36. Esquema de la columna vertebral, vista dorsal, de *Gymnura micrura*: Z ar. Zona articular; LI. Lámina lateral.

Cráneo.

En el cráneo se pueden observar 5 porciones, la primera característica sobresaliente es que el rostrum está prácticamente ausente representado por 3 pequeños procesos rostrales, que no se tiñen y fueron reconocidos por su diferencia en la refracción. En la porción anterior del cráneo, es muy notoria la región olfatoria en la cuál se pueden observar 2 cápsulas nasales del tamaño normal, en ella se articula directamente el protopterigio y el cartílago preorbital, éste último de forma circular, se observa en la porción dorsal de la región olfatoria un proceso espiniforme que correspondería al proceso preorbital, el cuál se continúa con el borde dorsal, formando al nivel de la zona media otro proceso espiniforme. Ya en la región orbital, es notoria una amplia ventana anterior y la ausencia del espacio precentral (Ruíz 1993) (fig. 37). En vista dorsal se puede observar la casi ausencia del rostro, la cresta supraorbital presenta 3 pequeños procesos espinosos, observándose en ella 7 forámenes oftálmico superficiales, esto a nivel de la región óptica, el proceso postorbitario apenas se reconoce y se continua con una región ótica bien desarrollada. Se observa una fenestra precerebral muy grande desde la región olfatoria y hasta la porción posterior de la región óptica, de ahí que el tegmento craneal esté en extremo reducido, sin embargo son claramente visibles a nivel de la región óptica los forámenes endolinfático y el perilinfático, la cápsula ótica está en extremo desarrollada y no se diferencia de la porción occipital (Ruíz 1993) (fig. 37). En la vista ventral se puede observar una región olfatoria bien desarrollada, se presenta un proceso anteorbitario el cual se ubica en posición dorsal de la cápsula olfatoria, en posición más caudal se observa la región óptica y es notorio que en el piso de la caja craneal se encuentre 4 forámenes, el primero es el foramen espiracular eferente, después el de la vena pituitaria, el siguiente es el foramen abducens y el más caudal es el foramen del trigemino facial, además de los procesos observados en la porción dorsal (Ruíz 1993) (fig. 38)

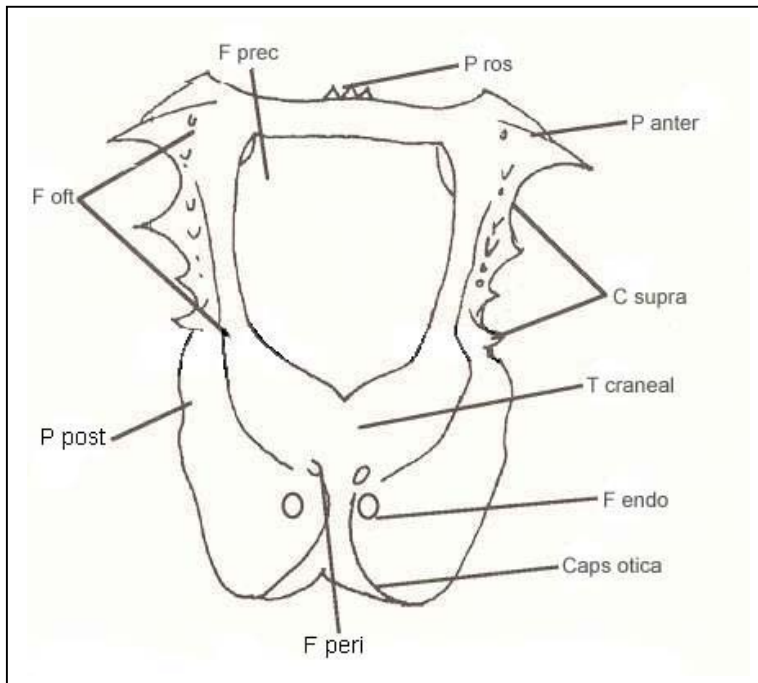


Figura. 37. Esquema del cráneo vista dorsal, de *Gymnura micrura*: F prec. Menestra Precentral; P ros. Proceso Rostral; C supra. Cresta Supraorbital; F oft. Foramen oftálmico; P post. Proceso Posterior; F endo. Foramen Endolinfático; F peri. Foramen Perilinfático (abreviaturas ver apéndice IV).

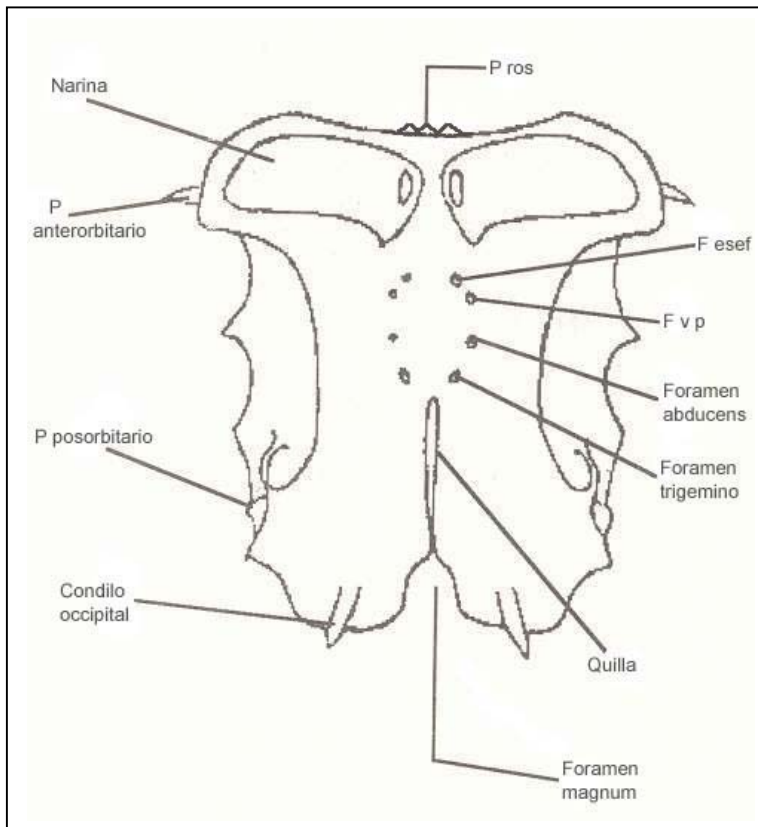


Figura. 38. Esquema del cráneo vista ventral, de *Gymnura micrura*: F esef. Foramen Espiracular Eferente; F v p. Foramen de la Ventana Pituitaria (abreviaturas ver apéndice IV).

XII. APÉNDICE III.

INERVACIÓN ESPINAL DE *Urotrigon aspidorus*.

El patrón de inervación encontrada en *Urotrigon aspidorus* y reportado por Flores Martínez (1999), es el siguiente:

NERVIOS ESPINOCCIPITALES.

Siguiendo la nomenclatura de Fürbringer (1897) se designaron a los nervios espino-occipitales.

El primero denominado nervio "x" surge posterior al nervio vago y sale del neurocráneo junto con el complejo del nervio vago por el mismo foramen uniéndose al plexo cervicobraquial (ver nervios espinales). Los nervios espino-occipitales "y" y "z" surgen en la cara anterolateral de la sinarcualia y se unen al plexo cervicobraquial (Flores Martínez, 1999) (fig. 40).

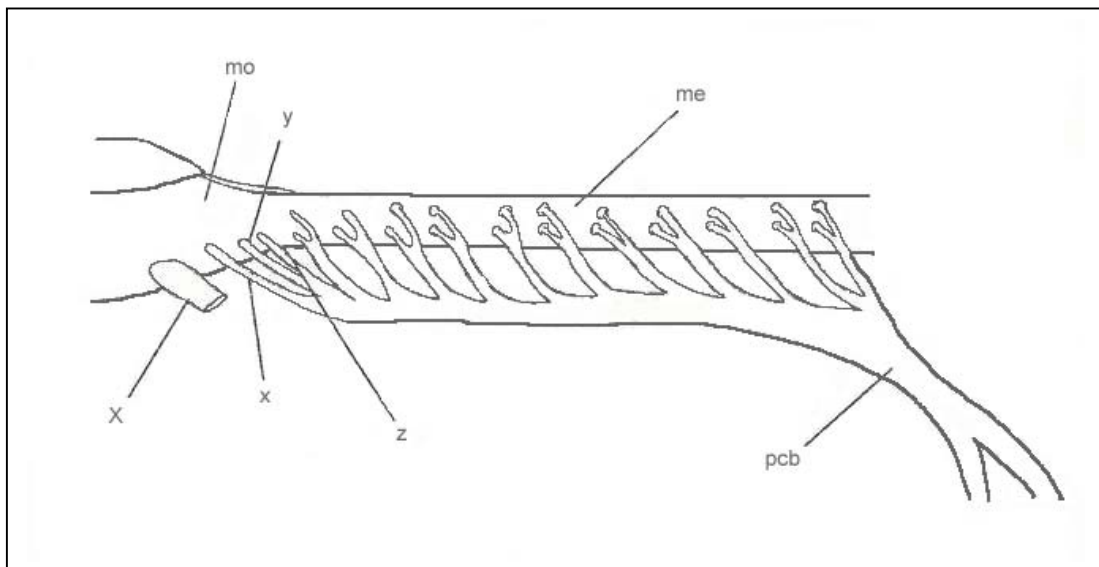


Figura. 40. Plexo cervicobraquial vista lateral. x, y, z: nervios espinooccipitales; X: nervio vago; mo: medula oblonga; me: medula espinal y pcb: plexo cervicobraquial (para conocer el significado de las abreviaturas ver apéndice IV).

NERVIOS ESPINALES.

Un gran número de nervios mixtos surgen de la cara lateral de la sinarcualia uniéndose y formando un plexo cervicobraquial, este plexo se dirige a la cara anterior de la lámina lateral y se introduce en el hueso escapulocoracoides bifurcándose en dos ramas: la primera rama dorsal del plexo cervicobraquial se dirige a través de la fenestra anterodorsal del escapulocoracoides a la cara dorsal del protopterigio, corriendo inmediatamente a lo largo de esta hasta la punta del morro, en su trayectoria emite ramificaciones en una relación de un nervio cada dos radios, inervando de esta manera la porción anterodorsal de la aleta pectoral (Flores Martínez, 1999) (fig. 41 y 42).

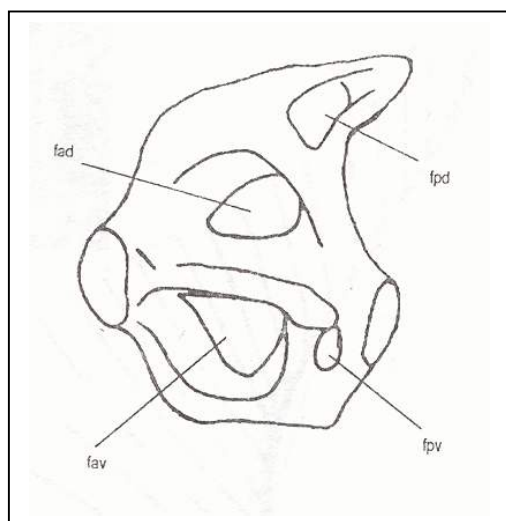
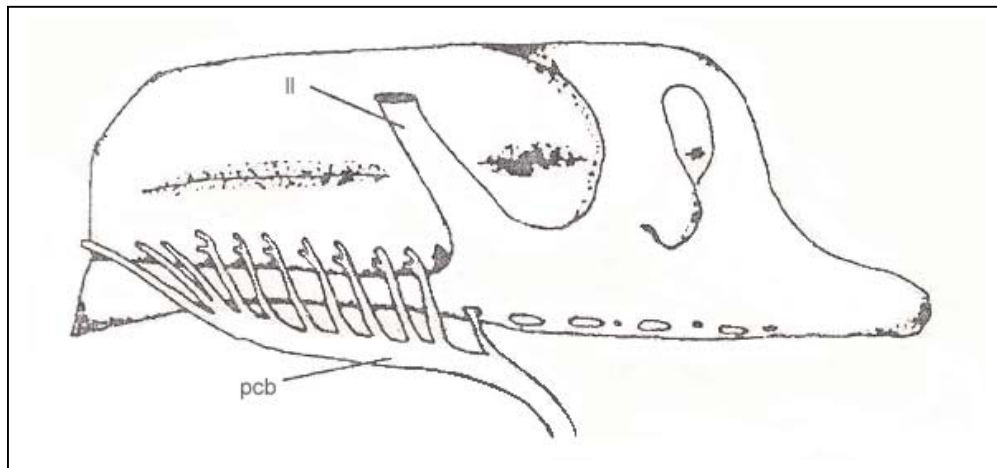


Figura. 41. Sinarcualia vista lateral. II: lámina lateral; pcb: plexo cervicobraquial (arriba) y escapulocoracoides (abajo) fad. Fenestra Anterodorsal; fpd. Fenestra Posterodorsal; fav. Fenestra Anteroventral; fpv. Fenestra Posteroventral.

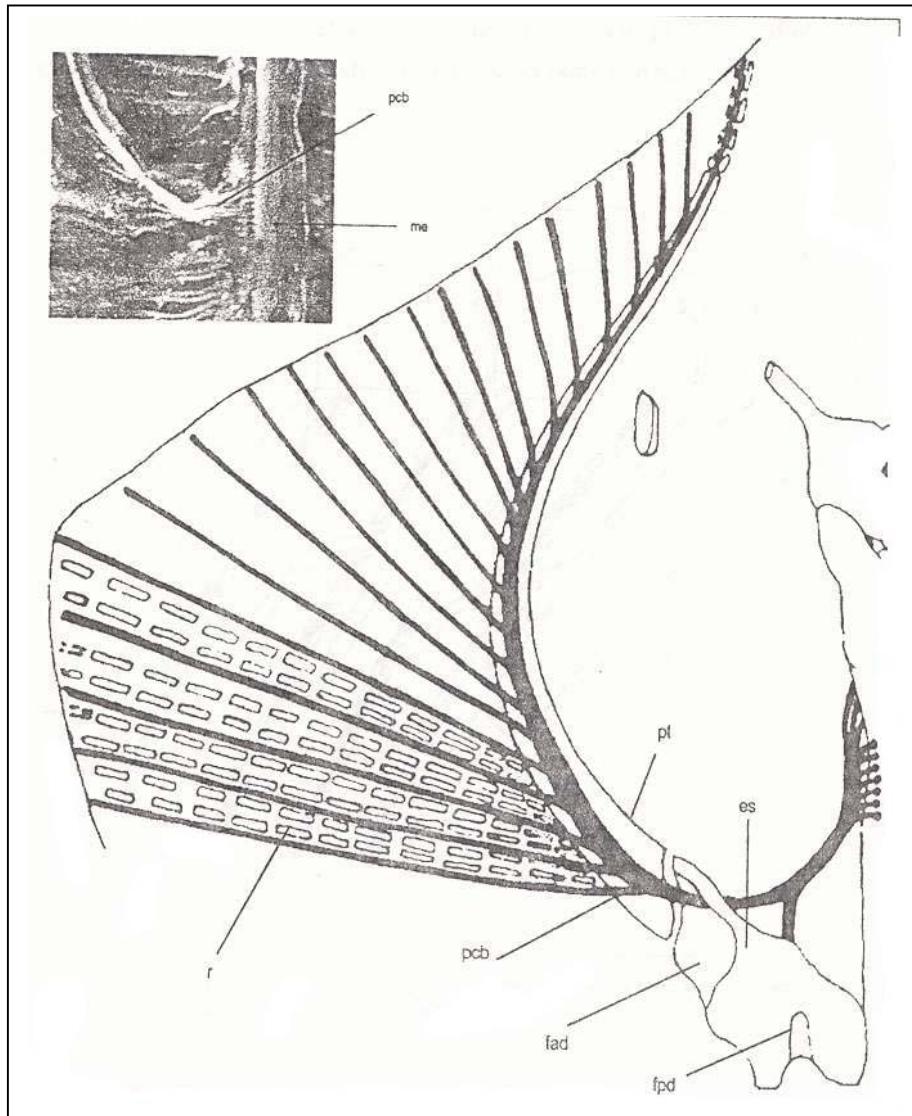


Figura. 42. Aleta pectoral vista dorsal. R. Radio; pt. Protopterigio; es. Escapulacoracoides; pcb. Plexo Cervicobraquial; me. Medula Espinal (abreviaturas ver apéndice IV).

A su vez cada rama da origen a dos ramas más, una de menor grosor que se dirige a la porción dorsal de la musculatura de la aleta pectoral y la otra que inerva al radio que no había sido inervado por la rama principal (Flores Martínez, 1999) (fig. 42).

La segunda rama del plexo o rama ventral del plexo cervicobraquial se dirige por la fenestra anteroventral hacia la zona ventral del protopterigio

presentando el mismo patrón que la rama dorsal, variando el número de sus ramificaciones (Flores Martínez, 1999) (fig. 42).

Posterior al plexo cervicobraquial surgen una serie de nervios espinales en la cara dorsolateral de la sinarcualia, los cuales presentan la metamerización característica del sistema nervioso periférico, estos se dividen a su vez en dos ramas, una dorsal y una ventral (Flores Martínez, 1999).

Las ramas dorsales se anastomosan formando un plexo pectoral que sale por la fenestra anterodorsal (fig. 41 der. y 43), de este plexo surgen proyecciones de pequeñas ramas al plexo cervicobraquial; y las ramas ventrales que de igual forma se unen formando un plexo saliendo por la fenestra anteroventral con excepción del último nervio el cual sale por la fenestra posteroventral (fig. 43). Tanto en la porción dorsal como en la ventral, posterior al plexo, los nervios se vuelven a separar como entidades individuales e inerva la porción medial de la aleta pectoral; en todos los organismos la forma en que los nervios se unen formando el plexo justo en punto donde emergen de la sinarcualia son diferentes, por lo que no fue posible observar un patrón básico (Flores Martínez, 1999).

Posterior al plexo pectoral sobre la cavidad pleuroperitoneal surgen de la columna vertebral a intervalos regulares 23 pares de nervios de los cuales se dirigen al metapterigio y ligeramente anterior a este, cada uno se divide en dos ramas: una rama dorsal dorsal que se dirige a la porción posterodorsal de la aleta pectoral inervando la aleta con el patrón descrito anteriormente y las ramas ventrales que se dirigen a la porción posteroventral de la aleta pectoral presentando al mismo patrón de inervación que las ramas dorsales (Flores Martínez, 1999).

Posteriormente surgen 15 nervios espinales los cuales se dirigen hacia el proceso prepúbico de la cintura pectoral y recorren el protopterigio de la aleta pelvica, los nervios 13,14 y 15 se unen para formar un plexo lumbrosacro, todos

los nervios junto con el plexo se dividen en dos ramas, una dorsal y una ventral, los cuales se dirigen cada uno entre los radios de la porción adyacentes inervando de esta forma la aleta pélvica (Flores Martínez, 1999).

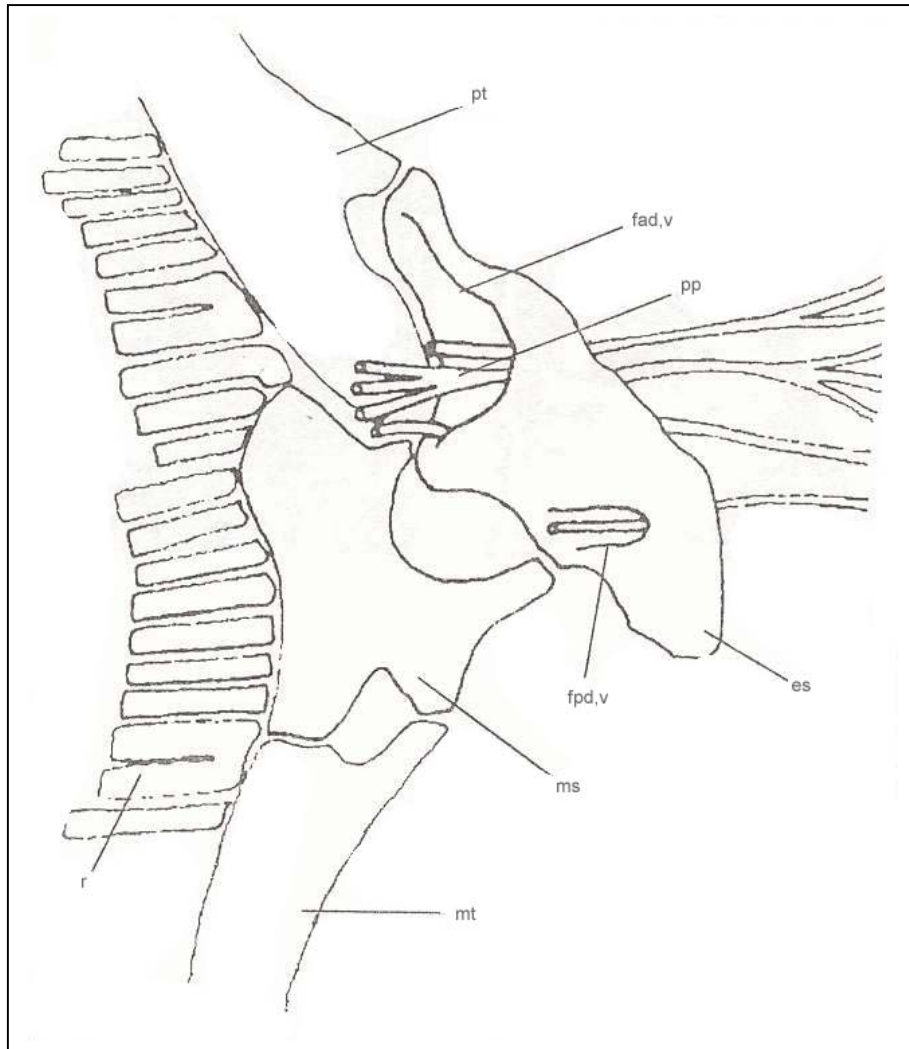


Figura. 43. Plexo pectoral. pt: protopterigio; fad, v: fenestras antero dorsal y ventral; pp: plexo pectoral; es: escapulocoracoides; fpd, v: fenestras postero dorsal y ventral; ms: mesopterigio; mt metapterigio (abreviaturas ver apéndice IV).

INERVACIÓN ESPINAL DE *Squalus acanthias*.

Los nervios occipitales en *Squalus acanthias* son variables en número; siendo dos el número más constante, pero en algunos casos se observan dos nervios bien desarrollados y uno más rudimentario, pudiéndose encontrar en un mismo organismo una diferencia en el número entre los lados de la cabeza (Flores Martínez, 1999) (fig. 44).

El nervio hipobranquial está formado por la unión de los nervios occipitales y los primeros nervios espinales, después de pasar por encima la cara dorsal de la rama visceral del vago y detrás de la hendidura visceral, el nervio hipobranquial regresa ventralmente y cruza a lo largo del piso de la cavidad oral inervando los músculos hipobranquiales (Flores Martínez, 1999).

En las regiones de las aletas pares, las ramas ventrales de los nervios espinales inervan los músculos de las aletas pares estando unidos más o menos unos con otros formando un plexo. El plexo cervicobraquial consiste en once nervios que corren de la médula a la aleta. Sólo los primeros 4 a 5 de estos situados en la cara dorsal de la bolsa formada por sinus cardial posterior, se unen para formar el plexo; las ramas posteriores pasan directamente dentro de la aleta (fig. 45). El plexo lumbosacro se puede observar como un cordón blanco que corre sobre la base de la aleta, el cual está más o menos embebidos en el tejido conectivo, siendo 10 nervios los que inervan las aletas, pero solo los últimos están unidos para formar el plexo. El primer nervio de los 10 es el denominado nervio colector (Flores Martínez, 1999).

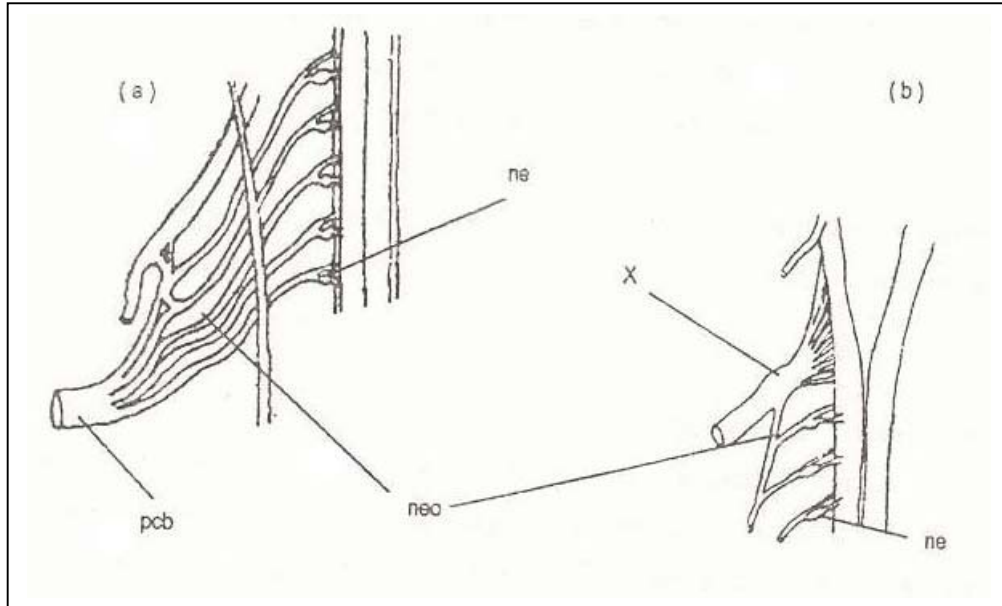


Figura. 44. Esquema del plexo cervicobraquial (izquierda) y nervios espinooccipitales (derecha) en *Squalus*; pcb: plexo cervicobraquial; neo: nervios espinooccipitales; ne: nervios espinales; X: nervio vago (abreviaturas ver apéndice IV).

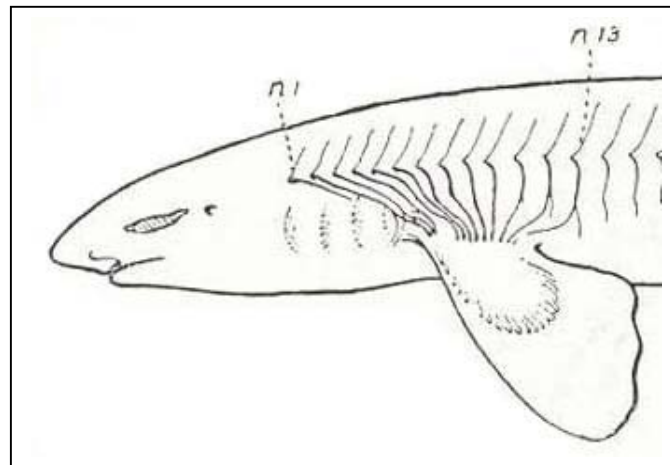


Figura. 45. Esquema de la inervación por neuromeros en la aleta pectoral de *Squalus*; n1: neuromero 1; n13: neuromero 13 (abreviaturas ver apéndice IV).

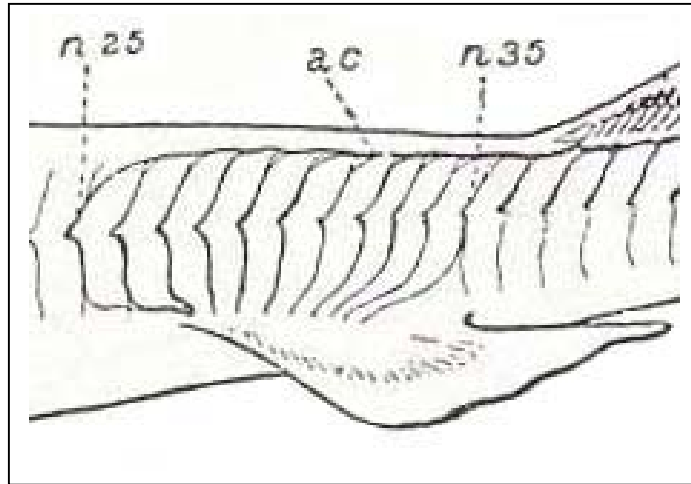


Figura. 46. Esquema de la inervación por neuromeros de la aleta pélvica de *Squalus*; n25: neuromero 25; ac: arco caudal; n35: neuromero 35 (abreviaturas ver apéndice IV).

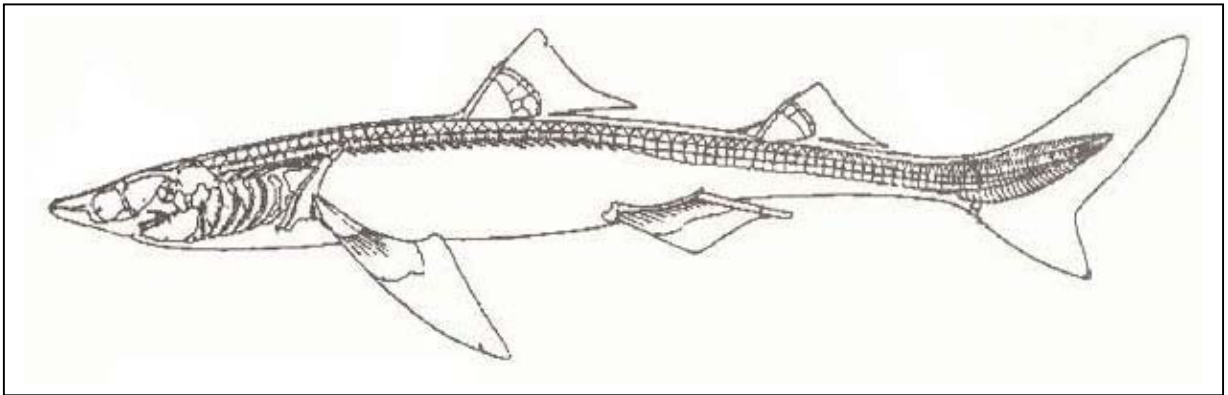


Figura. 47. Esquema del esqueleto de *Squalus acanthias*.

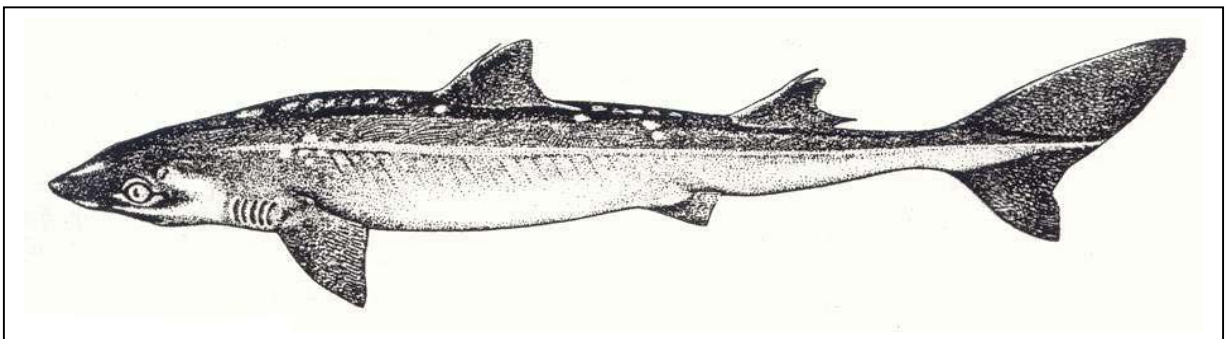


Figura. 48. Esquema de *Squalus acanthias*.

XIII. APÉNDICE IV

ABREVIATURAS Y SIGNIFICADOS

| | | | |
|-------------|------------------------------------|---------------|----------------------------------|
| A | Arquiencéfalo | gl | Ganglio |
| ac | Arco caudal | Hyp | Hipófisis |
| afn | Neurona aferente | I | Segmento I |
| afs | Neurona aferente somática | II | Segmento II |
| B isq | Barra isquiopúbica | III | Segmento III |
| Bas | Basiptergio | lamt | Lámina terminal |
| BO | Bulbo olfatorio | L apl | Lámina aplanada |
| C supra | Cresta supraorbital | LF | Lóbulo facial |
| CA | Comisura anterior | lh | Interneurona |
| Car coresc | Cartílago coracoescapular | Li | Lóbulo inferior |
| Car Sesc | Cartílago supraescapular | LI | Lámina lateral |
| Cb, CC | Cerebelo | lpi | Lóbulo posterior del infundíbulo |
| chab | Comisura habenular | LV | Lóbulo vago |
| ch opt | Quiasma óptico | Mes, mes | Mesencéfalo |
| cg | Cuerpo ganglionar | ME, me | Médula espinal |
| cp | Comisura posterior | met | Metencéfalo |
| Cpec | Cintura pectoral | Mo, MO | Médula oblonga |
| Cpel | Cintura pélvica | Ms, ms | Mesoptergio |
| Cpr | Cartílago prerostral | Mt, mt | Metapterigio |
| Caps ótica | Cápsula ótica | myel | Mielencéfalo |
| CrC | Cresta cerebelosa | n1...n57 | Neurómero 1...57 |
| Cr | Cráneo | Nerv | Nervio |
| D | Deuteroencéfalo | Nerv C | Nervios caudales |
| dec IV | Decusación del nervio troclear | ne | Nervios espinales |
| dh | Interneurona dorsal | neo | Nervios espino-occipitales |
| dienc, Dien | Diencéfalo | Nop | Nervio óptico |
| dr | Raíz dorsal | Nx, X | Nervio vago |
| EG | Eminencia granular | P ant | Porción anterior |
| Ep, epiph | Epífisis | P anter | Proceso anterorbitario |
| Esc, es | Escapulocoracoides | P pos | Porción posterior |
| ESL | Lóbulo electrosensorial | P post | Proceso postorbitario |
| F | Forámenes | P cor | Porción coracoidea |
| F al | Forámenes alineados | P ros | Proceso rostral |
| F ant | Forámen anterior | par | Paráfisis |
| F endo | Foramen endolinfático | pcb | Plexo cervicobraquial |
| F esef | Foramen espiracular eferente | Pisq | Proceso isquiático |
| F oft | Forámenes oftálmicos superficiales | plev | Plica encefálica ventral |
| F per | Foramen perilinfático | pn | Proceso neuroporicus |
| F pos | Forámen posterior | pp | Plexo pectoral |
| F prec | Fenestra precerebral | pr | Placa rombomesencefálica |
| F v p | Foramen de la vena pituitaria | Prt, pt | Protoptergio |
| fad | Fenestra anterodorsal | Pt | Pterigóforos |
| fav | Fenestra anteroventral | Pt 17, 31, 86 | Pterigóforo 17, 31, 86 |
| fpd | Fenestra posterodorsal | pt | Primordio de las aletas pares |
| fpv | Fenestra posteroventral | | |
| frhomb | Fisura rombomesencefálica | | |

| | |
|-------------|---------------------------------|
| R cor | Región coracoidea |
| r | Radio |
| rhomb,Rhomb | Rombencéfalo |
| rd | Primordio de la aleta dorsal |
| rn | Receso neuroporicus |
| rpo | Receso preóptico |
| si | Saco del infundibulo |
| SV | Saco vasculoso |
| T craneal | Tegmento craneal |
| t.d.c. | Tracto celular descendente |
| Tel, tel | Telencéfalo |
| TO | Tectum óptico |
| TrO | Tracto óptico |
| tubp | Tubérculo posterior |
| VC | Válvula cerebelar |
| vh | Interneurona ventral |
| V. I, II | Ventrículo I y II |
| V.III | Ventrículo III |
| V. IV | Ventrículo IV |
| Vo | Válvula oral |
| vr | Raíz ventral |
| vtrans | Velum transversum |
| x | Nervio x según Fürbringer |
| y | Nervio y según Fürbringer |
| z | Nervio z según Fürbringer |
| Z ar | Zona articular |
| Z ar ant | Zona articular anterior |
| Z ar mes | Zona articular del mesopterigio |
| Z ar pos | Zona articular posterior |
| Z esc | Zona escapular |

XIV. BIBLIOGRAFÍA

1. Aldridge R. and Purnell M.. 1996. The Conodont Controversies. *Trending Ecology and Evolution*. 11. 463-468.
2. Allis E. P.. 1897. The Cranial Muscles and Cranial First Spinal Nerves in *Amia calva*. *J. Morphol.* 12. 487-807.
3. Álvarez del Villar J.. 1976. Los Cordados. 3ª Ed. Editorial CECSA. México.
4. Applegate S. P.. 1967. A Survey of Shark Hard Part. in Gibert PW Matheson R. F. (eds) *Sharks, Skates, & Rays*. The John Hopkins Press Baltimore. U. S. A.
5. Ashley L. M. and Chiasson R. B.. 1988. *Laboratory Anatomy of the Shark*. 5ª Ed. Wn. C. Brown Publishers. U. S. A.
6. Atema J., Fay R. R., Popper A. N., and Tavolga W. N.. 1988. *Sensory Biology of Aquatic Animals*. New York. Berlin: Springer-Verlag. 936 pp.
7. Bauchot R., Diagne M., and Ridet J. -M.. 1982. The Brain of *Photoblepharon palpebratus steinitzi* (Pisces, Teleostei, Anomalopidae). *J. Hirnforsch.* 23, 399-404.
8. Bauchot R., Platel R. and Ridet J. -M.. 1976. Brain-Body Weight Relationships in Selachii. *Copeia*. 1976:305-309.
9. Brandstätter R., and Kotrschal K.. 1990. Brain Growth Patterns in Four European Cyprinid Fish Species (*Cyprinidae*, *Teleostei*): Roach (*Rutilus rutilus*), Bream (*Abramis brama*), Common Carp (*Cyprinus carpio*) and Sabre Carp (*Pelecus cultratus*). *Brain Behavior Evolution*. 35, 195-211.
10. Brandstätter R., and Kotrschal K.. 1989. Life History of Roach, *Rutilus rutilus* (*Cyprinidae*, *Teleostei*). *Brain, Behavior Evolution*. 34, 35-42.
11. Braun C. B.. 1996. The Sensory Biology of the Living Jawless Fishes: A Phylogenetic Assessment. *Brain, Behavior Evolution*. 48, 262-276.
12. Bigelow H. B., and Schroeder W. C.. 1953. Sawfishes, Guitarfishes, Skates and Rays. In *Fishes of the Western North Atlantic*. New Haven: Sears Foundation for Marine Research.
13. Bohensky. 1981. *Photo Manual and Dissection Guide of the Shark*. Avery Publishing Group. New Jersey.
14. Boord R. L. and Northcutt R. G.. 1982. Ascending Lateral Line Pathways to the Midbrain of the Clearnose Skate, *Raja eglanteria*. *the Journal of Comparative Neurology*. 207: 274-282.

15. Boord R. L., and Campbell C. B. G.. 1977. Structural and Functional Organization of Lateral Line System of Sharks. *Amer., Zool.* 17:431-441.
16. Butler A. B., and Hodos W.. 1996. *Comparative Vertebrate Neuroanatomy*. New York: John Wiley & Sons.
17. Compagno L. J. V.. 1984. *Fao Species Catalogue. Vol. 4 Part. I. Sharks of the World an Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Now to Date Fao Fisheries Synopsis*. Rome.
18. Compagno L. J. V.. 1977. Phyletic Relationships of Living Sharks and Rays.. *AM Zool.* 17:303-322.
19. Compagno L. J. V.. 1973. Interrelationships of Living Elasmobranchs. In Greenwood P. H., Miles R. S., and Patterson C., eds, *Interrelationships in Fishes*, Academic Press. London. pp. 15-61.
20. Davis R. E., and Northcutt R. G. (eds). 1983. *Fish Neurobiology. Vol. II*. Ann Arbor: The University of Michigan Press.
21. Demski L., and Schwanzel-fukuda M. (eds). 1987. *The Terminal Nerve (Nervus Terminalis), Structure, Function and Evolution*. Ann. N. Y. Acad. Sci.. 519, 469 pp.
22. Donoghue P. C. J., Forey P. L. and Aldridge. 2000. Conodont Affinity and Chordate Phylogeny. *Biol. Rev.* 75:191-251.
23. Ebbesson S. O. E., and Campbell C. B. G.. 1973. On the Organization of Cerebellar Efferent Pathways in the Nurse Shark (*Ginglymostoma cirratum*). *J. Comp. Neur.* 152:233-254.
24. Eckert R., Randall Q. y Augustine G.. 1994. *Fisiología Animal. Mecanismos y Adaptaciones*. 3ª Ed. Interamericana- Mc Graw Hill.
25. Evans H. M.. 1940. *Brain and Body Fish. A Study of Brain Pattern in relation to Hunting and Feeding in fish*. London: The Technical Press Ltd., 164 pp.
26. Evans H. M.. 1935. *The Brain of Gadus, With Special Reference to the Medulla Oblongata and its Variations According to the Feeding Habits if Different Gadidae*, I. *Proc. Roy. Soc. Lond.* 117B, 367-399.
27. Finger T. E.. 1983. Organization of the Teleost Cerebellum, in Davis R. E. and Northcutt R. G., eds.. *Fish Neurobiology. Vol. I*. Ann Arbor: The University of Michigan Press, pp 261-284.
28. Finger T. E.. 1980. Nonolfactory Sensory Pathway to the Telencephalon in a Teleost Fish. *Science*. 210, 671-673.

29. Flores Martínez E. A.. 2001. Descripción Anatómica de los Nervios Espinales de *Urotrygon aspidorus* (Elasmobranchii: Batoidei). Tesis de Licenciatura en Biología. E. N. E. P. Iztacala. U. N. A. M.
30. Freihofner W. C.. 1966. The Sihler Technique of Straining Nerves for Systematic Study Specially of Fishes. *Copeia* (1): 204-208.
31. Gersenowies R. J., Gonzales I. M. y Valdez M. M.. 1992. Introducción a la Metodología de la Anatomía Animal Comparada, (Un Acercamiento Teórico Práctico). 2ª Ed.. E. N. E. P. Iztacala. U. N. A. M.. México.
32. Goodrich E. S.. 1930. *Studies on the Structure & Development of Vertebrates*. Macmillan and Co.. Limited St. Martin's Street. London, England.
33. Guthrie D. M.. 1990. The Physiology of the Teleost Optic Tectum. In Douglas R. H. and Djamgoz M. B. A.. eds. *The Visual System of Fish*. London: Chapman and Hall, pp 279-343.
34. Hall B. K.. 1982. Bone in Cartilaginous Fishes. *Nature*. 98: 324.
35. Herrick C. J.. 1906. On the Centers of Taste and Touch in the Medulla Oblongata in Fishes. *J. Comp. Neurol. Psychol.* 16, 403-439.
36. Hyman L. H.. 1942. *Comparative Vertebrate Anatomy*. University of Chicago Press. pp. 456-477.
37. Jarvick. 1980. *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*. Academic Press. London.
38. Jerison H. J.. 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press. New York.
39. Jerison H. J.. 1970. Gross Brain Indices and the Analysis Fossil Endocasts. In Noback C. R., and Montagna W.. eds. *Advances in Primatology*. Vol. I. The Primate Brain. Appleton-Century Crofts. New York.
40. Johnston J. B.. 1901. The Brain of Acipenser. A Contribution to the morphology of the Vertebrate Brain. *Zool. Jahrb.* 15, 59-260.
41. Jolicoeur P., Pirlot P., Baron G., and Stephan H.. 1984. Brain Structure and Correlation Patterns in Insectivora. Chiroptera and Primates. *Syst. Zool.* 33, 14-29.
42. Kappers C. U. A., Huber G. C., and Crosby E.. 1936. *The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, Including Man*. Macmillan. New York. 1845 pp.

43. Kappers C. U., Huber G. C., and Crosby E. C.. 1967. *The comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates Including Man*. Vols. I-III. New York, NY Hafner.
44. Karel F. L., William E. B., Warren F. W., and Lance G.. 2001. *Functional Anatomy of the Vertebrates. An Evolutionary Perspective*. 3^a Ed.. Harcourt College Publishers. N. Y.. U. S. A.
45. Kishida R.. 1979. Comparative Study of the Teleostean Optic Tectum., Lamination and Cytoarchitectura. *J. Hirnforsch.* 20, 57-67.
46. Koester D. M.. 1983. Central Projections of the Octavolateralis Nerve of the Clearnose skate (*Raja eglanteria*). *The Journal of Comparative Neurology.* 221:199-215.
47. Kotrschal K., Van Staaden M. J., and Huber R.. 1998. Fish Brains: Evolution and Environmental Relationships. *Fish Biology and Fisheries.* 8:373-408.
48. Kotrschal K., and Junger H.. 1988. Patterns of the Brain Morphology in Mid-European Cyprinidae (Pisces, Teleostei) : A Quantitative Histological Study. *J. Hirnforsch.* 29, 341-352.
49. Kruska D. C. T.. 1988. The Brain of the Basking Shark (*Cetorhinus maximus*). *Brain Behavior. Evolution.* 32, 353-363.
50. Laming P. R., and McKinney S. J.. 1990. Habituation in Goldfish (*Carassius auratus*) is Impaired by Increased Interstimulus Interval Variability, and Telencephalic Ablation. *Behavior Neuroscience.* 104, 869-875.
51. Leonhardt H.. 1980. Ependym und Circumventrikuläre Organe. In Oksche A. and Vollrath L., eds, *Neuroglia I. Handbuch der Mikroskopischen anatomie des Menschen. Bd. IV: Nervensystem 10.* Berlin: Springer, pp. 176-666.
52. Maler L., Sas E., Johnston S., and Ellis W.. 1991. An Atlas of the Brain of the Electric Fish *Apteronotus leptorhynchus*. *J. Chem. Neuroanat.* 4, 1-38.
53. Maruska K. P., and Tricas T. C.. 1998. Morphology of the Mechanosensory Lateral Line System in the Atlantic Stingray (*Dasyatis sabina*); The Mechanotactile Hypothesis. *Journal of Morphology.* 238:1-22.
54. Meader R. G.. 1939. The Forebrain of Bony Fishes. *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch.. Amsterdam.* 42, 657-670.
55. Miyake T., McEachran J. D., Walton P. J., and Hall B. K.. 1992. Development and Morphology of Rostral Cartilages in Batoid Fishes (Chondrichthyes: Batoidea). With Comments on Homology Within Vertebrates. *Biol. J. of the Linn. Soc..* 46:259-298.

56. Nelson J. S.. 1994. *Fishes of the World*. 3^a Ed.. John Willey & Sons inc.. U. S. A.
57. Nieuwenhuys R., ten Donkelaar H. J., and Nicholson C.. 1998. *The Central Nervous System of the Vertebrates*. Vols. 1-3. Berlin: Springer Verlag. 2219 pp.
58. Nieuwenhuys R.. 1982. An Overview of the Organization of the Brain of Actinopterygian Fishes. *Amer. Zool.* 22, 287-310.
59. Norris H. W. and Hughes S. P.. 1920. The Cranial, Occipital and Anterior Nerves of Dogfish. *J. Comp. Neurol.* 31: 293-395.
60. Northcutt R. G.. 1996. The Agnathan Ark: The Origin of Craniate Brains. *Brain, Behavior, Evolution.* 48, 237-247.
61. Northcutt R. G.. 1989. Brain Variation and Phylogenetic Trends in Elasmobranch Fishes. *The Journal of Experimental Zoology Supplement.* 2:83-100.
62. Northcutt R. G.. 1984. Evolution of the Vertebrate Central nervous System: Patterns and Processes. *Amer. Zool.* 24:701-716.
63. Northcutt R. G.. 1977. Elasmobranch Central Nervous System Organization and its Possible Evolutionary Significance. Division of Biological Sciences. University of Michigan. Ann Arbor. Michigan. *Amer Zool.* 17:411-429.
64. Northcutt R. G., Neary T. J., and Senn D. G.. 1978. Observations of the Brain of the Coelacanth *Latimeria chalumnae*: External Anatomy and Quantitative Analysis. *J. Morph.* 155, 181-192.
65. Northcutt R. G., and Davis R. E., eds. 1983. *Fish Neurobiology*. Vol. I. Ann Arbor: The University of Michigan Press.
66. Okamura O.. 1966. The Brain of Fishes of the Order Gadida, With Special Reference to its Morphological Differentiation. *Jap. J. Ichthyol.* 13, 103-111.
67. Pagel M. D., and Harvey P. H.. 1989. Taxonomic Differences in the Scaling of Brain on Body Weight Among Mammals. *Science.* 244, 1589-1593.
68. Popper A. N., and Fay R. R.. 1993. Sound Detection and Processing by Fish: Critical Review and Major Research Questions. *Brain, Behavior, Evolution.* 41, 14-38.
69. Ridet J.-M., and Bauchot R.. 1990. Analyse Quantitative de L'encéphale des Téléostéens: Caractères Evolutifs et Adaptatifs de L'encéphalisation, I, Généralités et Analse Globale. *J. Hirnforsch.* 31, 51-63.
70. Romer A. S. y Parsons T. S.. 1981. *Anatomía Comparada*. Interamericana. México.

71. Rosenberg L. J.. 2001. Pectoral Fin Locomotion in Batoid Fishes: Undulation Versus Oscillation. *The Journal of experimental Biology*. 204:379-394.
72. Rossenzweig J. L.. 1993. *Anatomy of the Shark. Text and Dissecting Guide*. Brouwn Publishers. U. S. A.
73. Rooney D. J. and Laming P. R.. 1988. Effects of Telencephalic Ablation on Habituation of Arousal Responses. Within and Between Daily Training Sessions in Goldfish. *Behav. Neur. Biol.*. 49, 83-96.
74. Ruiz C. A.. 1993. Contribución al estudio Osteológico de Elasmobranquios Hipotremados del Golfo de México a Través de la Técnica de Transparentación. Tesis de Prof. Biología. E. N. E. P. Iztacala. U.N.A.M.
75. Smeets W. J. A. J., Nieuwenhuys R., Ten Ponkelaar H. J. And Nicholson C. (Eds). 1997. *The Central Nervous Sistem of Vertebrates. Vol. I*. Springer Verlag, Heidelberg. 551-659.
76. Stell W. K., Walker S. E., and Ball A. K.. 1987. Functional-anatomical Studies on the Terminal Nerve Projection to the Retina of Bony Fishes. In Demski L. and Schwanzel-Fukuda M. (Eds). *The Terminal Nerve (Nervus Terminalis). Structure, Function and Evolution*. Ann. N. Y. Acad. Sci.. 519, 80-96.
77. Stephan H.. 1967. Zur Entwicklung der Insektivoren Nach Merkmalen des Gerhins und die Definition der "basalen Insektivoren". *Zool. Anz*. 179, 177-199.
78. Sweet W. C. and Donoghue P. C. J.. 2001. Conodonts: Past, Present, Future. *J. Paleontology*. 75:1174-1184.
79. Vigh-Teichman I., and Vigh B.. 1983. The System of Cerebrospinal Fluid-contacting Neurons. *Arch. Histol.. Jap.*. 46, 427-468.
80. Von Bartheld C. S., and Meyer D. L.. 1988. Central Projections of the Nervus Terminalis in Lampreys, Lungfishes and Bichirs. *Brain, Behavior, Evolution*. 32, 151-159.
81. Walker W. F.. 1975. *Vertebrate Dissection*. W. B. Saunders. U. S. A.. 201-224 pp.
82. Walker W. F.. 1980. *Vertebrate Dissection*. 6ª Ed.. Saunders College Publishing. U. S. A.
83. Webb J. F., and Northcutt G.. 1997. Morphology and Distribution of Pit Organs and Canal Neuromasts in Non-teleost Bony Fishes. *Brain, Behavior, Evolution*. 50, 139-151.
84. Wenhuis N. R., Ten Don Kelaar H. J., and Nicholson C.. 1998. *The Central Nervous System of Vertebrates. Vol. I*. Springer.

85. Wicht H.. 1996. The Brains of Lampreys and Hagfishes: Characteristics, Characters and Comparisons. *Brain, Behavior, Evolution*. 48, 248-261.
86. Young J. Z.. 1980. *La Vida de los Vertebrados*. Omega. Barcelona. Esp.