



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



DISTRIBUCION Y MORFOLOGIA DEL SISTEMA
ELECTROSENSORIAL EN CUATRO ESPECIES DE TIBURONES DE
BAJA CALIFORNIA SUR

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias del Mar y Limnología
(Biología Marina)

p r e s e n t a

JOSE MIGUEL RANGEL MORALES

Director de Tesis: Dr. Felipe Galván Magaña

Comité Tutorial: Dr. Felipe Amezcua Linares, Dr. Xavier Chiappa Carrara, Dr.
Vicente Anislado Tolentino y Dr. Javier Tovar Ávila

México D. F. 2012



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.

Dedicatoria

*A ti mi Dios, mi Padre y Madre, mi hogar
Tú que me permitiste trabajar con bien siempre en ti,
Que me has enseñado que a donde quiera que vaya estas,
Que me permitiste utilizar de tus hijos pródigos a cuatro diferentes
Gracias MAR por mitigar la sed, el calor y ser producto de inspiración.*

*A todos aquellos que siempre me alentaron
Que en mi confiaron
Pero que sobretodo
Siempre me brindaron su apoyo
Y que como yo, hicieron sacrificios
A mi familia, amigos y Yeyo.
¡Esto no hubiera sido posible sin ustedes!*

Sin olvidar a todos los que dieron sus vidas para ser el material y hacer posible este trabajo.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, por continuar ayudándome a saciar la sed del conocimiento y claro por la aceptación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT, por el apoyo económico otorgado.

Al Doctor Felipe Galván Magaña, por haber aceptado el proyecto y sobre todo por toda la ayuda no solo en este sino también durante toda mi estancia en La Paz, ¡gracias doc! Es todo un ejemplo a seguir.

Al comité tutorial, los doctores Felipe Amezcua Linares, Vicente Anislado Tolentino, Javier Tovar Ávila y Xavier Chiappa Carrara, por todas sus sugerencias y observaciones para mejorar el presente trabajo.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas CICIMAR, IPN por permitirme hacer uso de las instalaciones durante la parte experimental de mi trabajo.

A la doctora Rosa Isabel Ochoa Báez, los doctores René Torres Villegas y Marcial Trinidad Villalejo Fuerte, al Biol. Marino Uriel Valdez y a la técnica del laboratorio de Morfofisiología Nancy por toda su ayuda y consejos en la parte histológica, que sin ellos este trabajo estaría incompleto.

Al doctor Sergio Francisco Martínez Díaz, por su orientación y ayuda vital en la parte estadística para sustentar el trabajo.

Al técnico académico del Armando Hernández López, por todos sus consejos y ayuda en la elaboración de los mapas de áreas de distribución.

A todos los que conocí en el laboratorio de Ecología de Peces del CICIMAR: la Dra. Ofelia Escobar (como olvidar las charlas y sobre todo solidaridad de trabajar hasta tarde); la Dra. Maribel Carrera (por sus consejos, bromas y ayuda con material); al M. en C. Francisco J. Gutiérrez S. "Don Pancheiro" (por los consejos, bromas y apneas); a los futuros M. en C. Fabián Cervantes (por toda su ayuda no solo en el laboratorio), Joao Silva (por su ayuda con el material pero también por todas las risas), Isabel Damián e Iván González (por su ayuda en campo y en amenizar la estancia en La Paz); a los Biol. Zuri Espinoza y Eduardo Méndez (por su ayuda en el campo y las bromas); a la Biol. Marina Daniela Trasviña (por la cámara y las risas), al Dr. Yassir Torres y la M. en C. Vanessa Alatorre (por su ayuda en mi estancia en La Paz y claro los buenos momentos), a los chavos de estancias que además de ser de mucha ayuda tanto en campo como en el laboratorio se pasaron buenos momentos Sergio, Conrado y Rafael.

A todos los hombres que gracias a su enorme trabajo y esfuerzo se pudo realizar este proyecto, a todos los pescadores de Punta Lobos, gracias pues sin ustedes no tendríamos con que trabajar.



GRACIAS





Índice de contenido

Resumen.....	IV
I. Introducción	1
II. Antecedentes.....	5
III. Objetivos	10
IV. Área de estudio	11
V. Sistemática (basada en Nelson, 2006).....	13
<i>Isurus oxyrinchus</i> (Rafinesque, 1810)	14
<i>Mustelus henlei</i> (Gill, 1863)	15
<i>Prionace glauca</i> (Linnaeus, 1758)	16
<i>Sphyrna zygaena</i> (Linnaeus, 1758)	17
VI. Materiales y métodos	18
VII. Resultados.....	23
7.1 Áreas de distribución de los poros electrosensoriales.....	23
7.2 Número de poros electrosensoriales.....	28
7.3 Análisis estadístico.....	32
7.4 Histología de las ámpulas de Lorenzini.....	33
VIII. Discusión.....	54
8.1 Áreas de distribución de poros electrosensoriales.....	54
8.2 Número de poros electrosensoriales.....	55
8.3 Histología de las ámpulas de Lorenzini.....	60
IX. Conclusiones.....	61
X. Anexo	62
XI. Literatura citada.....	69



Índice de figuras

Figura 1. A. Ilustración de los canales ampulares y distribución de los poros. B Morfología del aparato electrorreceptor, incluyendo las ámpulas de Lorenzini.	3
Figura 2. Ámpula de tipo tapa central.....	4
Figura 3. Localización del campo pesquero, Punta Lobos, en la costa occidental de Baja California Sur.	12
Figura 4. <i>Isurus oxyrinchus</i>	14
Figura 5. <i>Mustelus henlei</i>	15
Figura 6. <i>Prionace glauca</i>	16
Figura 7. <i>Sphyrna zygaena</i>	17
Figura 8. Poros electrosensoriales resaltados por equilibrio osmótico en <i>Prionace glauca</i>	19
Figura 9. Poros electrosensoriales resaltados por proyector de acetatos en <i>Sphyrna zygaena</i>	20
Figura 10. Disección para obtener las ámpulas de Lorenzini en <i>I. oxyrinchus</i>	21
Figura 11. Vista ventral de <i>Sphyrna zygaena</i>	23
Figura 12. Áreas de distribución de poros electrosensoriales. Izquierda D dorsales y derecha V ventrales en: a) <i>Isurus oxyrinchus</i> , b) <i>Mustelus henlei</i> , c) <i>Prionace glauca</i> y d) <i>Sphyrna zygaena</i>	27
Figura 13. Promedio de poros en áreas a) ventrales y b) dorsales en las cuatro especies.	30
Figura 14. Promedio total de poros electrosensoriales ventrales y dorsales en las cuatro especies.	31
Figura 15. Promedio total de poros electrosensoriales en las cuatro especies.	32
Figura 16. Fotografía de corte transversal de ámpula de <i>I. oxyrinchus</i>	35
Figura 17. Fotografía de corte sagital de ámpula de <i>I. oxyrinchus</i>	36
Figura 18. Fotografía de corte transversal de ámpula de <i>I. oxyrinchus</i>	37
Figura 19. Fotografía de corte transversal de ámpula de <i>I. oxyrinchus</i>	38



Figura 20. Fotografía de corte transversal de ámpula de <i>M. henlei</i>	39
Figura 21. Fotografía de corte sagital de ámpula de <i>M. henlei</i>	40
Figura 22. Fotografía de corte transversal de ámpula de <i>M. henlei</i>	41
Figura 23. Fotografía de corte transversal de ámpulas de <i>M. henlei</i>	42
Figura 24. Fotografía de corte transversal de ámpulas de <i>M. henlei</i>	43
Figura 25. Fotografía de corte transversal de ámpula de <i>P. glauca</i>	44
Figura 26. Fotografía de corte transversal de ámpula de <i>P. glauca</i>	45
Figura 27. Fotografía de corte transversal y sagital de ámpulas de <i>P. glauca</i>	46
Figura 28. Fotografía de corte transversal de ámpulas de <i>P. glauca</i>	47
Figura 29. Fotografía de corte transversal de ámpulas de <i>P. glauca</i>	48
Figura 30. Fotografía de corte transversal de ámpulas de <i>S. zygaena</i>	49
Figura 31. Fotografía de corte transversal de ámpulas de <i>S. zygaena</i>	51
Figura 32. Fotografía de corte sagital de ámpula de <i>S. zygaena</i>	52

Índice de tablas

Tabla 1. Áreas de distribución de poros afines entre especies, señalando en rojo las áreas utilizadas para histología.	20
Tabla 2. Número promedio de poros ventrales y dorsales por área de distribución en cada especie	29
Tabla 3. Total de poros electrosensoriales en la superficie ventral y dorsal en las cuatro especies	31
Tabla 4. Análisis de varianza por área, sexo, lado y especie.....	32
Tabla 5. Diámetro promedio en micras a) ampular y b) alveolar con desviación estándar DE para cada especie.	53



Resumen

El sistema electro sensorial es utilizado por los elasmobranquios para detectar a posibles presas. Este sistema está constituido por electro receptores, distribuidos en la región cefálica, llamados ámpulas de Lorenzini. La distribución y la densidad de las ámpulas en los elasmobranquios están influenciadas tanto por la filogenia como por la ecología de la especie. Se realizó el mapeo, conteo y la histología de las ámpulas de Lorenzini en cuatro especies de tiburones de diferente hábitat en la costa occidental de Baja California Sur. *Sphyrna zygaena* presentó un promedio de poros de 1938 ± 41.5 ; *Mustelus henlei* tuvo 863 ± 22.15 ; *Prionace glauca* tuvo 790 ± 16.8 e *Isurus oxyrinchus* tuvo 438 ± 25.1 . No hubo una diferenciación celular entre las especies de tiburones pero si se encontró una morfología diferente del ámpula entre las cuatro especies. Las especies costeras presentaron un mayor número de poros y un menor tamaño ampular comparado con las ámpulas de las especies oceánicas.

Abstract

Elasmobranchs use a electrosensory system to detect potential prey. This system consists of electroreceptor distributed in the cephalic region, called ampullae of Lorenzini. The distribution and density of ampullae in elasmobranchs are influenced by the phylogeny and the ecology of the species. Counts, map of the distribution of the ampullae and histology were performed in four sharks with different habitat from the west coast of Baja California Sur Mexico. *Sphyrna zygaena* has a mean of 1938 ± 41.5 electroreceptors; *Mustelus henlei* has 863 ± 22.15 ; *Prionace glauca* has 790 ± 16.8 and *Isurus oxyrinchus* has 438 ± 25.1 . Cell differentiation was not found; however each of the four species has a distinct morphology of the ampulla. Coastal sharks has a greater number, but smaller ampulla than the oceanic sharks.



I. Introducción

La electrorrecepción en organismos vivos es un sentido muy antiguo, que ha ido evolucionado desde hace más de 500 millones de años. Las múltiples e independientes evoluciones en la electrorrecepción demuestran la importancia de este sentido en una gran variedad de ambientes acuáticos (von der Emde, 1998).

La electrorrecepción se define como la habilidad biológica de recibir y aplicar los impulsos eléctricos para una determinada función. Existen dos tipos del sentido, pasivo y activo. La electrorrecepción pasiva conlleva a la detección de campos bioeléctricos débiles producidos por animales acuáticos. La electrorrecepción activa consiste en la generación de campos eléctricos y la posterior detección de distorsiones en los campos influidos por el medio ambiente local (incluyendo animales acuáticos), pudiendo también ser usada como medio de comunicación (Kimber, 2008).

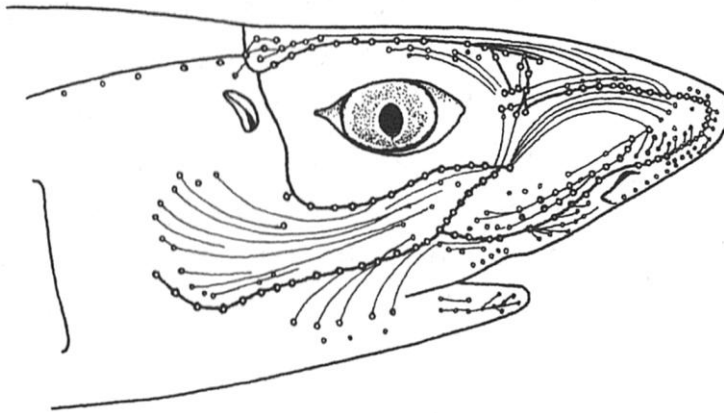
Existen algunos mamíferos y anfibios que utilizan la electrorrecepción al buscar su alimento en un medio acuático, como suceden con el topo nariz de estrella *Condylura cristata* (Gould *et al.*, 1993), los monotremas (equidnas y el ornitorrinco *Ornithorhynchus anatinus* (Scheich *et al.*, 1986) y salamandras (Fritsch, 1981). Con excepción de estos animales, se puede pensar que este sentido es exclusivo de peces. Aquellos que poseen la electrorrecepción activa son predominantemente teleósteos, como el bagre (Hagedorn *et al.*, 1990), la anguila eléctrica *Electrophorus electricus*, peces cuchillo (Nelson y Maciver, 1999) y el pez elefante *Gnathonemus petersii* (von der Emde, 1990). Se considera que estos peces han evolucionado a partir de peces con electrorrecepción pasiva, ya que son grupos principalmente primitivos como las lampreas (Bullock *et al.*, 1983), peces pulmonados (Watt *et al.*, 1999), celacantos (Bemis y Hetherington, 1982), condrósteos (esturiones y peces espátula) (Teeter *et al.*, 1980; Northcutt, 1986) y condriactios (tiburones, rayas y quimeras) (Lagler *et al.*, 1977).



Los tiburones y rayas, poseen un sistema electrosensorial extremadamente sensible, el cual realiza diferentes funciones, una de ellas les permite detectar campos eléctricos débiles en su entorno. Esta capacidad sensorial se ha demostrado que funciona en la detección y localización de campos bioeléctricos débiles de alrededor de 5 nano volts por centímetro (nV/cm) para la captura de posibles presas (Kalmijn, 1971; Murray, 1974) y conductas sociales, como la reproducción (Tricas *et al.*, 1995). También se ha demostrado que sirve para detectar la baja frecuencia de los campos eléctricos producidos por depredadores (Sisneros *et al.*, 1998). Se han construido modelos teóricos con el propósito de demostrar la influencia de los campos geomagnéticos de la Tierra en conductas sobre la orientación y la navegación (Kalmijn, 1978; 1982; Paulin, 1995). Algunos autores consideran que el sistema electrosensorial es un componente del sistema de la línea lateral, pudiendo responder a los cambios de temperatura, teniendo un incremento de su actividad durante el enfriamiento y una reducción durante el calentamiento (Young, 1985). También son sensibles a los estímulos mecánicos y eléctricos débiles, así como a los cambios pequeños de salinidad (Lagler *et al.*, 1977). Los núcleos octavolaterales dorsales, estructuras bilaterales de la médula oblongada, son los principales núcleos electrosensoriales, y son el sitio de proyección exclusiva de las vías aferentes que transportan la información de los electrorreceptores periféricos (Duman, 1997). El sistema electrosensorial de los elasmobranquios consiste en cientos de miles de órganos electrorreceptores que poseen una forma más o menos sacular, llamados ámpulas de Lorenzini, ubicados principalmente en la región cefálica, donde constituyen varios grupos de poros en posición supraorbital, bucal, hioideo y mandibular (Fig. 1 A), teniendo su acceso a través de un canal (Lagler *et al.*, 1977). Una sola ámpula se compone de varios sacos alveolares seguidos por un canal, el cual puede tener diversas longitudes (Whitehead *et al.*, 1999 y 2000), que termina en un poro en la superficie de la piel (Waltman, 1966) (Fig. 1 B).



A



B

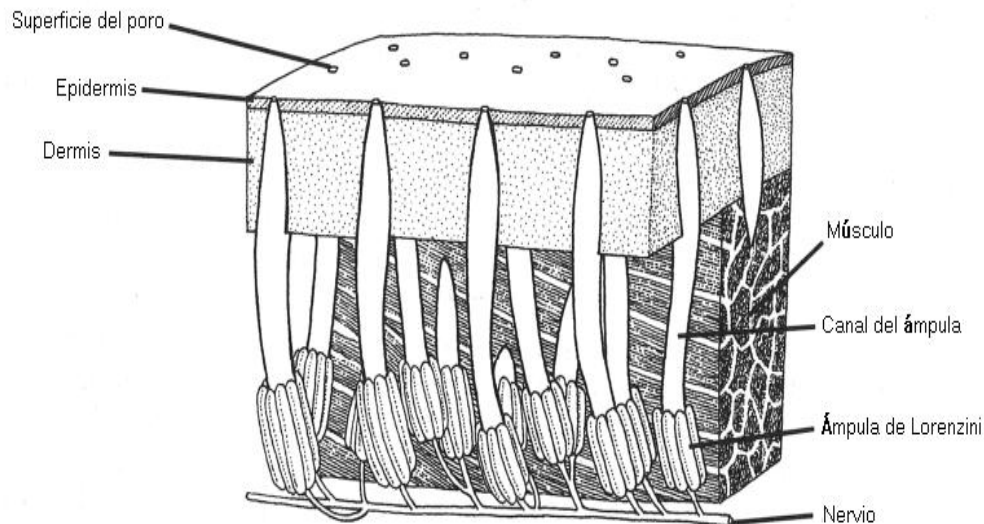


Figura 1. A. Ilustración de los canales ampulares y distribución de los poros. **B** Morfología del aparato electrorreceptor, las ámpulas de Lorenzini (Compagno *et al.*, 2005).

Las paredes del canal contienen células epiteliales escamosas unidas estrechamente, creando una alta resistencia eléctrica (Waltman, 1966). El canal se encuentra lleno de un gel mucopolisacárido (Murray, 1974). La porción basal del canal está constituido por células epiteliales escamosas, las cuales varían en número entre especies y entre los medios ambientes en los que se comporta la misma especie (Whitehead *et al.*, 1999 y 2000). Estas células sensibles están inervadas por el nervio anterior de la línea lateral (Wueringer *et al.*, 2011). Los diferentes tipos celulares encontrados en los canales ampulares tienen funciones específicas en los órganos sensoriales (Whitehead, 2002).



Existe una variación en la morfología del ámpula, clasificándolas con base a su arreglo alveolar en: sencillo, multi-alveolar, alveolar ramificado, con tapa central y en forma de palo. La mayoría de los tiburones presentan el tipo de tapa central (Andres y von Düring, 1988).

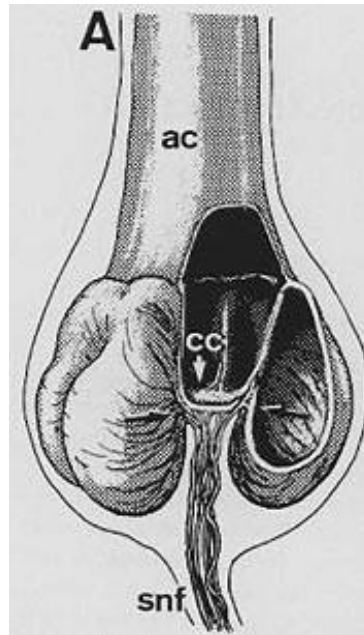


Figura 2. Ámpula de tipo tapa central. **ac** – apertura del canal **CC** - tapa central (por sus siglas en ingles “central cap”) **snf** – fibras de tejido nervioso (Andres y von Düring, 1988).

Las ámpulas de Lorenzini poseen una mayor sensibilidad relacionada con las diferencias en el potencial eléctrico, como el generado por los movimientos musculares (Lagler *et al.*, 1977). La localización de campos eléctricos débiles producidos por la presa, estimulan a los receptores con más fuerza cuando están más cerca de la fuente, esto provee al depredador con un componente direccional para la localización de la presa. La distribución y la densidad de los electroreceptores en los elasmobranquios están influenciadas tanto por la ecología como la filogenia de la especie. Los patrones de distribución permanecen reconocibles a través de las diferentes familias del mismo orden (Kajiura, 2001).



II. Antecedentes

El estudio de la electrorrecepción comienza con Lorenzini quien en 1678 fue, el primero en estudiar el ámpula en peces torpedos, mencionando que está conectada a bombillas llenas de gel que comunican al exterior por poros y un largo canal lleno de gel. El intervalo de longitud del canal es de 1 a 25 cm y aproximadamente 0.1 cm de diámetro en elasmobranquios marinos. Fue el primero en proponer una función para estos órganos al encontrar un grosor inusual en las paredes del canal. Sin embargo el primer estudio en un tiburón fue el de Peabody (1897), realizando un conteo del número y una descripción de la morfología anatómica de las ámpulas de Lorenzini en el cazón *Galeus canis*. Posteriormente Metcalf (1915), describe la histología general del sistema electrorreceptor y menciona que se presentan variaciones en especies de agua dulce, con microámpulas y las especies marinas con grandes ámpulas de Lorenzini.

Las evidencias más tempranas sobre la electro-sensibilidad fueron estudiadas en 1917 por Parker y van Heusen, quienes trabajaron con el bagre *Ameiurus nebulosus*. Para 1935, Disgraaf y su estudiante Kalmijn, notaron que el tiburón *Scyliorhinus canicula* con los ojos vendados respondía a los cables de acero oxidados pero no a las varillas de vidrio. Ellos sugirieron que los tiburones eran sensibles a los campos eléctricos generados por los cables. En 1966, Waltman describió las propiedades eléctricas y las estructuras finas en los canales de las ámpulas de Lorenzini; sin embargo fue Kalmijn (1966), quien demostró por primera vez que los elasmobranquios detectaban a las presas por los campos bioeléctricos producidos por la presa. Este trabajo fue seguido por Murray (1974), quien encontró que los tubos más largos de las ámpulas en sphyrnidos les permiten una mayor sensibilidad para detectar campos eléctricos uniformes, pero no necesariamente campos dipolo. Lo cual fue apoyado por Chu y Wen (1979), quienes afirmaron que la amplia cabeza de los sphyrnidos les permite tener tubos de las ámpulas más largos.



Raschi (1986) realizó un estudio de 40 especies de raya buscando evidencias de diferencias morfológicas en el sistema electrosensorial en especies que habitan diferentes tipos de ambientes; mientras que Aadland (1992) realizó una descripción y observación anatómica de las ámpulas de Lorenzini en *Isurus oxyrinchus* encontrando que en comparación con otros tiburones, presentan un menor número de poros electrosensoriales, áreas de distribución y también una estructura anatómica única.

Un estudio más fino fue realizado por Tricas y New (1998), quienes caracterizaron las propiedades de respuesta de las principales neuronas aferentes electrosensoriales en *Urolophus* utilizando campos eléctricos cercanos de umbrales débiles. Encontraron que las principales neuronas aferentes pueden codificar gradientes de campo eléctrico máximo de $\leq 20 \text{ } \mu\text{Vcm}^{-1}$, afinados en 1-2 Hz. Ese mismo año, Fishelson y Baranes, describieron la distribución, morfología y citología de las ámpulas de Lorenzini en el tiburón de Oman *Lago omanensis* perteneciente a la familia Triakidae, las cuales fueron similares a las descritas anteriormente en otros elasmobranquios. Trabajando con otras especies, Cruce *et al.* (1999) describieron las proyecciones supraespinales del cerebro pudiendo identificar los núcleos de la formación reticular en *Platyrrhoidis triseriata* y *Heterodontus francisci*. Identificaron más de 30 núcleos. La formación reticular fue más difícil de estudiar porque carece de núcleos diferenciados en la pared con una clara reducción en sus funciones.

Varias descripciones de los núcleos cerebrales han enfatizado acerca de los núcleos reticulares y sus caminos con funciones motoras o sensoriales. Las descripciones generales de cerebros de elasmobranquios y las proyecciones supraespinales fueron descritas anteriormente por Smeets y Timerick (1981).

En el siglo XXI, Kajiura (2001) comparó la distribución de los poros electrosensoriales en *Sphyrna lewini*, *S. tiburo* y *Carcharhinus plumbeus*. Encontró que *S. lewini* tuvo una media de $3067 \pm$ una desviación estándar de 158.9 poros, *S. tiburo* tuvo una media de 2028 ± 96.6 poros y en *C. plumbeus* tuvo una media de 2317 ± 126.3 poros. Encontró que la densidad de poros es inversamente



proporcional al tamaño del tiburón. También observó que en ambas especies de sphyrnidos había más poros sobre la superficie ventral de la cabeza; mientras que el carcharhinido tenía una distribución uniforme sobre las superficies dorsal y ventral de la cabeza. Esta diferencia en la distribución de los poros podría relacionarse con la ecología trófica de la especie. Tricas (2001) demostró que la morfología del ámpula permite la detección de pequeños campos eléctricos producidos por otros organismos.

Posteriormente Brown *et al.* (2002), determinaron las propiedades eléctricas del gel que llena los canales ampulares en tres especies de elasmobranquios *Triaenodon obesus*, *C. melanopterus* y *Carcharodon carcharias* y como contribuyen al sentido eléctrico. Encontraron que para todas las frecuencias medidas, el gel es altamente polarizable y presenta una constante dieléctrica relativamente grande. El tiempo de relajación del gel resultó ser inusualmente grande (alrededor de 1 ms). Un tiempo de relajación largo ayuda a la comunicación inmediata entre la ámpula y el exterior. La resistencia entre el poro y las células sensitivas es alrededor de 5-10 kΩ.

Un estudio más conductual fue realizado por Kajjira y Holland (2002), los cuales compararon la reacciones en carcharhinidos y sphyrnidos de tamaños similares a estímulos eléctricos semejantes. Encontraron que ambas especies detectan y responden a campos eléctricos sumamente débiles ($<1 \eta\text{Vcm}^{-1}$) presentando una modificación en su conducta durante el estímulo. También Whitehead (2002) estudio la reacción del ámpula de Lorenzini, de un *C. leucas* juvenil en agua dulce, utilizando un estímulo eléctrico. Describió que cada ámpula contiene seis sacos alveolares y cada saco contiene cientos de células receptoras. Encontró que ciertas regiones del canal ampular, alrededor de 50 μm , tienen invaginaciones en la pared y estas zonas tienen células epiteliales cuboidales. La unión entre el canal, los sacos alveolares y 50 μm de la pared del ámpula consiste de células epiteliales cuboidales. Las células receptoras poseen un núcleo central y un disco sencillo de cinocilo que se extiende al lumen del ámpula. Cada célula receptora está rodeada por células de sostén. Los seis sacos alveolares se unen en el



centro de cada ámpula en donde se encuentran una serie de células epiteliales escamosas alrededor de las áreas laterales y células epiteliales columnares a lo largo del vértice.

Kajiura (2003), describió y cuantificó las respuestas de orientación en *S. tiburo* recién nacidos aplicando un estímulo eléctrico. Encontró que todos los tiburones respondían mordiendo los dipolos eléctricos como si fueran presas naturales, a las 32 hrs después de su nacimiento, aproximadamente un tercio respondió a las 24 hrs sin una previa relación entre los estímulos eléctricos y la comida. Este resultado es debido a que los tiburones poseen un sistema electrosensorial bien desarrollado que les permite detectar a la presa casi al momento de nacer.

Brown *et al.* (2004), analizaron la función principal del gel y de los canales ampulares que lo contienen. Encontraron que un canal lleno de este gel permite un acceso más directo al ámpula con respecto al poro con el que está asociada. Además que en un poro con las dimensiones típicas, 5 cm de largo y 1 mm de diámetro, tiene una resistencia de 20 Ω cm. Observaron que la resistencia eléctrica de poro a poro es independiente de la distancia entre los poros. También encontraron que la resistencia a lo largo del canal es 150 veces más grande que la resistencia de poro a poro. Encontrando que el gel evita la transferencia rápida de iones, con diferencias de voltaje dentro del canal.

Collin y Whitehead (2004) realizaron una revisión de investigaciones recientes sobre la detección de presas en diferentes especies y hábitats; realizando además un estudio de la distribución de las ámpulas en el tiburón toro juvenil de agua dulce, encontrando que la captura de la presa es más importante en la distribución de los poros que la navegación.

Atkinson y Botaro (2006) realizaron un estudio comparativo del número y distribución de los poros electrosensoriales entre dos tiburones demersales, *Galeus melastomus* y *Etmopterus spinax*. Encontrando diferencias significativas entre especies, pero no entre sexos y estadios de la misma especie.



Recientemente Kimber (2008) menciona sobre la electrorrecepción en elasmobranquios, enfocada en el comportamiento de las interacciones macho-hembra, la elección y la capacidad cognitiva. Encontró que en las interacciones macho-hembra hay una diferencia significativa, siendo las hembras las que tuvieron una mayor respuesta. En cuanto a la elección no hubo diferencias significativas entre campos eléctricos artificiales (electrodos) y naturales (cangrejo). Y por último en la capacidad cognitiva, se demostró un aprendizaje y un comportamiento habitual hacia los campos eléctricos y se demostró una memoria a corto plazo.

McGowan y Kajiura (2009) realizaron una cuantificación de la electrosensibilidad de elasmobranquios eurihalinos, principalmente en la raya agujijón del Atlántico *Dasyatis sabina*, utilizando diferentes salinidades, los cuales encontraron que la electrosensibilidad en *D. sabina* se reduce significativamente en agua dulce.

Theiss *et al.* (2010) realizaron un análisis de la morfología de las ámpulas electroreceptoras en cuatro especies de tiburones tapete *Orectolobus hutchinsi*, *O. maculatus*, *O. ornatus* y *O. parvimaculatus*. También realizaron un mapeo de la distribución de los poros en dos especies *O. maculatus* y *O. ornatus*. Encontraron que el número de alveolos por ámpula no tuvo diferencias significativas entre las cuatro especies, pero se pudieron observar diferencias en el tamaño de las células en algunas especies. En cuanto a la distribución, el número de poros fue mayor en la región dorsal para las cuatro especies.

Wueringer *et al.* (2011) efectuaron el mapeo de poros en cuatro especies de pristidos *Anoxipristis cuspidata*, *Pristis microdon*, *P. clavata* y *P. zijsron*. Encontraron que ventralmente los poros se distribuyen en seis áreas (solo en cinco en el caso de *P. microdon*); y dorsalmente se localizaron en cuatro (solo en tres para *P. microdon*). En todas las especies el mayor número de poros fue encontrado en la superficie dorsal y ventral del morro con una menor densidad alrededor de la boca.



III. Objetivos

Objetivo general:

Comparar la distribución, número y morfología de las ámpulas de Lorenzini en *Isurus oxyrinchus*, *Mustelus henlei*, *Prionace glauca* y *Sphyrna zygaena* de Baja California Sur y relacionarlas con sus hábitos alimenticios.

Objetivos específicos:

- Separar y describir por secciones la distribución y número de las ámpulas de Lorenzini en *Isurus oxyrinchus*, *Mustelus henlei*, *Prionace glauca* y *Sphyrna zygaena*.
- Comparar la distribución y número de las ámpulas de Lorenzini entre sexos en *Isurus oxyrinchus*, *Mustelus henlei*, *Prionace glauca* y *Sphyrna zygaena*.
- Contar el número de ámpulas de Lorenzini en cada área de distribución encontrada en *Isurus oxyrinchus*, *Mustelus henlei*, *Prionace glauca* y *Sphyrna zygaena*.
- Describir microscópicamente la morfología de las ámpulas de Lorenzini en *Isurus oxyrinchus*, *Mustelus henlei*, *Prionace glauca* y *Sphyrna zygaena*.
- Comparar la distribución, número y morfología de las ámpulas de Lorenzini entre *Isurus oxyrinchus*, *Mustelus henlei*, *Prionace glauca* y *Sphyrna zygaena*.



IV. Área de estudio

Costa occidental de Baja California Sur

La costa occidental de Baja California se encuentra influenciada por dos sistemas de corrientes: Corriente de California de origen templado-frío y la Corriente Norecuatorial. En el extremo sur de Baja California se encuentran tres masas de aguas de diferentes propiedades que son: la masa de agua del Golfo, la masa de agua del Pacífico Oriental Tropical y la masa de agua de la Corriente de California (Álvarez-Borrego, 1983), provocando una alta productividad por el florecimiento de plancton (Álvarez-Arellano, 1987; Franks, 1992 y Torres-Orozco, 1993). La temperatura media anual es de 18 °C y la salinidad de 35 ‰ (Álvarez-Sánchez, 1977).

Los eventos de surgencia consisten en el movimiento de las aguas más profundas hacia la superficie, lo cuales aportan nutrientes hacia la superficie (Sverdrup *et al.*, 1942). Durante el verano, cerca a la costa, se presenta una corriente costera cálida. Debido a los vientos dominantes del noroeste se presentan surgencias intensas en la región costera con aguas de baja temperatura y alta salinidad, aún en verano. La marea es de tipo semidiurno y la desigualdad del nivel de pleamares es grande, del orden de 3 m (Álvarez-Sánchez, 1977).

La mayor parte de los recursos vivos que se encuentran en esta zona son de origen templado. La costa occidental de la península puede dividirse en dos zonas: una zona similar en condiciones oceanográficas a las áreas más al Norte con características templadas y otra al sur, con características de zona de transición templado-tropical. La zona sur presenta, intrusiones importantes de especies tropicales especialmente en años cálidos (Hernández-Vázquez, 1987).

La localidad donde se efectuaron los muestreos biológicos en la costa occidental de Baja California Sur fue Punta Lobos. Esta localidad se encuentra en la zona denominada Magdalena Sur con temperaturas medias anuales de 20 - 22° C (Schmitter-Soto, 1992). Está ubicada en 23° 24' 27" Latitud Norte y 110° 13' 58"



Longitud Oeste (Fig. 3). La plataforma frente a la localidad del muestreo se caracteriza por ser reducida y de relieve accidentado (Schmitter-Soto, 1992). La circulación de las aguas superficiales está en relación con el patrón de vientos, por lo que, durante el invierno, es dominante hacia el sureste. Permitiendo el mayor desarrollo de la Corriente de California, la cual tiene su origen en los 40° N extendiéndose hasta 1000 km de distancia de la costa. Esta corriente se presenta a profundidades de 100 y 300 m, siendo más intensa durante la primera mitad del año (Álvarez-Arellano, 1987).



Figura 3. Localización del campo pesquero, Punta Lobos, en la costa occidental de Baja California Sur.



V. Sistemática (basada en Nelson, 2006)

Reino Animalia

Phylum Chordata

Subphylum Craniata

Superclase Agnatha

Clase Chondrichthyes

Subclase Elasmobranchii

División Neoselachii

Subdivisión Selachii

Super orden Galeomorphi

Orden Lamniformes

Familia Lamnidae

Especie *Isurus oxyrinchus*

Orden Carcharhiniformes

Familia Triakidae

Especie *Mustelus henlei*

Familia Carcharhinidae

Especie *Prionace glauca*

Familia Sphyrnidae

Especie *Sphyrna zygaena*



Isurus oxyrinchus (Rafinesque, 1810) (Fig. 4)

Presentan un morro cónico, aberturas branquiales alargadas que hacen eficiente el intercambio gaseoso, cuerpo extremadamente fusiforme, segunda aleta dorsal extremadamente reducida y pedúnculo caudal dorso-ventralmente aplanado y con una única quilla a cada lado. La coloración dorsal es azul brillante, y blanca ventralmente (Castro, 1983).

Tiene una longitud total (LT) al nacer entre 60-70 cm, las hembras adultas 280-400 cm y los machos entre 195-284 cm (Hennemann, 2001). En la costa occidental de Baja California Sur tiene un registro máximo de talla de 290 cm de LT, pero las tallas más abundantes son entre 90 cm y 160 cm, que corresponden a etapa juvenil, por lo que se ha determinado como un área de alumbramiento ó bien un área de crianza (Ramírez-González, 2002; Ribot-Carballal *et al.*, 2005; Conde-Moreno, 2005). Áreas que se caracterizan por presentar aguas altamente productivas donde los juveniles pueden encontrar abundante alimento (Castro, 1983; Hoyos-Padilla, 2001). En la costa occidental de Baja California Sur se alimenta principalmente de *Prionotus albirostris*, *Dosidicus gigas*, *Scomber japonicus* y *Ancistrocheurus lesueurii* (Velazco-Tarelo, 2005).



Figura 4. *Isurus oxyrinchus* (tomada por Walter Heim)



Mustelus henlei (Gill, 1863) (Fig. 5)

El tiburón mamón, presenta un cuerpo esbelto con cabeza corta, ojos pequeños y ovalados, espiráculo visible detrás del ojo, dientes pequeños y asimétricos, una coloración dorsal café claro y ventral de color blanco. La primera aleta dorsal triangular con el margen posterior rasgado, tiene origen por encima del final de las aletas pectoral. La segunda aleta dorsal es más larga que la aleta anal. Las aletas pectorales y el pedúnculo caudal son moderadamente largos (Compagno, 1984). Tiene una longitud máxima reportada de 1 m de LT, con un promedio entre 50 y 60 cm (Compagno, 1984).

Se distribuye en la costa oriental del Océano Pacífico, desde el norte de California (EUA) hasta el Golfo de California (México) en el norte, y de Ecuador a Perú en el sur. Habita en la plataforma continental, aunque existen grupos en bahías cerradas. Vive cerca del fondo marino desde la zona intermareal hasta los 200 m de profundidad (Compagno, 1984).

Se alimenta principalmente de cangrejos, camarones, calamares y de algunos peces pequeños, como anchovetas. Los adultos se alimentan en mayor proporción de peces óseos que los juveniles pero siguen siendo los crustáceos la base de su dieta (Compagno, 1984).



Figura 5. *Mustelus henlei* (tomada por Walter Heim)



Prionace glauca (Linnaeus, 1758) (Fig. 6)

El tiburón azul o tintorera se caracteriza por poseer un cuerpo delgado, hocico cónico, dientes triangulares aserrados, aletas pectorales alargadas, la primera aleta dorsal considerablemente más grande que la segunda, aleta caudal alongada, dorso azul intenso y vientre blanco (Compagno, 1984). Su longitud al nacer está entre los 35-44 cm, teniendo una máxima longitud como adulto registrada de 383 cm (Cervigón *et al.*, 1992).

Probablemente es el tiburón con mayor extensión en su distribución, se encuentra en aguas preferentemente frías (7-16° C), aunque puede tolerar intervalos máximos de temperatura de 8 a 29.5 °C. Sus hábitos migratorios están asociados principalmente a la temperatura del agua. En cuanto a la migración vertical se tienen registros de una profundidad máxima de 300 a 600 m durante el día en inmersiones rápidas, y durante la noche se encuentra entre la superficie y la termoclina (80-150 m) (Carey y Sharold, 1990). En la costa occiendal de Baja California Sur, se alimenta principalmente de la langostilla *Pleuroncodes planipes*, y de los cefalópodos *Gonatus californiensis* y *Ancistrocheirus lesueurii* (Hernández-Aguilar, 2008).



Figura 6. *Prionace glauca* (tomada por Michael Jay)



Sphyrna zygaena (Linnaeus, 1758) (Fig. 7)

Este tiburón presenta la cabeza expandida en forma de martillo, su borde anterior fuertemente arqueado en juveniles, pero moderadamente redondeado en adultos, sin escotadura en línea media, pero con una muesca profunda y redondeada frente a cada orificio nasal. Color dorsal marrón-aceitunado o gris uniforme, vientre blanco o blanco-grisáceo; aletas casi uniformes, de puntas oscuras o negras (Compagno *et al.*, 1995). La talla máxima registrada en machos es de 370 cm LT y en hembras de 400 cm LT. (Compagno, 1984; Serena, 2005). La talla al nacer es de 50 a 60 cm de LT (Compagno, 1984).

Es una especie muy activa, habita en la zona costera-pelágica y oceánica cerca a la plataforma continental, tanto en aguas someras como a profundidades de 200 m. Aparentemente es el tiburón martillo con mayor tolerancia a la temperatura del agua, lo que es reflejado en su distribución. Los juveniles son de hábitos costeros; mientras que los adultos tienden a acercarse a aguas oceánicas (Compagno, 1984). Es una especie que consume tanto presas costeras como oceánicas, en la costa occiendal de Baja California Sur sus principales presas son los cefalópodos *Dosidicus gigas*, *Onychoteuthis banksii*, *Sthenoteuthis oualaniensis* y *Ancistrocheirus lesueurii* (Ochoa-Díaz, 2009)



Figura 7. *Sphyrna zygaena* (tomada por Andy Murch)



VI. Materiales y métodos

Trabajo de campo

Las cabezas de los tiburones fueron obtenidas de la pesca artesanal en el campo pesquero Punta Lobos durante muestreos quincenales entre marzo y junio del 2011. Todos los organismos de *Mustelus henlei* se capturaron con redes agalleras de fondo con 10 y 20 cm de luz de malla a profundidades entre 6 y 55 m. El resto de las especies fueron capturadas por palangres que se colocaban desde 30 a 40 millas náuticas de distancia de la costa a una profundidad entre 100 y 250 m. Los palangres tenían aproximadamente 2.1 km (1250 brazas) de línea principal, de la cual colgaban ramales con 17 m de distancia entre cada uno, con anzuelos del No. 4, utilizando como carnada dorado, diablo y pierna. Los pescadores salen al amanecer en embarcaciones menores denominadas pangas con motor fuera de borda regresando al atardecer.

Los organismos fueron identificados hasta el nivel de especie con ayuda de las claves de Compagno *et al.* (1995); registrándose en la bitácora la fecha del muestreo, la LT de cada organismo midiéndose con la ayuda de una cinta métrica desde la punta del morro hasta el lóbulo superior de la aleta caudal extendiendo la cola siguiendo el eje del cuerpo (Compagno, 2001) y el sexo de cada organismo con base en la presencia o ausencia de los gonopterigios (Anexo).

Los especímenes se trasladaron al Laboratorio de Ecología de Peces del CICIMAR, preservándolos en congelación. Las cabezas destinadas a utilizarse para los análisis histológicos fueron preservadas en formol al 10%.

Trabajo de laboratorio

Las cabezas preservadas en formol se inyectaron para asegurar la penetración del fijador, realizando un cambio de formol a las 24 hrs para una mejor fijación.

Se realizó una identificación superficial de los poros electrosensoriales en las zonas dorsal y ventral para las cuatro especies y en ambos sexos. Para reconocer y contar los poros de las ámpulas de Lorenzini se utilizaron dos técnicas; la



primera, en dos cabezas, se tiñó con azul de metileno para facilitar su identificación y distinguirlos de los poros de la línea lateral distribuidos en la cabeza (Fishelson y Baranes, 1998). La segunda técnica, se aplicó para las 78 cabezas restantes, la cual consiste en descongelar las cabezas manteniéndolas sumergidas en agua corriente por un tiempo de 2 a 3 hrs. Con esto se logra una reacción de equilibrio osmótico entre el gel del canal y el agua corriente resaltando así solamente los poros cefálicos que poseen el gel (Fig. 8).

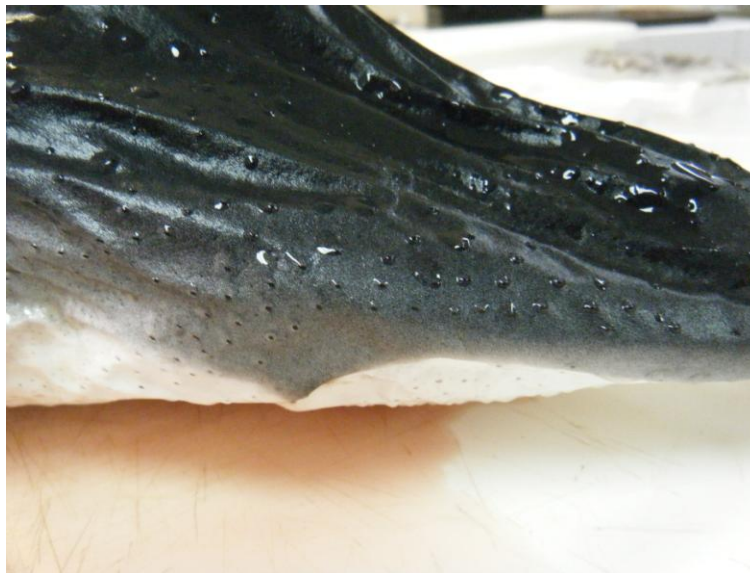


Figura 8. Poros electrosensoriales resaltados por equilibrio osmótico en *Prionace glauca*.

Se elaboró un mapeo de la distribución de poros electrosensoriales de la superficie dorsal y ventral en las cuatro especies con el programa CorelDRAW X3, sin evaluarse la inervación de los órganos ampulares, por lo que los grupos de poros y sus poros asociados fueron nombrados con base en su ubicación y de acuerdo a las zonas donde se observaba la mayor densidad de los poros, asignándose la misma nomenclatura que Wueringer *et al.* (2011) V áreas ventrales y D áreas dorsales (Fig. 12).

La densidad de poros electrosensoriales se realizó haciendo un conteo del número de poros totales en cada área de distribución, tanto en el lado izquierdo como el derecho con la ayuda de una aguja de disección y una lupa, siendo necesario en las áreas dorsales contar con la ayuda de un proyector de acetatos (Fig. 9).

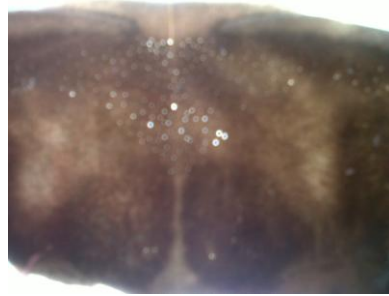


Figura 9. Poros electrosensoriales resaltados por proyector de acetatos en *Sphyrna zygaena*.

La comparación se realizó con base en la distribución y el número de los poros entre sexos y entre las cuatro especies en las áreas de poros correspondientes en base a su ubicación (Tabla 1), utilizando un análisis de varianza con un nivel de significancia de 0.05 y una prueba *post-hoc* de Tukey.

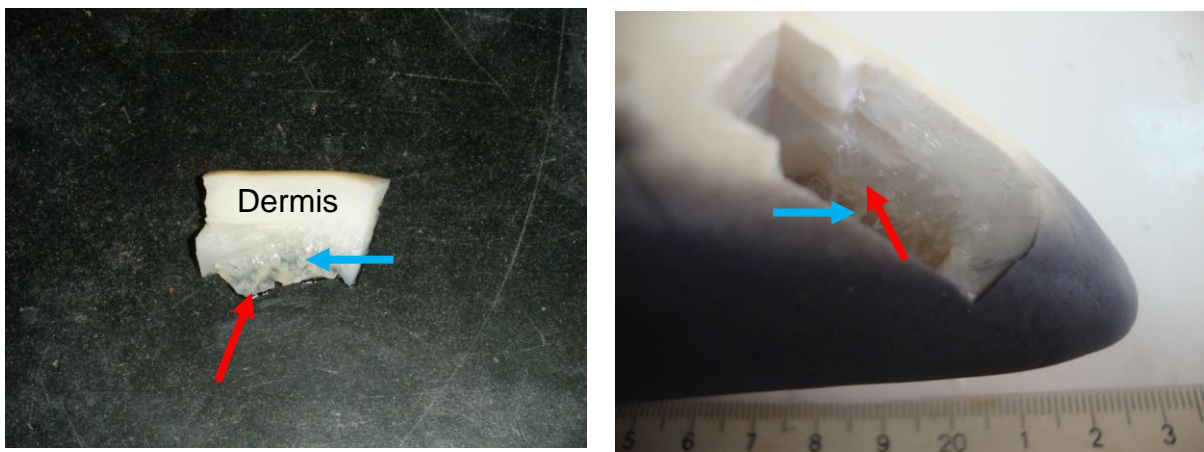
Tabla 1. Áreas de distribución de poros correspondientes entre especies, señalando en rojo las áreas utilizadas para histología.

<i>S. zygaena</i>	<i>I. oxyrinchus</i>	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>
V1	V1	V1	V1
V2		V2	V2
V3		V3	V3
V4	V2	V4	V4
V5			V5
V8		V5	V6
V9 *	V3 *	V6 *	V7 *
V10		V7	V8
V11	V4	V8	V9
D12			D10
D15		D9	D11
D16	D5	D10	D12



Antes de realizar el análisis de varianza se comprobó que la distribución de los residuales fuera normal (Anexo). Los números promedio de poros por área, sexo, lado y especie fueron utilizados para realizar el análisis estadístico utilizando el programa *Statistica versión 7*. Se realizó un análisis de modelos lineales generalizados, como un diseño anidado, siendo la variable de área de distribución anidada en la especie debido a que el número de áreas de distribución no es el mismo en las cuatro especies. Se correlacionaron las distribuciones de los poros con los hábitos alimenticios de las cuatro especies estudiadas.

Para el análisis histológico se lavaron las cabezas en agua corriente durante seis horas para eliminar el exceso de formol. Se realizó un corte de 1 cm³ aproximadamente de las ámpulas, desde el poro hasta la conexión con el nervio (Fig. 10) del área de distribución afín (Tabla 1). Todas las ámpulas se clasificaron según Andres y von Düring (1988).



A

B

Figura 10. Disección para obtener las ámpulas de Lorenzini en *I. oxyrinchus*. **A** corte de aproximadamente 1cm³, **B** zona de disección. **Flecha azul** – sacos alveolares. **Flecha roja** – nervio anterior de la línea lateral.

Las muestras se conservaron en alcohol al 70% por 24 hrs, posteriormente se realizó el proceso de deshidratación en un procesador de tejidos, el cual consiste en cambios sucesivos de alcohol etílico en concentraciones crecientes (uno de 80° y tres de 96° dejándose 45 min en cada uno, tres en 100° o absoluto por 40 min



c/u), posteriormente se realizó la transparentación o sustitución del alcohol en el tejido con cloroformo. Este proceso incluye dejar las muestras por 30 min en una mezcla de alcohol-cloroformo en partes iguales para después pasar 15 min al cloroformo. Se realizó la impregnación de parafina al tejido en tres baños de parafina teniendo el primero 50% de cloroformo y un tiempo de 40 min, en los siguientes se dejó por 1hr y 30 min para su posterior inclusión en Paraplast.

Se realizaron cortes de 3 a 3.5 micras de grosor con un micrótopo tipo Minot, colocándose posteriormente en portaobjetos. Se desparafinaron en una estufa para disolver la parafina excedente por 24 hrs para después dejarse en Americlear tres veces por cinco minutos en c/u. Finalmente se enjuagaron dos veces por tres minutos en alcohol etílico de 96° y una vez en alcohol 70°.

Se realizó la técnica de tinción tricrómica de Mallory. La cual consistió en dejarlos por cinco minutos en fucsina ácida al 1%, cuatro minutos en ácido fosfomolibdico, siete minutos en la mezcla de Mallory, teniendo entre cada reactivo y después del último que lavar con agua corriente para posteriormente lavar con alcohol de 96°, dejándose por 2 minutos en alcohol absoluto, acetona, acetona-americlear, dos veces en americlear y por último en xilol. Las muestras se montaron con Citoseal y la lectura de las laminillas se efectuó con un microscopio óptico. Se tomaron fotografías de cada preparación con una cámara *AxionCam* montada en un microscopio óptico Zeiss. Se utilizó el programa *AxioVision 4* para editar y guardar las fotografías. Se obtuvo el diámetro ampular y alveolar promedio para cada especie con el programa *Image-Pro plus* versión 4.5.



VII. Resultados

7.1 Áreas de distribución de los poros electrosensoriales.

Se utilizaron un total de veinte organismos por especie, diez de cada sexo, para realizar el corte de la región cefálica desde las hendiduras branquiales (Fig. 11). Todos los organismos de *I. oxyrinchus* fueron juveniles, a diferencia de los de *M. henlei* que fueron todos adultos. Para *P. glauca* se trabajó solamente con una hembra y un macho adultos, siendo el resto juveniles. En *S. zygaena* se utilizaron tres adultos (dos hembras y un macho), tres embriones (machos) y el resto juveniles (Anexo).

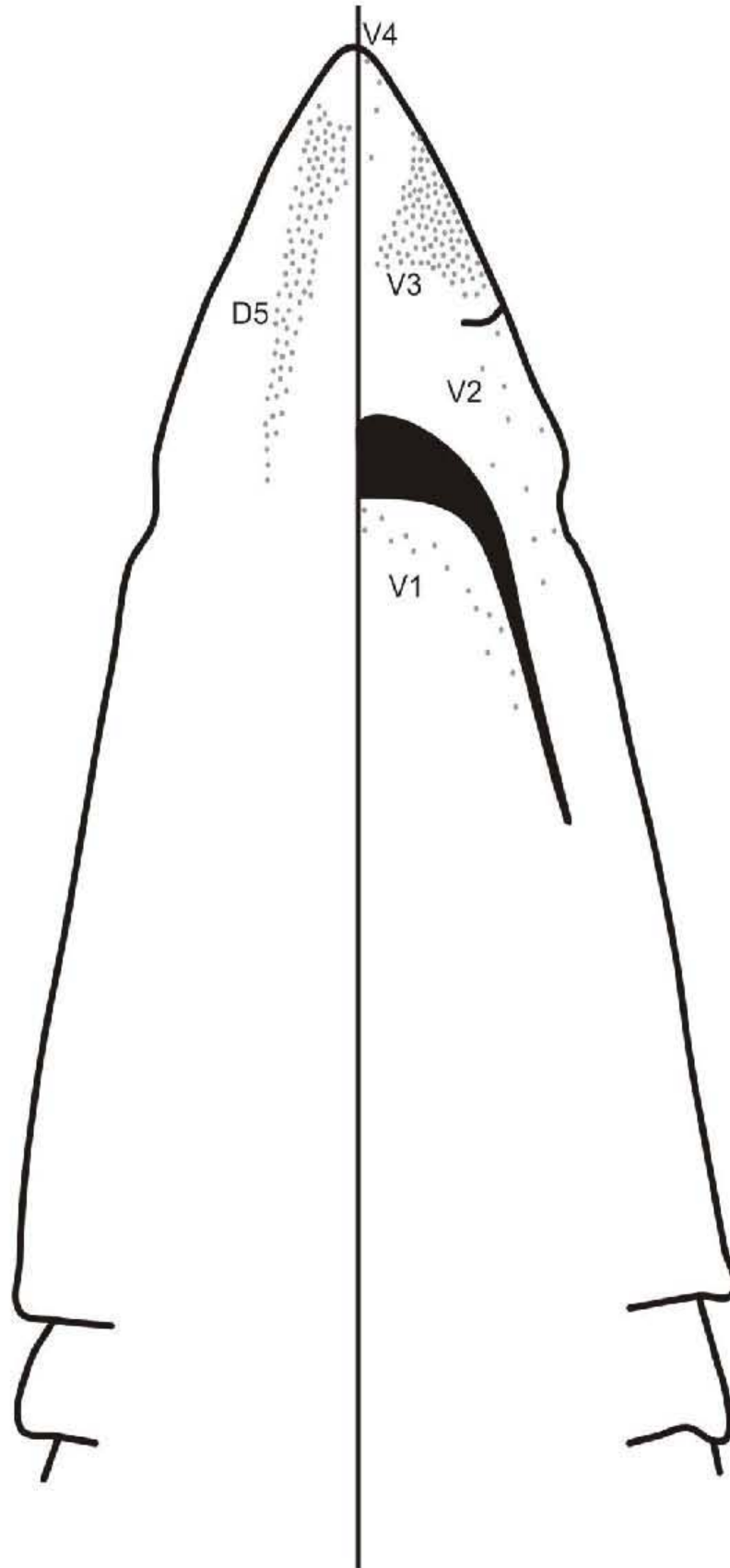


Figura 11. Vista ventral de *Sphyrna zygaena*

Al realizar el mapeo de las áreas de distribución de los poros electrosensoriales se encontró que existe un patrón de simetría bilateral. No existiendo diferencias entre sexos de la misma especie. En relación a las tallas no se modificó el patrón del área encontrado por especie (Fig. 12).

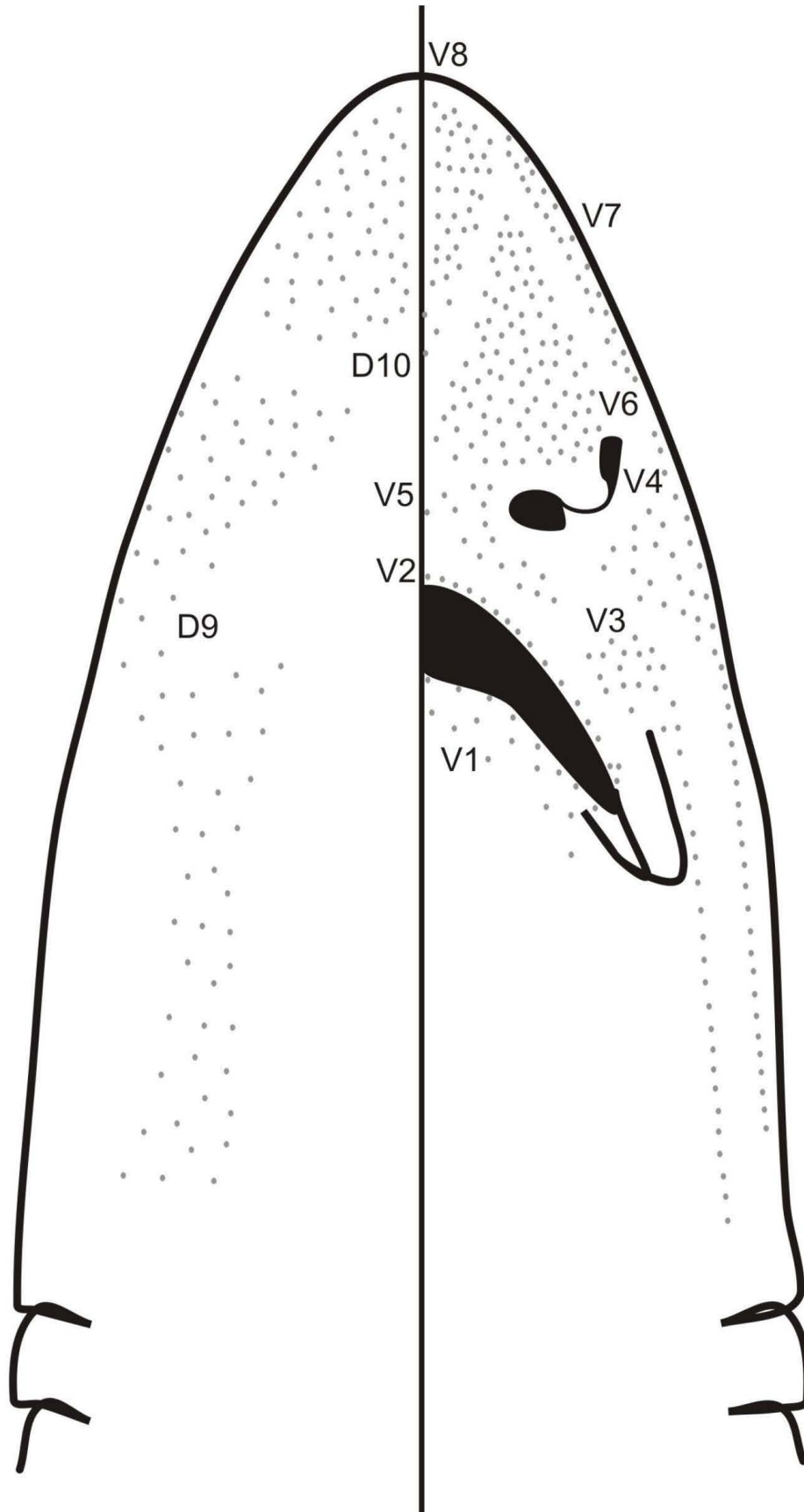


a)



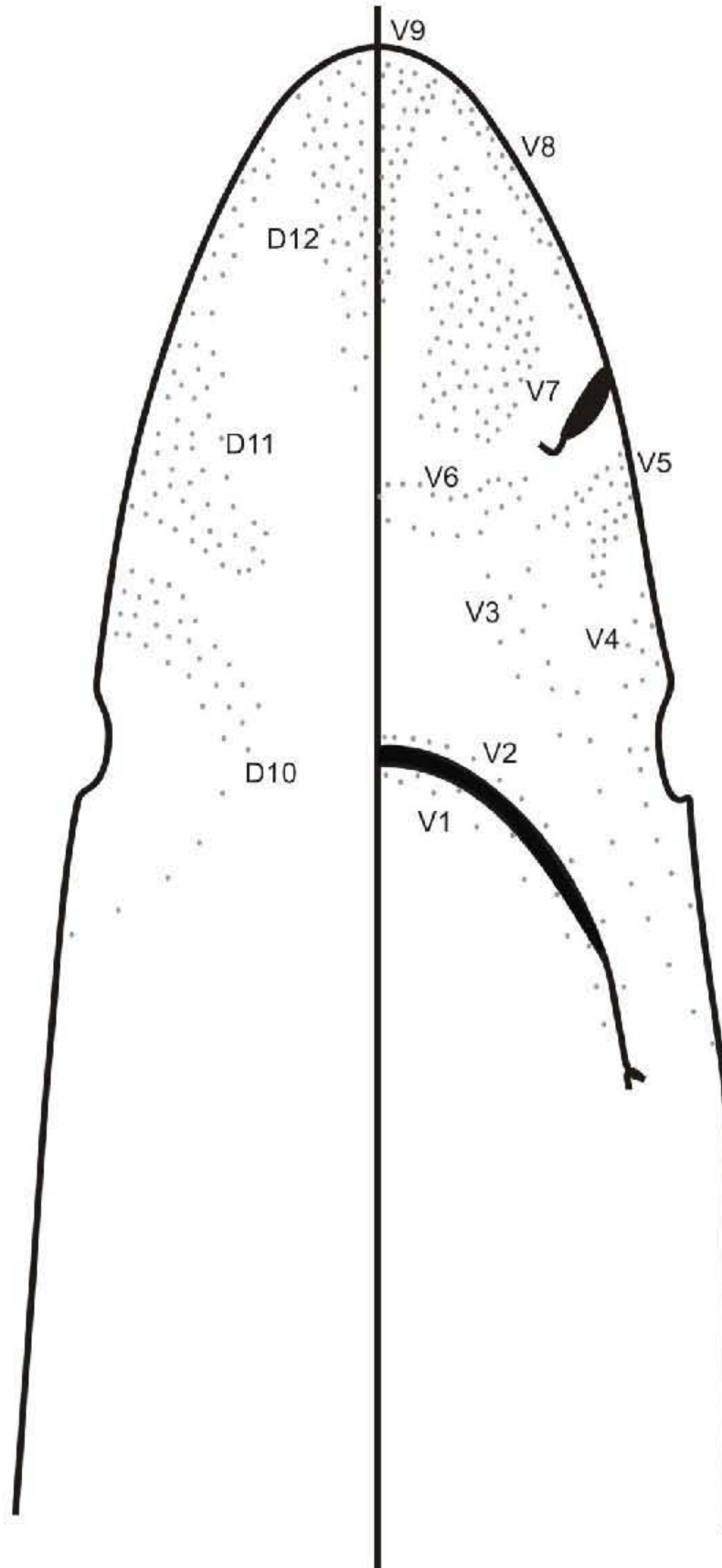


b)





c)





d)

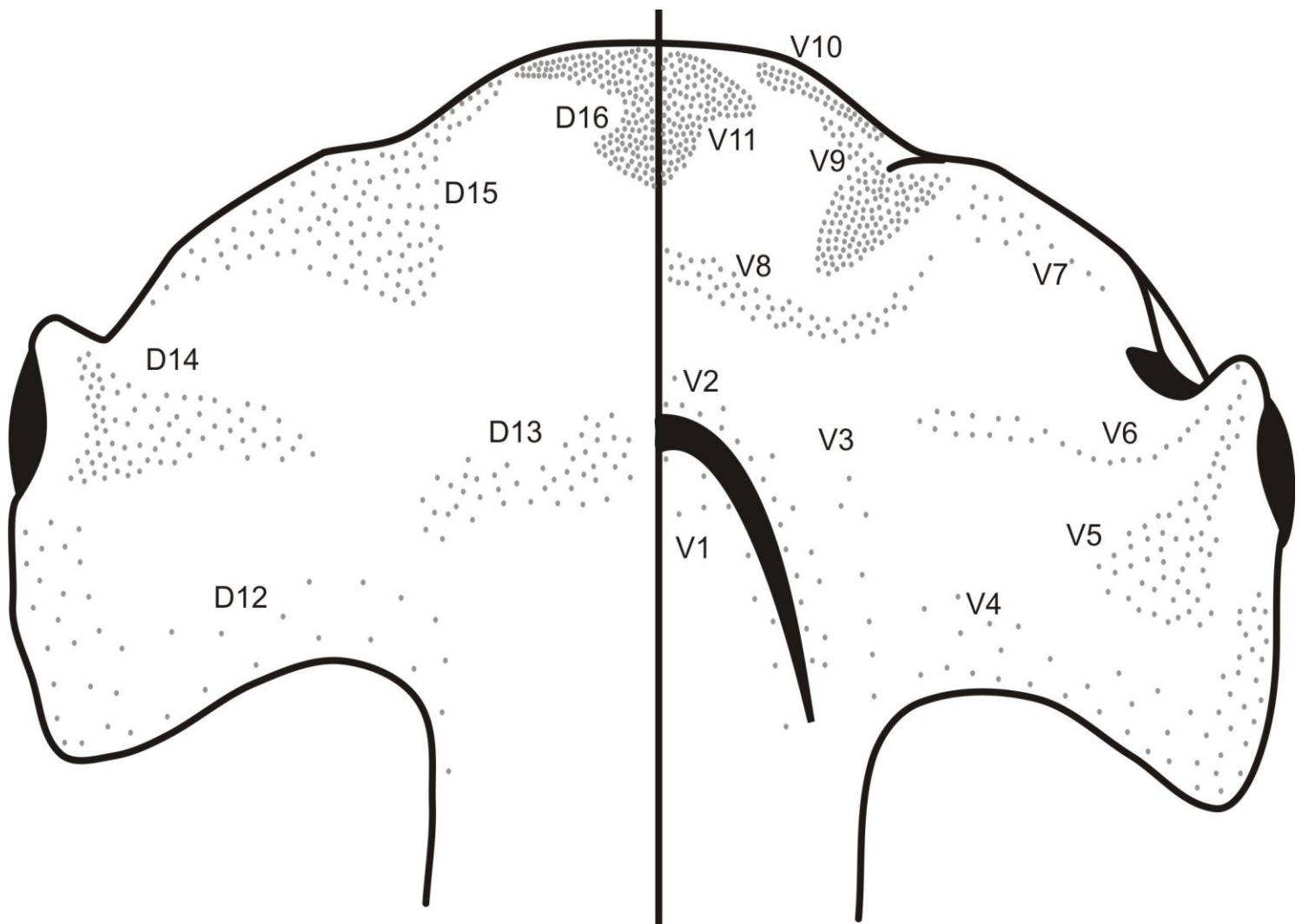


Figura 12. Áreas de distribución de poros electrosensoriales, izquierda D dorsales y derecha V ventrales en **a)** *Isurus oxyrinchus*, **b)** *Mustelus henlei*, **c)** *Prionace glauca* y **d)** *Sphyrna zygaena*.

El mayor número de áreas de distribución de poros fue en la superficie ventral para las cuatro especies siendo el número de áreas diferente entre las especies analizadas. La especie que presentó un mayor número de áreas de distribución de poros fue *S. zygaena* con un total de once, seguida por *P. glauca* y *M. henlei* con nueve y ocho respectivamente, teniendo por último a *I. oxyrinchus* con solo 4



áreas de distribución. En la superficie dorsal, de igual forma hubo diferencias entre las especies, con el mayor número de áreas de poros en *S. zygaena* con un total de cinco áreas, seguida por *P. glauca* y *M. henlei* con tres y dos respectivamente, teniendo por último a *I. oxyrinchus* con solo un área de distribución.

7.2 Número de poros electrosensoriales.

En las cuatro especies de tiburones el área que presentó un mayor número de poros se localizó en la superficie dorsal, pero hubo un mayor número total de poros y más áreas de distribución en la superficie ventral. La especie que presentó el mayor número de poros total, dorsal y ventral fue *S. zygaena*, seguida en el número de poros totales por *M. henlei*, *P. glauca* y por último *I. oxyrinchus* (Tabla 3 y Fig. 14). El área de distribución ventral que presentó un mayor número de poros fue en *S. zygaena* V9, seguida por *I. oxyrinchus* V3, *M. henlei* V6 y *P. glauca* V7 (Tabla 2, Fig. 13 a). Estas áreas de distribución corresponden entre sí debido a su ubicación, tres de ellas cercanas a las narinas y la del sphyrnido en la misma ubicación con respecto al cerebro (Fig. 12). Por el contrario el área de distribución ventral con un menor número de poros fue en *I. oxyrinchus* V4, *S. zygaena* V3, *P. glauca* V2 y *M. henlei* V5 (Tabla 2 Fig. 13 a). Estas y las áreas de menor número se ubicaron cercanas a la mandíbula en las cuatro especies de tiburones. En las áreas dorsales se encontró que para todas las especies las áreas o su sección con menor número de poros son las más cercanas a las branquias, y las que presentaban un mayor número estaban más alejadas (Fig. 12). El área de distribución dorsal que presentó un mayor número de poros fue en *S. zygaena* D16, *I. oxyrinchus* D5, *M. henlei* D9 y *P. glauca* D11 (Tabla 2 Fig. 13 b).



Tabla 2. Número promedio de poros ventrales y dorsales por área de distribución en cada especie (\pm desviación estándar).

Ventral	V1	V2	V3	V4	V5	V6
<i>I. oxyrinchus</i>	14.4 \pm 3.29	-	-	9.62 \pm 2.69	-	-
<i>M. henlei</i>	16.92 \pm 3.12	16.9 \pm 2.51	42.17 \pm 4.42	51.65 \pm 7.86	-	-
<i>P. glauca</i>	12.72 \pm 1.93	11.9 \pm 1.94	19.97 \pm 4.11	16.07 \pm 2.35	28.82 \pm 4.61	-
<i>S. zygaena</i>	10.27 \pm 1.89	22.45 \pm 2.33	6.6 \pm 1.39	51.57 \pm 6.59	61.2 \pm 4.29	23.57 \pm 2.94
Ventral	V7	V8	V9	V10	V11	TOTAL
<i>I. oxyrinchus</i>	-	-	92.27 \pm 11.2	-	4.62 \pm 2.76	120.92 \pm 36.61
<i>M. henlei</i>	-	16.02 \pm 3.28	88.35 \pm 12.42	26.7 \pm 6.21	38.32 \pm 7.46	297.05 \pm 23.93
<i>P. glauca</i>	-	19.72 \pm 4.46	84.2 \pm 9.11	26.37 \pm 4.53	36.3 \pm 7.02	256.1 \pm 21.67
<i>S. zygaena</i>	17.35 \pm 4.23	62.22 \pm 8.63	131.55 \pm 8.38	43.37 \pm 4	111.95 \pm 9.13	542.12 \pm 38.71
Dorsal	D12	D13	D14	D15	D16	TOTAL
<i>I. oxyrinchus</i>	-	-	-	-	98 \pm 13.6	98 \pm 13.6
<i>M. henlei</i>	-	-	-	85.77 \pm 9.1	48.7 \pm 7.17	134.47 \pm 20.38
<i>P. glauca</i>	35.85 \pm 5.67	-	-	59.5 \pm 9.92	43.35 \pm 6.44	138.7 \pm 12.08
<i>S. zygaena</i>	39.31 \pm 5.44	44.58 \pm 4,34	79.11 \pm 9.15	119.32 \pm 10.75	144.7 \pm 11.89	427.04 \pm 44.3

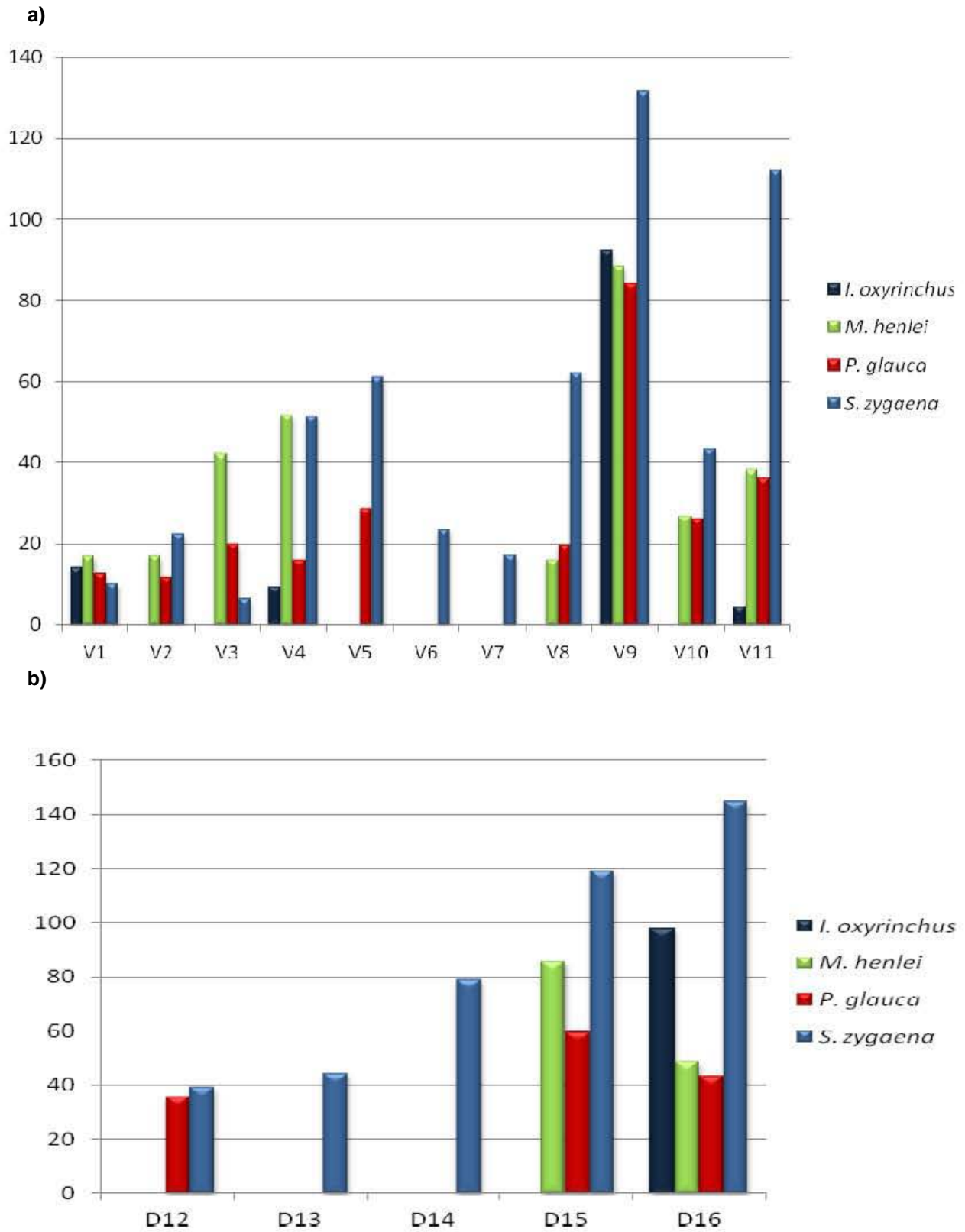


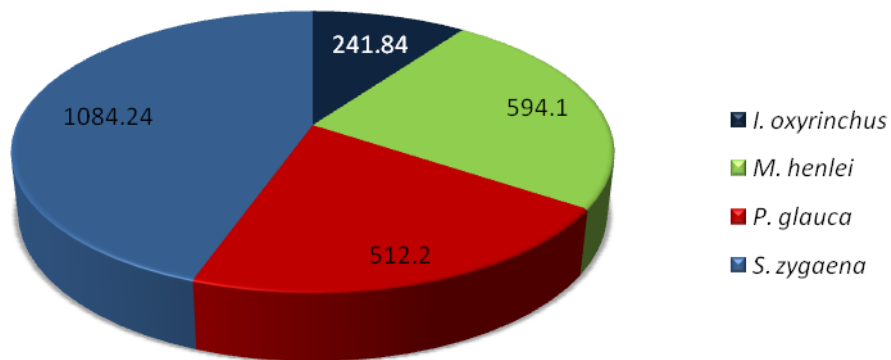
Figura 13. Promedio de poros en áreas a) ventrales y b) dorsales en las cuatro especies.



Tabla 3. Total de poros electrosensoriales en la superficie ventral y dorsal (\pm desviación estándar) en las cuatro especies.

Especie	Ventral	DE	Dorsal	DE	Total
<i>I. oxyrinchus</i>	241.84	± 36.61	196	± 13.6	437.84 ± 50.21
<i>M. henlei</i>	594.1	± 23.93	268.94	± 20.38	863.04 ± 44.31
<i>P. glauca</i>	512.2	± 21.67	277.4	± 12.08	789.6 ± 33.75
<i>S. zygaena</i>	1084.24	± 38.71	854.08	± 44.3	1938.32 ± 83.01

Total ventral



Total Dorsal

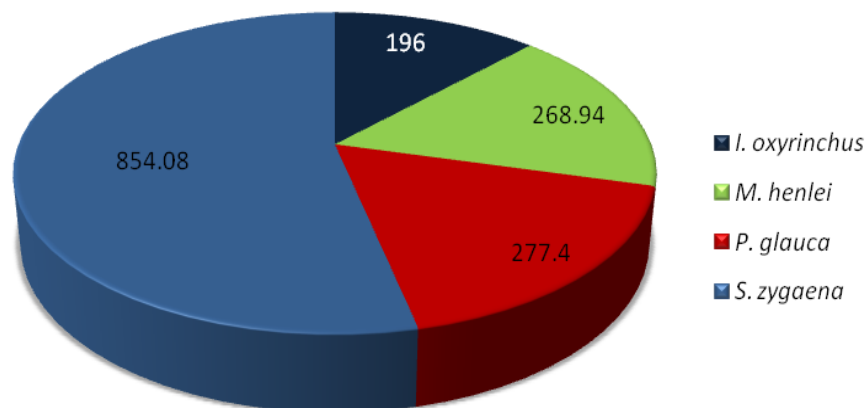


Figura 14. Promedio total de poros electrosensoriales ventrales y dorsales en las cuatro especies.

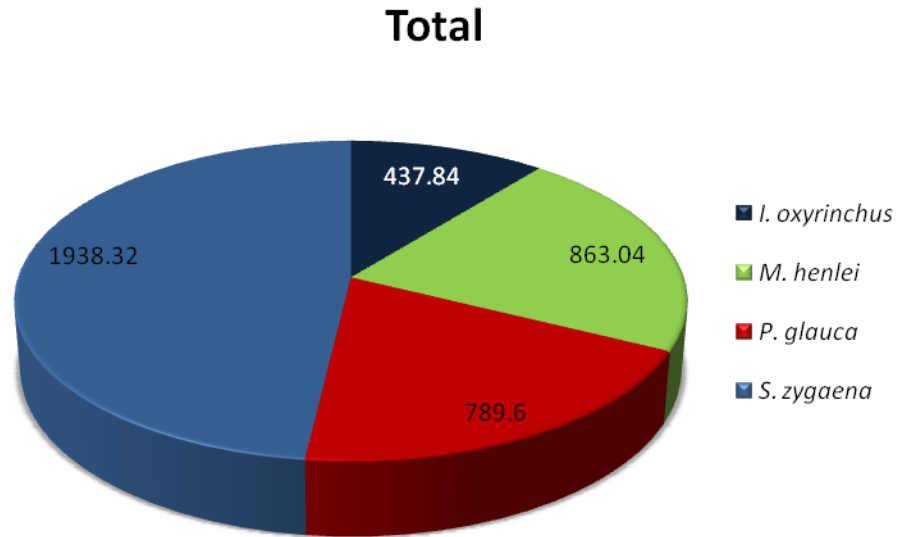


Figura 15. Promedio total de poros electrosensoriales en las cuatro especies.

7.3 Análisis estadístico.

Al comparar el número de poros no se encontraron diferencias significativas en las áreas de distribución entre cada lado de la cabeza y entre sexos de la misma especie, siendo significativamente diferentes la especie y las áreas (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de varianza de área, sexo, lado y especie.

Variables	F	P
Áreas	1133.67	< 0.05
Sexo	3.01	> 0.05
Lado	.91	> 0.05
Especie	1632.86	< 0.05



Los resultados de las pruebas de Tukey (Anexo) en la comparación de las áreas de distribución entre especies de mostró las siguientes diferencias significativas ($P < 0.01$): en el área **V1** *M. henlei* (16.925 poros) y *S. zygaena* (10.275 poros), para **V2** *S. zygaena* (22.45) y *P. glauca* (11.9), en **V3** todas las especies entre si, en **V4** *P. glauca* (16.07) e *I. oxyrinchus* (9.62) a todas las especies, para **V5** *S. zygaena* (61.2) y *P. glauca* (28.82), en **V8** *S. zygaena* (62.22) a *P. glauca* (19.72) y *M. henlei* (16.02), en **V9** *S. zygaena* (131.55) a todas las especies e *I. oxyrinchus* (92.27) a *P. glauca* (84.2), en **V10** *S. zygaena* (43.37) a todas las especies y para **V11** *S. zygaena* (111.95) a todas las especies e *I. oxyrinchus* (4.62) a *P. glauca* (36.3) y *M. henlei* (38.32).

Ya en las áreas dorsales en **D15** todas las especies fueron significativamente diferentes entre sí y para **D16** *S. zygaena* (144.7) a todas las especies e *I. oxyrinchus* (98) a *P. glauca* (43.35) y *M. henlei* (48.7).

7.4 Histología de las ámpulas de Lorenzini.

Se utilizaron tres organismos por especie (Fig. 11). De cada uno se realizaron tres disecciones de las ámpulas de Lorenzini (Fig. 10), del área de distribución correspondiente siendo esta la de mayor número de poros presente en cada especie (Tabla 1).

Las ámpulas de Lorenzini de las cuatro especies se clasificaron como macro-ámpulas del tipo de tapa central o centrum. Esta tapa está compuesta por fibras de tejido nervioso y conjuntivo, esta penetra el ámpula desde su base y separa los alveolos entre sí (Fig. 16, 18, 19, 22, 24, 25, 27, 29, 30 y 31). No hubo diferenciación celular entre las especies, encontrándose las células epiteliales sensitivas, células de Schwann y fibras de tejido conjuntivo en las cuatro especies.

Tanto la densidad de epitelio sensitivo como su diferenciación celular y el número de alveolos fueron difíciles de determinar debido a que cada ámpula reaccionó diferente a los procesos histológicos, llegando algunas ocasiones a dispersar el

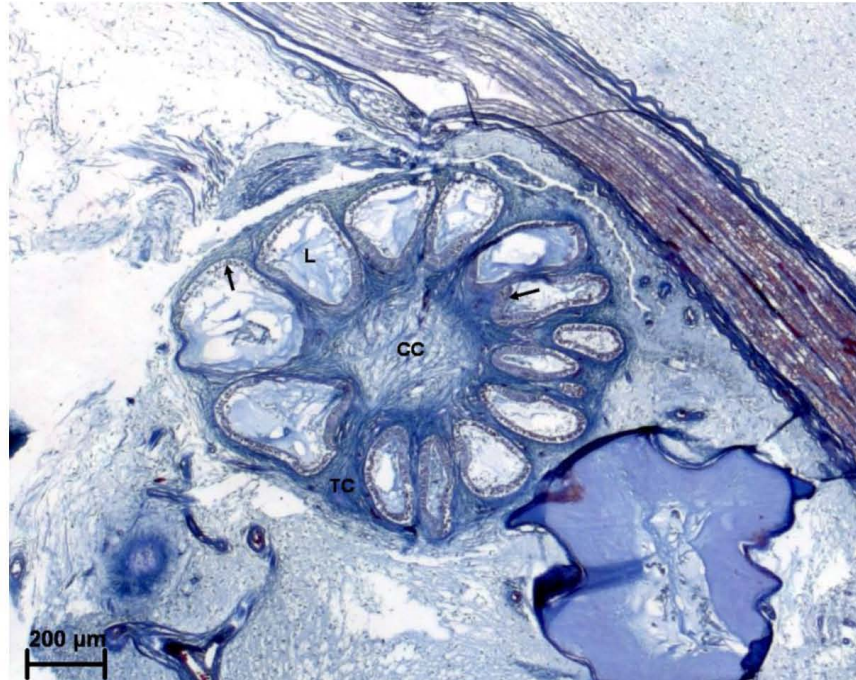


epitelio sensitivo por el lumen alveolar (Fig. 17, 27C, 30A, 31C) por lo que no se pudo realizar un conteo de cada célula epitelial.

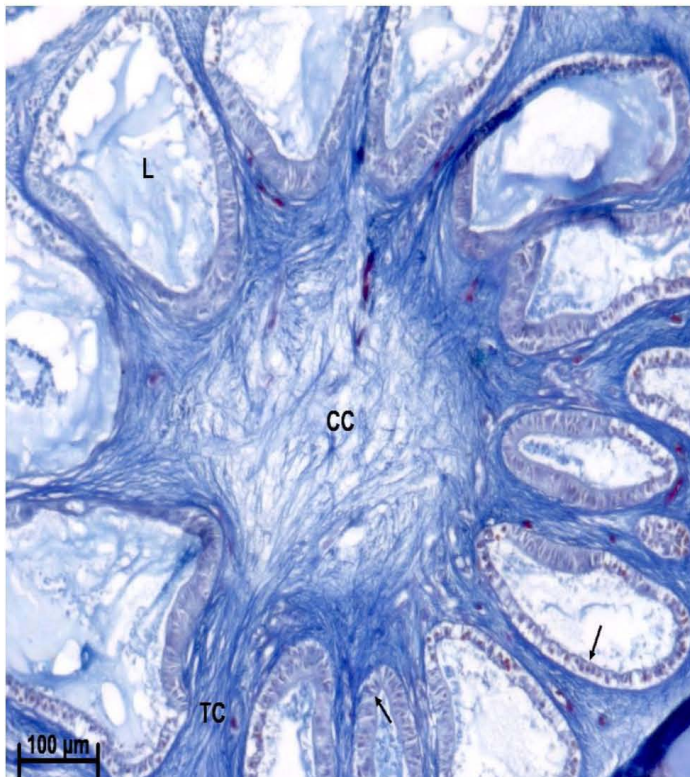
El tamaño del ámpula fue diferente entre las cuatro especies. Las especies oceánicas presentaron un mayor tamaño ampular que las costeras, siendo *I. oxyrinchus* (1119.1 micras) la de mayor tamaño, seguida por *P. glauca*, *S. zygaena* y *M. henlei* (877.48 micras). Teniendo que solamente *I. oxyrinchus* y *M. henlei* fueron significativamente diferentes ($F= 4.26$, $P<0.05$). El número de los alveolos fue diferente, observando con un mayor número a las especies oceánicas. En cuanto al diámetro alveolar no existieron diferencias significativas entre las especies ($F=1.14$, $P>0.05$). Teniendo con el mayor tamaño a *I. oxyrinchus* (237.42 micras), seguida por *P. glauca* y *M. henlei*, y por último *S. zygaena* (186.96) (Tabla 5). La densidad de epitelio sensitivo, al igual que el número de alveolos, fue difícil de determinar, por lo que no se pudo realizar un conteo de cada célula epitelial. Se lograron observar zonas de agrupación o de mayor densidad de epitelio sensitivo en dirección hacia la tapa central y entre los alveolos. La especie en la que se observó una menor densidad de epitelio sensitivo fue *P. glauca* (ver Fig. 25-29). En todas las especies de tiburones analizados se lograron observar proyecciones de tejido epitelial entre los alveolos (ver Fig. 17, 20, 21, 23, 24, 26, 27, 29 y 30). Se observó que el incremento en el número de alveolos, resulta en un aumento en el tamaño del ámpula y del epitelio sensitivo, incrementándose también el número de células localizadas en el epitelio sensitivo (*I. oxyrinchus*), y por lo tanto incrementa la sensibilidad a estímulos con intensidades bajas (Raschi, 1984).



A



B



C

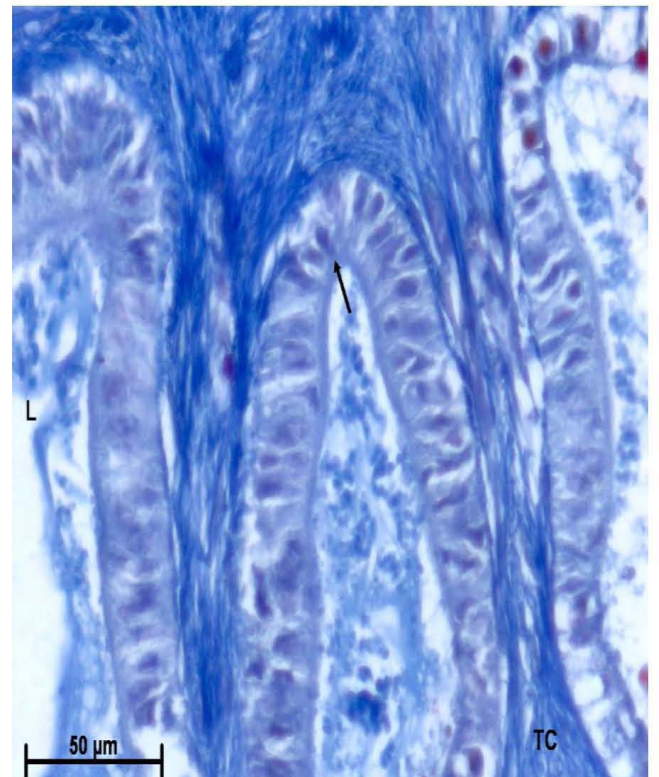


Figura 16. Fotografía de corte transversal de ámpula de *I. oxyrinchus* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **CC** – tapa central, **L** – lumen alveolar, **TC** – tejido conjuntivo y **flechas negras** – células epiteliales sensitivas.



A



B

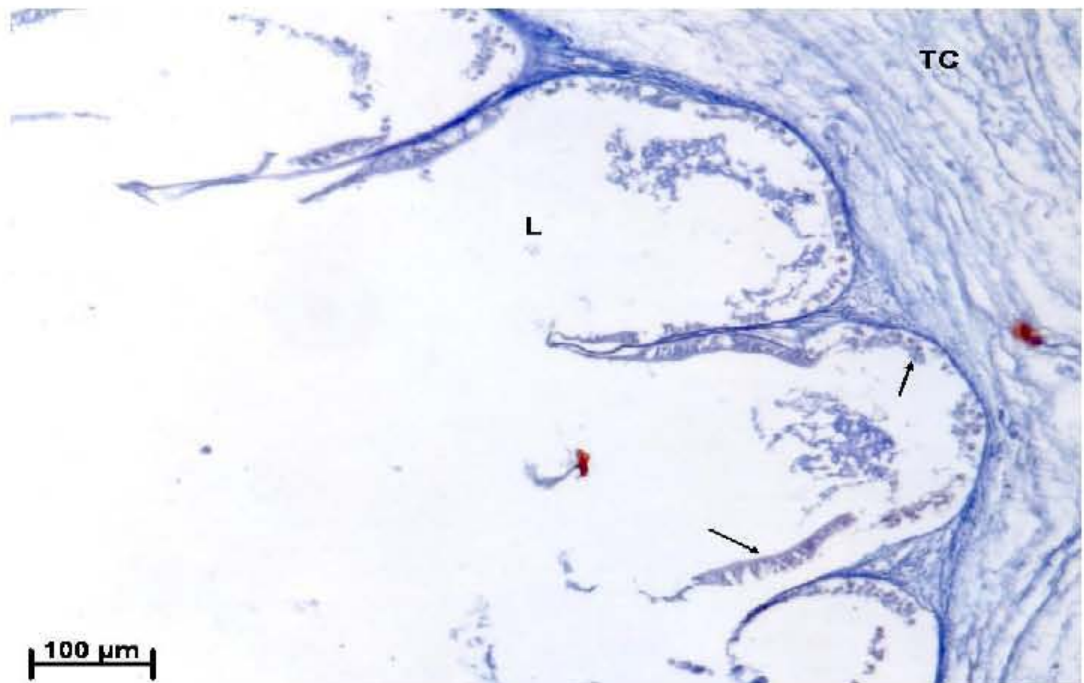


Figura 17. Fotografía de corte sagital de ámpula de *I. oxyrinchus* a un aumento de **A** 2.5x y **B** 10x
Ca – canal ampular, **L** – lumen alveolar, **TC** – tejido conjuntivo y **flechas negras** – células epiteliales sensitivas.

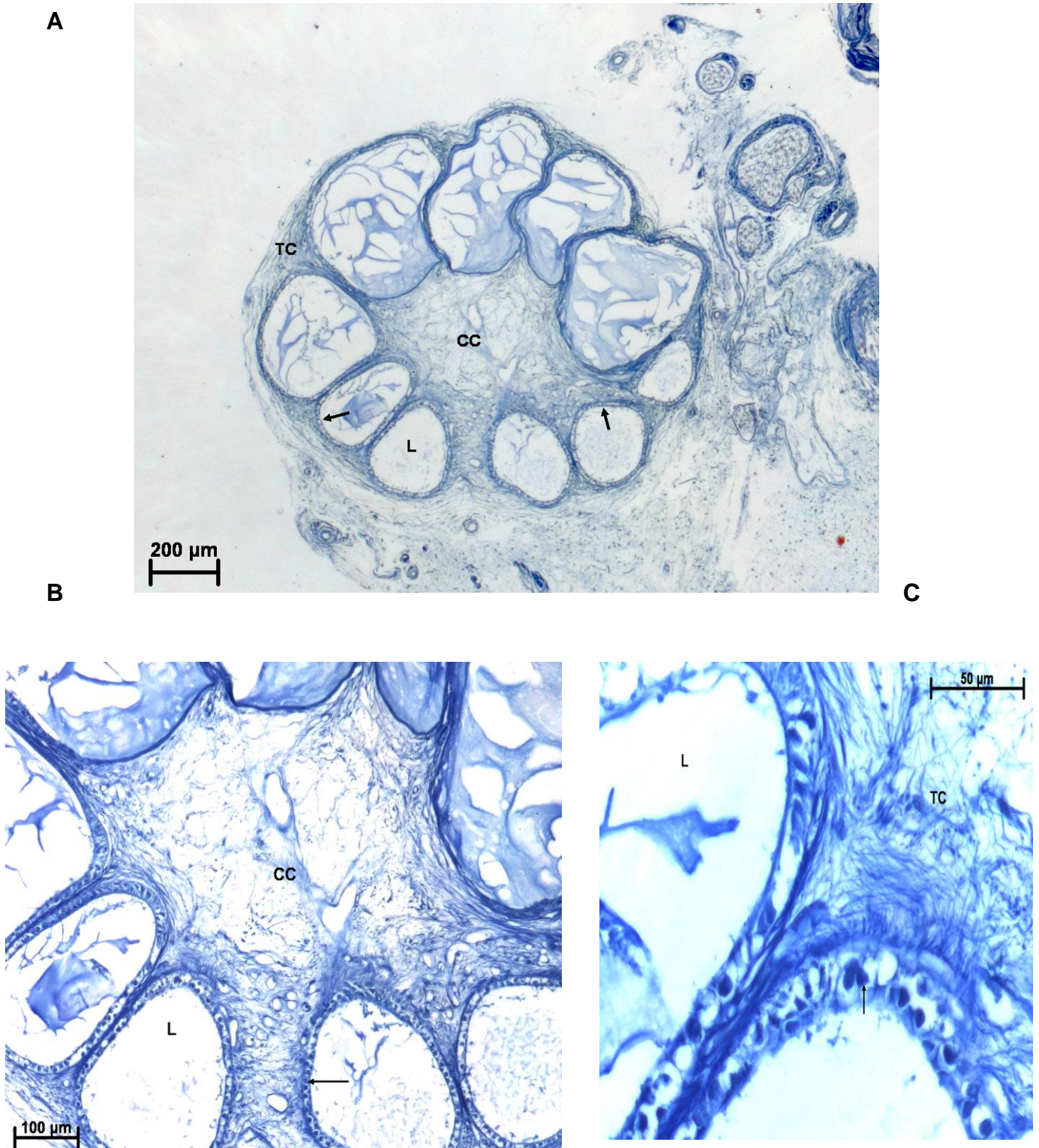
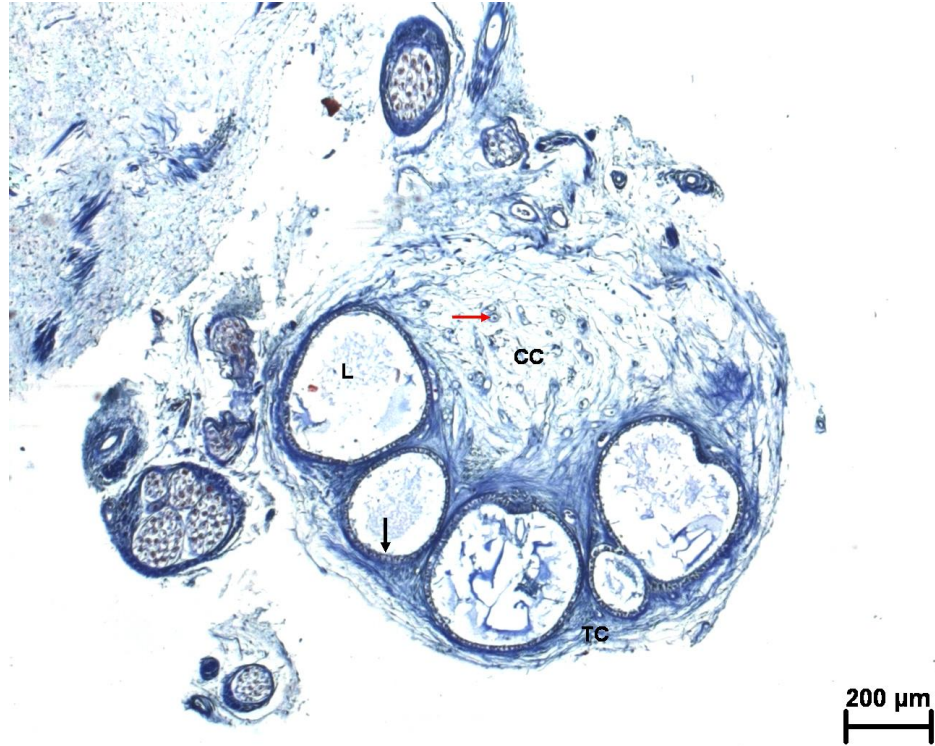


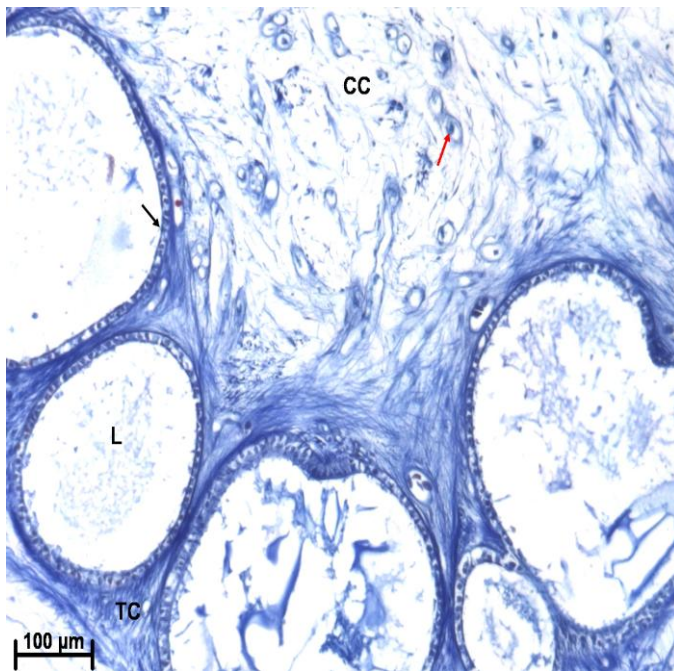
Figura 18. Fotografía de corte transversal de ámpula de *I. oxyrinchus* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **CC** – tapa central, **L** – lumen alveolar, **TC** – tejedo conjuntivo y **flechas negras** – células epiteliales sensitivas.



A



B



C

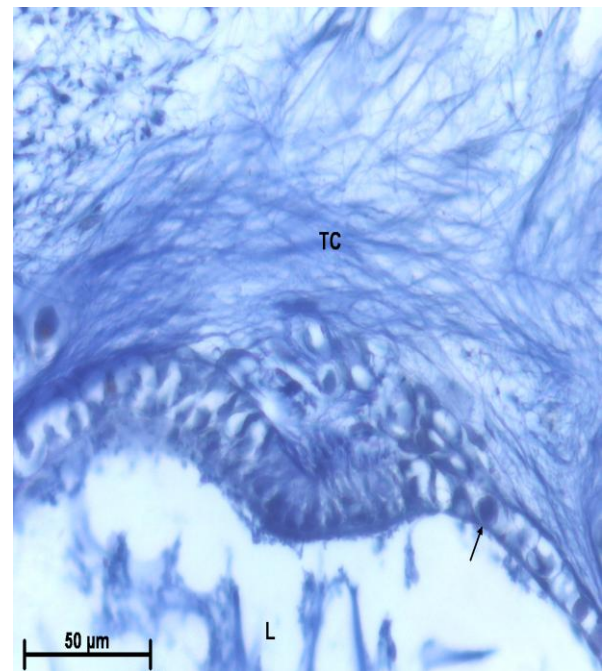
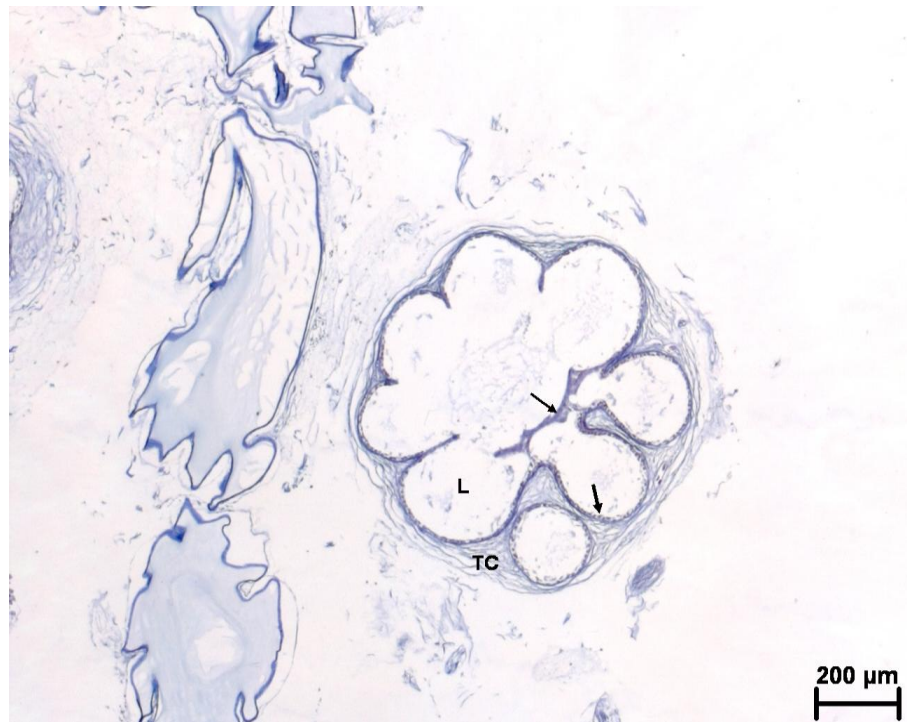


Figura 19. Fotografía de corte transversal de ámpula de *I. oxyrinchus* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **CC** – tapa central, **L** – lumen alveolar, **TC** – tejido conjuntivo, **flecha negra** – células epiteliales sensitivas y **flecha roja** – células de Schwann.



A



B



C

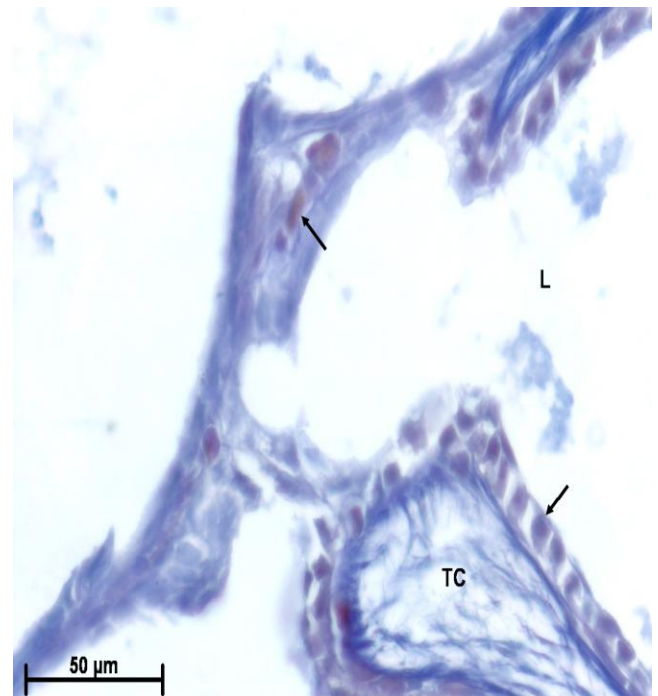
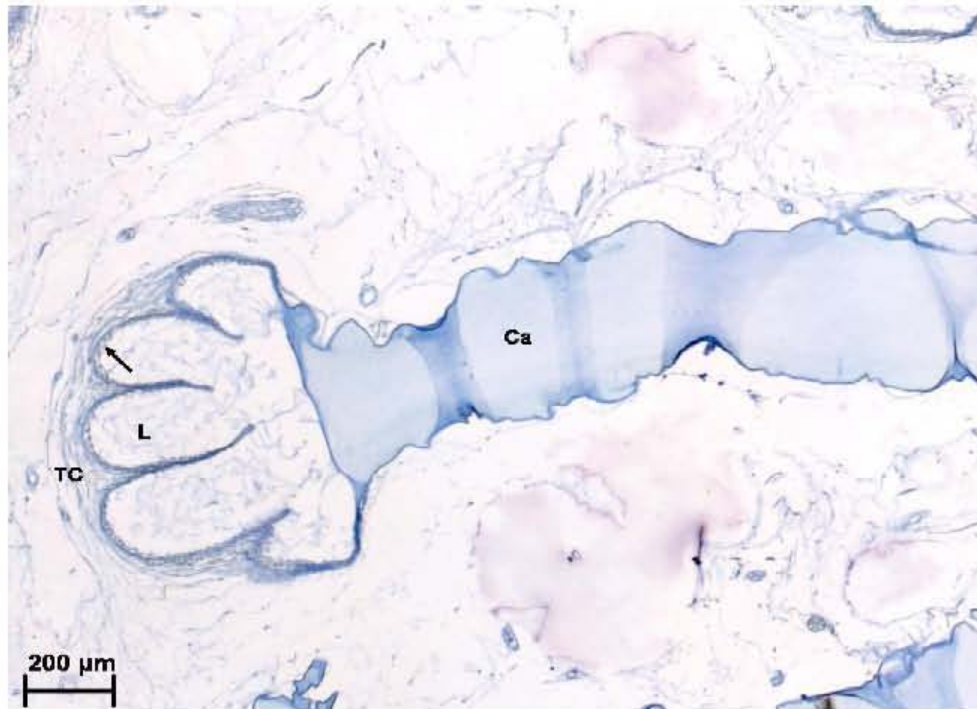


Figura 20. Fotografía de corte transversal de ámpula de *M. henlei* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x **L** – lumen alveolar, **TC** – tejido conjuntivo y **flechas negras** – células epiteliales sensitivas.



A



B

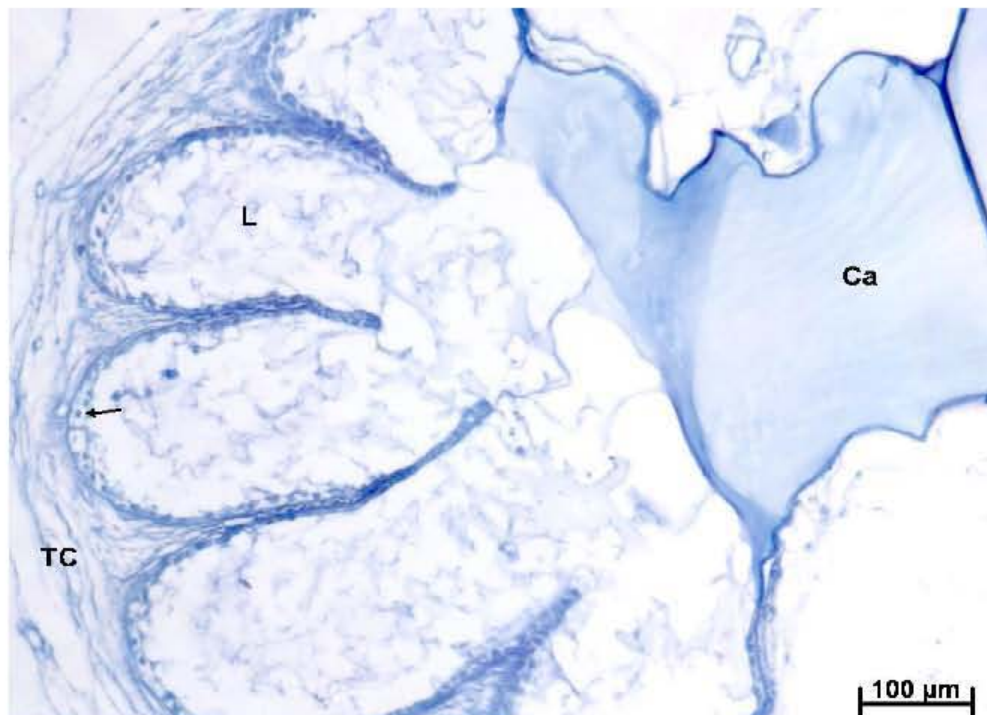
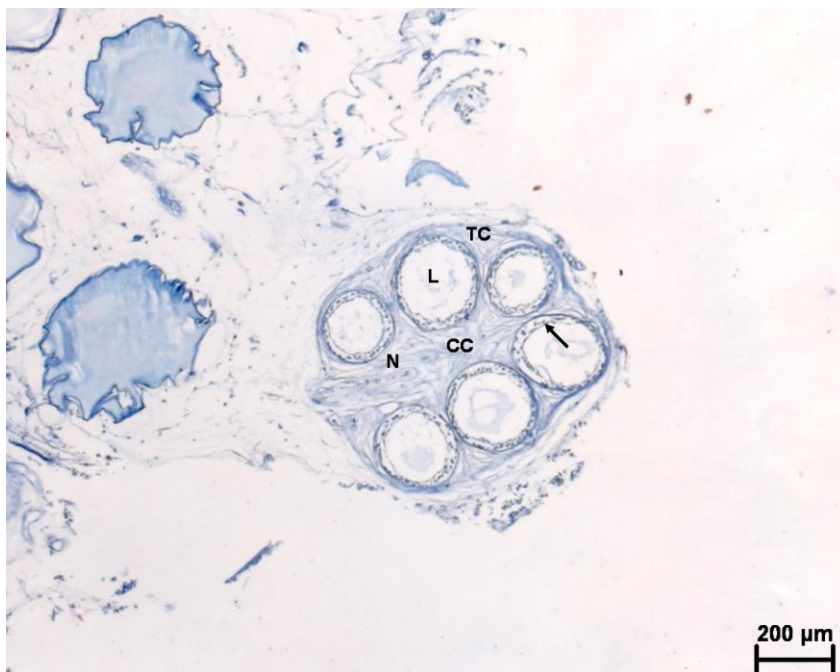


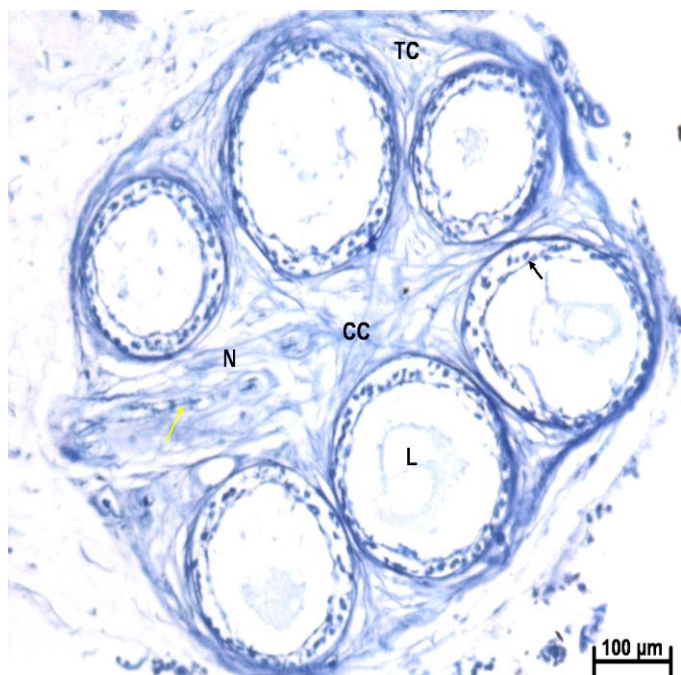
Figura 21. Fotografía de corte sagital de ámpula de *M. henlei* a un aumento de **A** 2.5x y **B** 10x. **Ca** – canal ampular, **L** – lumen alveolar, **TC** – tejido conjuntivo y **flecha negra** – células epiteliales sensitivas.



A



B



C

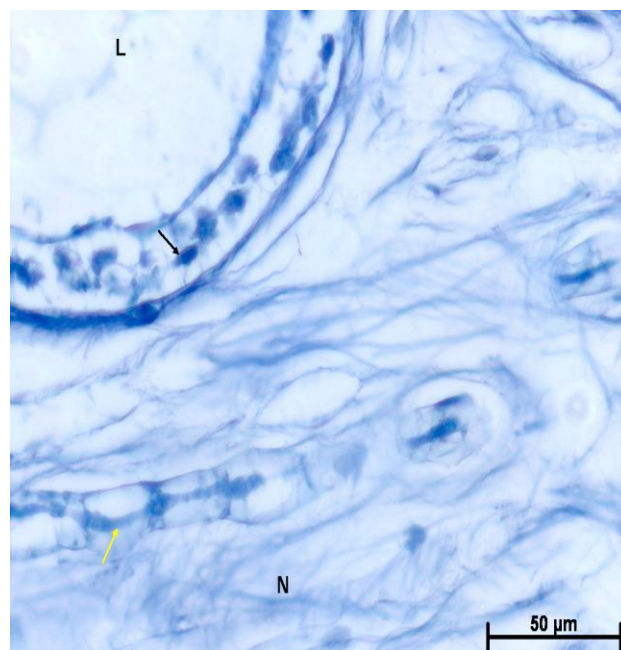
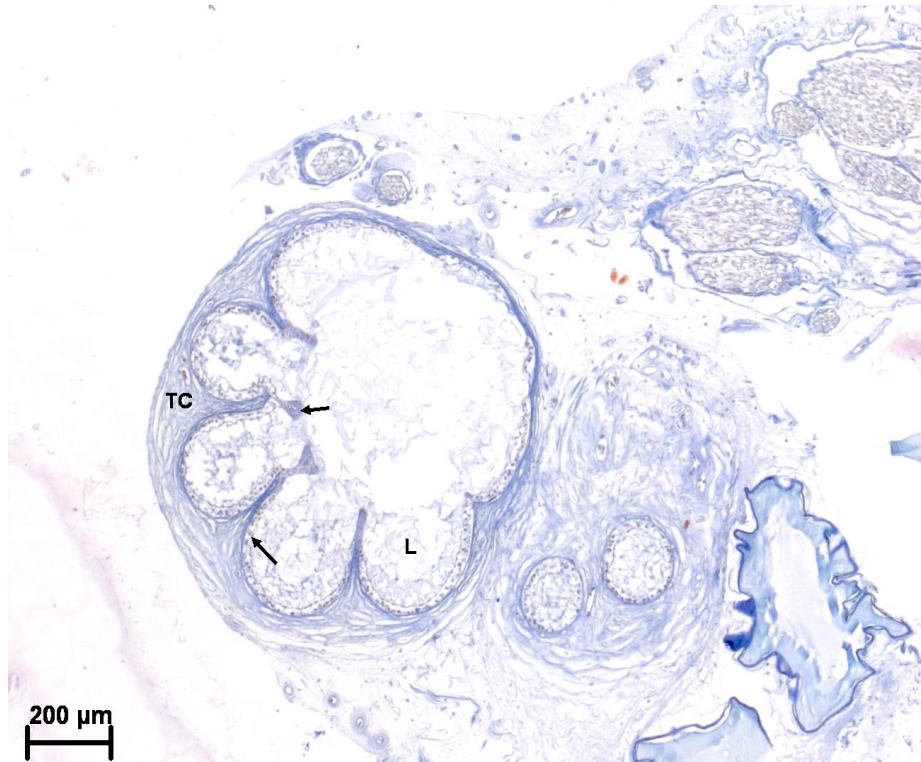


Figura 22. Fotografía de corte transversal de ámpula de *M. henlei* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **CC** – tapa central **L** – lumen alveolar, **N** – nervio, **TC** – tejido conjuntivo, **flecha negra** – células epiteliales sensitivas y **flecha amarilla** – axón.



A



B



C

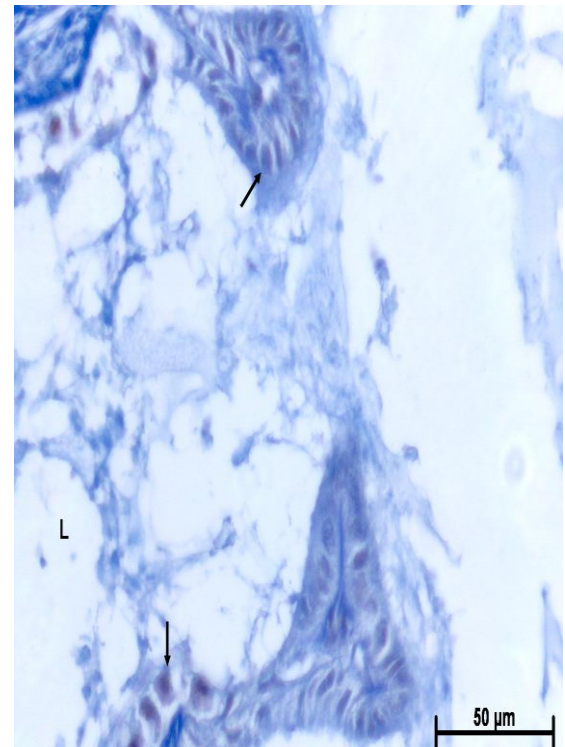


Figura 23. Fotografía de corte transversal de ámpulas de *M. henlei* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **L** – lumen alveolar, **TC** – tejido conjuntivo y **flechas negras** – células epiteliales sensitivas.

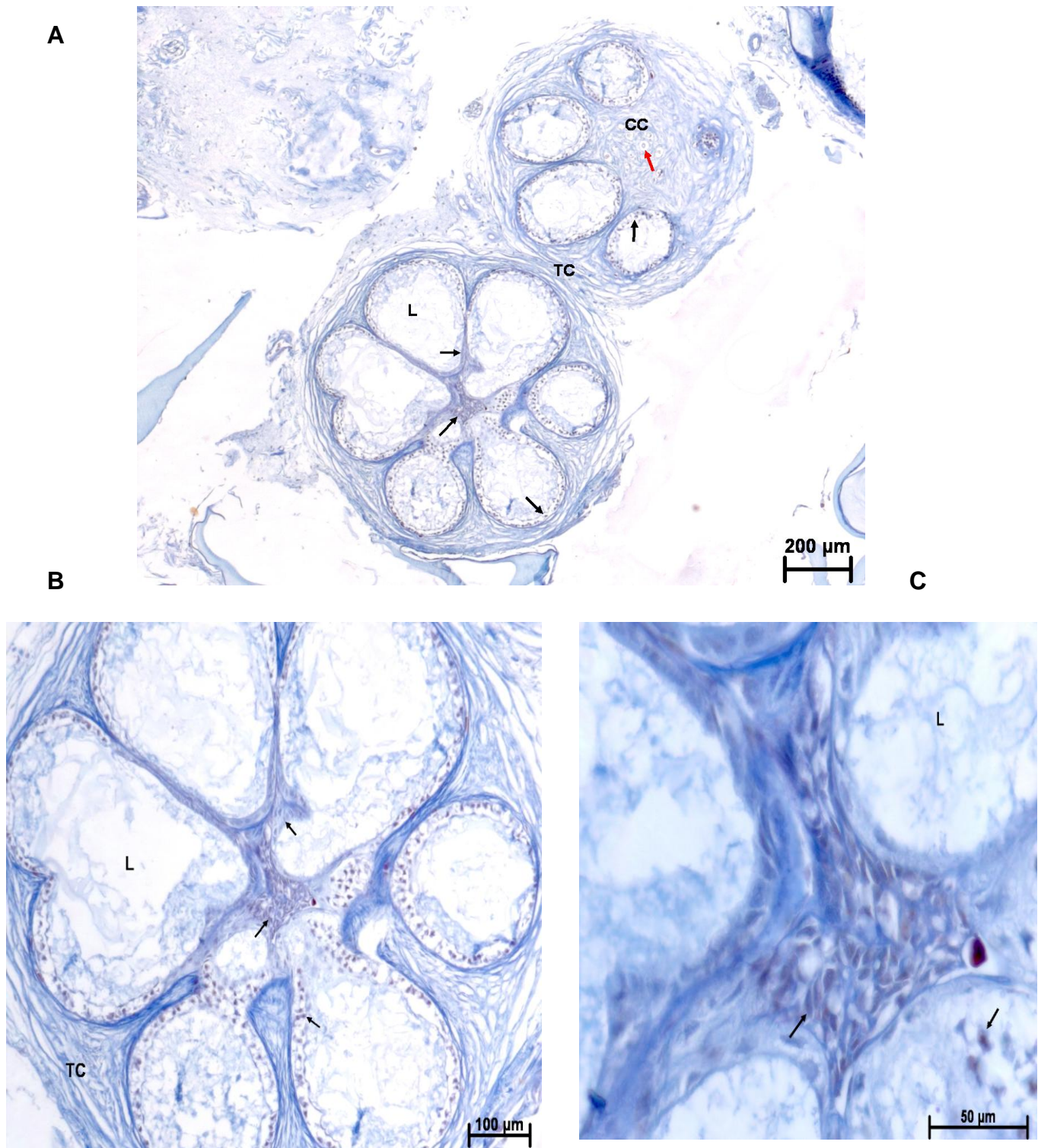


Figura 24. Fotografía de corte transversal de ámpulas de *M. henlei* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **L** – lumen alveolar, **N** – nervio, **TC** – tejido conjuntivo, **flechas negras** – células epiteliales sensitivas y **flecha roja** – células de Schwann.

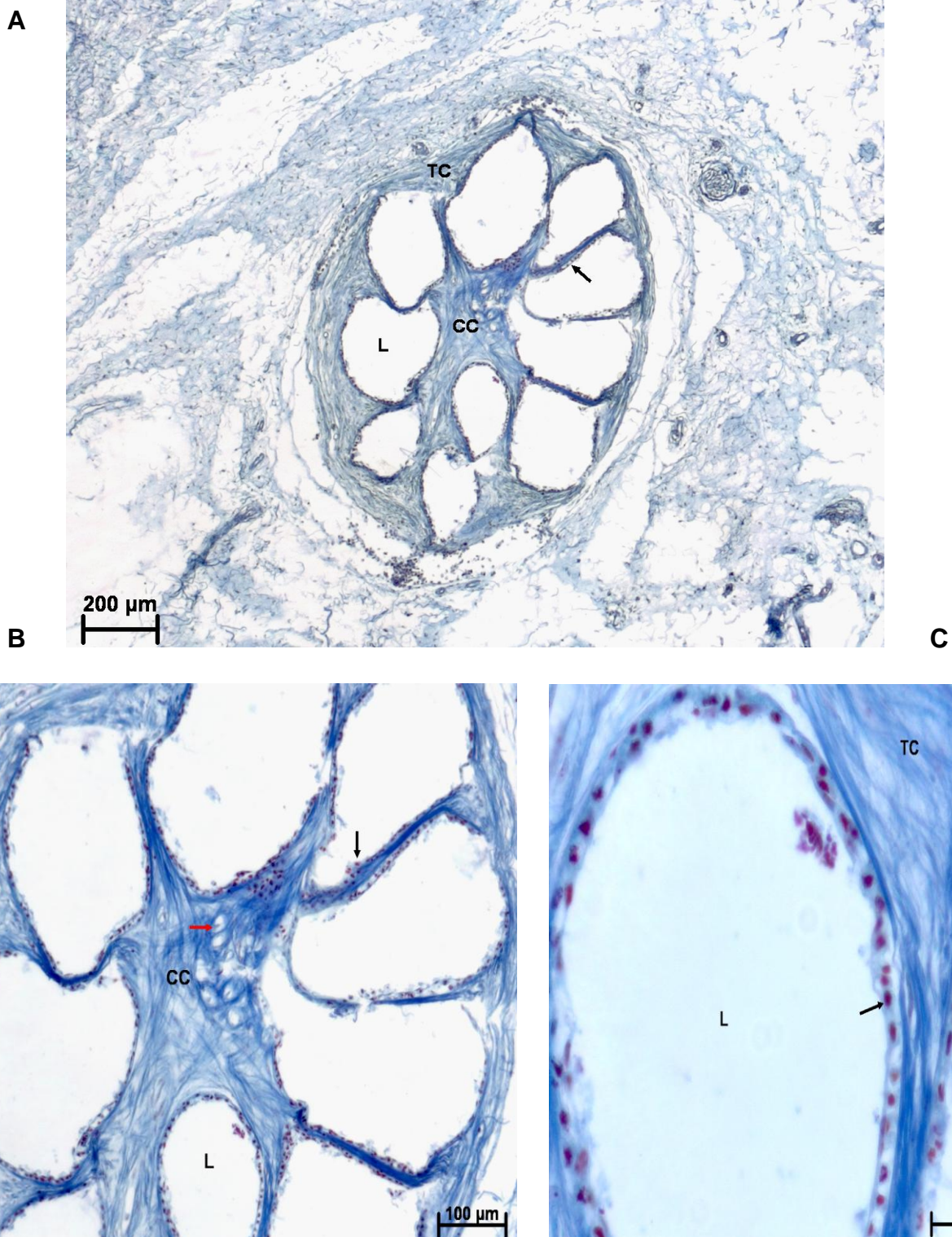


Figura 25. Fotografía de corte transversal de ámpula de *P. glauca* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **CC** – tapa central **L** – lumen alveolar, **N** – nervio, **TC** – tejido conjuntivo, **flecha negra** – células epiteliales sensitivas y **flecha roja** – células de Schwann.

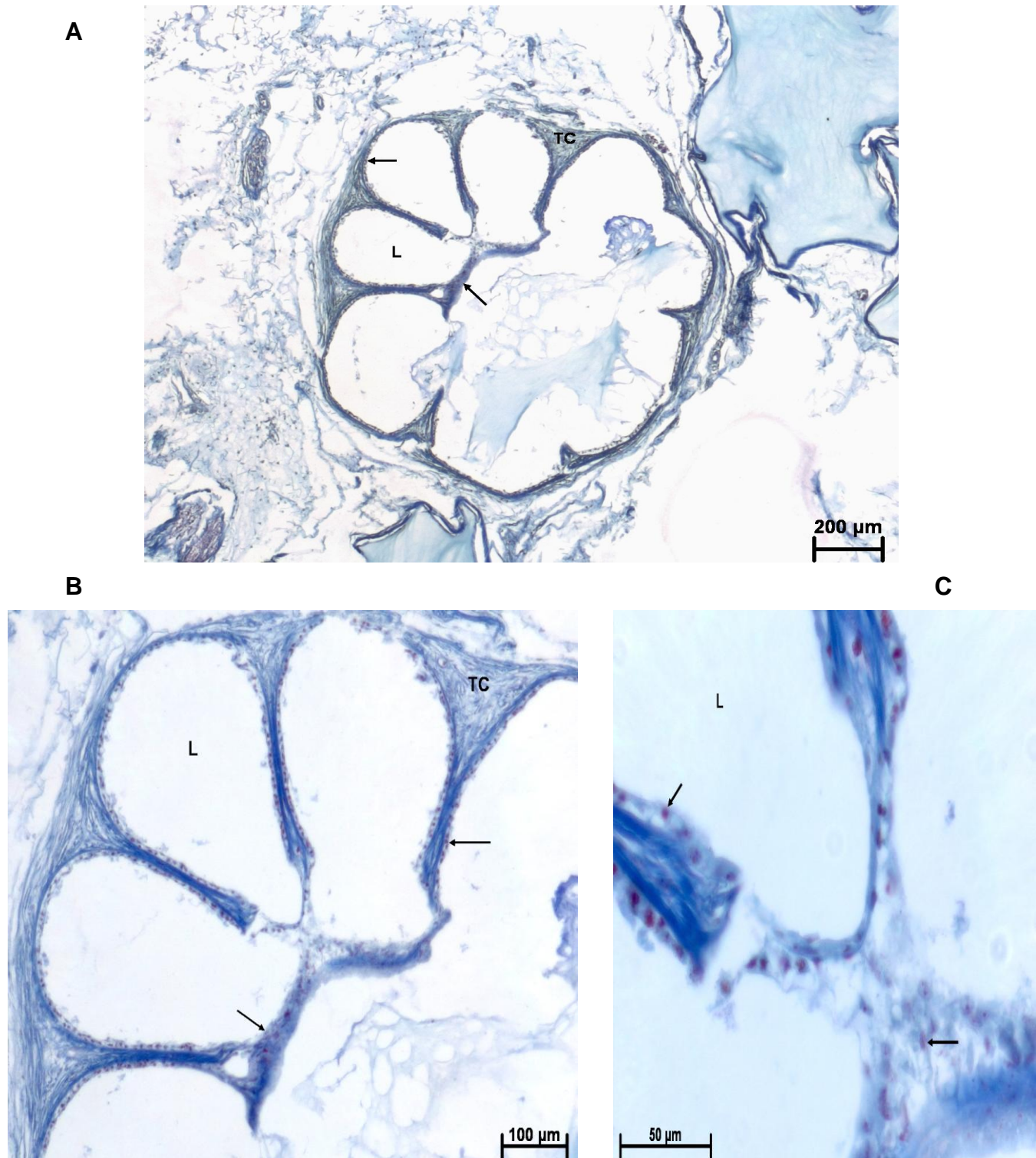
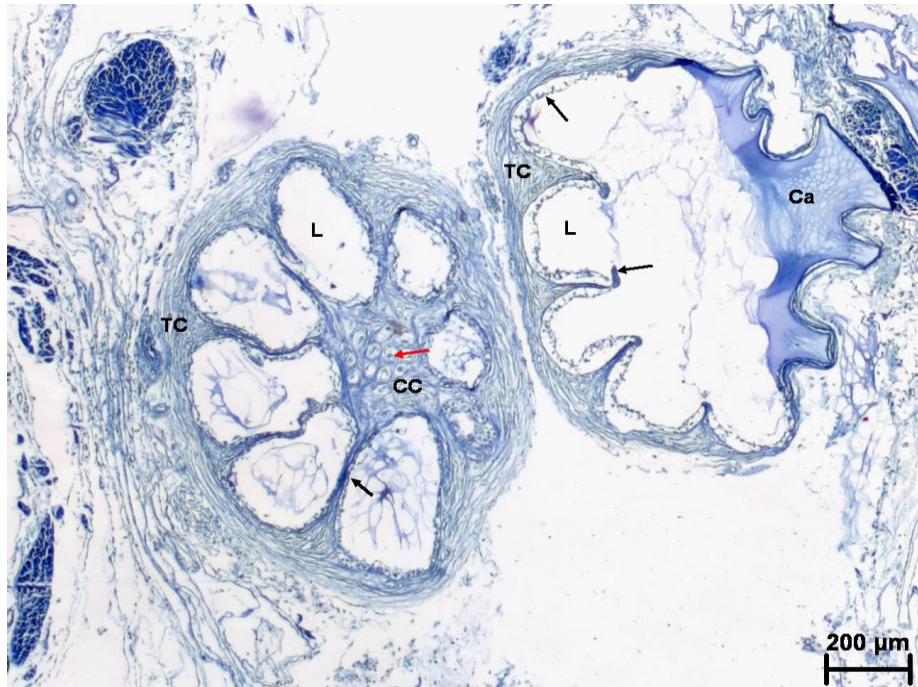


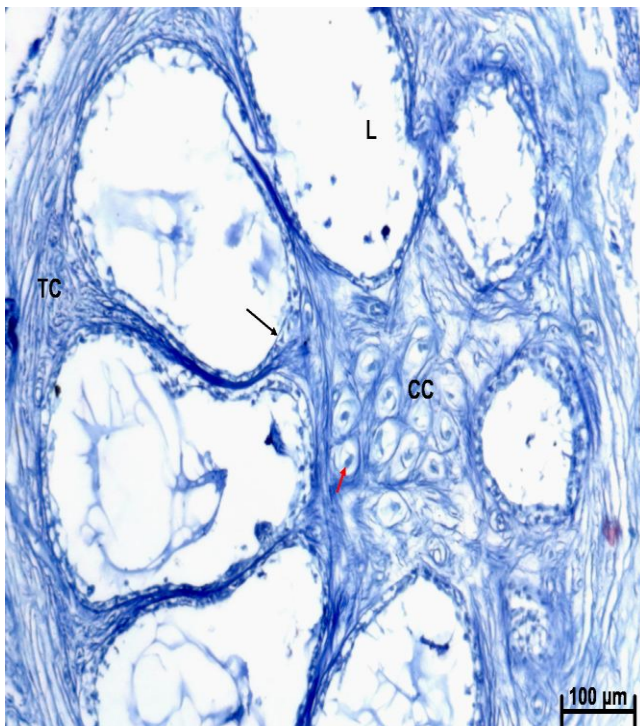
Figura 26. Fotografía de corte transversal de ámpula de *P. glauca* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **L** – lumen alveolar, **TC** – tejido conjuntivo y **flechas negras** – células epiteliales sensitivas.



A



B



C

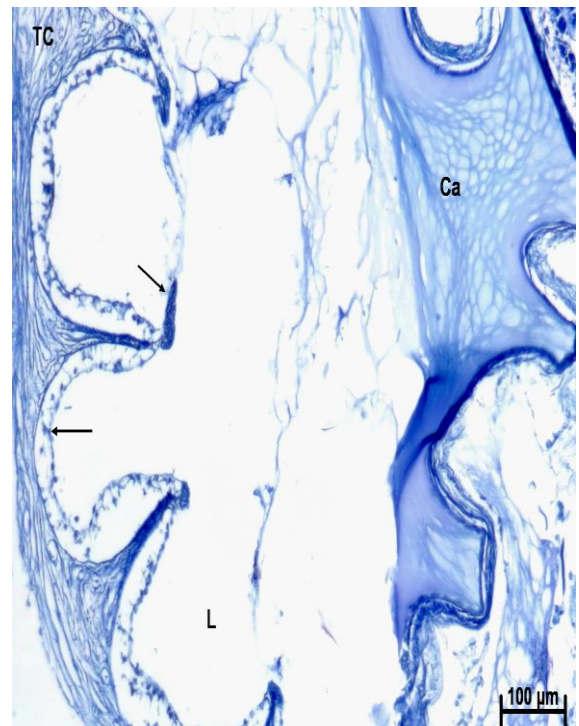


Figura 27. Fotografía de corte transversal y sagital de ámpulas de *P. glauca* a un aumento **A** 2.5x, **B** y **C** 10x. **Ca** – canal ampular, **CC** – tapa central, **L** – lumen alveolar, **N** – nervio, **TC** – tejido conjuntivo, **flechas negras** – células epiteliales sensitivas y **flecha roja** – células de Schwann.

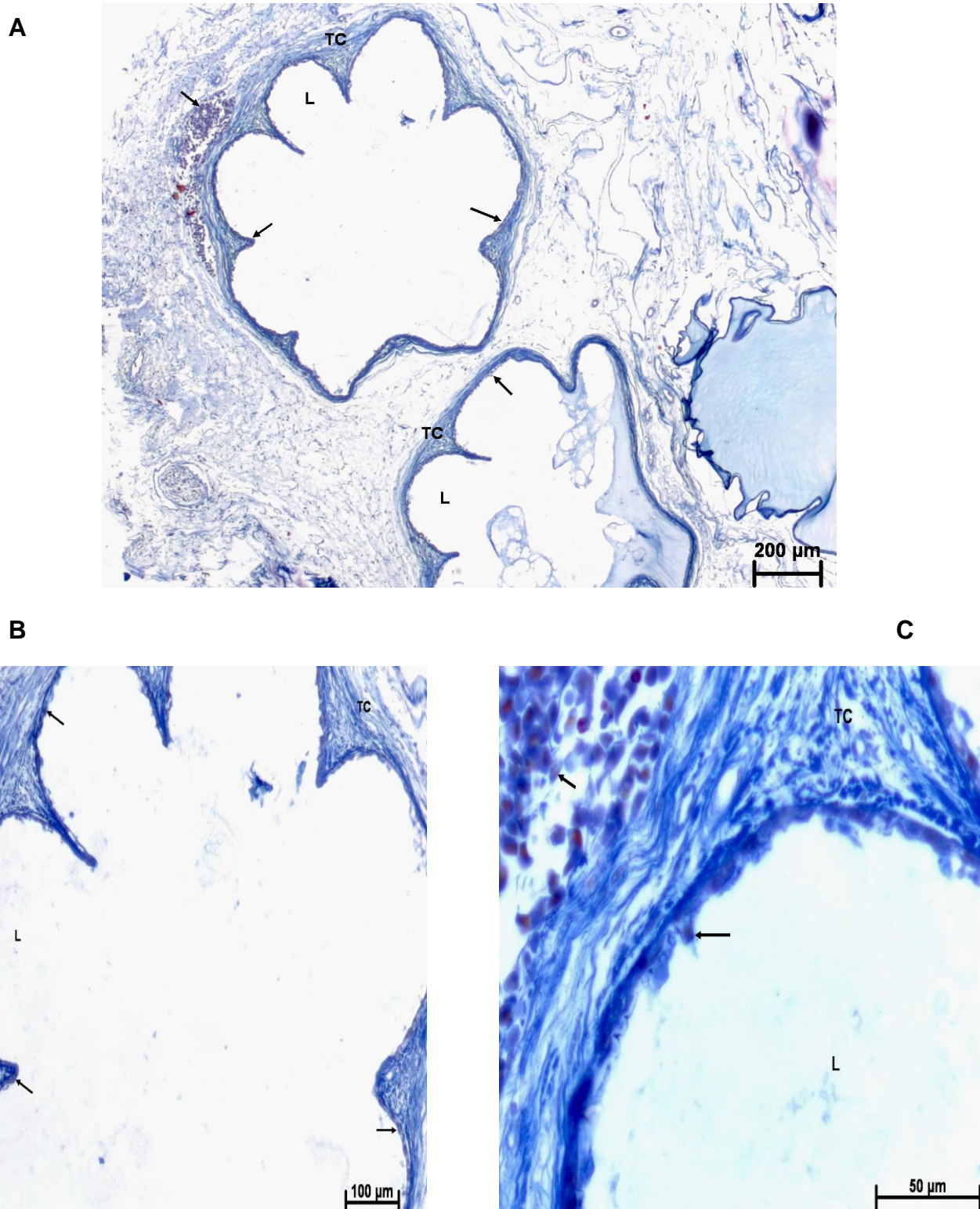
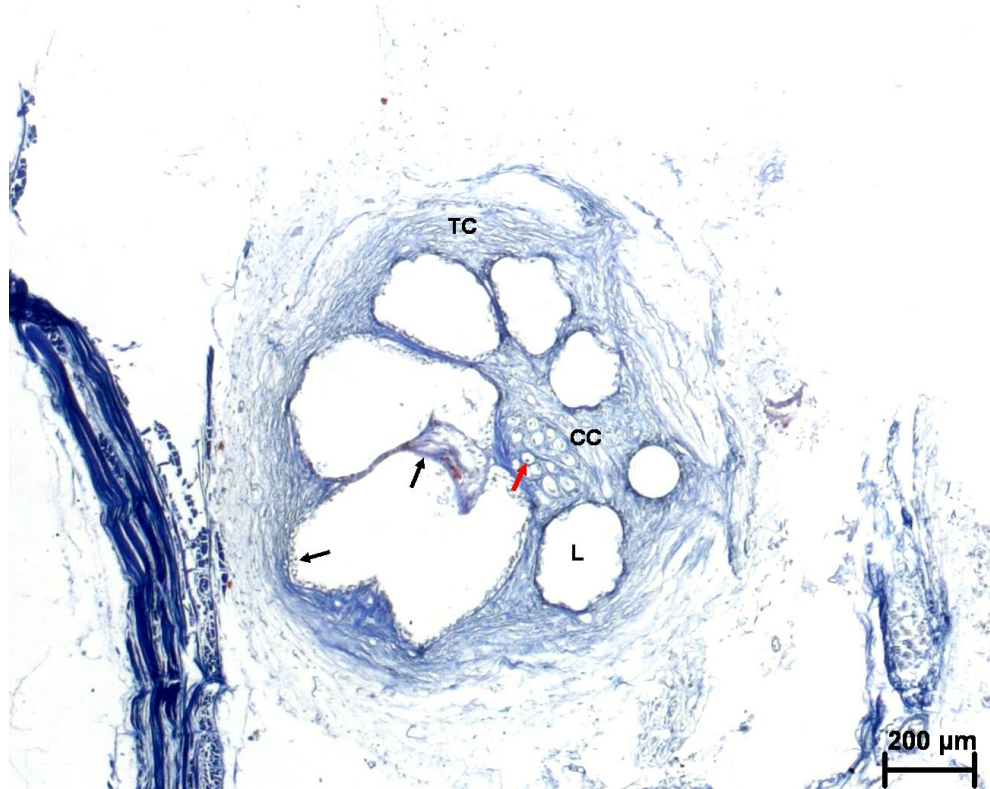


Figura 28. Fotografía de corte transversal de ámpulas de *P. glauca* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **L** – lumen alveolar, **TC** – tejido conjuntivo y **flechas negras** – células epiteliales sensitivas.



A



B



C

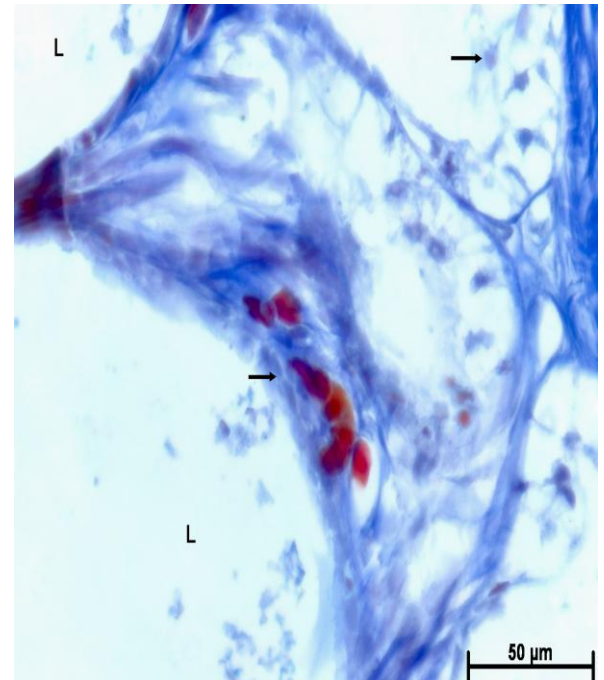
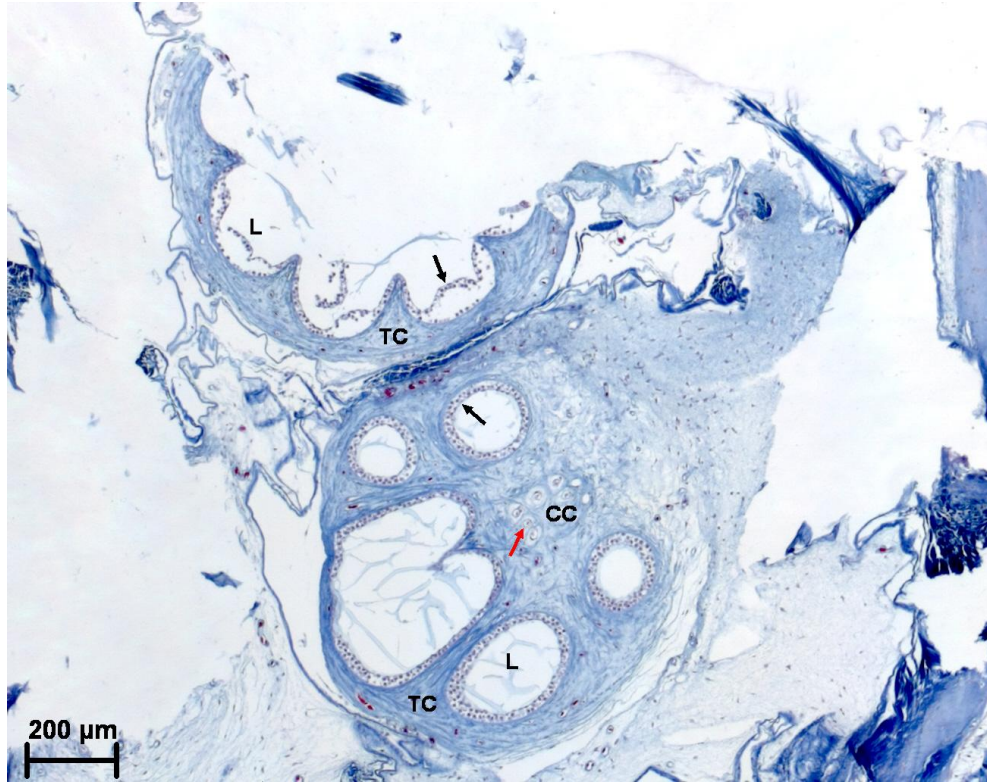


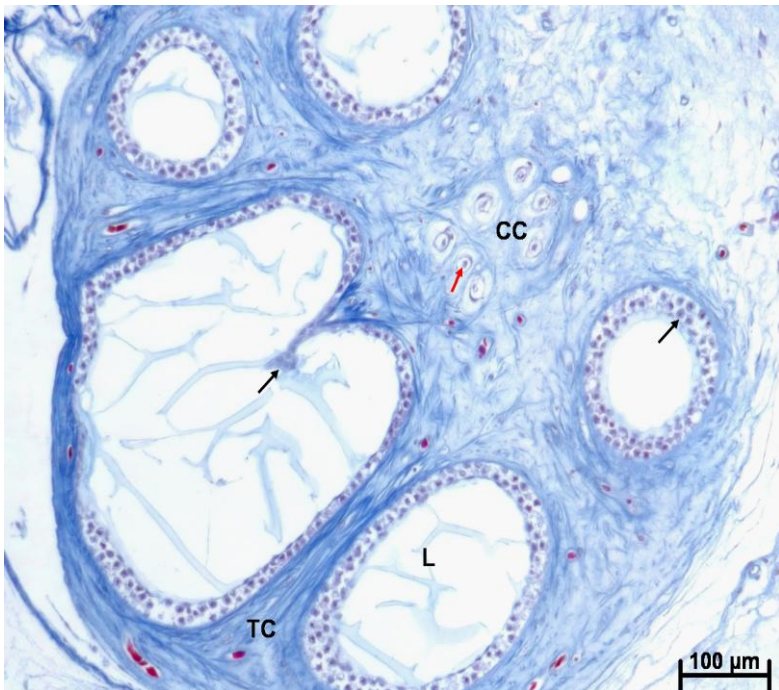
Figura 29. Fotografía de corte transversal de ámpulas de *P. glauca* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **CC** – tapa central **L** – lumen alveolar, **TC** – tejido conjuntivo, **flecha negra** – células epiteliales sensitivas y **flecha roja** – células de Schwann.



A



B



C

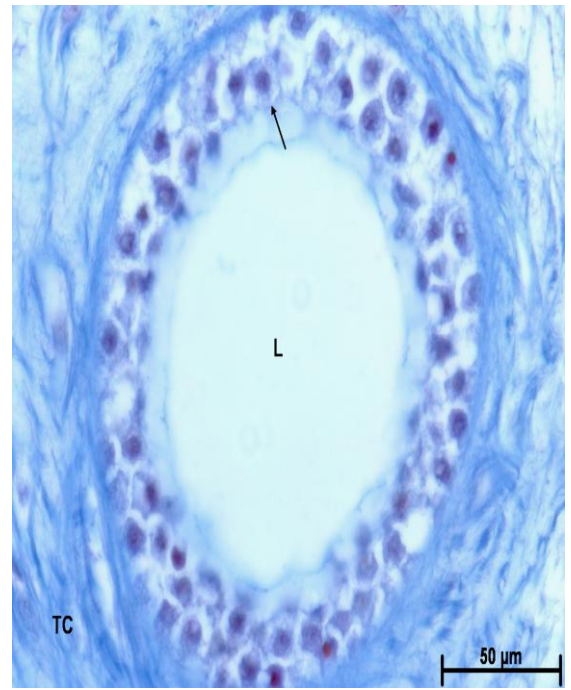
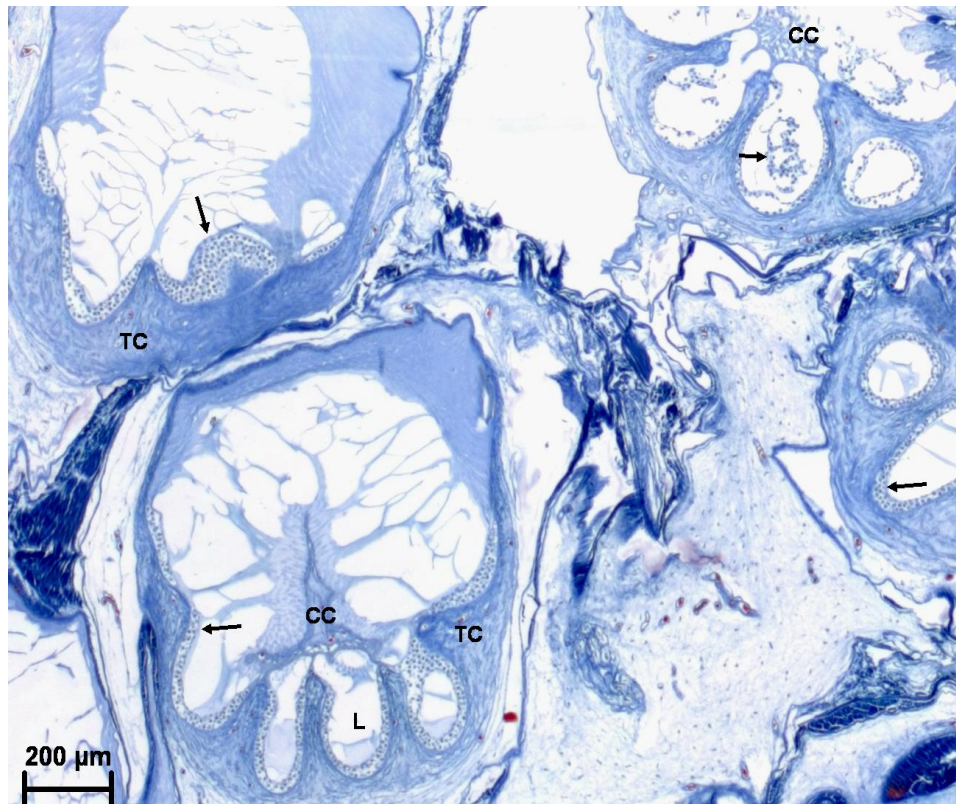


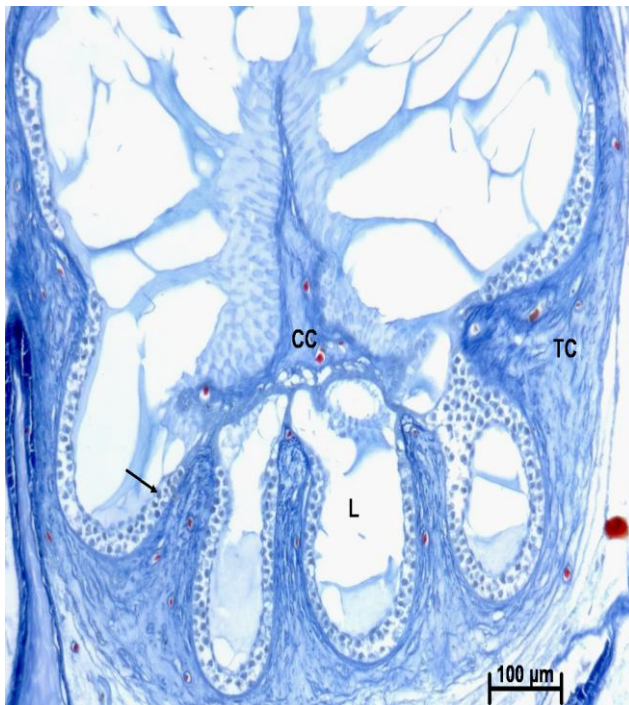
Figura 30. Fotografía de corte transversal de ámpulas de *S. zygaena* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **CC** – tapa central, **L** – lumen alveolar, **TC** – tejido conjuntivo, **flechas negras** – células epiteliales sensitivas y **flechas rojas** – células de Schwann.



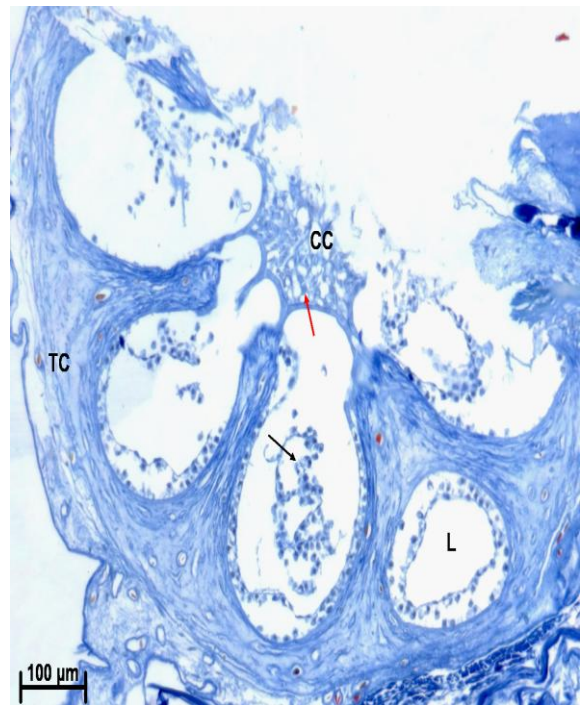
A



B



C





D

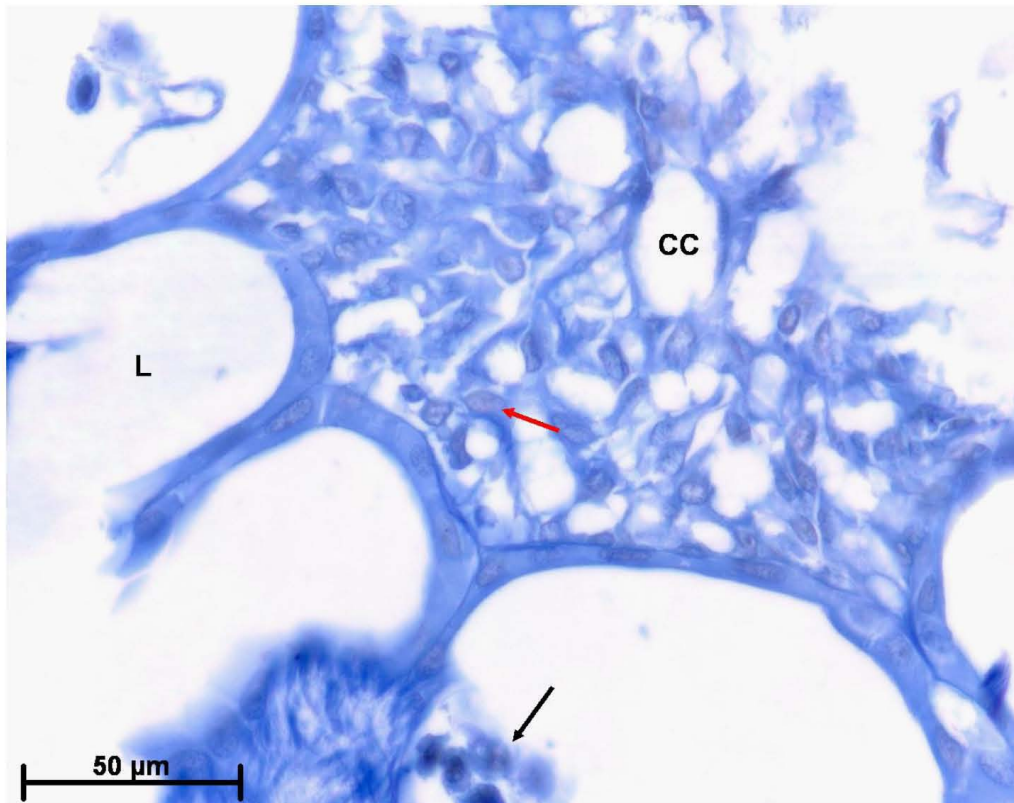
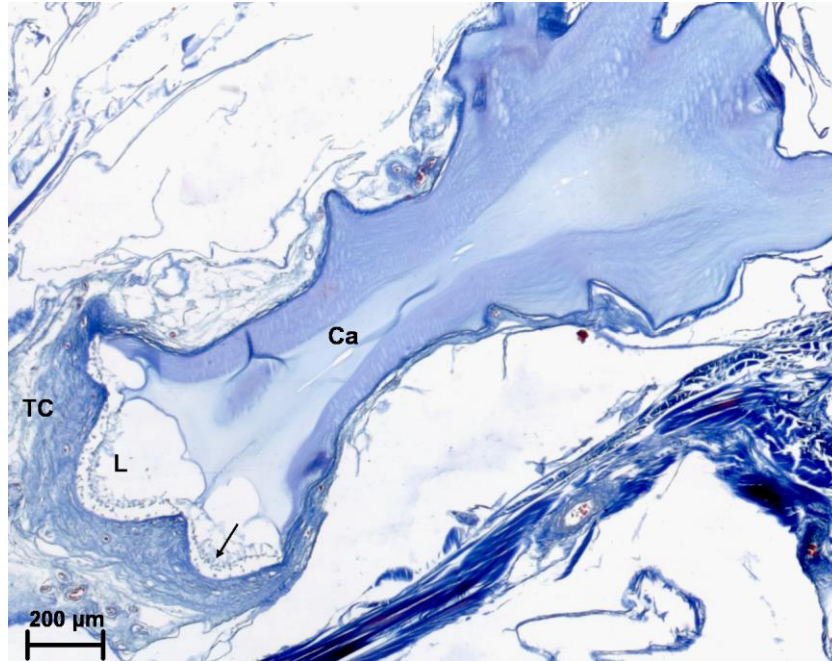


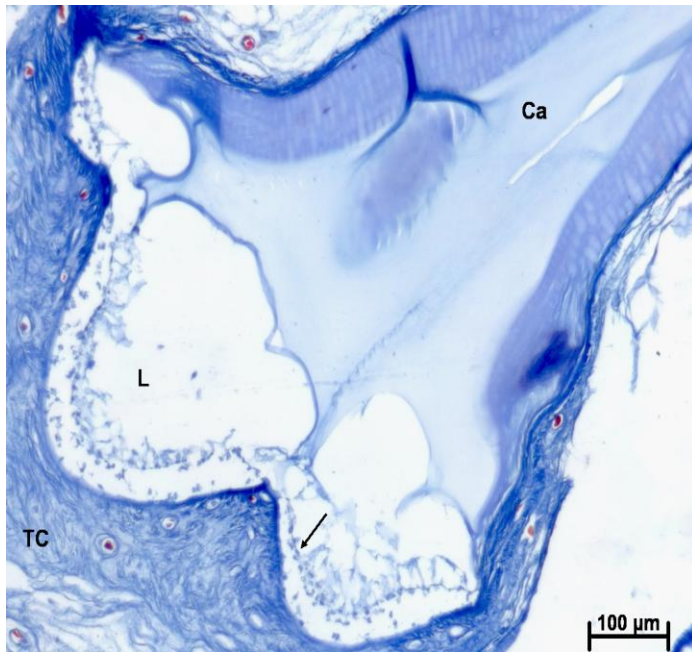
Figura 31. Fotografía de corte transversal de ámpulas de *S. zygaena* a un aumento de **A** 2.5x, **B** y **C** 10x y **D** 40x. **CC** – tapa central, **L** – lumen alveolar, **N** – nervio, **TC** – tejido conjuntivo, **flechas negras** – células epiteliales sensitivas y **flechas rojas** – células de Schwann.



A



B



C

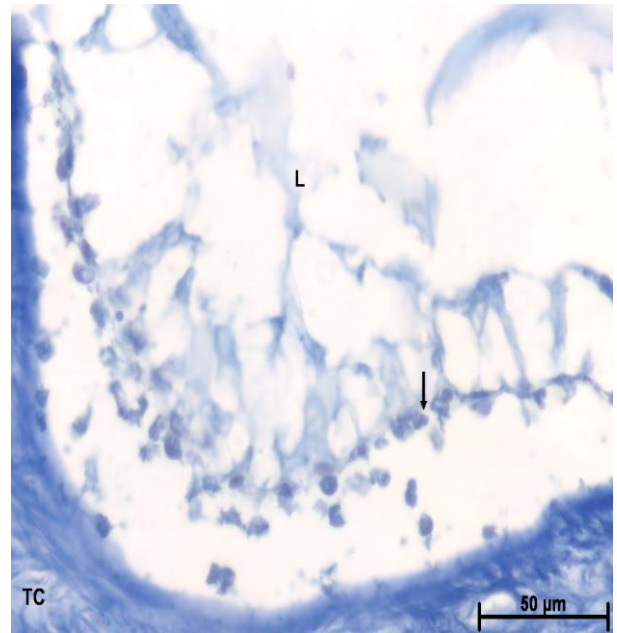


Figura 32. Fotografía de corte sagital de ámpula de *S. zygaena* a un aumento de **A** 2.5x, **B** 10x y **C** 40x. **Ca** – canal ampular, **L** – lumen alveolar, **TC** – tejido conjuntivo y **flecha negra** – células epiteliales sensitivas.



Tabla 5. Diámetro promedio en micras **a)** ampular y **b)** alveolar con desviación estándar DE para cada especie.

a)

Especie	Diámetro	DE
<i>I. oxyrinchus</i>	1119.1	193.42
<i>M. henlei</i>	877.48	83.6
<i>P. glauca</i>	1039.4	144.81
<i>S. zygaena</i>	972.43	171.3

b)

Especie	Diámetro	DE
<i>I. oxyrinchus</i>	237.42	83.07
<i>M. henlei</i>	227.91	64.66
<i>P. glauca</i>	228.66	58.43
<i>S. zygaena</i>	186.96	55.16



VIII. Discusión

8.1 Áreas de distribución de poros electrosensoriales.

Se encontró un patrón único por especie, lo que concuerda con Gilbert (1967) quien sugirió que los patrones de distribución de los poros en las especies son característicos para diferenciarlos a nivel de especie.

Las áreas de los Carcharhiniformes concuerdan de manera general con las encontradas por Kajiuira (2001), las diferencias para *S. zygaena* están en las áreas V3, V4 y V5, las cuales Kajiuira (2001) consideró para *S. lewini* como una sola área de distribución de poros; lo mismo sucedió en la V7 y V9. Para *P. glauca* y *M. henlei* la única diferencia estuvo en la unión de las áreas V3 y V4 que Kajiuira (2001) hace para *C. plumbeus*. En *I. oxyrinchus* las áreas concuerdan con las descritas por Aadland (1992). Las áreas de distribución encontradas concuerdan con las descritas por Kajiuira *et al.* (2010), la única diferencia está en que en el presente trabajo no se consideraron los poros laterales.

El área dorsal encontrada en *I. oxyrinchus* concuerda con la descrita por Aadland (1992) y solo con una descrita por Kajiuira *et al.* (2010), la diferencia se debe a que los autores mencionados incluyeron el área de distribución lateral, la cual no fue considerada en el presente estudio. Para *S. zygaena* las áreas D12 y D14 fueron consideradas como un área por Kajiuira (2001). En *P. glauca* se consideró a D10 como una sola área; mientras que Kajiuira (2001) la dividió en dos para *C. plumbeus*, pero concuerdan con las descritas por Kajiuira *et al.* (2010).

La especie que presentó el mayor número de áreas tanto dorsales como ventrales fue *S. zygaena*, debido principalmente a la modificación de los lóbulos cefálicos que presentan las especies de esta familia, la cual tiene una mayor área de cobertura y presenta áreas de distribución que no están en las demás especies (como las V6, V7, D13 y D14).



8.2 Número de poros electrosensoriales.

Debido a que cada poro conduce a una sola ámpula de Lorenzini, contar el número de poros provee un conteo exacto del número de ámpulas sin la necesidad de una disección (Kajiura *et al.*, 2010).

No se encontró una variación significativa en número de poros o patrones de distribución entre sexos o en especímenes de diferente tamaño o madurez. Lo que concuerda con estudios previos en batoideos (Raschi y Gerry, 2003), en tiburones demersales (Atkinson y Bottaron, 2006), en sphyrnidos (Kajiura, 2001) y en carcharhinidos (Kajiura, 2001; Raschi y Gerry, 2003). Por lo que el utilizar un organismo de cualquier sexo o etapa de madurez es representativo para la especie.

Con base en estos resultados, las especies que no presentaron diferencia significativa entre el número de poros, fueron *M. henlei* y *P. glauca*, demostrando que los efectos de la filogenia en los patrones de número y distribución de poros no es solo en especies de la misma familia (Kajiura *et al.*, 2010) ya que ambas especies pertenecen al mismo orden de los *Carcharhiniformes*. Estos efectos se pueden observar de manera general en *S. zygaena* especie que pertenece al mismo orden, pero la modificación cefálica de esta familia modifica los patrones de distribución y el número de los poros (Kajiura, 2001).

El haber encontrado un mayor número de poros en las áreas dorsales de las cuatro especies, y un mayor número de áreas con un mayor número total de poros en la superficie ventral concuerda con otros estudios realizados en tiburones (Aadland, 1992; Kajiura, 2001; Kajiura *et al.*, 2010; Wueringer *et al.*, 2011). En las rayas se presenta un mayor número de áreas de distribución de poros en la superficie ventral; sin embargo, tienen más poros electrosensoriales en la superficie dorsal (Raschi *et al.*, 2001).

Un incremento en el número de poros alrededor de la región nasal ha sido reportado en otras especies de tiburones (Chu y Wen, 1979; Fishelson y Baranes,



1998; Kajiura, 2001; Collin y Whitehead, 2004; Atkinson y Bottaro, 2006; Theiss *et al.*, 2010). Solo en *S. zygaena* las áreas con mayor densidad de poros se ubicaron en la región más distal de la cabeza, alejadas de las narinas, debido a la expansión de los lóbulos cefálicos ya que en otras especies pertenecientes a la misma familia se observó un patrón similar (Kajiura, 2001). La presencia de poros cercanos a la boca son de ayuda para que a distancias cortas puedan asegurar una buena mordida (Theiss *et al.*, 2010).

El número de poros que presenta cada especie de tiburón analizada concuerda en general con otros trabajos (Aadland 1992; Kajiura *et al.*, 2010). Se observó que el sphyrnido fue la especie que presentó el mayor número de poros, comparado con los carcharhinidos y lamnidos (Kajiura, 2001; Kajiura *et al.*, 2010).

La hipótesis de Bodznick y Boord (1986) en la que menciona que una amplia variación en número y distribución de un receptor presente en los tiburones, es debido a las diferencias de nicho y no a la posición taxonómica, lo cual justifica los resultados encontrados en el estudio.

Existen evidencias de diferencias morfológicas en el sistema electrosensorial en especies de elasmobranquios que habitan diferentes tipos de ambientes, y se determinó que el número de poros disminuye al aumentar la profundidad en la que habita el elasmobranquio. Esto evidencia los cambios ecomorfológicos en la distribución del sistema electrosensorial en Rajiformes (Raschi, 1986).

Utilizando la clasificación de Kajiura *et al.* (2010) de los cuatro hábitats en los que se distribuyen los tiburones, se tiene que *M. henlei* habita en la zona bentónica costera. Los organismos en este tipo de ambiente viven con una variación de niveles de luz, debido a la turbidez del agua causada por el viento y movimientos del agua, así como una compleja topografía del fondo y proliferación de algas. Por lo tanto el localizar a la presa visualmente es complicado para el tiburón (Kajiura *et al.*, 2010). Las presas principales de las que se alimenta *M. henlei* son los crustáceos, los cuales se encuentran en su mayoría enterrados en el fondo, dificultando su localización visual. El número de poros electrosensoriales que se



encuentra en los tiburones que se distribuyen en este hábitat es muy variable, teniendo incluso especies que poseen tres veces más poros que otras. Pero en todas las especies el mayor número de poros se encuentra en la superficie ventral, como se muestra en los resultados de este estudio, lo que refleja una adaptación para la detección de la presa enterrada (Kajiura *et al.*, 2010).

La especie *S. zygaena* estaría en la clasificación de organismos de la zona pelágica costera. Estos tiburones habitan aguas cercanas a la costa, normalmente sobre la plataforma continental a profundidades no mayores de 200 m. Este hábitat se caracteriza por las condiciones del agua, las cuales cambian permanentemente. De igual forma la proliferación de algas, el viento y las olas moviendo el sedimento y otros factores reducen la visibilidad. Por lo que similar al ambiente bentónico, se dificulta la localización de la presa. En la zona de Punta lobos, las presas de las que se alimenta *S. zygaena* poseen movimientos rápidos, ya que su alimentación está compuesta principalmente por peces (*Mugil cephalus*, *Sardinops caeruleus*, *Brotula spp.*) y una especie de cefalópodo (*Pholidoteuthis boschmai*). El hábitat de las presas más importantes en la dieta de este tiburón provienen de la zona demersal o asociadas al fondo, excepto por la sardina, la cual es epipelágica; mientras que *P. boschmai*, habita aguas oceánicas entre la superficie y 2000 m de profundidad (Ochoa-Díaz, 2009).

Las especies pelágico costeras presentan el mayor número de poros comparado con tiburones de otros hábitats, presentan una distribución similar en ambas superficies cefálicas. Por lo que un gran número de poros ampliamente distribuidos ayudan a los tiburones a localizar las presas, no importando que estén en aguas turbias o en cualquier tipo de hábitat (Kajiura *et al.*, 2010).

Los tiburones *I. oxyrinchus* y *P. glauca* se clasifican en la zona en la que habitan organismos pelágicos oceánicos, aunque los *I. oxyrinchus* analizados fueron juveniles, y estos presentan una diferencia en la dieta con respecto a los adultos. Sin embargo, considerando que el número de poros se mantiene constante a través de su ontogenia (Kajiura, 2001), se puede aplicar esta categorización de Kajiura *et al.* (2010) en los *I. oxyrinchus* analizados.



A diferencia de los ambientes anteriores, en la zona pelágica oceánica existe una excelente visibilidad, pero una escasez de presas. Los tiburones de este ambiente utilizan principalmente la visión para la captura de las presas y la electrorrecepción tiene un papel secundario (Kajiura *et al.*, 2010). Los tiburones de esta zona poseen el segundo número de poros más bajo, después de las especies de aguas profundas. Pero todos presentan una mayor distribución de poros en la superficie ventral.

Generalmente los adultos de la familia Lamnidae se alimentan de presas de mayor tamaño, como son peces y mamíferos marinos, por lo que la visión y el olfato son importantes para la localización de la presa. Los tiburones juveniles de *I. oxyrinchus*, se alimentan principalmente de un pez demersal (asociado al bentos) *Prionotus albirostris* (Velasco-Tarelo, 2005), en la plataforma continental. El número de poros de esta especie se mantiene constante durante cada estadio de su ciclo de vida (Kajiura, 2001); las áreas de distribución de los poros cubren una mayor superficie de la cabeza del organismo juvenil, debido a su menor tamaño, lo cual debe facilitar la detección de presas bentónicas.

En *Prionace glauca* se presenta el menor número de poros electrosensoriales del orden Carcharhiniformes, pero mantiene una mayor distribución en la superficie ventral en comparación con la distribución ventral de otras especies pelágicas oceánicas (Kajiura *et al.*, 2010). Se considera que *P. glauca* tiene un hábitat diverso, ya que sus presas tienen hábitos tanto epipelágicos, mesopelágicos, batipelágicos y bentónicos, lo que indica que este tiburón realiza migraciones verticales considerables. Sin embargo como menciona Hernández-Aguilar (2008), se le puede categorizar como un depredador teutófago aunque la langostilla *Pleuoncodes planipes* sea la presa principal; debido a que los cefalópodos constituyen el alimento más importante por la mayor riqueza específica, la biomasa que aportan al total de la dieta y un mayor aporte energético. A diferencia de *I. oxyrinchus*, los tiburones adultos y juveniles de *Prionace glauca* se alimentan en su mayoría del mismo recurso (Hernández-Aguilar, 2008), son oceánicos en todas las etapas de su desarrollo. Por lo que en un ambiente con mejor visibilidad,



el alimentarse principalmente de un organismo con bioluminiscencia como son los cefalópodos, puede explicarnos la reducción en el número de los poros electrosensoriales.

Los resultados obtenidos en los que las especies oceánicas exhiben un menor número promedio de poros que las especies costeras concuerdan con los resultados de Raschi (1984). Se ha analizado que en las especies de tiburones del orden de los Carcharhiniformes, el número de poros electrosensoriales, así como la importancia relativa de la electrorrecepción disminuye con el aumento de la claridad del agua (Kajiura *et al.*, 2010).

Una disminución en el número de electroreceptores en tiburones pelágicos oceánicos, como sucede en *P. glauca* e *I. oxyrinchus*, es debido a una reducción en el papel de las ámpulas de Lorenzini en la alimentación. Debido a que la distancia en la que opera el sistema electrosensorial es de metro y medio como máxima, en un ambiente en el que las condiciones de luz son mejores, los tiburones solo ocupan las ámpulas para asegurar la mordida y no en capturar a la presa (Kajiura *et al.*, 2010).

Las especies oceánicas presentan una distribución más uniforme en toda la cabeza y no una regionalización de áreas de poros, esto ayuda en la actividad migratoria ya que como describe Kalmijn (1978), para que los elasmobranquios puedan utilizar el sistema electrosensorial para la navegación, necesitan tener un grupo de poros muy separados, para poder detectar los cambios pequeños en los campos magnéticos de la Tierra. *Sphyrna zygaena* presenta una actividad migratoria cuando es adulto a diferencia del juvenil, ya que aumenta el tamaño de los lóbulos cefálicos y las áreas de distribución de los poros.

La variación en la distribución y número de los poros electrosensoriales entre tiburones pelágicos costeros, pelágicos oceánicos y bentónicos costeros, que se encontró en el estudio y en otras investigaciones (Raschi, 1984; Aadland, 1992; Kajiura *et al.*, 2010), demuestra una adaptación de este sentido al nicho ecológico del organismo. Así como, la falta de diferencias significativas en el número de



poros y las áreas de distribución entre especies de diferentes familias pero con el mismo orden, demuestra la influencia que tiene la filogenia sobre estas especies de tiburones.

8.3 Histología de las ámpulas de Lorenzini.

Las ámpulas de Lorenzini de las cuatro especies son similares morfológicamente a la mayoría de las reportadas en otros estudios de elasmobranquios (Peabody, 1867; Aadland, 1992; Fishelson y Baranes, 1998; Whitehead, 2002; Theiss *et al.*, 2010). Se presenta un canal lleno de gel que se origina en un poro en la superficie de la piel y termina en un órgano ampular, el cual presenta varios sacos alveolares. Las cuatro especies presentaron la misma morfología alveolar, de tipo tapa central, al igual que la mayoría de las especies de tiburones en el mundo (Peabody, 1867; Andres y von Düring, 1988; Fishelson y Baranes, 1998; Raschi *et al.*, 2001; Whitehead, 2002; Theiss *et al.*, 2010).

En *P. glauca* no se incrementó el número de células epiteliales, por lo que no podemos decir que la relación del aumento en el tamaño ampular implique siempre un aumento en la densidad de epitelio sensitivo. Esta baja densidad de epitelio sensitivo en *P. glauca* puede verse compensando con un mayor número de poros electrosensoriales. En cuanto a la morfología del ámpula reportada por Aadland (1992) para *I. oxyrinchus*, se observó una morfología única del ámpula, no solo en esta especie de tiburón, sino también en las otras especies analizadas.

De manera general se puede comentar que los tiburones oceánicos presentan un menor número de poros y/o áreas de distribución electrosensoriales, pero anatómicamente tienen un mayor tamaño del ámpula que las especies costeras. En cuanto al epitelio sensitivo, no se puede mencionar una diferenciación pues las dos especies tanto costeras como la oceánica (*M. henlei*, *S. zygaena* e *I. oxyrinchus*) presentaron una capa gruesa de células epiteliales sensitivas (de aprox. 25 μm en promedio); mientras que la otra oceánica (*P. glauca*) tuvo una capa de células tan delgada como 5 μm en promedio.



IX. Conclusiones

- En las especies de tiburones analizadas, la mayor distribución de los poros electrosensoriales se localiza en la superficie ventral.
- No existe una diferencia en la distribución y número entre sexos o en organismos de diferente etapa de madurez de una misma especie.
- El mayor número de poros se localiza en la superficie ventral, y muestra una relación inversamente proporcional entre la proximidad a la mandíbula y el número de poros por área de distribución.
- No existen diferencias celulares en la morfología de la ámpula entre las especies oceánicas y costeras.
- El aumento en el tamaño ampular no siempre implica un aumento en el número de células epiteliales sensitivas.
- La capa de epitelio sensitivo alveolar no es uniforme, existiendo zonas en las que se presentan engrosamientos.
- Las especies oceánicas tienen una distribución de los poros cefálicos más uniforme en comparación con las costeras, en las cuales es más ventral.
- Las especies costeras pelágicas (Kajiura *et al.* 2010) son las que presentan el mayor número de poros.
- Las especies de tiburones oceánicas presentan ámpulas de mayor tamaño en comparación con las especies costeras.
- La morfología, número y distribución de los poros electrosensoriales en las especies de tiburones analizados, sugiere que hay arreglos de poros que favorece la detección de una variedad de presas, desde nadadores rápidos, peces teleósteos, hasta representantes de la fauna béntica. Estos arreglos dependen de múltiples factores como la morfología cefálica, la filogenia, el tipo de alimento disponible y de las características ambientales.



X. Anexo

Prueba de normalidad.

Especie	Área	d (K-S)	p
<i>I. oxyrinchus</i>	V1	0.13633	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	V1	0.10959	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	V1	0.17107	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	V1	0.11729	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	V2	0.15891	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	V2	0.15318	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	V2	0.12654	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	V3	0.11713	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	V3	0.10154	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	V3	0.21306	0 < 0.10
<i>I. oxyrinchus</i>	V4	0.12669	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	V4	0.8468	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	V4	0.16269	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	V4	0.08161	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	V5	0.10411	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	V5	0.13746	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	V6	0.20245	0 < 0.10
<i>S. zygaena</i>	V7	0.11408	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	V8	0.09935	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	V8	0.1125	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	V8	0.0735	0 > 0.20
<i>I. oxyrinchus</i>	V9	0.13107	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	V9	0.13336	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	V9	0.11502	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	V9	0.11205	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	V10	0.16145	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	V10	0.13127	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	V10	0.10934	0 > 0.20
<i>I. oxyrinchus</i>	V11	0.16453	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	V11	0.13431	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	V11	0.08969	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	V11	0.09422	0 > 0.20

Especie	Área	d (K-S)	p
<i>P. glauca</i>	D12	0.12852	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	D12	0.15429	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	D13	0.10003	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	D14	0.10024	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	D15	0.07177	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	D15	0.17991	0 < 0.20
<i>S. zygaena</i>	D15	0.07676	0 > 0.20
<i>I. oxyrinchus</i>	D16	0.10935	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	D16	0.10046	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	D16	0.11734	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	D16	0.08506	0 > 0.20

Especie	Área	d (K-S)	p
<i>P. glauca</i>	D12	0.12852	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	D12	0.15429	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	D13	0.10003	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	D14	0.10024	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	D15	0.07177	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	D15	0.17991	0 < 0.20
<i>S. zygaena</i>	D15	0.07676	0 > 0.20
<i>I. oxyrinchus</i>	D16	0.10935	0 > 0.20
<i>M. henlei</i>	D16	0.10046	0 > 0.20
<i>P. glauca</i>	D16	0.11734	0 > 0.20
<i>S. zygaena</i>	D16	0.08506	0 > 0.20



Resultados de prueba de Tukey

Área V1

Especie	<i>I. oxyrinchus</i>	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>I. oxyrinchus</i>		.999946	1	.768794
<i>M. henlei</i>	.999946		.730963	.007130
<i>P. glauca</i>	1	.730963		.999975
<i>S. zygaena</i>	.768794	.007130	.999975	

Área V2

Especie	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>M. henlei</i>		.294444	.108502
<i>P. glauca</i>	.294444		.000043
<i>S. zygaena</i>	.108502	.000043	

Área V3

Especie	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>M. henlei</i>		.000043	.000043
<i>P. glauca</i>	.000043		.000043
<i>S. zygaena</i>	.000043	.000043	



Área V4

Especie	<i>I. oxyrinchus</i>	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>I. oxyrinchus</i>		.000043	.012438	.000043
<i>M. henlei</i>	.000043		.000043	1
<i>P. glauca</i>	.012438	.000043		.000043
<i>S. zygaena</i>	.000043	1	.000043	

Área V5

Especie	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>P. glauca</i>		.000043
<i>S. zygaena</i>	.000043	

Área V8

Especie	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>M. henlei</i>		.926600	.000043
<i>P. glauca</i>	.926600		.000043
<i>S. zygaena</i>	.000043	.000043	



Área V9

Especie	<i>I. oxyrinchus</i>	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>I. oxyrinchus</i>		.856089	.000105	.000043
<i>M. henlei</i>	.856089		.756452	.000043
<i>P. glauca</i>	.000105	.756452		.000043
<i>S. zygaena</i>	.000043	.000043	.000043	

Área V10

Especie	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>M. henlei</i>		1	.000043
<i>P. glauca</i>	1		.000043
<i>S. zygaena</i>	.000043	.000043	

Área V11

Especie	<i>I. oxyrinchus</i>	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>I. oxyrinchus</i>		.000043	.000043	.000043
<i>M. henlei</i>	.000043		1	.000043
<i>P. glauca</i>	.000043	1		.000043
<i>S. zygaena</i>	.000043	.000043	.000043	



Área D12

Especie	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>P. glauca</i>		.961437
<i>S. zygaena</i>	.961437	

Área D15

Especie	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>M. henlei</i>		.000043	
<i>P. glauca</i>	.000043		
<i>S. zygaena</i>	.000043	.000043	

Área D16

Especie	<i>I. oxyrinchus</i>	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>I. oxyrinchus</i>		.000043	.000043	.000043
<i>M. henlei</i>	.000043		.161046	.000043
<i>P. glauca</i>	.000043	.161046		.000043
<i>S. zygaena</i>	.000043	.000043	.000043	



Ámpulas.

Especie	<i>I. oxyrinchus</i>	<i>M. henlei</i>	<i>P. glauca</i>	<i>S. zygaena</i>
<i>I. oxyrinchus</i>		0.013883	0.739513	0.228814
<i>M. henlei</i>	0.013883		0.074110	0.403060
<i>P. glauca</i>	0.739513	0.074110		0.734337
<i>S. zygaena</i>	0.228814	0.403060	0.734337	



Longitudes totales (LT) en cm de los organismos utilizados. H: hembra y M: macho.

Número de organismo	LT	Sexo	Estado de madurez	Número de organismo	LT	Sexo	Estado de madurez
<i>I. oxyrinchus</i>				<i>P. glauca</i>			
1	119	H	Juvenil	1	161	H	Juvenil
2	110	H	Juvenil	2	145	H	Juvenil
3	107	H	Juvenil	3	152	H	Juvenil
4	96	H	Juvenil	4	143	H	Juvenil
5	80	H	Juvenil	5	142	H	Juvenil
6	95	H	Juvenil	6	155	H	Juvenil
7	120	H	Juvenil	7	169	H	Juvenil
8	159	H	Juvenil	8	140	H	Juvenil
9	129	H	Juvenil	9	202	H	Juvenil
10	125	H	Juvenil	10	224	H	Adulto
11	83	M	Juvenil	11	120	M	Juvenil
12	120	M	Juvenil	12	127	M	Juvenil
13	170	M	Juvenil	13	142	M	Juvenil
14	129	M	Juvenil	14	122	M	Juvenil
15	83	M	Juvenil	15	153	M	Juvenil
16	118	M	Juvenil	16	118	M	Juvenil
17	139	M	Juvenil	17	128	M	Juvenil
18	164	M	Juvenil	18	162	M	Juvenil
19	160	M	Juvenil	19	154	M	Juvenil
20	120	M	Juvenil	20	200	M	Adulto
<i>M. henlei</i>				<i>S. zygaena</i>			
1	97	H	Adulto	1	122	H	Juvenil
2	97	H	Adulto	2	128	H	Juvenil
3	92	H	Adulto	3	128	H	Juvenil
4	91	H	Adulto	4	102	H	Juvenil
5	91	H	Adulto	5	119	H	Juvenil
6	93	H	Adulto	6	126	H	Juvenil
7	85	H	Adulto	7	243	H	Adulto
8	94	H	Adulto	8	115	H	Juvenil
9	83	H	Adulto	9	280	H	Adulto
10	102	H	Adulto	10	95	H	Juvenil
11	77	M	Adulto	11	123	M	Juvenil
12	106	M	Adulto	12	123	M	Juvenil
13	65	M	Adulto	13	132	M	Juvenil
14	70	M	Adulto	14	130	M	Juvenil
15	80	M	Adulto	15	116	M	Juvenil
16	70	M	Adulto	16	132	M	Juvenil
17	70	M	Adulto	17	278	M	Adulto
18	70	M	Adulto	18	51	M	Embrión
19	70	M	Adulto	19	29.5	M	Embrión
20	68	M	Adulto	20	40	M	Embrión



XI. Literatura citada

- Aadland C. R. 1992. Anatomical observation and description of the ampullae of Lorenzini in the shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus*. *Tesis de Maestría* Bucknell University. EUA. 51 pp.
- Álvarez-Arellano A. 1987. Aspectos oceanográficos del Golfo de California. Serie didáctica. Apuntes Universitarios. UABCS: 37 pp.
- Álvarez-Borrego S. 1983. Gulf of California. Estuaries and enclosed seas. *Ecosystems of the World*. **26**: 427-449 pp.
- Álvarez-Sánchez L.G. 1977. Vientos en la Bahía de Todos Santos, Baja California. *C. Marinas*. **4** (1): 881-88 pp.
- Andres K. H y von Düring M. 1988. Comparative anatomy of vertebrate electroreceptors. *Prog. Brain. Res.* **74**:113–131 pp.
- Atkinson C. J. L. y Bottaro M. 2006. Ampullary pore distribution of *Galeus melastomus* and *Etmopterus spinax*: possible relations with predatory lifestyle and habitat. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **86**: 447-448 pp.
- Bemis W. E. y Hetherington T. E. 1982. The rostral organ of *Latimeria chalumnae*: morphological evidence of an electroreceptive function. *Copeia*. 467-471 pp.
- Bodznick D., Boord R.L. 1986. Electroreception in Chondrichthyes *Electroreception*. 225-256 pp.
- Brown B. R., Hutchison J. C., Hughes M. E., Kellogg D. R y Murray R. W. 2002. Electrical characterization of gel collected from shark electrosensors. *Phys. Rev. E*. **65** (6): 1-5 pp.
- Brown B. R., Hughes M. E. y Russo C. 2004. Infrastructure in the Electric Sense: Admittance Data from Shark Hydrogels. *J. Comp. Physiol A*: 1-14 pp.
- Bullock T. H., Bodznick D. A. y Northcutt R. G. 1983. The phylogenetic distribution of electroreception: evidence for convergent evolution of a primitive vertebrate sense modality. *Brain. Res. Rev.* **6**: 25-46 pp.
- Carey F.G., y Sharold J.V., 1990. Movements of blue shark (*Prionace glauca*) in depth and course. *Mar. Biol.* **106**:329-342 pp.



- Castro J. I. 1983. The sharks of North American Waters. Texas University Press. EUA 180 pp.
- Cervigón F., Ciprian R., Fischer W., Garibaldi L., Hendrickx M., Lemus A., Márquez R., Poutiers J., Robaina G. y Rodríguez B., 1992. Fichas FAO de identificación de peces para los fines de la pesca. Guía de campo de las especies comerciales marinas y de de aguas salobres de la costa septentrional de Sur América. FAO. Roma. 513 pp.
- Chu Y. T. y Wen M. C. 1979. A Study of the Lateral-Line Canal System and that of Lorenzini Ampulla and Tubules of Elasmobranchiate Fishes of China. *Mon. of Fish. of China*, **2**: 132 pp.
- Collin S. P., Whitehead D. 2004. The functional roles of passive electroreception in non-electric fishes. *Anim. Biol.* **54**:1–25 pp.
- Compagno L.J.V., Dando M. y Fowler S. 2005. Sharks of the World. HarperCollins Publishers Ltd. 368 pp.
- Compagno L.J.V. 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO. Roma. **2** (1): 269 pp.
- Compagno L. J. V., Krupp F. y Schneider W. 1995. Tiburones. Pacífico Centro-Oriental. FAO. Roma. **2** (1): 647-218 pp.
- Compagno L.J.V. 1984. Sharks of the world. FAO. Roma. **4** (1 y 2): 655 pp.
- Conde-Moreno M. 2005. Aspectos de la biología reproductiva del tiburón mako *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810) en la costa occidental de Baja California Sur. Tesis de Licenciatura. UABCS. 72 pp.
- Duman C. H. 1997. Short-latency interneurons in the dorsal nucleus of the little skate, *Raja erinacea*. *Brain Res.* **771**: 80–88 pp.
- Disgraaf S. y Kalmijn A. J. 1962. Verhaltungsversuche zur funktion der Lorenzinischen ampullen. *Naturwissenschaften.* **49**: 400 pp.
- Fishelson L., Baranes A. 1998. Distribution, morphology, and cytology of ampullae of Lorenzini in the Oman shark, *Iago omanensis* (Triakidae), from the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Anat. Rec.* **251**: 417-430 pp.



- Franks P.J.S. 1992. Phytoplankton blooms at fronts: patterns, scales and physical forcing mechanisms. *Rev. Aqua. Sci.* **6**(2): 121-137 pp.
- Fritsch B. 1981. The pattern of lateral line afferents in Urodeles. Horseradish peroxidase study. *Cell Tissue Res.* **218**: 581-594 pp.
- Gilbert C. R. 1967. A revision of the hammerhead shark (family Sphyrnidae). Proceedings of the U.S. *Nat. Mus.* **119**:1-98 pp.
- Gould E. W., McShea W. y Grand T. 1993. Function of the star in the star-nosed mole, *Condylura cristata*. *J. Mammalo.* **74**: 108-116 pp.
- Hagedorn M., Womble M. y Finger T. E. 1990. Synodontid catfish: A new group of weakly electric fish. Behavior and anatomy. *Brain Beh. and Evo.* **35**: 268-277 pp.
- Hennemann M. R. 2001. Guía de tiburones y rayas del mundo. Grupo Editorial M&G Difusión. 303 pp.
- Hernández-Aguilar S. B. 2008. Espectro trófico del tiburón azul *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) en la costa occidental de Baja California Sur, *Tesis de Maestría*. CICIMAR. México. 86 pp.
- Hernández-Vázquez S. 1987. Pesquerías pelágicas y neríticas de la Costa de Baja California Sur, México. *CalCOFI Rep.* **28**: 53-58 pp.
- Hoyos-Padilla E. M. 2001. Las áreas de crianza de tiburones en el caribe y Golfo de México con un enfoque especial a la laguna de Yalahau en Quintana Roo. *Tesis de Licenciatura*. UNAM. 90 pp.
- Kajiura S. M. 2001. Head morphology and electrosensory pore distribution of carcharhinid and sphyrnid sharks. *Env. Biol. of Fishes.* **61**: 125-133 pp.
- Kajiura S. M. 2003. Electoreception in neonatal bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*. *Mar. Biol.* **143**: 603–611 pp.
- Kajiura S. M. y K. N. Holland. 2002. Electoreception in juvenile scalloped hammerhead and sandbar sharks. *J. Exp. Biol.* **205**: 3609-3621 pp.
- Kajiura S. M., Cornett A. D. y Yopak K. E. 2010. Sensory adaptations to the environment: electoreceptors as a case study; en Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M. R. *Sharks and Their Relatives II. Biodiversity, Adaptive Physiology and Conservation*. CRC Press. 393–434 pp.



- Kalmijn A. J. 1966. Electro-perception in sharks and rays. *Nature*, **212**: 1232-1233 pp.
- Kalmijn A. J. 1971. The electric sense of sharks and rays. *J. Exp. Biol.* **55**: 371-383 pp.
- Kalmijn A. J. 1978. Electric and magnetic sensory world of sharks, skates and rays. *Sensory Biology of Sharks, Skates and Rays* (ed. E.S. Hodgson and R.F. Mathewson) 507-528 pp.
- Kimber J. A. 2008. Elasmobranch electroreceptive foraging behaviour: male-female interactions, choice and cognitive ability. *Tesis PhD*. Cranfield University. 2-8 pp.
- Lagler K. F., Bardach J. E., Miller R. R. y May Passino D. R. 1977. *Ictiología*. AGT Editor. 342-371 pp.
- McGowan D. W. y Kajiura S. M. 2009. Electroreception in the euryhaline stingray, *Dasyatis Sabina*. *J. Exp. Biol.* **212**: 1544-1552 pp.
- Metcalf H.E. 1915. The ampulla of Lorenzini in *Acanthais vulgaris*. *Trans. Amer. Micro. Soc.* **34**: 131–148 pp.
- Murray R. W. 1974. The ampullae of Lorenzini. *Electroreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertebrates. Handbook of Sens. Phys.* **3**: 125-145 pp.
- Nelson J. S. 2006. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons Inc. 539 pp.
- Nelson M. E. y Maciver M. A. 1999. Prey capture in the weakly electric fish *Apteronotus albifrons*: sensory acquisition strategies and electrosensory consequences. *J. Exp. Biol.* **202**: 1195-1203 pp.
- Northcutt R. G. 1986. Lungfish Neural Characters and Their Bearing on Sarcopterygian Phylogeny. *J. of Morph. Supplement.* **1**: 277–297 pp.
- Ochoa-Díaz R. 2009. Espectro trófico del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en Baja California Sur: aplicación de $\delta^{13}\text{C}$ Y $\delta^{15}\text{N}$. *Tesis de Maestría*. CICIMAR. México. 90 pp.
- Parker G. H. y van Heusen A. P. 1917. The responses of the catfish, *Amiurus nebulosus*, to metallic and non-metallic rods. *American J. Phys.* **44**: 405-420 pp.



- Paulin M. G. 1995. Electoreception and the compass sense of sharks. *J. Theor. Biol.* **174**: 325-339 pp.
- Peabody J. E. 1897. The ampullae of Lorenzini of the Selachii. *Zoo bull.* **1** (4): 163-178 pp.
- Ramírez-González J. 2002. Captura comercial de tiburones pelágicos en la costa occidental de B.C. S. *Tesis de Licenciatura*. UABCS. 56 pp.
- Raschi W. G. 1984. Anatomical observations on the Ampullae of Lorenzini from selected skates and galeoid sharks of the Western North Atlantic. *Ph. D. Dissertation*, College of William and Mary. Williamsburg. 116 pp.
- Raschi W. G. 1986. A morphological analysis of the Ampullae of Lorenzini in selected skates (Pisces, Rajoidei). *J of Morph.* **189** (3): 225-247 pp.
- Raschi W. G., Aadlond C. y Keithar E.D. 2001. A morphological and functional analysis of the Ampullae of Lorenzini in selected galeoid sharks. *Sensory biology of jawed fishes*. 297-316 pp.
- Raschi W. G. y Gerry S., 2003. Adaptations in the elasmobranch electroreceptive system. *Fish adapt.* 233-258 pp.
- Ribot-Carballal, M. C., Galván-Magaña, F. y Quiñónez-Velázquez, C. 2005. Age and growth of the shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* from the western coast of Baja California Sur, Mexico. *Fish. Reser.* **76**:14-21 pp.
- Scheich H., Langner G., Tidemann C., Coles R. B. & Guppy A. 1986. Electoreception and electrolocation in the platypus. *Nature.* **319**: 401-402 pp.
- Sisneros J. A., Tricas T. C. y Luer C. A. 1998. Response properties and biological function of the skate electrosensory system during ontogeny. *J. Comp. Phys. A* **183**: 87-99 pp.
- Smeets W. J. A. J., Timerick S. J. 1981. Cells of origin of two pathways descending to the spinal cord in two chondrichthyans, the shark *Scyliorhinus canicula* and the ray *Raja clavata*. *J. Comp. Neurol.* **202**: 473-491 pp.
- Sverdrup H.V., Johnson M.W. y Fleming R.H., 1942. *The Oceans*. Prentice Hall, Inc. 1087 pp.



- Teeter J. H., Szamier R. B. & Bennet M. V. L. 1980. Ampullary electroreceptors in the sturgeon *Scaphirhynchus platyrhynchus* (Rafinesque). *J. Comp. Physiol. A*, **138**: 213-223 pp.
- Theiss S. M., Collin S. P. y Hart N. S. 2010. Morphology and distribution of the ampullary electroreceptors in wobbegong sharks: implications for feeding behaviour. *Mar. Biol*, **158** (4): 723-735.
- Torres-Orozco E. 1993. Análisis volumétrico de la masa de agua del Golfo de California. *Tesis de Maestría*. CICESE. México. 75 pp.
- Tricas T. C. 2001. The neuroecology of the elasmobranch electrosensory world: why peripheral morphology shapes behavior. *Env. Biol. of Fishes*, **60**:77-92 pp.
- Tricas T. C. y New J. G. 1998. Sensitivity and response dynamics of elasmobranch electrosensory primary afferent neurons to near threshold fields. *J Comp Physiol A*, **182**: 89-101 pp.
- Tricas T.C., Michael S.W., and Sisneros J.A. 1995. Electrosensory optimization to conspecifics phase signals for mating. *Neuro. Letters*. **202**:129-132 pp.
- Velasco-Tarelo P. M. 2005. Hábitos alimenticios e isotopos de ¹³C Y ¹⁵N del tiburón mako *Isurus oxyrinchus* (RAFINESQUE, 1810) en la costa occidental de Baja California Sur, *Tesis de Maestría*. CICIMAR. México. 97 pp.
- von der Emde G. 1998. Electroreception., *The Physiology of Fishes* 2nd edition. D.H. Evans Ed. 313-343 pp.
- von der Emde G. 1990. Discrimination of objects through electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *J. Comp. Physiol. A*, **167**: 413-421 pp.
- Waltman B. 1966. Electrical properties and fine structure of the ampullary canals of Lorenzini. *Acta Physiol. Scand.* **66** (Suppl. 264): 1-60 pp.
- Whitehead D. L. 2002. Ampullary organs and electroreception in freshwater *Carcharhinus leucas*. *J. Phys.* **96**: 391–395 pp.
- Whitehead D. L., Tibbetts I. R., Daddow L. Y. M. 1999. Distribution and morphology of the ampullary organs of the salmontail catfish, *Arius graeffei*. *J. Morph.* **239**: 97–105 pp.



- Whitehead D. L., Tibbetts I. R., Daddow L. Y. M. 2000. Ampullary organ morphology of freshwater salmontail catfish, *Arius graeffei*. *J. Morph.* **246**:142–149 pp.
- Wueringer B. E., Peverell S. C., Seymour J., Squire L., Kajiura S. M. y Collin S. P. Sensory Systems in Sawfishes. 1. The Ampullae of Lorenzini. *Brain, Beh. and Evo.* **78**: 139-149 pp.
- Young J. Z., 1985. La vida de los vertebrados. Ediciones Omega. 153-156 pp.