



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

CARRERA DE BIOLOGÍA

Comparación morfológica de los tesseræ (macroformaciones prismáticas) del neurocráneo de *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo*, *Carcharinus acronotus* y *Rhizoprionodon terranovae*.

TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGO

PRESENTA
RAYMUNDO ENRIQUE ORTEGA DÁVILA

ASESOR DE TESIS
M. en C. JORGE RICARDO GERSENOWIES RODRÍGUEZ

Tlalnepantla, Edo. de México 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

*Si algo he aprendido de esta maravilla que es la Biología
es que toda pregunta tiene una respuesta,
talvez no ahora, talvez no en un futuro cercano,
pero sin duda alguna hasta los fenómenos que parecen
indescifrables y de complejidad colosal la tendrán,
sin necesidad de culpar a Dios por ello.*

Enrique Ortega D.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al M. en C, Jorge Ricardo Gersenowies Rodríguez asesor de esta tesis y a los maestros y biólogos Alfonso Reyes Olivera, Mario Cárdenas León, Gabriela Sánchez Fabila y Hugo Jesús Castro Cortés el apoyo y la atención prestada para la realización de este trabajo de investigación y por contribuir en mi formación como biólogo.

Mi mas sincero agradecimiento a todas las personas que lograron impactar mi vida con diversos sentimientos, quienes me tendieron la mano cuando había caído, quienes siempre tenían una palabra de aliento, quienes conmigo compartieron buenas y malas costumbres y experiencias y me dieron consejos buenos y no tan buenos, quienes me mostraron algunos caminos que probablemente no conocería, quienes me hacían saber mis errores, con quienes pude compartir mi inmadurez, quienes me ayudaron a hacer frente a mis miedos, en quienes podía confiar y mostrarme tal como soy, quienes retiraron la venda de mis ojos, quienes por supuesto no dudarían en dar su vida por mi, a todos ustedes que han llenado mi vida y que encontrarán su lugar en estas palabras les dedico la presente, muchas GRACIAS.

A esas personas por quienes estoy en este universo, quienes me han guiado por un buen camino haciendo un excelente trabajo, quienes han luchado incansablemente para cubrir mis necesidades materiales y sentimentales, a esas dos personas que tan amo: Mis padres.

A esa mujer en quien puedo depositar toda mi confianza sin miedo a ser defraudado, quien me da su apoyo en todos los aspectos sin siquiera dudarlo, esa mujer dotada de calidad humana a quien no acostumbro decirle cuanto le amo, Janet.

A esa hermosa niña inteligente y con un gran futuro, a esa hermosa niña que tanto amo a quien nunca se le acaban las preguntas y los gestos de amor. Angélica

ÍNDICE DE CONTENIDO

Resumen.....	5
1. Introducción.....	6
2. Antecedentes.....	9
2.1 Estudios de los tesserae.....	9
2.2 Clasificación (Compagno, 2005).....	13
2.3 Especies estudiadas.....	13
<i>Sphyrna lewini</i> (Griffith y Smith, 1834).....	13
<i>Sphyrna tiburo</i> (Linnaes, 1758).....	16
<i>Rhizoprionodon terranovae</i> (Richardson, 1836).....	19
<i>Carcharinus acronotus</i> (Poey, 1860).....	22
3. Justificación.....	24
4. Hipótesis.....	24
5. Objetivos.....	25
5.1 Objetivo general.....	25
5.2 Objetivos particulares.....	25
6. Material y Métodos.....	26
7. Resultados.....	28
7.1 Obtención de las cabezas.....	28
7.2 Determinación de las zonas.....	39
7.3 Descripción de los tesserae.....	31
7.4 Analisis de Varianza bifactorial y prueba de Tuckey para el tamaño y densidad de los tesserae entre las cuatro especies.....	34
7.5 Analisis de Varianza bifactorial y prueba de Tuckey para el tamaño y densidad de los tesserae entre sphyrnidos.....	36
8. Discusión.....	42
9. Conclusiones.....	46
10. Bibliografía.....	47
11. Anexo.....	51

RESUMEN

El esqueleto de los peces elasmobranquios tiene la particularidad de ser duro pero flexible y resistente a tensión mecánica, está formado por cartílago del tipo hialino el cual está mineralizado con una o más capas de pequeños mosaicos llamados tesserae, también conocidos como cartílago prismático, que le confieren estas características. Los tesserae aquí estudiados fueron analizados en el neurocráneo de las especies de tiburones *Sphyrna lewini*, *Carcharinus acronotus*, *Rhizoprionodon terranovae* y *Sphyrna tiburo*, encontrando que existen diferencias significativas inter e intraespecíficas en la densidad por unidad de área, el tamaño y la forma de los mismos, diferencias que se atribuyen a la dispersa calcificación del cartílago prismático. Además también se describe la morfología de los tesserae y los poros que deben servir para transportar gases y nutrientes hacia el cartílago que se encuentra debajo para seguir calcificando el esqueleto.

ABSTRACT

Elasmobranchs skeleton has the particularity to be hard but flexible and strong to mechanical force, is formed by cartilage, of hyaline kind which is mineralized with one or more layers of mosaics called tesserae known as prismatic cartilage, these ones give it those features. Tesserae here studied, was analyzed into the neurocranium of *Sphyrna lewini*, *Carcharinus acronotus*, *Rhizoprionodon terranovae* and *Sphyrna tiburo* sharks species, founding significant differences among species and zones, on density for area unit, the shape and size, these differences are credit to spread calcification of prismatic cartilage. In addition has been described the tesserae morphology and pores that should serve like transporter of gases and nutrients toward beneath cartilage, to continue with skeletal calcification.

1.- INTRODUCCIÓN.

El esqueleto proporciona a los vertebrados, la forma del cuerpo, soporta su peso, ofrece un sistema de palancas que junto con los músculos produce movimientos y protege las partes blandas tales como nervios, vasos sanguíneos y diferentes vísceras. El sistema esquelético se compone de un exoesqueleto y de un endoesqueleto. El exoesqueleto se forma del tegumento, la dermis da lugar al hueso y la epidermis a la queratina. El endoesqueleto se forma a partir del mesodermo y no del tegumento. Los tejidos que contribuyen a la formación del endoesqueleto incluyen al tejido conjuntivo fibroso, hueso y cartílago (Kardong, 1999).

El cartílago es un tipo de tejido conjuntivo que forma una parte importante del esqueleto de todos los vertebrados, aunque en formas superiores esta muy reducido siendo sustituido por hueso durante su ontogenia la mayor parte del esqueleto está formado de cartílago (Weichert, 1978; Mason y Schaefer, 2005). En los peces elasmobranquios (tiburones, rayas y holocéfalos) el esqueleto no pasa del estado cartilaginoso del tipo del cartílago hialino, a diferencia del cartílago articular de mamíferos que también es cartílago hialino, este está mineralizado con una o más capas formando un mosaico de pequeños bloques calcificados de fosfato de calcio en forma de hidroxipatita llamados tesserae (Mason, et al. 2005; Mason y Schaefer, 2005; Takagi, et. al 1984; Summers, 2000).

El cartílago posee las características de ser un tejido duro pero flexible, la matriz está formada principalmente por condroitín-sulfato, elastina y colágeno. En la matriz existen espacios denominados lagunas que alojan a los condrocitos y está rodeada por un pericondrio fibroso. A diferencia del hueso, el cartílago no recibe aporte sanguíneo directamente, los vasos sanguíneos irrigan únicamente la superficie del pericondrio, así los nutrientes y gases deben pasar de la sangre a los condrocitos por difusión a través de la matriz interpuesta (Kardong, 1999). El cartílago hialino tiene una apariencia translúcida y reluciente, es claro y azulado, (Kardong, 1999) en elasmobranquios está reforzado con los tesserae, al tipo de cartílago con esta mineralización se le conoce como prismático, calcificado o mineralizado según el autor, y es una sinapomorfía del grupo (característica exclusiva), además de los gonopterigios (Summers, 2000). Se cree que todos los tiburones y rayas extintos poseían este carácter, pero se desconoce su historia evolutiva (Mason y Summers, 2006).

El esqueleto cartilaginoso no es tan duro ni rígido como el hueso, sin embargo, los elasmobranquios son capaces de alcanzar una velocidad de nado de 60 Km/h aún teniendo un peso de cerca de 10 toneladas y son especialistas en devorar presas duras, como cangrejos, caracoles y mejillones (Summers, 2000). Se cree que los tesseræe sirven para endurecer el esqueleto incrementando su fuerza y dando rigidez adicional sin un incremento excesivo de peso, aparecen en donde la fuerza es particularmente importante como en mandíbulas y columna vertebral, (Martin, 2003), forman un sistema de soporte interno y externo para los elementos de las aletas en rayas (Schaefer y Summers, 2005). El cartílago prismático exhibe complejos arreglos y morfologías que varían según la especie, en algunas especies ésta mineralización está dispersa en animales jóvenes y crece para cubrir elementos esqueléticos con la edad, en otros está presente en todo el esqueleto desde el nacimiento. Para acomodarse al crecimiento y continuar cubriendo elementos esqueléticos, los tesseræe deben cambiar en densidad total y/o tamaño, las variaciones también pueden deberse a los hábitos alimenticios, y la localización en el cuerpo (Mason y Schaefer, 2004; Mason y Summers, 2006).

Se cree que la mineralización del cartílago o formación de los tesseræe se da por la fusión de vesículas con alto contenido mineral, secretadas por los condrocitos durante la fase de mineralización, los calcosferitos globulares resultantes se combinan para formar una capa en donde por mineralización adicional se transforma gradualmente en cartílago prismático, ésta sucesión ocurre como un gradiente de calcificación del cartílago hialino subyacente. La fase no mineralizada y la mineralizada son elemental y morfológicamente distintas (Mason, et al., 2005). La degradación total o parcial de glicosaminoglicanos sulfatados y proteoglicanos pueden ser un requisito para la calcificación del cartílago (Takagi et al., 1984) en contraparte con el incremento dramático de calcio y fósforo en la mineralización, los calcosferitos globulares son empaquetados dentro de la red de fibras de colágeno que ancla a los tesseræe al cartílago hialino. Estas fibras de colágeno podrían guiar la formación de los tesseræe; cristales individuales de hidroxapatita de calcio pueden ser vistos “caminando” fuera del borde mineral sobre las fibras mineralizadas. Las divisiones individuales entre los tesseræe son afiladas y forman fisuras con comunicación directa al cartílago no mineralizado que está por debajo. Como el cartílago es avascular, estos pasajes podrían ser una vía para el paso de los nutrientes al interior del elemento esquelético (Mason y Summers 2006; Dean et al., 2005).

Se han propuesto diferentes niveles de organización en el cartílago mineralizado, en el cual la orientación o talla de los cristales delimitan tres tipos básicos de calcificación; areolar, globular y prismático, que interactúan en dos tipos de cartílago diferentes, vertebral y tesseratizado. El esqueleto tesseratizado (compuesto de bloques de tesserae) incluye calcificación globular y prismática, la cual rodea al cartílago no mineralizado, mientras que el cartílago vertebral usualmente contiene los tres tipos de calcificación. La calcificación areolar está presente en el centro vertebral de la mayoría de los elasmobranchios, la calcificación prismática está siempre asociada al pericondrio y es tan densa que refracta la luz, mientras que la calcificación globular es un tejido que está moderadamente mineralizado por esférulas fusionadas de hidroxapatita de calcio a nivel de la nanoescala (40-55nm) fusionadas. La calcificación prismática y globular típicamente ocurre en bloques de tejido calcificado (tesserae) que forma un mosaico continuo entre el pericondrio y el núcleo cartilaginoso no mineralizado. La gradación dentro de un solo tesserae va de la calcificación globular en la superficie pericondral interna a la calcificación prismática en la superficie pericondral externa lo que incrementa la posibilidad de que representen estadios ontogénicos de progresiva mineralización del tejido, aunque no hay evidencia publicada. También ha sido propuesto que estas dos formas de calcificación son de un origen celular completamente diferente, siendo la calcificación prismática de un origen endocondral y la globular de un origen pericondral (Mason y Summers, 2006).

Múltiples capas de tesserae han sido encontradas en el tiburón fósil xenacanthine (Summers, 2000), sin embargo se creía que estaban limitados a la articulación mandibular, pero múltiples capas de tesserae fueron encontradas en un estudio hecho en las mandíbulas de la raya nariz de vaca *Rhinoptera bonasus*, en este caso cubriendo una mayor superficie mandibular (Summers, et al. 1998). Un examen realizado a algunas especies revelan que múltiples capas de tesserae son un fenómeno común en el morro del tiburón sierra *Pristis pectinatus*, hay tres o cuatro capas en la superficie externa del morro y seis o más en las paredes que corren internamente en toda su longitud, en el tejido esquelético de *Isurus oxyrinchus* e *Hidrolagus colliei* se presenta más de una capa de tesserae en las mandíbulas (Summers, 2000). Sobre las cinturas pectorales de *Milyobatis californica*, *Urobatis halleri*, *Gymnura marmorata* y *Rhinobatus productus*, también se ha encontrado esta forma de calcificación (Dean y Schaefer, 2004).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

¿Existen diferencias en las características cuantitativas como densidad por unidad de área y tamaño, y cualitativas como la forma y tamaño relativo de los poros de los tesserae en el neurocráneo de *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo*, *Carcharinus acronotus* y *Rhizoprionodon terranova*? de ser así ¿Están estas diferencias relacionadas con algún hábito ya sea alimenticio, de nado, filogenético o al grado de desarrollo del organismo?

2. ANTECEDENTES

2.1 Estudios de los tesserae.

En un artículo de 1991, Dingerkus y sus colaboradores (citados en Martin, 2003) examinaron los tesserae de cerca de 50 especies de tiburones modernos. Encontrando que las mandíbulas de especímenes grandes de la mayoría de las especies tenían solo una capa de tesserae, pero que tres especies, el tiburón toro (*Carcharhinus leucas*), el tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*) y el tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*), tenían tres o más capas dependiendo del tamaño del cuerpo. El mayor número de capas de tesserae encontradas en tiburones fueron cinco, en un tiburón de 16 y otro de 18 pies (5 y 5.5m) del Gran blanco (*Carcharodon carcharias*). El gran tiburón blanco por lo tanto tiene una mandíbula excepcionalmente fuerte y dura capaz de resistir las grandes fuerzas a las cuales está sujeta. Summers en 2000 estudió las características que hacen posible que las rayas de la Familia Miliobatidae, sean especialistas en alimentarse de presas duras, como crustáceos y moluscos, estas características incluyen, una placa dental plana con un ligamento dental elástico, múltiples capas de cartílago calcificado sobre la superficie de las mandíbulas, centros calcificados que corren a través de las mandíbulas y un sistema de palanca que amplifica la fuerza de los músculos aductores. El cartílago calcificado exhibe analogías con el espesamiento cortical y trabeculación del hueso, presentando primero múltiples capas de calcificación y núcleos de calcificación secundarios.

En el mismo año (Summers, 2000) reportó que la raya nariz de vaca *Rhinoptera bonasus* se alimenta periódicamente de invertebrados que habitan en prados de plantas marinas, que poseen caparazón, esto lo hacen con la ayuda de sus mandíbulas, que están hechas de cartílago calcificado con bloques de tesserae. Las mandíbulas de la raya exhiben esta superficie de mineralización, pero en cortes transversales del cartílago muestran que los núcleos mineralizados (trabécula), están compuestos de columnas de tesserae, los cuales corren a través del centro de este tejido. Los núcleos están concentrados en la región donde las placas dentales aplastan a sus presas, y están dispuestos para distribuir la carga de fuerza de la mordida en las capas de tesserae del lado opuesto de la mandíbula. Los huesos están generalmente endurecidos por el espesamiento de la capa externa de hueso compacto pericondrial (corteza) o por el incremento de la trabeculación interna. Los núcleos o trabécula

en la cavidad medular de los huesos largos de mamíferos siguen las líneas de fuerza generadas durante la carga normal. En esta raya se encontraron estructuras análogas a estas modificaciones morfológicas. El análogo al espesamiento cortical es el depósito de múltiples capas de tesseræ sobre la superficie del cartílago. Se creía que este carácter estaba limitado a tiburones extintos, pero recientes estudios hechos en carcarinidos y lamnidos de aproximadamente 4 m de largo revelaron hasta siete capas de mineralización en la articulación de las mandíbulas. Encontraron que dos capas de tesseræ cubren la superficie entera de la mandíbula de la raya *Rhinoptera bonansus*, con más de seis capas de tesseræ presentes en algunas áreas. Un examen de neonatos a esta raya, antes de que haya llegado a alimentarse exógenamente, muestra que la trabécula está ya presente en las mandíbulas. Este hallazgo, combinado con los patrones de trabeculación en individuos grandes, sugieren que la trabécula crece en longitud, por adición de tesseræ al final de las columnas, e incrementa su complejidad al ramificarse en la superficie, lo que le permite incrementar la longitud, conforme las mandíbulas crecen.

Mason y Schaefer en 2004 examinaron talla y patrones de cobertura de los tesseræ en series ontogenéticas, de varias especies de elasmobranquios para determinar los patrones de crecimiento y/o multiplicación de los tesseræ, midiendo y contando los tesseræ en un área cuadrada de 5 mm en la cintura pectoral de *Myliobatis californica*, *Urobatis halleri*, *Gymnura marmorata*, y *Rhinobatos productus* mostrando una variación significativa entre especies.

Posteriormente Mason y Schaefer en 2005 presentaron un trabajo en donde examinaron la talla y patrones de cobertura de los tesseræ en series ontogenéticas, del cráneo de rayas para elucidar los patrones y procesos de mineralización en elasmobranquios. En ambas especies los tesseræ llegaban a ser más grandes y más numerosos con el crecimiento, proporcionando evidencias de que los tesseræ continúan creciendo mientras otros tesseræ están siendo formados. Geométricamente los cuadrados y los hexágonos son más efectivos que otras formas para el complejo mosaico planar superficial (y por lo tanto para recubrir los elementos esqueléticos), por lo tanto se esperarían que el área promedio de los tesseræ debe ser relativamente consistente y que los hexágonos y cuadrados deben exceder en número otras formas. Sus datos soportan dos hipótesis indicando que a pesar de las especies y la ontogenia, la mayoría de los tesseræ son similares en talla y forma hexagonal.

Schaefer y Summers en 2005 encontraron que los elasmobranquios Batoideos (mantas y rayas) poseen una variación en los patrones de sus tesseræ en los elementos esqueléticos que forman un sistema de soporte interno y externo para diferentes elementos de las aletas pectorales. Esta variación está correlacionada filogenéticamente y con el estilo de nado. Usaron un sistema de prueba para el análisis de las variables estructurales de los elementos esqueléticos individuales y sus articulaciones. También presentaron datos que muestran endurecimientos asociados con los cambios en los patrones de calcificación. En base a la localización filogenética y morfológica, de estos patrones, hipotetizaron que esta variación es una adaptación a diferentes regímenes de estrés impuesto por diferentes estilos de nado.

Posteriormente Schaefer y Summers en el mismo año describieron dos tipos de calcificación, en costra y en cadena en los radios de las aletas de Batoideos, los cuales están completamente mineralizados, siendo la calcificación en costra la más abundante. Pudieron determinar la variación interespecífica e intraespecífica en los patrones de mineralización y arreglos de unión en las aletas de batoideos. Esta variación ocurre en distintos niveles de organización, que denominaron escala fina (patrones de calcificación), escala media (forma y estructura individual de los radios) y escala gruesa (arreglo de los radios). Los radios de batoideos basales, torpedinidos, narcinidos, pristidos, platyrinidos, y rinobatidos, están cubiertos con una capa continua y completa de pequeños tesseræ, (menos 1 mm de diámetro) en forma de calcificación en costra, esta calcificación es observada también en el esqueleto axial de batoideos y otros elasmobranquios, así como en los radios de otras especies derivadas (Gymnuridae y Miliobatidae). En varias familias (Dasyatidae, Potamotrygonidae, Rajidae, Urotrigonidae, y Urolophidae) encontraron otro tipo de calcificación a la cual llamaron en cadena, donde la cobertura de los tesseræ se encuentra muy reducida. En esta taxa la calcificación no cubrió el radio completamente, pero esto ocurría con un número variable de cadenas sobre la superficie dorsal, ventral, anterior y posterior del radio, cubriendo tanto el extremo proximal como distal del radio. El grado de calcificación en cadena varía con la posición del radio en la aleta. Los elementos mediales están más fuertemente calcificados y tienen patrones de calcificación más complejos. En los radios extremadamente mineralizados, los tesseræ están arreglados como una cesta de cadenas entrelazadas que recubre el elemento esquelético. El número de cadenas y su interconectividad decrece con el incremento en la distancia con el complejo pterigial. La calcificación en animales inmaduros aparece dispersa desde el eje axial del cuerpo hacia los márgenes de la aleta. En nadadores ondulatorios la calcificación en cadena está reducida

mientras que la calcificación en costra es característica de oscilatorios y nadadores ondulatorios axiales. Ambos tipos de nado experimentan diferentes niveles de líneas de fuerzas sobre el esqueleto, y por lo tanto requieren diferentes endurecimientos flexibles.

Mason y sus colaboradores en 2005 estudiaron la ultraestructura del cartílago prismático con microscopía electrónica, reportaron que los tesserae están formados por la fusión de vesículas con alto contenido mineral, secretadas por los condrocitos en la fase de mineralización. Los resultantes calcosferitos globulares emergen para formar una capa continua que gradualmente se transforma en cartílago prismático por futuras mineralizaciones. Examinaron la interfase entre el cartílago calcificado y no calcificado, para elucidar los procesos involucrados en la calcificación del cartílago. Concluyeron que la fase mineralizada y no mineralizada son morfológica y elementalmente distintas. El calcio y fósforo se incrementan dramáticamente en la mineralización donde los calcosferitos globulares están empaquetados en fibras de colágeno, que anclan los tesserae al cartílago hialino subyacente. Estas fibras de colágeno pueden guiar la formación de los tesserae, cristales individuales de hidroxapatita de calcio pueden ser desplazados fuera del borde mineral sobre las fibras mineralizadas. Los conglomerados de hidroxapatita de calcio son pequeños (25-33 nm) y se encuentran más apretadamente empaquetados sobre la superficie del tesserae. Entre los tesserae se forman divisiones con comunicación directa al cartílago no mineralizado que está por debajo. Como el cartílago es avascular, estos pasadizos pueden comunicar nutrientes al interior del elemento esquelético. La interfase no es lineal debido a que fases mineralizadas aisladas están embebidas en tejido no mineralizado y viceversa.

Summers y Mason en 2006 presentaron diferentes niveles de organización en los cuales la relación orientación/talla de los cristales, permitía delimitar tres tipos de calcificación (areolar, globular y prismática) que interactúan en dos tipos esqueléticos, cartílago tesserificado y vertebral. El cartílago tesserificado está compuesto por bloques (tesserae) de cartílago calcificado (globular y prismático) sobre una matriz de cartílago no mineralizado, mientras que el cartílago vertebral usualmente contiene los tres tipos. Esto sucede en ausencia de vasos sanguíneos, y es de gran importancia ya que le brinda al cartílago resistencia a tensión mecánica y elasticidad sin ser tan pesado.

2.2 Clasificación (Compagno, 2005).

Phylum *Chordata*

Subphylum *Craniata*

Infraphylum *Vertebrata*

Clase *Chondrichthyes*

Subclase *Elasmobranchii*

Orden *Squaliformes*

Familia *Sphyrnidae*

Especies ***Sphyrna lewini***

Sphyrna tiburo

Familia *Carcharhinidae*

Especie ***Rhizoprionodon terraenovae***

Especie ***Carcharinus acronotus***

2.3 Especies estudiadas.

Sphyrna lewini (Griffith y Smith, 1834)

Sus nombres comunes son cachona, cornuda, martillo, tiburón martillo y pez martillo. Es el miembro más abundante de la familia, con un tamaño típico de entre 250 y 300 cm con un máximo de 420 cm. Presenta la porción anterior de la cabeza expandida lateralmente en 2 lóbulos cefálicos, que dan a la cabeza una forma de martillo; se diferencia de las demás especies por tener el borde de ataque de la cabeza ancho y curvado hacia atrás, con una destacada hendidura en el centro y 2 lóbulos más pequeños a cada lado (Fig. 1). La forma ancha y aplanada proporciona la fuerza de sustentación durante la natación, aumentando considerablemente la eficiencia hidrodinámica. El incremento de la superficie permite la expansión de muchos sistemas sensoriales importantes. Los ojos y las narinas se sitúan en los extremos de la cabeza; los electrorreceptores y la línea lateral cubren una superficie más amplia (Tricas *et al*, 1998 y Bester, 2006).



Fig. 1. Imagen de *Sphyrna lewini* (Burns, 2006)

Posee aletas pectorales de pequeñas dimensiones (en parte debido a la forma de la cabeza) con el extremo inferior negro. Las aletas pélvicas no tienen forma de hoz. El dorso es de color gris amarronado u oliváceo con el vientre blanco (Ferrari *et al*, 2001). Los dientes son pequeños con las cúspides ligeramente aserradas sobre bases largas. La maxila contiene dientes que son estrechos y triangulares con los primeros tres casi simétricos y erectos y los otros incrementan oblicuamente hacia las esquinas de la boca. Progresando hacia el margen de la boca los dientes llegan a ser más rectos a lo largo del margen interior y más profundamente curvados en los márgenes externos. Los dientes inferiores son más erectos y delgados que los superiores (fig. 2). Los dentículos dérmicos están parcialmente sobrepuestos, exponiendo la piel. Cada dentículo es delgado y moderadamente arqueado con forma de tres puntas en individuos pequeños y cuatro o cinco en tiburones grandes. Estas puntas corren sobre la longitud media de cada dentículo o navaja. El margen axial del dentículo es el mas largo con pedicelos cortos y delgados (Bestler, 2006).

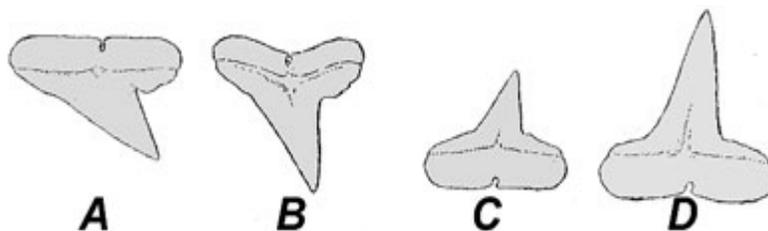


Fig. 2. Dentición de *Sphyrna lewini*. A. Doceavo diente superior, B. Cuarto diente superior, C. Onceavo diente inferior, D. Tercer diente inferior. (Bestler, 2006).

Se distribuye en la mayoría de las aguas tropicales y templadas, en zonas costeras sobre las plataformas continentales e insulares y en mar abierto, alejados de la plataforma continental hasta profundidades de 300 m. También se adentran en bahías someras y estuarios (Tricas et al, 1998 y Bester, 2006).

El tiburón martillo es circumglobal, residiendo en las costas de temperatura calida y mares tropicales. En el oeste del océano Atlántico, este tiburón se encuentra desde Nueva Jersey hasta el sur de Brasil incluyendo el Golfo de México y el Mar Caribe; y en el Este del Atlántico del mar Mediterráneo a Namibia. La Distribución en el indopacífico incluye del sur de África y el Mar Rojo, en todo el océano Indico, y de Japón a Nueva Caledonia, Hawai, y Tahití. Lejos de las costas del sur de California hasta el Ecuador y en el sur de Perú son localidades donde el tiburón martillo se encuentra (Bester, 2006) (fig.3).

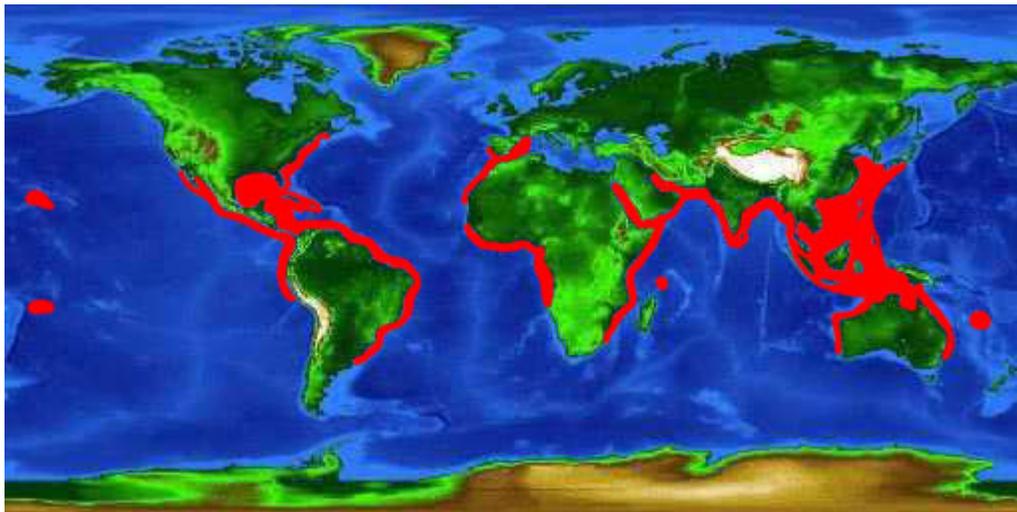


Fig. 3. Mapa de Distribución geográfica de *Sphyrna lewini*. (Bester, 2006).

Su dieta consiste de organismos nectónicos, principalmente de peces óseos, cubriendo el 88% de su alimentación (Bowman et al., 2000) como sardinas, arenques, dorados, escorpiones, meros, salmonetes, barracuda, caballas, peces loro, anguilas, así como de pequeños elasmobranquios tal como el tiburón de puntas blancas, tiburones de arrecifes, tiburón ángel y rayas de aguijón y también de calamares, crustáceos y cefalópodos (fig. 4). Las espinas de las rayas de aguijón son encontradas entre 50 o más en la boca o sistema digestivo frecuentemente (Hennemann, 2001 y Bester, 2006).



Fig. 4. Algunos organismos de la dieta de *Sphyrna lewini* (Froese y Pauly, 2007).

Sphyrna tiburo (Linnaeus, 1758)

Sus nombres comunes son lanetón, cachona, cornuda tiburo, cornuda de corona, sarda cachona, tiburón bonete del pacífico y es de las especies más pequeñas de los sphyrnidos. Es un pez martillo de pequeño tamaño de entre 80 y 120 cm, con un máximo de 150 cm. Se diferencia de las otras especies de la familia por su cabeza lisa, redondeada y en forma de pala (fig. 5). El cuerpo tiene un color pardo grisáceo liso en el dorso que cambia gradualmente a un tono más pálido en el vientre, las aletas pectorales son cortas y tienen el margen posterior recto. La aleta anal es ligeramente cóncava pero carece de muesca, cuando nada mueve la cabeza de lado a lado y el cuerpo es moderadamente compacto (Tricas *et al*, 1998).



Fig. 5. *Sphyrna tiburo* (Tricas et al., 1998).

La dentición incluye dientes frontales afilados con cúspides sólidas sin aserraciones, seguidos de dientes con cúspides oblicuas y después molares planos más atrás (fig. 6). El espacio entre los denticulos dérmicos es muy reducido, las crestas están abruptamente levantadas siendo 5 y 5 los márgenes dentales que son afilados (Bester, 2006).

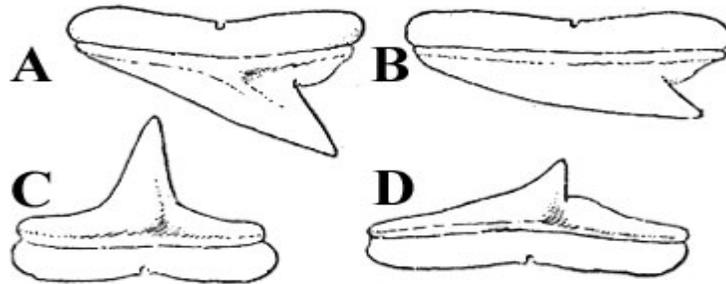


Fig. 6. Dentición de *Sphyrna tiburo*. A. Cuarto diente superior B. Décimo diente superior C. Segundo diente inferior D. Séptimo diente inferior. (Bester, 2006).

Limitado a aguas cálidas, se distribuye en el Atlántico occidental (de Carolina del Norte hasta Brasil) y el Pacífico oriental (de California a Ecuador) es también común en el mar Caribe, Cuba y Bahamas raro en Bermuda. (Fig. 7) Es abundante en la zona de rompientes, en bahías y estuarios, en arrecifes coralinos y rocosos, insulares y continentales, y sobre fondos arenosos o fangosos. También se encuentra en las aguas de la plataforma

continental hasta unos 80 m de profundidad (Ferrari *et al*, 2001 y Tricas *et al*, 1998). Viajan diariamente grandes distancias, siguiendo cambios de temperatura en el agua. Se le encuentra cerca del Ecuador durante el invierno, moviéndose sobre las latitudes durante el verano. Busca temperaturas cercanas a los 21° C. (Bester, 2006).



Fig. 7. Mapa de la Distribución geográfica de *Sphyrna tiburo*. (Bester, 2006).

Se alimenta durante la luz del día principalmente de organismos zoobentónicos que cubren el 90.5% de su dieta, como crustáceos y moluscos (cangrejos nadadores, gambas, gambas mantis, mejillones, percebes, isópodos y cefalópodos), el 9.5% restante consiste en pequeños peces (Hennemann, 2001; Lessa y Almeida, 1998) (fig. 8). Ocasionalmente se alimenta sobre pastos marinos de peces e invertebrados que encuentran en madrigueras coralinas. Las presas de las cuales se alimenta están correlacionadas con las estacionalidad así como con el hábitat. Aunque los cangrejos son su principal alimento durante el otoño la diversidad de sus presas aumenta. El nado es lento pero al detectar a sus presas tienen una rápida aceleración para atacar su objetivo, y la presa es entonces mordida con sus dientes molariformes (Bester, 2006). Forma grandes bancos que migran a latitudes más cálidas durante el invierno y a otras más frías en verano (Ferrari *et al*, 2001). Es una especie muy estudiada por su comportamiento migratorio y pequeño tamaño y por su relación con otros individuos de su misma especie (Tricas *et al*, 1998).



Fig. 8. Algunos organismos de la dieta de *Sphyrna tiburo* (Froese y Pauly, 2007).

Rhizoprionodon terraenovae (Richardson, 1836)

Sus nombres comunes son cazón, cazón chino, cazón ley, cazón picudo atlántico, tollito, y tollo hocicón. Se trata de un tiburón pequeño e inofensivo con una longitud de entre 80 y 110 cm con un máximo de 120 cm. Posee un morro alargado y parabólico que es aproximadamente el 4% de la longitud total con líneas labiales superiores alargadas y unos ojos relativamente grandes y adyacentes a la punta de la boca. A veces los flancos están salpicados de puntos blancos y las aletas bordeadas de blanco. La primer aleta dorsal es mucho mayor que la segunda, las aletas pectorales son cortas y las pélvicas muy pequeñas. La aleta anal parte del frente del origen de la segunda aleta dorsal y su margen posterior es ligeramente cóncavo o casi recto (Fig. 9). La coloración varía en tonos de gris, olivo, azul y café, tiene márgenes negros en las aletas dorsal y caudal. (Tricas *et al*, 1998; Ferrari *et al*, 2001 y Delius y Morgan, 2006).



Fig. 9 *Rhizoprionodon terranovae*. (Delius y Morgan, 2006).

Las mandíbulas superior e inferior tienen 24 o 25 dientes triangulares y oblicuos, con una suave aserración en los márgenes externos (fig. 10). Los dentículos dérmicos son muy pequeños y cercanamente espaciados, sobreponiéndose las crestas, son tan amplios como largos, hay de tres a cinco quillas y de tres a cinco dientes en el lado posterior de cada punta (Delius y Morgan, 2006).

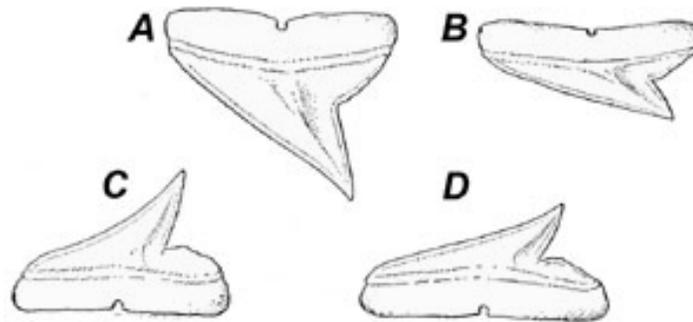


Fig. 10. Dentición de *Rhizoprionodon terranovae*. A. Cuarto diente superior B. Décimo diente superior C. Cuarto diente inferior D. Octavo diente inferior. (Delius y Morgan, 2006).

Están distribuidos por toda la costa norte de América y en el Golfo de México. Es un habitante común de las aguas someras litorales a lo largo de las plataformas continentales e insulares. (Fig. 11) Frecuenta los lechos de hierba marina, los arrecifes coralinos, estuarios y

desembocadura de ríos pues tolera con facilidad salinidad baja pero no penetra demasiado en agua dulce (Tricas *et al*, 1998; Ferrari *et al*, 2001 y Delius y Morgan, 2006).

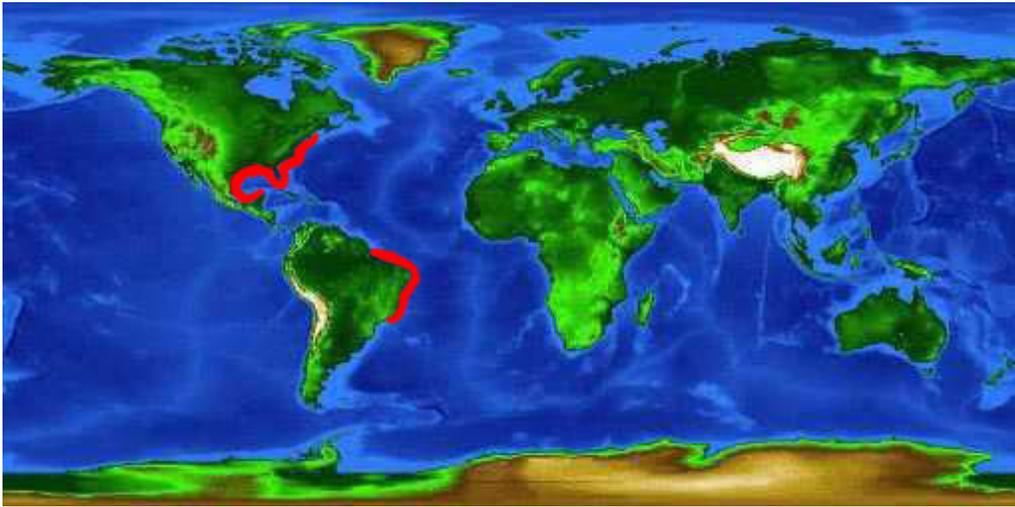


Fig. 11. Mapa de distribución geográfica de *Rhizoprionodon terraenovae*. (Delius y Morgan, 2006).

Su dieta es principalmente nectívora ocupando el 86.2%, 4.8% son organismos del zoobentón y el 9% es de restos de animales (Bowman *et al.*, 2000). Sus presas incluyen pequeños peces óseos (arenques, anguilas serpiente, pejerreis, lábridos, pequeños carángidos, roncadore, mojarra, peces rana y lima), calamares, gambas, cangrejos, anélidos y gasterópodos (particularmente sus pies) (fig. 12) (Hennemann, 2001). Esta especie costera es comúnmente pescada para el consumo humano (Tricas *et al*, 1998).



Fig. 12. Algunos organismos de la dieta de *Rhizoprionodon terraenovae*. (Delius y Morgan, 2006).

Carcharinus acronotus (Poey, 1860)

Sus nombres comunes son nariz negra, cazón amarillo, sarda y tiburón amarillo. El tamaño de este tiburón es de unos 120 cm y en ocasiones hasta 200 cm. La silueta general es la típica de los jaquetones. El hocico es largo y redondeado, con una característica mancha oscura o negra en el lado inferior visible sobre todo en los individuos más jóvenes. La coloración del resto del cuerpo es gris, marrón o a veces amarillenta en el vientre. (Fig. 13) Una especie relativamente común y de pequeñas dimensiones, considerada no agresiva pero de la que se ha señalado el comportamiento de amenaza característico de numerosos carcarínidos (Ferrari *et al*, 2001 y Bester, 2006).

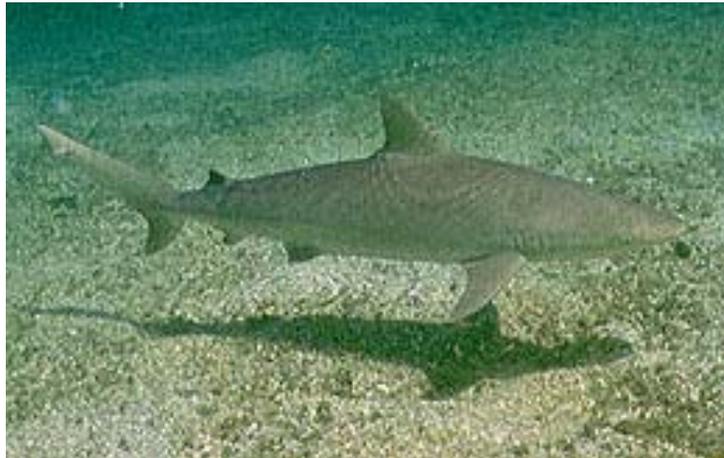


Fig. 13. *Carcharinus acronotus*. (Ferrari *et al.*, 2001).

La maxila tiene de 12 a 13 filas de dientes a cada lado con 11 o 12 filas en la mandíbula. Los dientes en la mandíbula son moderadamente delgados y triangulares con la cúspide oblicua con aserraciones mas bastas en la base que en las puntas, la mandíbula también tiene aserraciones y las bases son mas anchas (fig. 14).

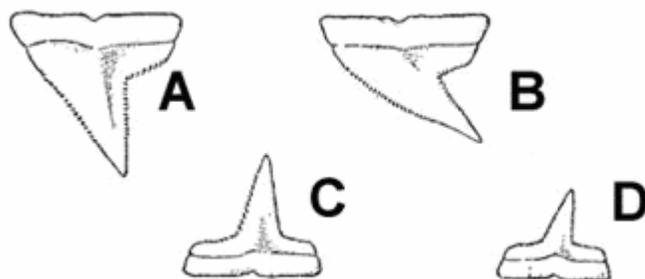


Fig. 14. Dentición de *Carcharinus acronotus* A. Tercer diente superior B. Octavo diente superior C. Tercer diente inferior D. Octavo diente inferior. (Bester, 2006).

Su distribución es en el Océano Atlántico occidental templado, subtropical y tropical, desde Carolina del norte hasta el sur de Brasil (Fig. 15). Habita aguas costeras y próximas a la plataforma continental, en fondos arenosos y coralinos, hay segregaciones por tamaño y sexo en esta especie, los juveniles se encuentran en aguas poco profundas y los adultos en mayores profundidades (9 m) se sabe que forman grandes cardúmenes asociados a lisas y anchoas (Ferrari *et al*, 2001 y Bester, 2006).



Fig. 15. Mapa de Distribución Geográfica de *Carcharinus acronotus*. (Bester, 2006).

El nado de esta especie es rápido y su dieta es nectívora en un 98.2%, el 2.8% restante consiste de organismos zoobentónicos (Cortés, 1999). Se alimenta de pequeños peces como el pez alfiler, roncadores, porgies, anchoas, pez puercoespín, peces globo y de algunos pulpos. (fig. 16) (Bester, 2006).

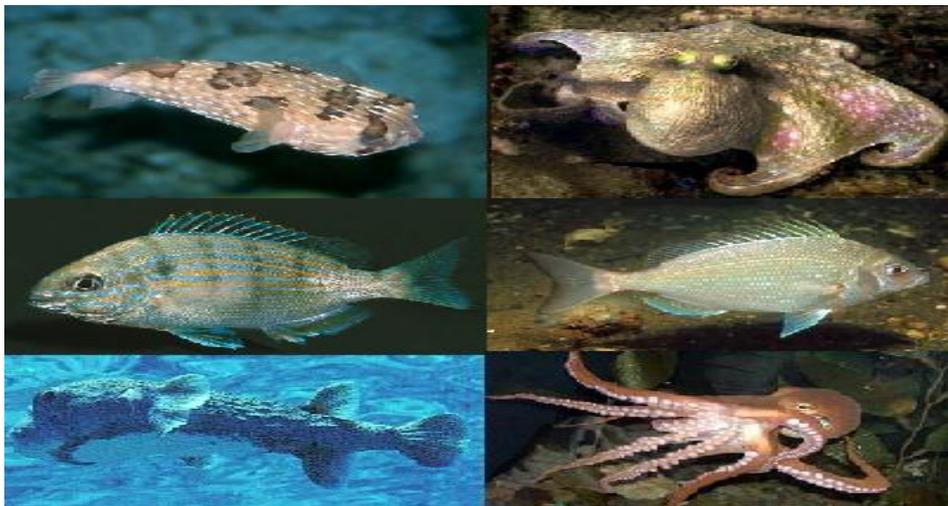


Fig. 16. Algunos organismos de la dieta de *Carcharinus acronotus* (Froese y Pauly, 2007).

3.- JUSTIFICACIÓN

Ya que los estudios hechos acerca de los tesserae del cartílago hialino del esqueleto de los elasmobranquios son escasos, y no existen en particular del neurocráneo de tiburón, este trabajo tiene el propósito de realizar dicho estudio en las especies *Carcharinus acronotus*, *Rhizoprionodon terranova*, *Sphyrna lewini* y *Sphyrna tiburo*, especies que son de importancia comercial.

4.-HIPÓTESIS

Si la forma, densidad y tamaño de los tesserae están relacionados con algún hábito, ya sea alimenticio, de nado, el grado de desarrollo del organismo o su posición en el neurocráneo el cual esta sometido a diferente estrés mecánico, entonces debería existir una variación significativa inter e intraespecíficamente tanto de las características cualitativas como cuantitativas de los tesserae de las especies *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo*, *Rizhoprionodon terranova* y *Cacharinus acronotus*.

5.- OBJETIVOS

5.1 Objetivo general.

Comparar la forma, densidad y tamaño de los tesserae del neurocráneo, entre las especies *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo*, *Rhizoprionodon terranova* y *Carcharinus acronotus*.

5.2 Objetivos particulares.

- a) Hacer la descripción de los tesserae del neurocráneo de *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo*, *Rhizoprionodon terranova* y *Carcharinus acronotus*.
- b) Determinar si existe variación en el tamaño y densidad de los tesserae de *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo*, *Rhizoprionodon terranova* y *Carcharinus acronotus* en base a su posición en el neurocráneo.
- c) Determinar si el tamaño relativo (visibilidad) de los poros que rodean los tesserae en el neurocráneo de *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo*, *Rhizoprionodon terranova* y *Carcharinus acronotus* varía con base en su posición.
- d) Determinar si existe variación intraespecífica de la forma de los tesserae del neurocráneo de *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo*, *Rhizoprionodon terranova* y *Carcharinus acronotus*.

6.- MATERIAL Y MÉTODOS

Se obtuvieron las cabezas de los tiburones en el centro de distribución comercial, “La nueva Viga” ya que las cabezas son producto de desecho y no siempre se comercializan, se buscaron las cabezas con el neurocráneo completo, de cualquier tamaño y especie. También se tomaron datos preguntando a los comerciantes los nombres comunes de los organismos a los cuales pertenecían las cabezas y el lugar en el que eran capturados para su posterior identificación en el laboratorio. Se trasladaron las cabezas de los tiburones en bolsas de plástico a temperatura ambiente al Laboratorio de Anatomía Animal Comparada (LAAC) de la Unidad de Morfofisiología (UMF) de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, ubicada en Av. De los Barrios # 1, Col. Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México. Se lavaron las cabezas de los tiburones con abundante agua corriente en repetidas ocasiones para quitar el exceso de sangre para posteriormente fijarlos en formol al 4%. Se identificaron las especies de tiburones tomando en cuenta los datos tomados en el centro de distribución “La Nueva Viga” con las claves de Castro Aguirre, 1978 y se tomaron medidas morfométricas. Se hizo la disección de la región cefálica, cortando con bisturí la piel y la musculatura, retirándola con sumo cuidado para no cortar o romper accidentalmente las regiones más frágiles del neurocráneo hasta dejarlo lo más limpio posible. Se retiró el pericondrio hasta donde fue posible, ya que esta fuertemente adherido al cartílago y al aplicar mucha fuerza para retirarlo se podrían arrancar algunos tesseræ superficiales. La tinción del neurocráneo se hizo con Rojo de Alizarina “S” al 0.1% e Hidróxido de Potasio al 4%. Una vez que se obtuvieron los neurocráneos y fueron teñidos con Rojo de Alizarina S, se sometieron a digestión alcalina con Hidróxido de Potasio al 4% para remover los restos del pericondrio que quedaron tras la disección. Se pasó cada uno de los neurocráneos por un tren de glicerina a concentraciones de 40, 60, 80 y 100% por tres días en cada concentración, para su aclaramiento. Se observaron y fotografiaron los tesseræ de los neurocráneos bajo la resolución del microscopio estereoscópico marca Motic con cámara fotográfica instalada, con el Software Motic versión 2.0 aumentando la imagen cuarenta veces (40x). Para la determinación de los patrones se eligió un total de seis zonas por neurocráneo, tres dorsales y tres ventrales para la comparación de todas las especies y un total de 10 zonas para la comparación entre sphyrnidos. Para la observación de la forma y conteo de la densidad y número de los tesseræ no existe un criterio determinado, por lo que

se hizo con base en la observación personal contando los tesserae que se encontraban dentro del área visible bajo el microscopio, también se observaron los poros que se encuentran en los espacios que existen entre los tesserae adyacentes asignando la categoría de poco visible, visible y muy visible, juntando estas dos últimas en una sola ya que eran muy similares, teniendo como resultado solo dos categorías (poco visible y visible-muy visible). La observación y conteo de los tesserae se realizó cubriendo un área de 0.0547 mm^2 (área del campo visible con el microscopio y la cámara instalada, aumentada 40x) calculada utilizando la herramienta de medición del Software Motic versión 2.0 La estimación de la densidad se hizo contando el número de tesseraes totales dentro del área señalada. Para el cálculo del tamaño promedio de los tesserae, se dividió el área total, entre el número de tesseraes en la misma. Para el análisis estadístico de los datos se uso el software Statistical versión 4.6 aplicando la Prueba de ANOVA (Análisis de varianza bifactorial) y la prueba de Tukey, para la comparación entre las cuatro especies.

7.- RESULTADOS

7.1 Obtención de las cabezas.

Se obtuvieron un total de 39 cabezas, 13 correspondientes a *Rhizoprionodon terranovae*, 12 a *Sphyrna lewini*, 5 a *Carcharinus acronotus* y 9 a *Sphyrna tiburo* (fig. 18) de diferentes tamaños, a las cuales se les tomaron medidas morfométricas (Tabla 1, 2, 3 y 4. Fig.17).

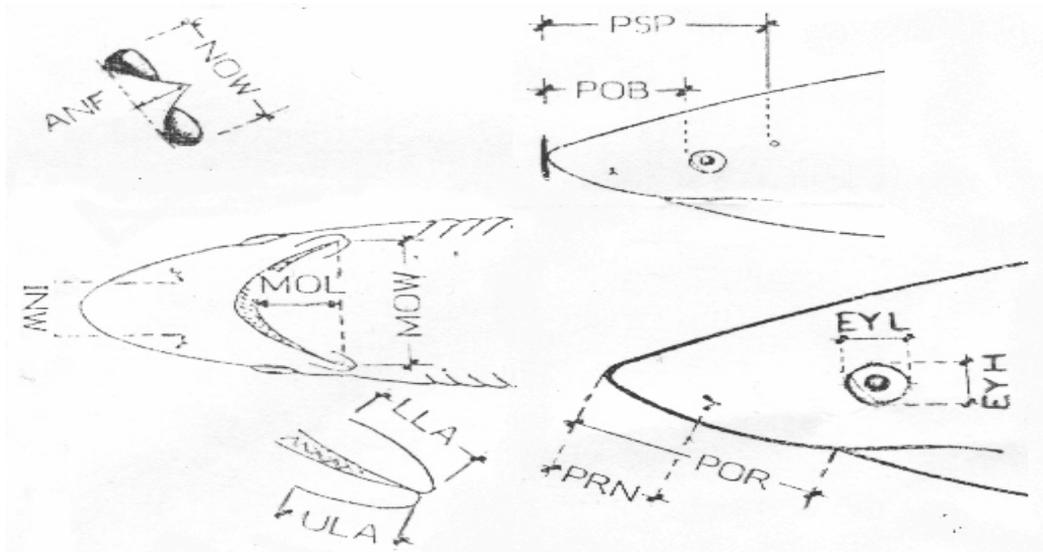


Fig. 17. Medidas morfométricas que se tomaron a cada una de las cabezas.

ESPECÍMEN	POB	PRN	POR	EYL	EYH	ANF	NOW	INW	MOL	MOW	LLA	ULA
1	4,45	2,96	4,2	1,17	1,17	0,20	0,98	2,77	2,62	4,13	0,76	0,82
2	4,61	3,18	4,39	1,24	1,17	0,29	1,00	2,77	2,64	4,13	0,77	0,78
3	6,18	3,88	5,73	1,64	1,28	0,34	1,17	3,76	3,78	5,19	1,14	1,54
4	6,19	4,15	5,70	1,57	1,35	0,45	1,28	3,84	3,69	5,52	0,96	1,65
5	5,75	2,98	4,36	1,23	1,25	0,30	0,99	2,90	2,83	3,96	0,93	1,23
6	5,73	2,94	4,29	1,22	1,15	0,26	0,90	2,82	2,68	4,14	0,80	1,00
7	4,40	2,65	4,10	1,22	0,95	0,27	0,90	2,76	2,38	3,79	0,78	1,02
8	4,69	2,87	4,28	1,24	1,22	0,28	1,00	2,87	2,67	4,09	0,76	1,01
9	4,61	2,83	4,32	1,25	1,05	0,24	1,03	2,68	2,56	3,84	0,82	1,20
10	4,51	2,98	4,33	1,28	1,12	0,30	0,94	2,80	2,53	4,07	0,79	1,06
11	4,71	2,94	4,30	1,22	1,17	0,28	0,95	2,77	2,60	4,17	0,83	1,07
12	4,84	3,11	4,53	1,30	1,20	0,25	0,96	2,90	2,55	4,04	0,85	1,22
13	4,58	2,90	4,35	1,20	1,28	0,29	0,93	2,85	2,54	3,94	0,93	1,17
Media	5,01	3,11	4,53	1,29	1,18	0,29	1,00	2,96	2,77	4,23	0,86	1,14

Tabla 1. Medidas morfométricas en cm de *R. terranovae*. POB longitud preorbital. PRN longitud prenarial, POR longitud preoral, EYL longitud del ojo, EYH ancho del ojo, ANF plano longitud nasal anterior, NOW anchura del nostrillo, INW espacio internarrial, MOL longitud de la boca, MOW anchura de la boca, LLA longitud del forro labial inferior, ULA longitud del forro labial superior.

ESPECÍMEN	POB	PRN	POR	EYL	EYH	ANF	NOW	INW	MOL	MOW	LLA
1	X	X	4,70	X	X	X	X	X	2,60	5,30	0,20
2	X	X	4,80	X	X	X	X	X	2,90	4,90	0,20
3	X	X	4,90	X	X	X	X	X	2,70	5,00	0,10
4	3,39	8,40	5,10	1,20	1,10	0,20	1,70	15,60	2,80	5,40	0,20
5	X	X	4,96	X	X	X	X	X	2,90	5,31	0,30
6	X	X	5,25	X	X	X	X	X	2,70	5,89	0,23
7	X	X	4,90	X	X	X	X	X	2,68	4,95	0,19
8	8,04	5,79	3,98	1,25	1,12	0,40	1,23	10,74	1,85	3,96	0,19
9	8,18	5,90	3,98	1,56	1,24	0,40	1,35	10,82	2,03	4,00	0,14
10	10,5	1,66	4,99	1,66	1,47	0,49	1,56	14,70	4,60	4,99	0,20
11	10,7	1,64	4,91	1,64	1,46	0,50	1,56	14,83	4,60	5,01	0,19
12	12,7	9,13	5,36	1,70	1,71	1,10	1,76	17,20	3,46	5,66	0,27
<i>Media</i>	8,95	5,42	4,82	1,50	1,35	0,52	1,53	13,98	2,99	5,03	0,20

Tabla 2. Medidas morfométricas en cm de *S. lewini*. La X representa regiones que no pudieron medirse en este organismo, pero que fueron útiles para fines de comparación de los tesseræ. POB longitud preorbital, PRN longitud prenarial, POR longitud preoral, EYL longitud del ojo, EYH ancho del ojo, ANF plano longitud nasal anterior, NOW anchura del nostrillo, INW espacio internarial, MOL longitud de la boca, MOW anchura de la boca, LLA longitud del forro labial inferior.

ESPECÍMEN	POB	PRN	POR	EYL	EYH	ANF	NOW	INW	MOL	MOW	LLA	ULA
1	5,38	3,50	5,10	1,00	1,10	0,20	1,20	3,20	2,70	5,00	0,40	0,10
2	5,15	3,10	5,10	1,10	1,10	0,20	1,10	3,00	2,60	4,80	0,40	0,10
3	7,56	4,90	7,30	1,10	1,00	0,10	1,10	4,60	4,00	8,10	0,70	0,60
4	6,26	3,73	5,62	1,35	1,12	0,23	1,20	3,34	2,75	5,05	0,28	0,30
5	6,15	3,90	5,64	1,23	1,12	0,20	1,26	3,38	2,74	5,04	0,23	0,22
<i>Media</i>	6,10	3,83	5,75	1,16	1,09	0,19	1,17	3,50	2,96	5,60	0,40	0,26

Tabla 3. Medidas morfométricas en cm de *C. acronotus*. POB longitud preorbital, PRN longitud prenarial, POR longitud preoral, EYL longitud del ojo, EYH ancho del ojo, ANF plano longitud nasal anterior, NOW anchura del nostrillo, INW espacio internarial, MOL longitud de la boca, MOW anchura de la boca, LLA longitud del forro labial inferior, ULA longitud del forro labial superior.

ESPECÍMEN	POB	PRN	POR	EYL	EYH	ANF	NOW	INW	MOL	MOW
1	4,60	6,00	6,20	0,80	0,80	0,30	1,20	9,30	2,00	6,00
2	8,74	1,84	6,29	1,30	1,20	0,42	1,26	10,40	3,62	6,40
3	9,16	1,82	6,67	1,32	1,31	0,50	1,27	10,80	4,17	7,02
4	8,72	6,90	6,00	1,39	1,19	0,97	1,29	9,99	3,58	7,29
5	7,84	6,11	5,73	1,34	1,02	0,68	1,16	9,21	3,14	5,75
6	8,04	5,56	5,97	1,56	1,07	0,29	1,09	8,40	2,76	4,90
7	8,77	5,98	6,10	1,37	0,84	0,31	1,20	9,97	3,30	6,05
8	9,77	7,14	7,13	1,37	0,93	0,53	1,30	11,10	3,83	6,45
9	8,80	6,37	6,45	1,44	1,04	0,51	1,16	10,34	3,54	6,85
<i>Media</i>	8,27	5,30	6,30	1,30	1,00	0,50	1,20	9,95	3,30	6,30

Tabla 4. Medidas morfométricas en cm de *S. tiburo*. POB longitud preorbital, PRN longitud prenarial, POR longitud preoral, EYL longitud del ojo, EYH ancho del ojo, ANF plano longitud nasal anterior, NOW anchura del nostrillo, INW espacio internarial, MOL longitud de la boca, MOW anchura de la boca, LLA longitud del forro labial inferior, ULA longitud del forro labial superior.

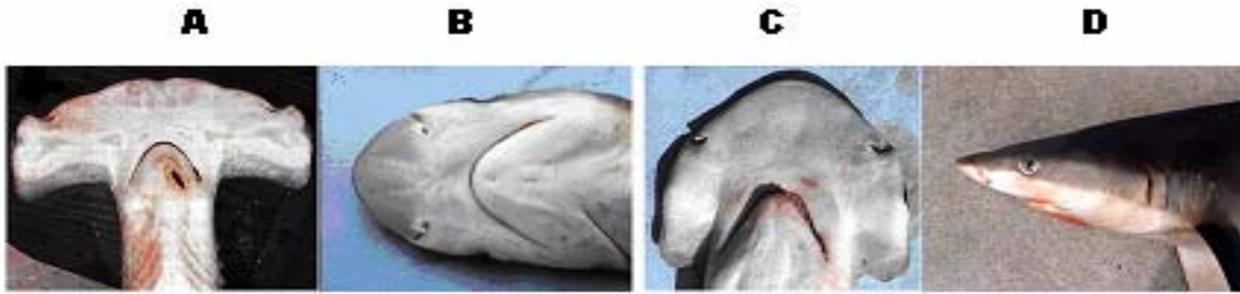


Fig. 18. Vista ventral de las cabezas de: *Sphyrna lewini* (A), *Rhizoprionodon terranovae* (B), *Sphyrna tiburo* (C), y vista lateral de la cabeza de *Carcharinus acronotus* (D).

7.2 Determinación de las zonas.

Se eligieron un total de seis zonas por neurocráneo, tres dorsales y tres ventrales, descartando la región óptica de *Sphyrna lewini* y *Sphyrna tiburo* para la comparación entre todas las especies (fig. 19 y 20) debido a que en sphyrnidos esta región es más alargada lateralmente que en los carcharinidos *Rhizoprionodon terranovae* y *Carcharinus acronotus* lo anterior se hizo con el fin de que las áreas de todas las especies fueran análogas. Para la comparación entre sphyrnidos se seleccionaron un total de diez patrones, cinco dorsales y cinco ventrales, incluyendo la región óptica (fig. 21).

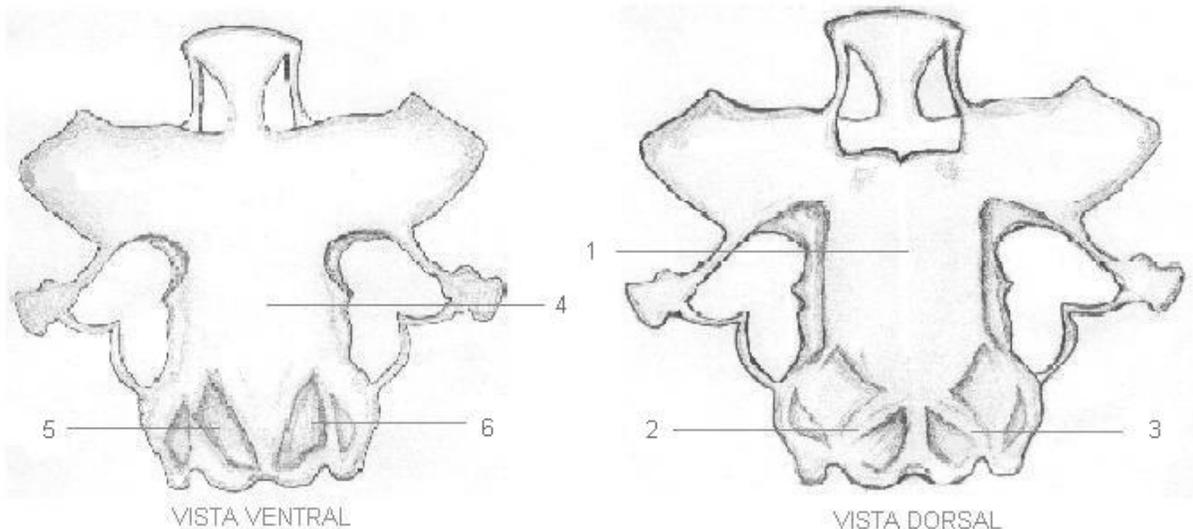


Fig. 19. Forma típica del neurocráneo de sphyrnidos. Los números indican las seis áreas que se utilizaron para la comparación entre las cuatro especies. El tamaño del área es de 0.0547mm^2 .

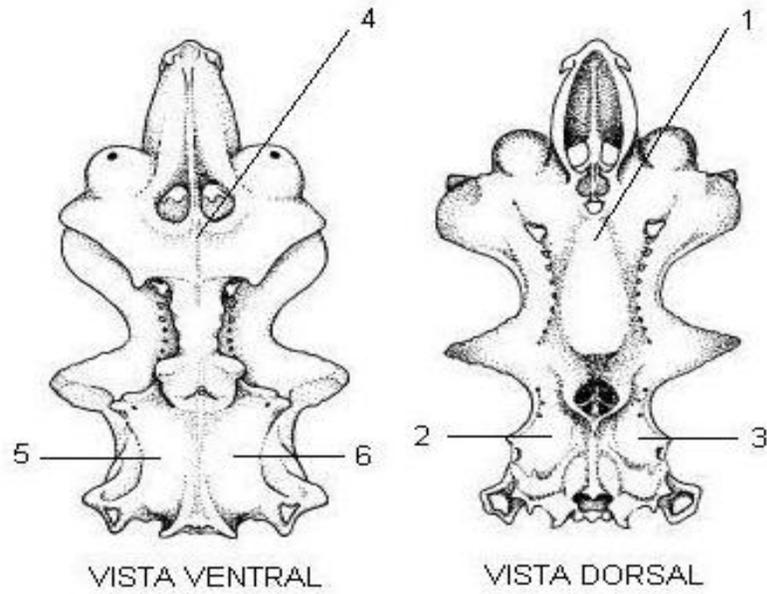


Fig. 20. Esquema general del neurocráneo de carcharinidos y las seis áreas que se utilizaron, para la comparación entre las cuatro especies. El tamaño del área es de 0.0547mm^2 .

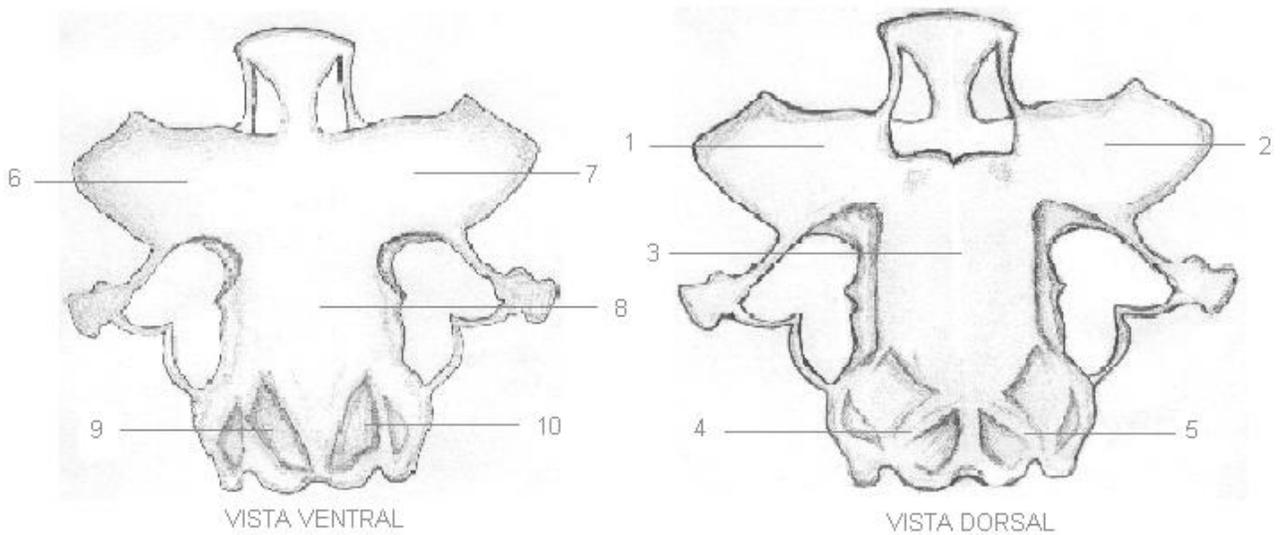


Fig. 21. Forma típica del neurocráneo de sphyrnidos y las diez áreas utilizadas para la comparación entre *Sphyrna lewini* y *Sphyrna tiburo*.

7.3 Descripción de los tesserae

Los tesserae se observan como pequeños mosaicos cubriendo completamente el neurocráneo, la tendencia de las formas encontradas en estas especies se limitan a circular y hexagonal (fig. 22 A y B) no encontrándose cuadrados. Entre un tesserae y otro existen pequeños surcos que le dan individualidad a cada uno y en algunos puntos entre esos espacios se observan poros, más visibles en algunas regiones que en otras el número de poros que rodea cada tesserae varía (fig. 23 y 24). La prueba de Chi cuadrado indica que el tamaño relativo del poro (poco visible y visible-muy visible) se encuentra en la misma proporción en las áreas del neurocráneo de cada especie. (*R. terranova* $X^2=4.1789$, $p>0.05$; *S. lewini* $X^2=8.155$, $p>0.05$; *C. acronotus*, $p>0.05$; $X^2=0.3$ y *S. tiburo* $X^2=11.988$, $p>0.05$). (Tabla 5). Lo mismo ocurre entre las áreas de diferentes especies excepto en el área uno siendo mas frecuente la categoría visible–muy visible ($X^2=9.5756$, $p<0.05$) (Tabla 6). Ambas formas, hexagonal y circular están en la misma proporción en las áreas del neurocráneo de cada especie (Tabla 7). La comparación de las áreas entre especies revela que el área seis es la única donde las formas no son proporcionales siendo más frecuente la forma circular ($X^2=11.012$, $p<0.05$) (Tabla 8) La mayor densidad de tesserae por unidad de área le pertenece a *S. lewini*, seguido de *R. terranova*, *C. acronotus* y *S. tiburo* respectivamente. El tamaño de los tesserae lleva el mismo orden que la densidad pero a la inversa (Tabla 9).

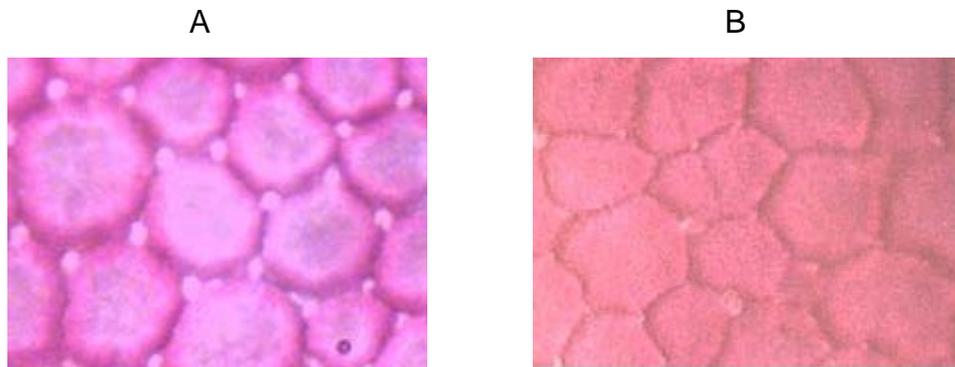


Fig. 22. A. Tesserae con tendencia circular (40x). B. Tesserae con tendencia hexagonal (40x).

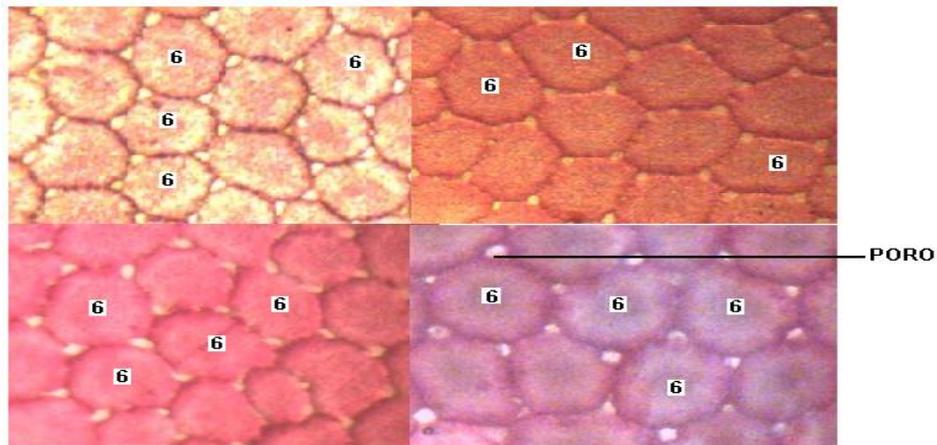


Fig. 23. Poros alrededor de los tesserae, los números indican los teserae rodeados por seis poros (40x).

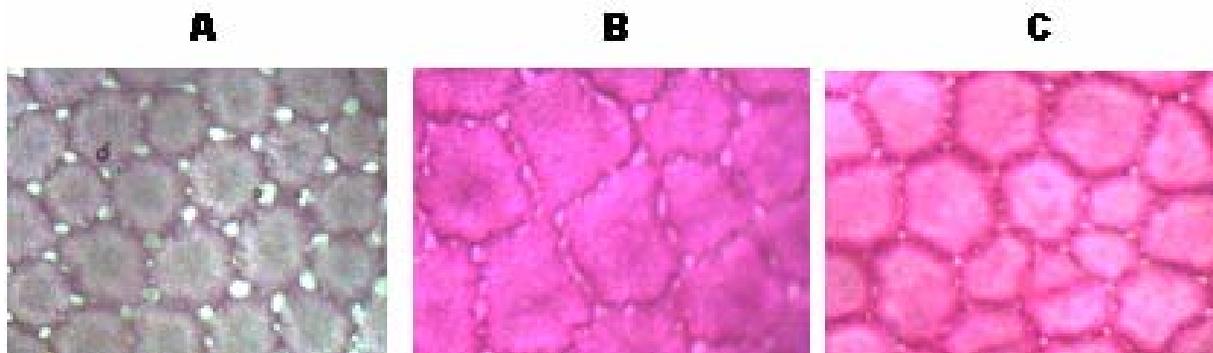


Fig. 24. Categorías asignadas para el tamaño relativo del poro. A y B. Visible - Muy visible C. poco visible. (40x)

Prueba Chi cuadrado por especie para el tamaño relativo del poro		
Especie	Valor de Chi cuadrado	Valor de Tabla ($p=0.05$)
Sp.1 Rhizoprionodon terranova	4.178	11.07
Sp. 2 Sphyrna lewini	8.155	16.92
Sp. 3 Cacharinus acronotus	0.300	11.07
Sp. 4 Sphyrna tiburo	11.98	16.92

Tabla 5. Prueba Chi cuadrado por especie para el tamaño relativo del poro.

Prueba Chi cuadrado para el tamaño relativo del poro por área entre especies		
Área	Valor Chi cuadrado	Valor de Tabla ($p=0.05$)
1	9.5756	7.81
2	0.5770	7.81
3	1.5719	7.81
4	3.7906	7.81
5	1.4748	7.81
6	3.8817	7.81

Tabla 6. Prueba Chi cuadrado por áreas entre especie para el tamaño relativo del poro. El recuadro sombreado muestra el resultado donde hay diferencia significativa.

Prueba Chi cuadrado por especie para forma de los tesseractes		
Especie	Valor Chi cuadrado	Valor de Tabla (p=0.05)
Sp.1 Rhizoprionodon terranovae	4.6022	11.07
Sp. 2 Sphyrna lewini	15.077	16.92
Sp. 3 Carcharinus acronotus	2.3782	11.07
Sp. 4 Sphyrna tiburo	8.5511	16.92

Tabla 7. Prueba Chi cuadrado por especie para la forma del tesseracte.

Prueba Chi cuadrado por áreas entre especies para la forma del tesseracte		
Área	Valor Chi cuadrado	Valor de Tabla (p=0.05)
1	1.7870	7.81
2	7.2021	7.81
3	2.3458	7.81
4	3.3419	7.81
5	4.1530	7.81
6	11.012	7.81

Tabla 8. Prueba Chi cuadrado por área entre especies para la forma del tesseracte. El recuadro sombreado muestra el resultado donde hay diferencia significativa.

Especie	Densidad (t/a)	Tamaño (mm)
<i>Sphyrna lewini</i>	214.0139	0.0003036
<i>Rizhoprionodon terranovae</i>	139.8974	0.0005216
<i>Carcharinus acronotus</i>	117.6333	0.0006404
<i>Sphyrna tiburo</i>	80.5555	0.0007622

Tabla 9. Promedios de la de densidad (tesseracte/área) y el tamaño de los tesseractes (mm) de cada especie.

7.4.- Análisis de Varianza Bifactorial y Prueba de Tukey para el tamaño y densidad de los tesseractes entre las cuatro especies.

7.4.1 Densidad de los tesseractes entre las cuatro especies.

El ANOVA bifactorial muestra que existe diferencia significativa en la densidad de los tesseractes entre especies ($p=0.0000001$), pero no hay diferencia significativa intraespecíficamente, es decir la densidad de los tesseractes es estadísticamente igual para todas las áreas dentro de la misma especie, aunque diferente para la interacción ($p=0.000002$) (Tabla 10).

	GL	CM	F	P observada
Especies	3	197128,0	50,45553	,0000001
Área	5	7174,5	1,83634	,107070
Interacción	15	15709,4	4,02086	,000002
Error	210	3906,965		

Tabla 10. Prueba de ANOVA bifactorial para la densidad de los tesserae entre las cuatro especies. GL= Grados de libertad, CM= Cuadrados medios, F= "F" de Fisher, P observada= Probabilidad Observada.

7.4.2 Prueba de Tukey para la densidad de los tesserae entre las cuatro especies.

La mayor densidad de tesseraes por unidad de área la presenta *S. lewini* ($y=214,0139$) la cual es significativamente mayor a las otras especies ($p=0.000008$) una densidad intermedia la presentan *Rhizoprionodon terranovae* y *Carcharinus acronotus* ($y=139,8974$ y $y=117.6333$) no existiendo diferencias significativas entre ellos ($p=0.346178$) pero si entre las demás especies ($p\leq 0.045416$). La especie con menor densidad fue *Sphyrna tiburo* ($y=80.5556$) cuya diferencia es significativamente menor a las otras especies ($p\leq 0.045416$) (Tabla 11).

		{1}	{2}	{3}	{4}
		139,8974	214,0139	117,6333	80,55556
<i>Rhizoprionodon terranovae</i> sp.1....	{1}		,000008	,346178	,000008
<i>Sphyrna lewini</i> sp.2 {2}	,000008		,000008	,000008
<i>Carcharinus acronotus</i> sp.3 {3}	,346178	,000008		,045416
<i>Sphyrna tiburo</i> sp.4 {4}	,000008	,000008	,045416	

Tabla 11. Prueba de Tukey para especie. Los cuadros sombreados indican las especies que son estadísticamente distintas en la densidad de los tesserae.

7.4.3 Tamaño de los tesserae entre las cuatro especies.

Los resultados del ANOVA bifactorial teniendo como factores el área y la especie para el tamaño de los tesserae muestra que existen diferencias significativas entre especies pero no entre las áreas ($p=0.0000001$) (fig. 25, Tabla 12).

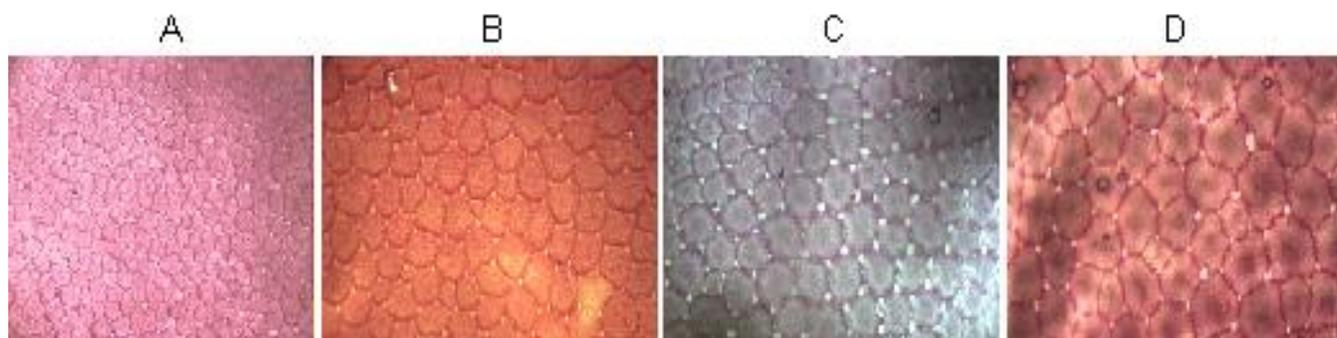


Figura 25. Densidad y tamaño de los tesserae (40X) A. *S. lewini* B. *R. terranova* C. *C. acronotus* D. *S. tiburo*

	GL	CM	F	P Observada
Especies	3	,000002	26,98897	,0000001
Área	5	,000000	1,13780	,341440
Interacción	15	,000000	1,51429	,102029
Error	210	,0000001		

Tabla 12. ANOVA bifactorial para el tamaño de los tesserae. Los cuadros sombreados indican los datos estadísticamente distintos en el tamaño de los tesserae. GL= Grados de libertad, CM= Cuadrados medios, F= “F” de Fisher, P observada= Probabilidad Observada.

7.4.4 Prueba de Tukey para el tamaño de los tesserae entre las cuatro especies.

Es evidente que el menor tamaño lo presenta *Sphyrna lewini* ($y=0.0003036$) siendo estadísticamente diferente a las demás especies ($p \leq 0.000039$). El mayor tamaño lo presenta *Sphyrna tiburo* ($y=0.0007622$) y es diferente a *Rhizoprionodon terranova* y a *Sphyrna lewini* ($p \leq 0.000028$) pero no a *Carcharinus acronotus* que es también estadísticamente igual a *Rhizoprionodon terranova* lo que implica que *C. acronotus* posee un tamaño intermedio entre *S. tiburo* y *R. terranova* pero no difiere de ambos. (Tabla 13).

	{1}	{2}	{3}	{4}
	,0005216	,0003036	,0006404	,0007622
<i>Rhizoprionodon terranova</i> sp.1.... {1}		,000039	,234277	,000028
<i>Sphyrna lewini</i> sp.2 {2}	,000039		,000008	,000008
<i>Carcharinus acronotus</i> sp.3 {3}	,234277	,000008		,262374
<i>Sphyrna tiburo</i> sp.4 {4}	,000028	,000008	,262374	

Tabla 13. Prueba de Tukey para el tamaño de los tesserae. Los cuadros sombreados indican las especies que son estadísticamente distintas en el tamaño de los tesserae.

7.5 Análisis de Varianza Bifactorial y Prueba de Tukey para el tamaño y densidad de los tesseractes entre Sphyrnidos.

7.5.1 Densidad de los tesseractes entre Sphyrnidos.

El ANOVA bifactorial para sphyrnidos (esta vez tomando en cuenta las áreas de la región óptica tanto ventrales como dorsales, dando un total de diez áreas para todo el neurocráneo) indica que existe diferencia significativa entre ambas especies ($p=0.0000001$) y entre las áreas ($p=0.000007$) (Tabla 14).

	GL	CM	F	P Observada
Especie	1	1270985,	193,6345	0,0000001
Área	9	32024,	4,8788	,000007
Interacción	9	9474,	1,4434	,172121
Error	190	6563,832		

Tabla 14. ANOVA bifactorial para la densidad de los tesseractes entre sphyrnidos. Los cuadros sombreados indican los datos que son estadísticamente distintos en la densidad de los tesseractes. GL= Grados de libertad, CM= Cuadrados medios, F= "F" de Fisher, P observada= Probabilidad Observada.

7.5.2 Prueba de Tukey para la densidad de los tesseractes entre especies de Sphyrnidos.

Los promedios de la tabla 15 muestran que *Sphyrna lewini* cuenta con una mayor densidad de tesseractes con respecto a *Sphyrna tiburo* ($y= 248.2167$ vs $y=91.01111$; $p=0.000009$) y los valores de la prueba de Tukey demuestran que efectivamente existe una diferencia estadísticamente significativa entre ambas especies para la densidad de los tesseractes.

			{1} 248,2167	{2} 91,01111
<i>Sphyrna lewini</i> sp.2	{1}		,000009
<i>Sphyrna tiburo</i> sp.4	{2}	,000009	

Tabla 15. Resultados de la prueba de Tukey entre *Sphyrna lewini* y *Sphyrna tiburo* y sus respectivos promedios para la densidad en la parte superior de la tabla.

7.5.3 Prueba de Tukey para la densidad de los tesseractes entre las áreas de Sphyrnidos.

Los resultados de la prueba de Tukey para la densidad de los tesseractes entre las áreas de los sphyrnidos muestran que existen diferencias significativas ($p\leq 0.047639$) Los promedios

indican que las áreas 1, 2, 6 y 7 (la región óptica tanto ventral como dorsal) presentan la mayor densidad. (Tabla 16 y 17) (Fig. 26).

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		208,2083	200,7917	95,59722	124,0694	139,2222	203,5694	199,8611	150,4028	190,0694	184,3472
....	p1	{1}	1	0,000292	0,026499	0,150629	1	0,999999	0,380963	0,99936	0,994573
....	p2	{2}	1	0,001092	0,066192	0,288959	1	1	0,58807	0,999992	0,999713
....	p3	{3}	0,000292	0,001092	0,980732	0,769667	0,000685	0,001276	0,462234	0,006116	0,014152
....	p4	{4}	0,026499	0,066192	0,980732	0,999854	0,047639	0,073612	0,98885	0,199097	0,319054
....	p5	{5}	0,150629	0,288959	0,769667	0,999854	0,230121	0,31047	0,999989	0,574954	0,732418
....	p6	{6}	1	1	0,000685	0,047639	0,230121	1	0,508527	0,999945	0,99898
....	p7	{7}	0,999999	1	0,001276	0,073612	0,31047	1	0,614571	0,999997	0,999823
....	p8	{8}	0,380963	0,58807	0,462234	0,98885	0,999989	0,508527	0,614571	0,855087	0,939801
....	p9	{9}	0,99936	0,999992	0,006116	0,199097	0,574954	0,999945	0,999997	0,855087	1
....	p10	{10}	0,994573	0,999713	0,014152	0,319054	0,732418	0,99898	0,999823	0,939801	1

Tabla 16. Prueba de Tukey para la densidad de los tesseræe entre áreas de sphyrnidos. Las áreas sombreadas muestran los patrones estadísticamente diferentes. La densidad promedio se muestra en la parte superior de la tabla.

Región	Diferente a
1	3 y 4 (p≤0.026499)
2	3 (p≤0.01092)
3	1, 2, 6, 7, 9 y 10 (p≤0.014152)
4	1 y 6 (p≤0.047639)
5	
6	3 y 4 (p≤0.047639)
7	3 (p≤0.012760)
8	
9	3 (p≤0.006116)
10	3 (p≤0.014152)

Tabla 17. Diferencias entre los patrones de Sphyrnidos para la densidad.

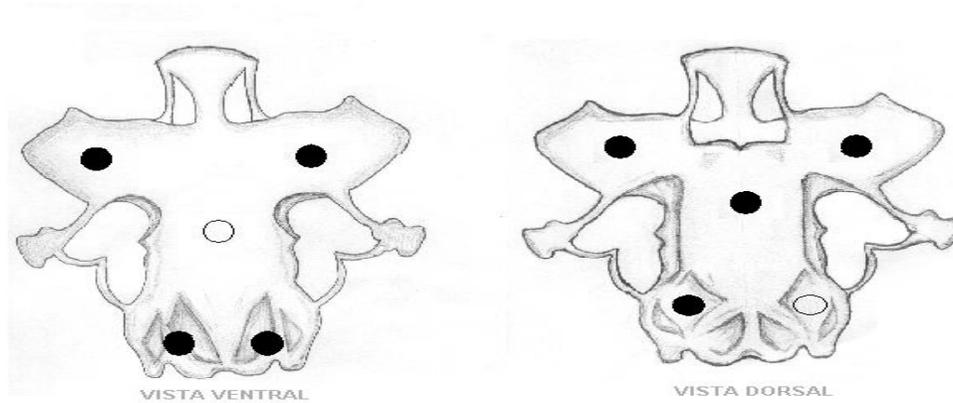


Fig. 26. Diferencias en la densidad entre áreas de Sphyrnidos. Los puntos negros indican las áreas que difieren entre si y los puntos blancos las que no difieren con el resto.

7.5.4 Tamaño de los tesserae entre Sphyrnidos.

Se observó una diferencia significativa en el tamaño de los tesserae entre ambas especies de sphyrnidos ($p=0.0000001$), entre áreas ($p=0.0000001$) y en la interacción ($p=0.003656$) Tabla18.

	GL	CM	F	P Observada
Especie	1	0,000009	402,0548	0,0000001
Área	9	0	14,9978	0,0000001
Interacción	9	0	2,8431	0,003656
Error	190	0		

Tabla 18. Prueba de ANOVA bifactorial para tamaño de los tesserae de Sphyrnidos. GL= Grados de libertad, CM= Cuadrados medios, F= "F" de Fisher, P observada= Probabilidad Observada.

7.5.5 Prueba de Tukey para el tamaño de los tesserae entre especies de Sphyrnidos

Al igual que la densidad, el tamaño de los tesserae entre ambas especies difiere estadísticamente *Sphyrna lewini* posee tesserae mas pequeños que *Sphyrna tiburo*. ($y=0.0002667$ vs $y=0.0006758$; $p=0.000009$), los promedios de tamaño del tesserae son más similares y menores en las áreas 1, 2, 6 y 7 que corresponden a la región óptica del neurocráneo. Tabla 19.

			{1}	{2}
			0,0002667	0,0006758
<i>Sphyrna lewini</i> sp.2	{1}		0,000009
<i>Sphyrna tiburo</i> sp.4	{2}	0,000009	

Tabla 19. Prueba de Tukey para tamaño de los tesserae entre especies de Sphyrnidos.

7.5.6 Prueba de Tukey para el tamaño de los tesserae por área entre sphyrnidos.

Existen diferencias significativas en el tamaño de los tesserae entre las áreas de los sphyrnidos ($p \leq 0.042815$) (Fig. 27, Tabla 20 y 21).

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		0,0003812	0,0003941	0,0007506	0,000585	0,0005502	0,0003666	0,0003732	0,0004962	0,000405	0,0004106
....	p1	{1}	1	0,000012	0,000282	0,007061	0,999999	1	0,244603	0,999956	0,999742
....	p2	{2}	1	0,000012	0,001007	0,019565	0,999848	0,999985	0,415269	1	0,999998
....	p3	{3}	0,000012	0,000012	0,009276	0,000416	0,000012	0,000012	0,000013	0,000012	0,000012
....	p4	{4}	0,000282	0,001007	0,009276	0,998957	0,000068	0,000127	0,622713	0,002721	0,004432
....	p5	{5}	0,007061	0,019565	0,000416	0,998957	0,001972	0,003541	0,973211	0,042815	0,061985
....	p6	{6}	0,999999	0,999848	0,000012	0,000068	0,001972	1	0,114262	0,997746	0,993704
....	p7	{7}	1	0,999985	0,000012	0,000127	0,003541	1	0,163998	0,999494	0,998165
....	p8	{8}	0,244603	0,415269	0,000013	0,622713	0,973211	0,114262	0,163998	0,585528	0,672187
....	p9	{9}	0,999956	1	0,000012	0,002721	0,042815	0,997746	0,999494	0,585528	1
....	p10	{10}	0,999742	0,999998	0,000012	0,004432	0,061985	0,993704	0,998165	0,672187	1

Tabla 20. Prueba de Tukey para tamaño de los tesserae por área entre sphyrnidos. Las áreas sombreadas muestran las áreas estadísticamente diferentes. El tamaño promedio se muestra en la parte superior de la tabla.

Región	Diferente a
1	3, 4 y 5 ($p \leq 0.007061$)
2	3, 4 y 5 ($p \leq 0.019565$)
3	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9 y 10 ($p \leq 0.009276$)
4	1 y 6 ($p \leq 0.047639$)
5	1, 2, 3, 6, 7 y 9 ($p \leq 0.019565$)
6	3, 4 y 5 ($p \leq 0.001972$)
7	3, 4 y 5 ($p \leq 0.003541$)
8	3 ($p \leq 0.000013$)
9	3, 4 y 5 ($p \leq 0.042815$)
10	3 y 4 ($p \leq 0.004432$)

Tabla 21. Diferencias entre las áreas de Sphyrnidos en el tamaño del tesserae.

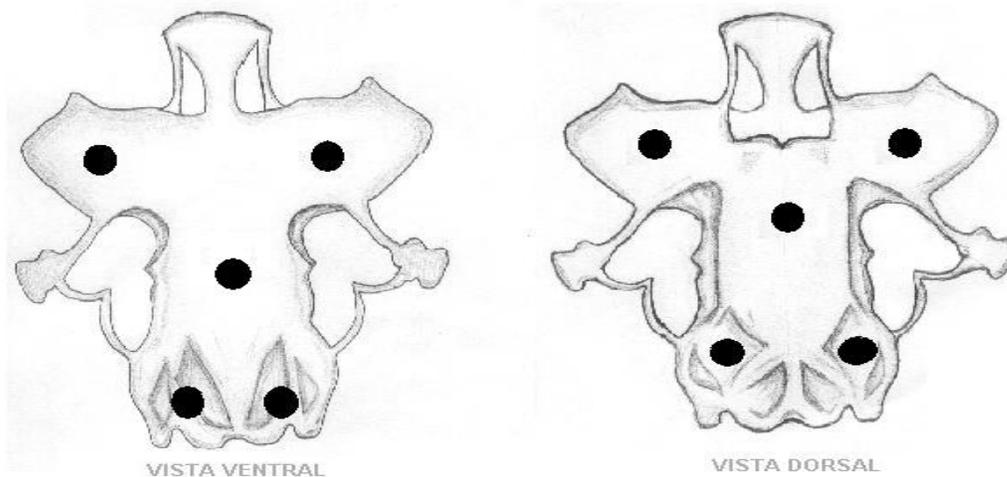


Fig. 27. Diferencias en el tamaño del tesserae entre áreas de Sphyrnidos. Todas las áreas del neurocráneo difieren entre si en el tamaño.

7.5.7 Prueba de Tukey para el tamaño de los tesserae en la interacción entre sphyrnidos.

Para la interacción también existe diferencia significativa ($p \leq 0,003656$) es decir, existen diferencias entre las áreas de una especie con las áreas de la otra. (Fig. 28) (Tabla 22 y 23 anexo).

Región de <i>S. lewini</i>	Diferente a región de <i>S. tiburo</i>	
1	Todas	($p \leq 0.000065$)
2	Todas	($p \leq 0.000867$)
3	3, 4, 5 y 8	($p \leq 0.001837$)
4	3, 4, 5 y 8	($p \leq 0.000057$)
5	1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9 y 10	($p \leq 0.036294$)
6	Todas	($p \leq 0.009288$)
7	Todas	($p \leq 0.002624$)
8	1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9 y 10	($p \leq 0.018417$)
9	Todas	($p \leq 0.003656$)
10	Todas	($p \leq 0.006352$)

Tabla 22. Diferencias en el tamaño de los tesserae entre las áreas de *S. lewini* y las áreas de *S. tiburo*.

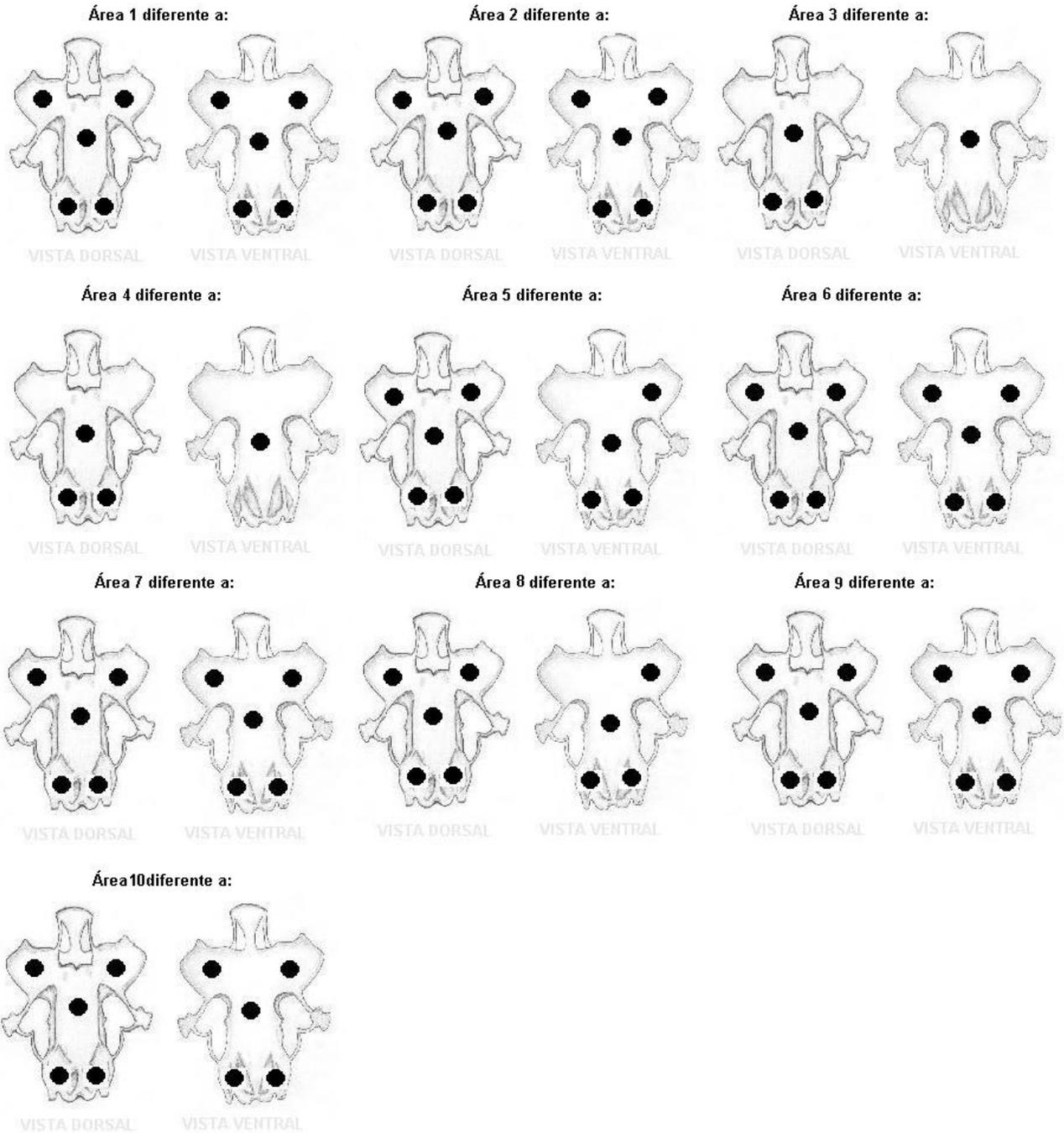


Fig. 28. Diferencias en el tamaño del tesserae de las áreas entre especies de Sphyrnidos. Los puntos negros indican las áreas de *S. lewini* estadísticamente diferentes a las áreas señaladas en la parte superior de cada neurocráneo de *S. tiburo*.

8. – DISCUSIÓN

Los tesserae exhiben distintas formas, en ésta investigación los hallazgos se limitan a las formas hexagonal y circular, las cuales se encontraron en la misma proporción en las diferentes áreas del neurocráneo de cada especie, entre las áreas de diferentes especies ocurre el mismo fenómeno excepto en el área seis que corresponde a la región ótica ventral derecha donde la forma circular es mas frecuente, los tesserae también han sido descritos por Mason y Schaefer en el 2005 en forma de cuadrados y hexágonos, pero no circulares, ellos argumentan que los tesserae que presentan estas formas son mas efectivos que otras formas ya que cubren una mayor superficie de los elementos esqueléticos y que estas formas deberían exceder en número otras formas, según los autores, sus datos soportan dos hipótesis indicando que a pesar de las especies y la ontogenia la mayoría de los tesserae son similares en tamaño y forma hexagonal. Los poros que rodean a los tesserae referidos en esta investigación, no han sido descritos en trabajos previos, ambas categorías de visibilidad se encuentran en la misma proporción en las áreas del neurocráneo de una misma especie y entre las áreas de diferentes especies también están en la misma proporción excepto en el área que corresponde a la región central dorsal del neurocráneo donde es mas frecuente la categoría visible-muy visible. A pesar de que los poros nunca se han descrito previamente, si se han descrito los surcos que le confieren individualidad a cada tesserae reportados como divisiones afiladas que forman fisuras con comunicación directa al cartílago no mineralizado que se encuentra debajo de los tesserae, y que por lo tanto como el cartílago es avascular, estos pasajes podrían ser una vía para el paso de los nutrientes al interior del elemento esquelético (Kardong, 1999; Mason y Summers, 2006; Dean et al., 2005). De igual modo los poros podrían funcionar como canales de transporte de nutrientes hacia el cartílago hialino que esta debajo de los tesserae y el hecho que algunas partes el poro sea menos visible que en otras y que no hay antecedentes de ellos podría indicar que su tamaño va reduciendo hasta dejar solamente los surcos de los cuales si hay antecedentes, además al observar las fotografías de los poros, la cantidad de ellos que rodea cada tesserae parece ser mas frecuente en cantidades de seis (fig. 23), si esta hipótesis es cierta y los poros se van cerrando por calcificaciones posteriores, el tesserae tendería a una forma mas hexagonal eso podría explicar que dentro una misma especie encontremos ambas formas, hexagonal y circular, lo que a su vez implicaría que los organismos aquí estudiados se encuentran en un estadio donde la calcificación del cartílago hialino no este

completa del todo y que en estadíos mas tempranos es dispersa y se va cerrando conforme el organismo crece, ésta hipótesis sería mas viable si la correlacionáramos con la edad del organismo sin embargo, para esta investigación solo se tienen las medidas morfométricas de la región cefálica, y no la longitud total y para la estimación de la edad se requiere contar los anillos de las vértebras (Tricas et al., 1998).

La comparación de la densidad de los tesserae por unidad de área (0.0547mm^2) entre las cuatro especies varía significativamente, *S. lewini* presenta la mayor densidad, seguida de ambos carcharinidos *R. terranova* y *C. acronotus*, y por último la especie con menor densidad de tesserae es *S. tiburo*, las especies que no presentan una variación significativa son ambos carcharinidos. La comparación de la densidad entre ambas especies de sphyrnidos muestra que existen diferencias significativas, incluso entre las áreas de la misma especie las hay, los promedios indican que las áreas correspondientes a la región óptica tienen una mayor densidad de tesseraes. La comparación del tamaño de los tesseraes entre las cuatro especies exhibe diferencias significativas, el mayor tamaño de tesseraes lo posee *S. tiburo*, seguido de *S. lewini* y de *R. terranova*; *C. acronotus* es estadísticamente igual a *S. tiburo*, pero también a *R. terranova*, lo que indicaría que posee un tamaño intermedio entre ambas especies pero no difiere de ellas. La comparación del tamaño de los tesseraes entre especies de sphyrnidos muestra diferencias significativas entre especies, entre las áreas de la misma especie en las cuales los promedios muestran que el tamaño de los tesseraes en la región óptica es menor, y entre las áreas de diferentes especies. En la región óptica el cartílago es mas delgado que en el resto de las regiones analizadas (observación personal). Los antecedentes muestran que los arreglos (densidad, talla y la morfología) de los tesserae varían según la especie, en algunas especies esta mineralización esta dispersa en animales jóvenes y crece para cubrir los elementos esqueléticos con la edad, en otros esta presente en todo el esqueleto desde el nacimiento. Para acomodarse al crecimiento y continuar cubriendo el esqueleto, los tesserae deben cambiar en densidad total y/o tamaño, las variaciones pueden deberse a los hábitos alimenticios, de nado, a la filogenia y la localización en el cuerpo (Mason y Schaefer, 2004; Mason y Schaefer, 2005; Mason y Summers, 2006; Schaefer y Summers, 2005). En series ontogenéticas de *Myliobatis californica*, *Urobatis halleri*, *Gymnura marmorata* y *Rhinobatos productus*, se ha demostrado variación significativa en la talla y patrones de cobertura de los tesserae (Mason y Schaefer; 2004), en estudios hechos en series ontogenéticas al cráneo de dos rayas, los tesserae llegan a ser más numerosos y más grandes; los patrones de cobertura de los tesserae en los

radios de rayas de las familias *Dasyatidae*, *Potamotrygonidae*, *Rajidae*, *Urotrigonidae* y *Urophilidae* son mas dispersos en los organismos inmaduros, además los patrones de cobertura de los tesserae difieren entre especies de nado ondulatorio y las especies de nado oscilatorio (Schaefer y Summers, 2005). Aunque los hábitos alimenticios están relacionados con los hábitos de nado, parece que estos dos no son factores que afecten la densidad y tamaño de los tesserae, de ser así *C. acronotus* tendría la mayor densidad y el menor tamaño o viceversa (ya que a mayor densidad menor tamaño), seguido de *S. lewini*, *R. terranova* y *Sphyrna tiburo* (tabla 9), ya que la dieta de *C. acronotus* consta de 98.2% de organismos nectónicos, generalmente peces de nado rápido y 2.8% de organismos zoobentónicos, *S. lewini* se alimenta en un 88% de organismos nectónicos, *R. terranova* de un 86% de organismos nectónicos, 4.8% de organismos zoobentónicos y el 9% restante animales, *S. tiburo* se alimenta de 9.5% de organismos nectónicos y 90.5% de organismos zoobentónicos. La filogenia tampoco explicaría este fenómeno ya que si bien es cierto que ambos carcharinidos son semejantes en la densidad y tamaño este último también es igual entre *C. acronotus* y *S. tiburo*, de estar relacionada la filogenia implicaría que *S. lewini* y *Sphyrna tiburo* presentarían densidades y tamaños de los tesserae similares, y esto no sucede. De acuerdo a los antecedentes el otro factor que se ha reportado que influye en los arreglos de los tesserae es la localización en el cuerpo, el cual quedaría inmediatamente descartado ya que en las cuatro especies se estudio el neurocráneo. La comparación entre sphyrnidos indica que también existen diferencias en las áreas de la misma especie tanto en densidad como en tamaño, en las regiones ópticas donde los promedios de la densidad de los tesserae son mayores y del tamaño son menores (tablas 16 y 20), se observan más dispersos que en el resto del neurocráneo y el cartílago es más delgado (aunque las diferencias se presenten entre todas las áreas excepto la 5 y 8 con las demás), lo que sugiere que la calcificación aún no esta completa y que además no sucede al mismo tiempo en todas las regiones del neurocráneo.

Si la hipótesis de que la calcificación es dispersa y aún no esta completa resultase falsa, la otra explicación posible para dar respuesta a las diferencias entre las cuatro especies, es que la forma, la visibilidad del poro, la densidad y el tamaño de los tesserae, no son tan importantes para darle las características de resistencia a estrés mecánico, y dureza sin peso excesivo al cartílago hialino de los elasmobranquios, tanto como el número de capas que lo conforman como ha sido reportado en el tiburón fósil *Xenacanthine* con múltiples capas, en la sierra del tiburón sierra *Pristis pectinatus* variando en número de tres a seis, en las

mandíbulas de *Isurus oxyrhyncus* e *Hidrolagus colliei* más de una capa (Summers, 2000), tres o más capas en las mandíbulas del tiburón tigre *Galeocerdo cuvier*, el tiburón toro *Carcharinus leucas*, y el tiburón blanco *Carcharodon carcharias* llegando a cinco y varían con el tamaño del organismo (Martin, 2003), en carcharinidos y lamnidos hasta siete capas en la articulación mandibular y dos en la raya *Rhinoptera bonansus* (Summers, 2000).

9.- CONCLUSIONES

- Las diferencias que existen en la densidad y tamaño de los tesserae entre especies posiblemente se debe a la calcificación menos densa en organismos más jóvenes y se vuelve mas densa con una mayor cobertura conforme el organismo crece, además, no se presenta al mismo tiempo en todo el neurocráneo, otras variables como la filogenia, los hábitos alimenticios, de nado y la posición en el neurocráneo no explican las diferencias que existen entre estas especies. Sin embargo no hay que descartar el estrés provocado por la musculatura, hecho no analizado en el presente trabajo.
- Dentro de una misma especie se encuentra tanto la forma hexagonal como circular lo que indica que en estos organismos la formación de los tesserae es de forma gradual la cual se va compactando conforme el organismo crece, así el tamaño de los poros disminuye, dando como resultado que el tesserae tenga una tendencia a presentar una forma hexagonal que es la forma mas adecuada para cubrir la total superficie del esqueleto.
- Cabe señalar que los poros no habían sido descritos previamente y podrían funcionar al igual que los surcos, como canales para el transporte de gases y nutrientes al cartílago que esta debajo de los tesserae durante su desarrollo.
- Al compararlo con estudios previos (Summers et al. 1998; Summers, 2000; Martin, 2003) podemos inferir que la capacidad de resistencia a tensión mecánica, flexibilidad y dureza que los tesserae le confieren al esqueleto, están más relacionadas con el número de capas de tesserae que con la forma, tamaño y densidad de los mismos.
- Por último cabe señalar que en ninguna de las especies se encontró tesserae de forma cuadrangular como han señalado algunos autores, sin embargo los tesserae con esta forma solo fueron descritos en rayas.

10. – BIBLIOGRAFIA

- Bester Cathleen. 2006. Biological profile. World Wide Web publication, www.flmnh.ufl.edu/fish/Gallery/Descript/Schaemmer/ScallopedHammerhead.html
- Bester Cathleen. 2006. Biological profile. World Wide Web publication, www.flmnh.ufl.edu/fish/Gallery/Descript/Bonnethead/Bonnethead.html
- Bester Cathleen. 2006. Biological profile. World Wide Web publication, www.flmnh.ufl.edu/fish/Gallery/Descript/BlacknoseShark/BlacknoseShark.html
- Bowman, R.E., C.E. Stillwell, W.L. Michaels y M.D. Grosslein, 2000. Food of northwest Atlantic fishes and two common species of squid. NOAA Tech. Memo. NMFS-NE 155, 138 p.
- Burns T. 2006. World Wide Web publication, www.elasmodiver.com/scalloped%20hammerhead.htm
- Castro Aguirre, J. L. (1978) Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Serie científica. No. 19. Instituto Nacional de Pesca, México. 298pp.
- Compagno L., Dando M. Fowler S. Sharks of de world. Princeton field guides. United States. Pp 368.
- Cortés, E., 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES J. Mar. Sci. 56:707-717
- Delius Bryan y Alexia Morgan. 2006. Biological profile. World Wide Web publication, www.flmnh.ufl.edu/fish/Gallery/Descript/AtlanticSharpnoseShark/AtlSharpnose.html
- Ferrari A. A., Ferrari M. y Oldani R. 2001. Todo escualos. Grijalbo. 256 pp.
- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2007. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, versión (02/2007).
- Hennemann M. R. 2001. Guía de tiburones y rayas del mundo. Grupo Editorial M&G Difusión. pp.
- Kardong V. Kenneth, 1999. Vertebrados. Anatomía comparada, función, evolución. 2da. Edición. McGraw-Hill. Madrid, España. p.218-225.
- Kemp N. E. y Westrin S. K. 1979. Ultrastructure of calcified cartilage in the endoskeletal tesserae of sharks. J. Morphol. 160:75-102.
- Lagler K.F., J. E. Bardach, R. R. Miller, D. R. May Passino. 1977. Ictiología. AGT Editor. 342-371pp.

- Lessa, R.P. and Z. Almeida, 1998. Feeding habits of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from northern Brazil. *Cybium* 22(4):383-394.
- Martin, R. Aidan. 2003. Skeleton in the corset. World Wide Web publication, www.elsmoreserch.org/education/white_shark/skeleton.htm
- Mason N. D., y Schaefer J. T. 2004. Brick by brick: Propagation of tissue mineralization in elasmobranches. American Elasmobranch Society 2004 Annual Meeting. Norman, Oklahoma. AES poster presentation Abstracts. (MND, JTS) University of California, Irvine, Dept. of Ecology and Evolutionary Biology, 321 Steinhaus Hall, Irvine, CA 92697, USA. (www.flmnh.ufl.edu/fish/Organizations/aes/abst2004p.htm).
- Mason N. D., y Schaefer J. T. 2005 Patterns of growth and mineralization in elasmobranch cartilage. *FASEB Journal*. 19(4):A247.
- Mason N. D., Wen-An C. and Summers A. P. 2005 Morphology and Ultrastructure of Prismatic Calcified Cartilage * Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Irvine, CA. I 92697** Materials Characterization Center, University of California, Irvine, CA 92697. InterAmerican Congress of Electron Microscopy. September 2005.
- Mason N. D. y Summers P. Adams, 2006. Mineralized cartilage in the skeleton of Chondrichthyan fishes. *Zoology*. 109, 164-168.
- Schaefer J. T. y Summers P. A. 2005 Batoid wings skeletal structure: Novel morphologies, Mechanical implications and phylogenetic patterns. *J. Morphol.* 264:298-313.
- Schaefer J. T. y Summers P. A. Structural properties of calcification patterns in elasmobranch cartilage. University of California, Irvine. March 28-30, 2005. Abstract (www.its.caltech.edu/#iupscit/abstract.html).
- Summers P. A. 2000. Stiffening the Stingray skeleton – an investigation on durophagy in Miliobatid Stingrays (Condrichtyes, Batoidea, Miliobatidae) *Journal of Morphology*. 243:113-126.
- Summers, A. P., Rowe T. y Ketchman R. A. 2001 Ontogeny of the hornshark chondrocranium and the evolution of trabecular cartilage. *American Zoologist*, 40(6), 12-26.
- Summers P. A, Koob T. J. y Brainerd E. L. 1998. Stingray jaws strut their stuff. *Nature* 395:450-451.

- Takagi M, Parmely R. T., Denys F. R., Yagasaki H. and Toda Y. 1984 Ultrastructural cytochemistry of proteoglicans associated with calcification of shark cartilage. *Anatomical Record*. 208(2):149-58. Abstract.
- Tricas T. C., Deacon K., Last P., McCosker J. E., Walker T. I. y Taylor L. 1998. *Tiburones y rayas*. Ediciones Omega. 188 pp.
- Weichert K. C. 1978 *Elementos de anatomía de los cordados*. Mc-Graw Hill. México. 510pp.

ANEXO

TABLAS

Tabla 1. Medidas morfométricas de <i>R. terranova</i>	28
Tabla 2. Medidas morfométricas de <i>S. lewini</i>	28
Tabla 3. Medidas morfométricas de <i>C. acronotus</i>	29
Tabla 4. Medidas morfométricas de <i>S. tiburo</i>	29
Tabla 5. Prueba de Chi cuadrado por especie para la visibilidad del poro.....	32
Tabla 6. Prueba de Chi cuadrado para la visibilidad del poro por área entre especies.....	33
Tabla 7. Prueba de Chi cuadrado por especie para la forma del tesserae.....	33
Tabla 8. Prueba de Chi cuadrado por áreas entre especies para la forma del tesserae.....	33
Tabla 9. Promedios de la densidad y tamaño de los tesserae de cada especie.....	33
Tabla 10. Prueba de Anova bifactorial para la densidad de los tesserae.....	34
Tabla 11. Prueba de Tukey para especie.....	34
Tabla 12. Anova bifactorial para el tamaño de los tesserae.....	35
Tabla 13. Prueba de Tukey para el tamaño de los tesserae.....	35
Tabla 14. Anova bifactorial para la densidad de los tesserae entre sphyrnidos.....	36
Tabla 15. Prueba de Tukey para la densidad entre sphyrnidos.....	36
Tabla 16. Prueba de Tukey para la densidad entre áreas.....	37
Tabla 17. Diferencias entre los patrones de sphyrnidos para la densidad.....	37
Tabla 18. Anova bifactorial para el tamaño de los tesserae entre sphyrnidos.....	38
Tabla 19. Prueba de Tukey para el tamaño de los tesserae entre sphyrnidos.....	39
Tabla 20. Prueba de Tukey para el tamaño de los tesserae por área entre sphyrnidos.....	39
Tabla 21. Diferencias entre las áreas de sphyrnidos para el tamaño de los tesserae.....	39
Tabla 22. Diferencias en el tamaño de los tesserae entre las áreas de <i>S. lewini</i> y <i>S. tiburo</i>	40
Tabla 23. Prueba de Tukey para el tamaño de los tesserae entre sphyrnidos.....	53

FIGURAS

Fig. 1. <i>Sphyrna lewini</i>	14
Fig. 2. Dentición de <i>S. lewini</i>	14
Fig. 3. Mapa de distribución geográfica de <i>S. lewini</i>	15
Fig. 4. Dieta de <i>S. lewini</i>	16
Fig. 5 <i>Sphyrna tiburo</i>	17
Fig. 6. Dentición de <i>S. tiburo</i>	18
Fig. 7. Mapa de distribución geográfica de <i>S. tiburo</i>	18
Fig. 8. Dieta de <i>S. tiburo</i>	19
Fig. 9 <i>Rhizoprionodon terranovae</i>	19
Fig. 10. Dentición de <i>R. terranovae</i>	20
Fig. 11. Mapa de distribución geográfica de <i>R. terranovae</i>	21
Fig. 12. Dieta de <i>R. terranova</i>	21
Fig. 13 <i>Carcharinus acronotus</i>	22
Fig. 14. Dentición de <i>C. acronotus</i>	22
Fig. 15. Mapa de distribución geográfica de <i>S. tiburo</i>	23
Fig. 16. Dieta de <i>S. tiburo</i>	23
Fig. 17 Esquema de las medidas morfométricas tomadas.....	28
Fig. 17. Cabezas de las especies estudiadas.....	29
Fig. 18. Forma típica del neurocráneo de sphyrnidos.....	30
Fig. 19. Esquema general del neurocráneo de carcharinidos.....	30
Fig. 20. Forma típica del neurocráneo de sphyrnidos con las 10 áreas.....	32
Fig. 21. Tesserae con tendencias circular y hexagonal.....	32
Fig. 22. Poros alrededor de los tesserae.....	32
Fig. 23. Categorías asignadas para la visibilidad del poro.....	32
Fig. 24. Densidad y tamaño de los tesserae.....	35
Fig. 25. Diferencias entre las áreas de aphyrnidos.....	38
Fig. 26 Diferencias en el tamaño del tesserae entre áreas de sphyrnidos.....	40
Fig. 27. Diferencias para el tamaño del tesserae de las áreas entre especies de sphyrnidos.....	41

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}	{18}	{19}	{20}
	0,0001893	0,0002012	0,0004267	0,0003657	0,000294	0,0002372	0,0002174	0,0002817	0,0002224	0,000231	0,0005732	0,000587	0,0010744	0,0008042	0,0008063	0,000496	0,0005289	0,0007107	0,0005876	0,0005901
sp.2 p1 {1}		1	0,010675	0,256972	0,97157	1	1	0,992908	1	1	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,00038	0,000065	0,000043	0,000043	0,000043
sp.2 p2 {2}	1		0,022525	0,387602	0,99252	1	1	0,998763	1	1	0,000044	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000867	0,000105	0,000043	0,000043	0,000043
sp.2 p3 {3}	0,010675	0,022525		0,999978	0,787173	0,150083	0,056914	0,639817	0,073993	0,113075	0,755731	0,597033	0,000043	0,000043	0,000043	0,999953	0,990716	0,001837	0,590262	0,559011
sp.2 p4 {4}	0,256972	0,387602	0,999978		0,999751	0,82922	0,597419	0,997806	0,662251	0,765368	0,134113	0,072097	0,000043	0,000043	0,000043	0,895628	0,561732	0,000057	0,070204	0,062025
sp.2 p5 {5}	0,97157	0,99252	0,787173	0,999751		0,999993	0,999373	1	0,999759	0,999964	0,002519	0,000984	0,000043	0,000043	0,000043	0,167937	0,036294	0,000043	0,000947	0,000793
sp.2 p6 {6}	1	1	0,150083	0,82922	0,999993		1	1	1	1	0,000073	0,000052	0,000043	0,000043	0,000043	0,009288	0,001075	0,000043	0,000051	0,000049
sp.2 p7 {7}	1	1	0,056914	0,597419	0,999373	1		0,999952	1	1	0,000048	0,000044	0,000043	0,000043	0,000043	0,002629	0,000276	0,000043	0,000044	0,000044
sp.2 p8 {8}	0,992908	0,998763	0,639817	0,997806	1	1	0,999952		0,999986	0,999999	0,001088	0,000418	0,000043	0,000043	0,000043	0,099399	0,018417	0,000043	0,000403	0,000338
sp.2 p9 {9}	1	1	0,073993	0,662251	0,999759	1	1	0,999986		1	0,000051	0,000045	0,000043	0,000043	0,000043	0,003656	0,000387	0,000043	0,000045	0,000044
sp.2 p10 {10}	1	1	0,113075	0,765368	0,999964	1	1	0,999999	1		0,00006	0,000048	0,000043	0,000043	0,000043	0,006352	0,0007	0,000043	0,000048	0,000046
sp.4 p1 {11}	0,000043	0,000044	0,755731	0,134113	0,002519	0,000073	0,000048	0,001088	0,000051	0,00006		1	0,000043	0,091819	0,083825	0,999911	1	0,906277	1	1
sp.4 p2 {12}	0,000043	0,000043	0,597033	0,072097	0,000984	0,000052	0,000044	0,000418	0,000045	0,000048	1		0,000043	0,160076	0,147664	0,999071	0,999999	0,964433	1	1
sp.4 p3 {13}	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043		0,01335	0,014987	0,000043	0,000043	0,000064	0,000043	0,000043
sp.4 p4 {14}	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,091819	0,160076	0,01335		1	0,00136	0,010038	0,998652	0,163467	0,179746
sp.4 p5 {15}	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,083825	0,147664	0,014987	1		0,001187	0,008905	0,99819	0,150859	0,166217
sp.4 p6 {16}	0,00038	0,000867	0,999953	0,895628	0,167937	0,009288	0,002629	0,099399	0,003656	0,006352	0,999911	0,999071	0,000043	0,00136	0,001187		1	0,176111	0,998991	0,998542
sp.4 p7 {17}	0,000065	0,000105	0,990716	0,561732	0,036294	0,001075	0,000276	0,018417	0,000387	0,0007	1	0,999999	0,000043	0,010038	0,008905	1		0,477723	0,999999	0,999998
sp.4 p8 {18}	0,000043	0,000043	0,001837	0,000057	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,000043	0,906277	0,964433	0,000064	0,998652	0,99819	0,176111	0,477723		0,965996	0,97252
sp.4 p9 {19}	0,000043	0,000043	0,590262	0,070204	0,000947	0,000051	0,000044	0,000403	0,000045	0,000048	1	1	0,000043	0,163467	0,150859	0,998991	0,999999	0,965996		1
sp.4 p10 {20}	0,000043	0,000043	0,559011	0,062025	0,000793	0,000049	0,000044	0,000338	0,000044	0,000046	1	1	0,000043	0,179746	0,166217	0,998542	0,999998	0,97252	1	

Tabla 23. Prueba de Tukey para el tamaño de los tesserae en la interacción entre sphyrnidos. Las áreas sombreadas muestran los resultados estadísticamente diferentes.