



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
(BIOLOGÍA MARINA)

MORFOLOGÍA DEL ENCÉFALO Y ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS DE LAS  
RAYAS (CHONDRICHTHYES: BATOIDEA)

TESIS  
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:  
BIÓL. CRISTINA RAMÍREZ DÍAZ

TUTOR PRINCIPAL  
DR. ABRAHAM KOBELKOWSKY DÍAZ  
FACULTAD DE CIENCIAS

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR  
DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNIDAD ACADÉMICA SISAL  
DR. EDUARDO F. BALART PÁEZ  
DR. OSCAR SOSA NISHIZAKI  
DR. VICENTE ANISLADO TOLENTINO  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

MÉXICO, D. F. NOVIEMBRE 2014



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*

Universidad Nacional Autónoma de México

**UNAM**  
**POSGRADO**  
Ciencias del Mar y  
Limnología



“Morfología del encéfalo y órganos de los sentidos de las rayas (Chondrichthyes: Batoidea)”

**T E S I S**

que para obtener el grado académico de

**Maestra en Ciencias**

(Biología Marina)

p r e s e n t a

**Biol. Cristina Ramírez Díaz**

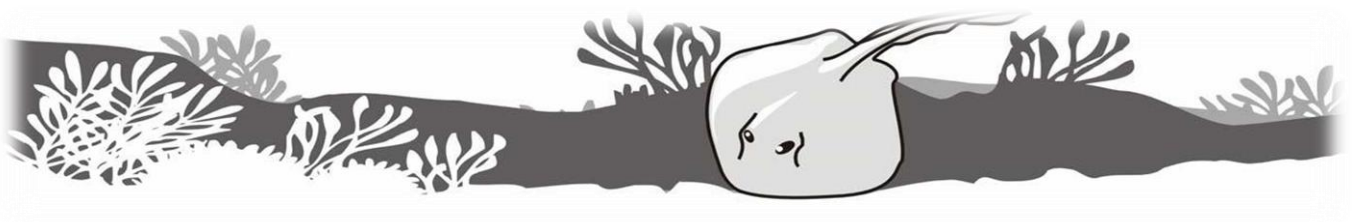
Director de Tesis: Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz

Comité Tutorial: Dr. Eduardo F. Balart Páez  
Dr. Xavier Chiappa Carrara  
Dr. Oscar Sosa Nishizaki  
Dr. Vicente Anislado Tolentino

México, D.F. 2014

*Y una vez que la tormenta termine, no recordarás cómo lo lograste, cómo sobreviviste, ni siquiera estarás seguro si la tormenta ha terminado realmente. Pero una cosa sí es segura, cuando salgas de esa tormenta no serás la misma persona que entro en ella, de eso se trata esta tormenta.*

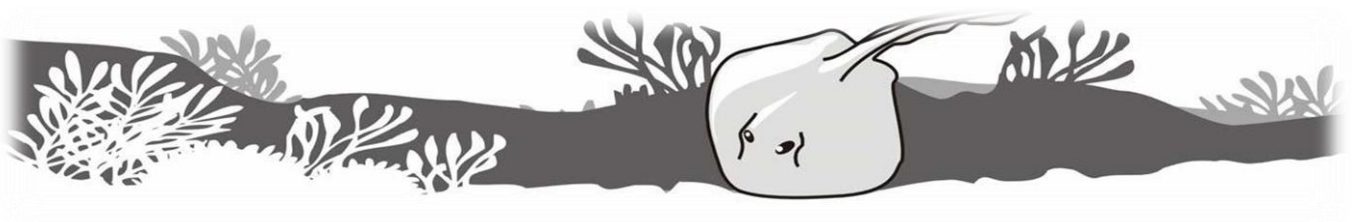
*Haruki Murakami*



A mis padres,  
que a pesar de las adversidades, siguen en pie

A ti, que sigues siendo el hombre de mi vida  
y para quien quería conseguir este sueño.

Mi amor a la distancia



## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Abraham, por permitirme seguir por el camino de la Anatomía; por brindarme su entero apoyo para la realización de este proyecto, por soportar mi locura y nunca limitarme a pesar de mis excesos. Y sobre todo por ser un ejemplo a seguir como investigador.

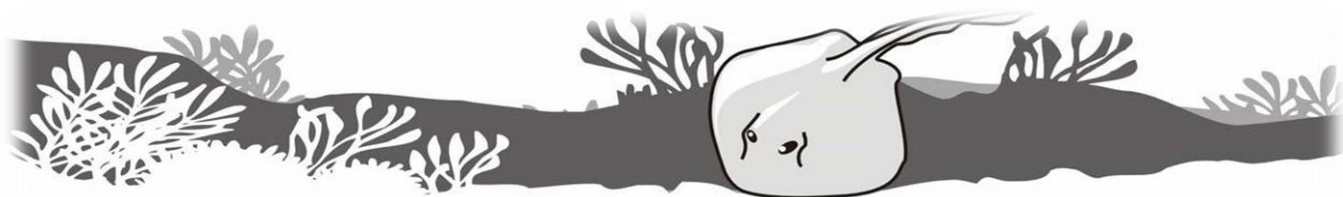
A mi Comité Académico, Dr. Balart, Dr. Chiappa, Dr. Sosa y Dr. Vicente por todos sus consejos, sus aportaciones y buenos comentarios que permitieron hacer de este proyecto un trabajo más completo.

Al Dr. Eduardo F. Balart, miembro de mi comité y responsable de la Colección de Ictiológica del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Unidad La Paz, BCS; quien además de recibirme en la Colección y facilitar las instalaciones de la misma, proporcionó ejemplares para su análisis anatómico.

A la M.C. Lucía Campos Dávila, Responsable Técnico de la Colección de Ictiológica del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Unidad La Paz, BCS; por brindarme su apoyo y su amistad durante mi estancia. Gracias Lucy por todo tu apoyo y cariño y por soportar mis incansables ganas de hablar hasta por los codos!! Jaja

A Ariel A. Cruz Villacorta, Técnico Responsable del Microscopio Electrónico del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Unidad La Paz, BCS; por su ayuda en la toma de las imágenes prueba de algunas estructuras en el Microscopio Electrónico de Barrido que servirán para un trabajo posterior.

Al M.C. David Salinas Torres, Responsable del Aula de Microscopía del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias, UNAM; por facilitar las instalaciones y el equipo del aula para la realización de disecciones y la toma de fotografías. Además por ser un gran amigo, quien sabe escuchar y siempre trata de ayudarme, con quien puedo platicar mis planes y locuras, mis ideas y sueños, con quien comparto tanto cosas buenas como las que no lo son tanto y de quien, sin lugar a dudas, siempre escucharé las cosas tal



y como son, sin mascarar ni maquillaje. Gracias Davidsillo por tu amistad y cariño (jaja hasta rimo).

Pasando a un sentido menos técnico, quisiera agradecer a todas las personas que desde siempre han estado junto a mí, compartiendo mi vida, mis aventuras, mi sueños; tantos y tantos momentos tan bellos e importantes que no podía ser ésta la excepción.

A mi familia de sangre, papás y hermana, por su amor y constante apoyo, por nunca dejarme caer a pesar de las dificultades encontradas en el camino y por siempre darme los ánimos necesarios para seguir; por escuchar mis problemas y darme opciones para solucionarlos. Por ser ellos y solo ellos los causantes de que yo tenga alas.

A mi familia de corazón, la familia Orozco-Cruz, por tantos años de amor, cariño, confianza y apoyo.

A Viridiana, la mejor amiga con la que pude cruzarme; gracias Rami por todo tu amor y apoyo; por siempre estar junto a mí a pesar de los años y de la distancia; por las locuras y todos los momentos que hemos pasado juntas que han fortalecido nuestra amistad. Te amo!!!.

A Mumu, por tantas cosas maravillosas que siempre recibo de tu parte, por tu cariño y apoyo, por permitirme compartir momentos tan especiales de tu vida; por todos los años juntas en donde se han compartido infinidad de pláticas, risas, confesiones, momentos lindos y los que no lo son tanto. Te quiero Mumu!!!

A mi tía Carmen, por todo el amor que siempre me ofrece, por esas veces que me ha brindado una palabra de aliento o un abrazo; por mostrarme la realidad de las cosas y ayudarme a crecer como persona; por ayudarme a aceptar las cosas y a las personas; por todo lo bueno que tiene ella y que da sin recelo. Te quiero Tía!!. Gracias infinitas!!.

A mi Tío Fernando por siempre ser tan lindo conmigo y por permitirme ser parte de su familia, por recibirme en su casa con los brazos abiertos y por quererme tanto. Gracias Tío, te quiero!!!



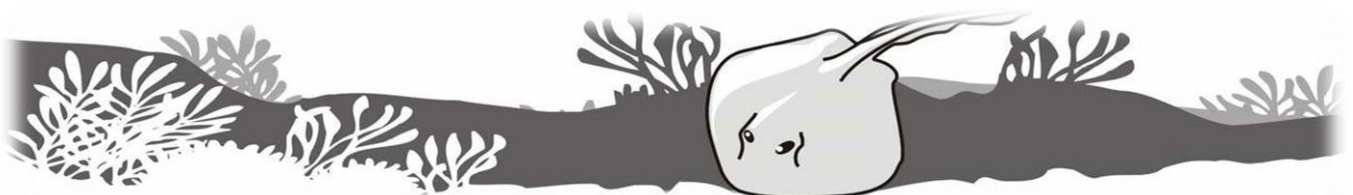
A todos mis hermosos amigos que han estado a mi lado desde hace mucho tiempo: Karelia, las Monses (Candiani y Moon Monster), Roldán, Pamela, Mariana, Mauricio; con ustedes siempre aunque nunca nos lleguemos a reunir jaja. A los amigos que fueron llegando con el paso de la carrera y se quedaron como parte de mi vida: Issacc, Lucía, Clau, Rodrigo (primo), Olinka, Ana, Andy, Bertin, Cheche, Monse, Karen, Igrayne, Itzia, Nachito, Alex, Marco (mi pareja divertida del mar), Paloma, Amanda, Cavita, Viri, y si pudiera pondría una lista interminable de gente con la que tuve la fortuna de compartir clase, equipo, práctica de campo o alguna actividad no tan académica y quienes se convirtieron en buenos amigos. Gracias infinitas por todo lo bueno que le han dado a mi vida. Los quiero mucho!!.

A todos mis compañeros y amigos del Instituto de Ciencias del Mar: Ale, joven Ricardo, Dany, Yoli, Sergio, Perla, Nadia, Dianita, Marcia, Nacho, Bris, Edgar, a mi par de amigas colombianas Vivian y Dani, y todos los que pudieran faltarme con quienes además de compartir clases se fue dando una bonita amistad, que deseo que perdure mucho tiempo. Gracias por hacer muy divertidas las clases. Los quiero!!!.

A mis eternas compañeras de laboratorio: Iraiz y Jazmín, por todos esos días buenas pláticas y risas, las cuales ustedes siempre las provocaban porque ya saben que yo soy muy seria (ajá); gracias por ser tan amables y brindarme la mayor parte de la mesa de trabajo para extender mis cosas (jajaja). Ya en serio, gracias por todo ese tiempo compartido que siempre ha sido tan agradable.

A mis compañeros del Curso de Morfometría Geométrica: Uriel, Ale, Arturo, Isabel, Francys, Gaby y al resto de los chicos con los que compartí arduas pero divertidísimas horas de trabajo y una que otra noche de diversión. Gracias!!!.

A la gente hermosa que conocí en La Paz: Diana, Eben, Arturo, Itzel, Tabata, Salwa, Peter; a mis compañeros de dormitorios: Bruno, Toño y Javier. Gracias a todos por su cariño, las horas de diversión que pasamos juntos; por un festejo de cumpleaños maravilloso, pero sobre todo por su hermosa amistad!! Besos hasta donde se encuentren!!

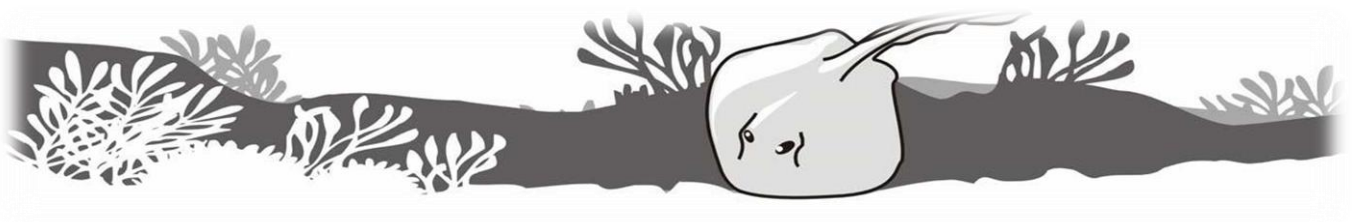




A mis amigos del curso de japonés: Mike-sensei, Andrea-san, Bruno-san, Ximena-san, Alejandro-san, Felipe-san y Rodrigo-san (mi animal favorito), por las risas y todos los buenos momentos pero sobre todo por hacer de este julio pasado, un verano maravilloso.  
どもありがとうございます!!!私はあなたたちを愛しています!!!

GRACIAS INFINITAS..... a todos y cada uno de ustedes que han aportado al proyecto, a mi vida y a mi persona cosas maravillosas, momentos increíbles, risas y locuras, minutos llenos de vida que han influido en gran medida a ser lo que soy!!!. A todos y a cada uno de ustedes....

LOS QUIERO MUCHO!!





## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	<b>i</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	<b>ii</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	
Neurocráneo .....	<b>10</b>
Encéfalo .....	<b>13</b>
Órganos de los sentidos .....	<b>17</b>
Sistema olfatorio .....	<b>17</b>
Sistema óptico .....	<b>21</b>
Oído interno .....	<b>27</b>
<b>ANTECEDENTES</b> .....	<b>31</b>
<b>JUSTIFICACIÓN</b> .....	<b>36</b>
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>37</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>38</b>
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>41</b>
<i><b>Raja texana</b></i>	
Neurocráneo .....	<b>41</b>
Encéfalo .....	<b>44</b>
Sistema olfatorio .....	<b>48</b>
Sistema visual .....	<b>51</b>
Oído interno .....	<b>55</b>



Aspectos comparativos del Neurocráneo	
<i>N. brasiliensis</i> .....	59
<i>R. lentiginosus</i> .....	62
<i>U. chilensis</i> .....	64
<i>D. sabina</i> .....	66
<i>G. micrura</i> .....	68
Aspectos comparativos del Encéfalo	
<i>N. brasiliensis</i> .....	76
<i>R. lentiginosus</i> .....	78
<i>U. chilensis</i> .....	80
<i>D. sabina</i> .....	82
<i>G. micrura</i> .....	84
Aspectos comparativos del Sistema olfatorio .....	92
Aspectos comparativos del Sistema óptico .....	99
Aspectos comparativos del Oído interno .....	105
<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>114</b>
Neurocráneo .....	114
Encéfalo .....	117
Órganos de los sentidos .....	121
Sistema olfatorio .....	122
Sistema óptico .....	126
Oído interno .....	128



<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>132</b>
Neurocráneo .....	<b>132</b>
Encéfalo .....	<b>132</b>
Órganos de los sentidos .....	<b>133</b>
Sistema olfatorio .....	<b>133</b>
Sistema óptico .....	<b>134</b>
Oído interno .....	<b>135</b>
<b>REFERENCIAS</b> .....	<b>136</b>



## RESUMEN

Se realizó el análisis morfológico del encéfalo y principales órganos sensoriales, como el olfato, la visión y el oído interno, de 6 especies de batoideos pertenecientes a las familias Narcinidae, Rhinobatidae, Rajidae, Urotrygonidae, Dasyatida y Gymnuridae, las cuales se distribuyen en ambos litorales de México. Se seleccionó a *Raja texana* como patrón morfológico de comparación de los Batoidea. Se describieron los principales componentes del neurocráneo de las especies seleccionadas y se identificaron dos condiciones morfológicas: neurocráneo con cartílago rostral y sin cartílago rostral; además de la presencia de dos fontanelas en las especies que cuentan con cartílago rostral. Para el encéfalo, también se reconocen dos condiciones morfológicas: simetría y asimetría. En el sistema olfatorio de todas las especies, se reconoce que en la porción superior de las rosetas es mayor el número de laminillas olfatorias que en la inferior; siendo *D. sabina* la especie que cuenta con el mayor número de laminillas. En el sistema visual se reconoce una mayor diversidad morfológica en los músculos extraoculares, siendo notable el origen de ambos músculos oblicuos en *N. brasiliensis*. Para el oído interno, se identifica al *sacculus* como el órgano otoconial de mayor tamaño en todas las especies; además de la notable aparición de material exógeno en *N. brasiliensis* y *U. chilensis*.



## LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

<b>Figura I.</b> Esquema del encéfalo de <i>Squalus acanthias</i> .....	14
<b>Figura II.</b> Esquema del órgano olfatorio del tiburón limón ( <i>Negaprion brevirostris</i> ) .....	18
<b>Figura III.</b> Esquema general del corte sagital del globo ocular .....	23
<b>Figura IV.</b> Esquema general de la ubicación de los músculos extraoculares .....	26
<b>Figura V.</b> Esquema de la morfología externa del oído interno de <i>Squalus acanthias</i> .....	28
<b>Figura 1.</b> Neurocráneo de <i>Raja texana</i> .....	43
<b>Figura 2.</b> Encéfalo de <i>Raja texana</i> .....	47
<b>Figura 3.</b> Sistema olfatorio de <i>Raja texana</i> .....	50
<b>Figura 4.</b> Sistema visual de <i>Raja texana</i> .....	54
<b>Figura 5.</b> Poros endo y perilinfático .....	57
<b>Figura 6.</b> Oído interno de <i>Raja texana</i> .....	58
<b>Figura 7.</b> Neurocráneo de <i>Narcine brasiliensis</i> .....	61
<b>Figura 8.</b> Neurocráneo de <i>Rhinobatos lentiginosus</i> .....	63
<b>Figura 9.</b> Neurocráneo de <i>Urotrygon chilensis</i> .....	65
<b>Figura 10.</b> Neurocráneo de <i>Dasyatis sabina</i> .....	67
<b>Figura 11.</b> Neurocráneo de <i>Gymnura micrura</i> .....	69
<b>Figura 12.</b> Comparación morfológica de la vista dorsal del neurocráneo de las especies de Batoidea .....	74
<b>Figura 13.</b> Comparación morfológica de la vista ventral del neurocráneo de las especies de Batoidea .....	75



<b>Figura 14.</b> Encéfalo de <i>Narcine brasiliensis</i> .....	<b>77</b>
<b>Figura 15.</b> Encéfalo de <i>Rhinobatos lentiginosus</i> .....	<b>79</b>
<b>Figura 16.</b> Encéfalo de <i>Urotrygon chilensis</i> .....	<b>80</b>
<b>Figura 17.</b> Encéfalo de <i>Dasyatis sabina</i> .....	<b>82</b>
<b>Figura 18.</b> Encéfalo de <i>Gymnura micrura</i> .....	<b>84</b>
<b>Figura 19.</b> Comparación morfológica de la vista dorsal del encéfalo de las especies de Batoidea .....	<b>90</b>
<b>Figura 20.</b> Comparación morfológica de la vista ventral del encéfalo de las especies de Batoidea .....	<b>91</b>
<b>Figura 21.</b> Comparación morfológica de la vista dorsal de la roseta olfatoria de las especies de Batoidea .....	<b>97</b>
<b>Figura 22.</b> Comparación morfológica de la vista ventral de la roseta olfatoria de las especies de Batoidea .....	<b>98</b>
<b>Figura 23.</b> Comparación morfológica de la vista dorsal del sistema óptico de las especies de Batoidea .....	<b>103</b>
<b>Figura 24.</b> Comparación morfológica de la vista ventral del sistema óptico de las especies de Batoidea .....	<b>104</b>
<b>Figura 25.</b> Oído interno de <i>Narcine brasiliensis</i> .....	<b>108</b>
<b>Figura 26.</b> Oído interno de <i>Rhinobatos lentiginosus</i> .....	<b>109</b>
<b>Figura 27.</b> Oído interno de <i>Urotrygon chilensis</i> .....	<b>110</b>
<b>Figura 28.</b> Oído interno de <i>Dasyatis sabina</i> .....	<b>111</b>
<b>Figura 29.</b> Oído interno de <i>Gymnura micrura</i> .....	<b>112</b>
<b>Figura 30.</b> Comparación morfológica de los órganos otoconiales de las especies de Batoidea .....	<b>113</b>



<b>Tabla 1.</b> Cuadro comparativo de los aspectos biológicos de las especies de Batoidea .....	<b>7</b>
<b>Tabla 2.</b> Cuadro comparativo de los caracteres del neurocráneo de las especies de Batoidea .....	<b>70</b>
<b>Tabla 3.</b> Cuadro comparativo de los componentes del encéfalo de las especies de Batoidea .....	<b>86</b>
<b>Tabla 4.</b> Cuadro comparativo de los componentes del órgano del olfato de las especies de Batoidea .....	<b>94</b>
<b>Tabla 5.</b> Cuadro comparativo de los componentes del sistema óptico de las especies de Batoidea .....	<b>101</b>
<b>Tabla 6.</b> Cuadro comparativo de los componentes del sistema estato-acústico de las especies de Batoidea .....	<b>106</b>





## INTRODUCCIÓN

Los Batoidea son el grupo más grande de la subclase Elasmobranchii, ya que cuenta con 534 especies reconocidas y agrupadas en cuatro grandes órdenes: Torpediniformes (torpedos y rayas eléctricas), Pristiformes (peces sierra), Rajiformes (peces guitarra) y Myliobatiformes (rayas y mantas) (Nelson, 2006).

Clase Chondrichthyes

Subclase Holocephali

Orden Chimaeriformes

Subclase Elasmobranchii

Subdivisión Selachii

Orden Heterodontiformes

Orden Orectolobiformes

Orden Lamniformes

Orden Carcharhiniformes

Orden Hexanchiformes

Orden Echinorhiniformes

Orden Squaliformes

Orden Squatiniformes

Orden Pristiophoriformes

Subdivisión Batoidea

Orden Torpediniformes

Familia Torpedinidae

Familia Narcinidae

Orden Pristiformes

Familia Pristidae

Orden Rajiformes

Familia Rhinidae

Familia Rhynchobatidae

Familia Rhinobatidae

Familia Rajidae



### Orden Myliobatiformes

Familia Platyrrhinidae

Familia Zanobatidae

Familia Hexatrygonidae

Familia Plesiobatidae

Familia Urolophidae

Familia Urotrygonidae

Familia Dasytidae

Familia Potamotrygonidae

Familia Gymnuridae

Familia Myliobatidae

Los batoideos poseen como características distintivas: el cuerpo aplanado dorsoventralmente, que implica el aplanamiento parcial de los órganos internos; la fusión de los cartílagos propterigios y metapterigios de las aletas pectorales a los lados de la cabeza con lo cual el cuerpo adquiere forma de disco; los ojos y los espiráculos se encuentran localizados en la parte dorsal del cuerpo; la boca, narinas y hendiduras branquiales se encuentran en la parte ventral; presentan un complejo sinarcual, que es el resultado de la fusión de las vértebras más anteriores y al cual se articulan los cartílagos supraescapulares; la región caudal se encuentra diferenciada del disco (Compagno *et al.*, 1999a; McEachran & Carvahlo, 2002; Nelson, 2006).

Las rayas pueden ocupar una gran variedad de hábitats; su amplia distribución abarca desde la plataforma continental hasta los 2000m de profundidad, generalmente se encuentran asociados al fondo, aunque algunas especies son más activas en aguas costeras, además existen algunas que hasta pueden hacer excursiones oceánicas (McEachran & Notarbartolo di Sciara, 1995; Compagno, 2008). Son principalmente marinos, aunque muchas especies denominadas “eurihalinas” pueden



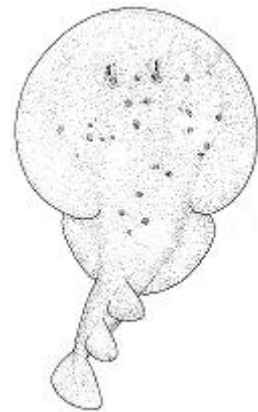
tolerar diferencias en la salinidad, teniendo la capacidad de desplazarse estacionalmente hacia las bocas de los ríos, lagunas, estuarios y bahías poco profundas para reproducirse y completar su ciclo de vida. Además están las rayas de la familia Potamotrygonidae que viven sólo en agua dulce (Compango *et al.*, 1999a; Nelson, 2006). Castro-Aguirre & Espinosa-Pérez (1996), registran 87 especies de batoideos distribuidos en ambos océanos de las costas mexicanas.

Como el resto de los condriictios, los batoideos juegan un papel importante dentro de los ecosistemas marinos ya que regulan las poblaciones de algunas especies que lo habitan, a través de la depredación, la talla máxima y la dinámica de sus presas. Por lo anterior son considerados especies de alto valor ecológico.

### *Narcine brasiliensis*

Pertenece a la familia *Narcinidae* del orden Torpediniformes.

Presenta un disco redondeado con cola robusta, dos aletas dorsales y la aleta caudal es heterocerca; la piel es laxa. Ojos extremadamente pequeños y cuenta con un par de órganos eléctricos a lo largo de todo el disco (Nelson, 2006).





*Rhinobatos lentiginosus*



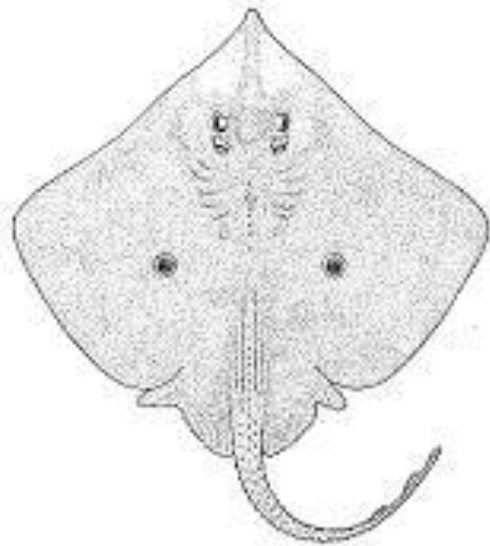
Perteneciente a la familia *Rhinobatidae* del orden Rajiformes. También se le denomina “pez guitarra”

Rostro triangular y cuerpo alargado; disco rómbico y cola robusta sin espinas. Dos aletas dorsales; aleta caudal con un lóbulo únicamente con lóbulo dorsal (McEachran & Carvahlo, 2002; Nelson, 2006)

*Raja texana*

Perteneciente a la familia *Rajidae* del orden Rajiformes.

Disco rómbico y cola delgada; a lo largo de toda la línea media-dorsal del cuerpo presenta espinas. Las aletas pélvicas son bilobuladas y aleta caudal rudimentaria (McEachran & Carvahlo, 2002)

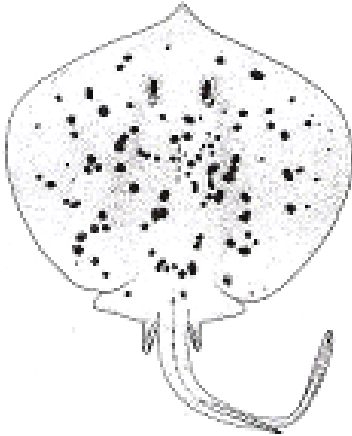




*Urotrygon chilensis*

Pertenece a la familia *Urotrygonidae* del orden Myliobatiformes (Nelson, 2006).

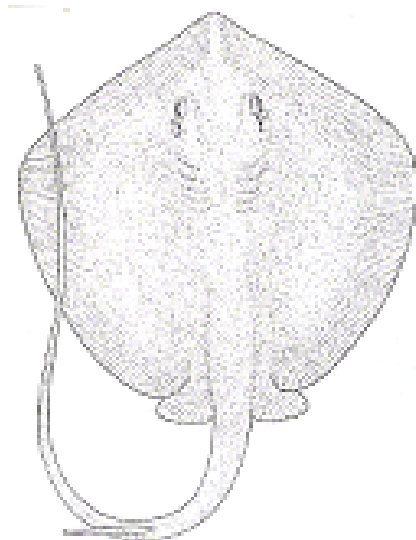
Disco ovalado y cola ligeramente delgada con espina venenosa y aserrada en ambos lados. Sin aletas dorsales; aleta caudal ovalada (Montes, 2001; Torres, 2010)



*Dasyatis sabina*

Pertenece a la familia Dasyatidae del orden Myliobatiformes (Nelson, 2006). Se le conoce comúnmente como “raya látigo”.

Disco más ancho que largo; cola extremadamente larga y delgada, en forma de látigo, con una espina aserrada. Aletas dorsal y caudal ausentes (Nishida, 1990; Compagno, 1999a)





*Gymnura micrura*

Pertenece a la familia *Gymnuridae* dentro del orden Myliobatiformes. Se le conoce comúnmente como “raya mariposa”.



Disco en forma de diamante y cola muy corta, delgada y en forma de látigo. Aleta dorsal ausente; aletas pélvicas como lóbulo y aleta caudal reducida (Nishida, 1990; Compagno, 1999b)

Tabla 1. Cuadro comparativo de los aspectos biológicos de las especies de Batoidea

CARÁCTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Distribución en México</b> (Castro-Aguirre & Espinoza-Pérez, 1996)	A lo largo de todo el litoral oriental y occidental además del Golfo de California.	En toda la costa oeste y sur del Golfo de México, así como en el litoral occidental y norte de la Península de Yucatán.	A lo largo de toda la costa del Golfo de México, Plataforma Yucateca, además de las costas de Quintana Roo.	Desde el Golfo de California hasta Chiapas, además de la costa suroccidental de Baja California Sur	A lo largo de todo el litoral del Golfo de México	A lo largo de todo el Golfo de México y Plataforma interna de Campeche
<b>Tamaño máximo</b> (Guía FAO)	Lt 54 cm	Lt 76 cm	Lt 53.7 cm y 33.3 cm de ancho	Lt 41.9 cm y 16 cm de anchura	Lt 61 cm	Lt 90 a 120 cm
<b>Estrategia reproductiva</b>	Ovovivíparo	Vivíparo con saco vitelino	Ovíparo	Ovovivíparo	Vivíparidad aplacentada; los embriones se alimentan inicialmente por el saco vitelino y posteriormente por el fluido uterino o histótrofo de la madre (Breder & Rosen, 1966)	Vivíparidad aplacentada; alimentación de los embriones por el saco vitelino y posteriormente por histótrofo o fluido uterino (Breder & Rosen, 1966)

Tabla 1 . Continuación

CARÁCTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Profundidad máxima</b>	40 m	30 m	hasta 183 m en temperaturas de 14-28°C (Smith, 1997)	< 60 m	Aguas estuarinas <1 m	30 m
<b>Hábitat</b>	Aguas costeras y someras de fondos arenosos o fangosos. A veces cerca de arrecifes de coral (Michael, 1993)	Aguas costera de fondos arenosos; algunas veces cerca de arrecifes de coral (Smith, 1997)	Fondo marino con sustrato arenoso y levemente rocoso (Smith, 1997)	Aguas costeras de fondo fangoso, arenoso o con grava. (De la Cruz <i>et al</i> , 1997)	Aguas costeras, bahías y estuarios salobres y de agua dulce, en fondos de arena y limo, y praderas marinas (Maruska & Tricas, 1998)	Aguas neríticas o cerca de la costa de fondos blandos (Cervigón <i>et al.</i> 1992)
<b>Hábitos</b>	Bentónico nocturno. Se traslada a bahías poco profundas para alimentarse (Michael, 1993)	Bentónico. Enterrados en la arena o en el fango. Utiliza el rostro para sostener a sus presas contra el fondo (Smith, 1997).	Bentopelágico; los juveniles se localizan en bahías poco profundas y los adultos en alta mar (Smith, 1997)	Demersal o de fondo; puede encontrarse en ambientes marinos o salobres (De la Cruz <i>et al.</i> 1997)	Epibentónico; se alimenta casi continuamente a lo largo de todo el día y la noche (Maruska & Tricas, 1998)	Bentopelágico; puede entrar a estuarios salobres o lagunas hipersalinas (Diouf, 1996)



Tabla 1. Continuación

CARÁCTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Alimentación</b>	Preferentemente poliquetos aunque también puede consumir anguilas juveniles, anémonas y crustáceos pequeños (Michael, 1993)	Moluscos, crustáceos y peces pequeños (Michael, 1993)	Crustáceos decápodos, camarones pequeños y en menos proporción de peces e invertebrados bentónicos (Smith, 1997)	Peces, poliquetos pulpos, calamares, crustáceos móviles y bivalvos (McEachran, 1995)	Principalmente de invertebrados bentónicos como anémonas, poliquetos, anfípodos, isópodos, bivalvos y ophiuros (Kajiura & Tricas, 1996)	Peces e invertebrados como copépodos bentónicos, cangrejos, camarones, bambas y bivalvos (Diouf, 1996)



## **Neurocráneo**

El cráneo es una estructura de protección que encierra total o parcialmente al encéfalo y soporta a los órganos sensoriales más importantes como son los órganos del olfato, visión y audición; estructuralmente, puede estar compuesto sólo de hueso, de cartílago o una combinación de ambos dependiendo del grupo taxonómico (Kardong, 2009a). Existen diferentes zonas que conforman al cráneo de los vertebrados; la parte exterior se denomina “dermatocráneo”, que es una envoltura compuesta de huesos dérmicos; la segunda zona es el neurocráneo, llamado también condrocráneo, el cual rodea y protege al encéfalo y los órganos sensoriales del organismo; la última zona se denomina esplanocráneo o cráneo visceral y se encuentra formado por los arcos viscerales (Romer & Parson 1978; Kardong, 2009a). En los elasmobranquios se observan algunas especificaciones como la ausencia del dermatocráneo, por ello el neurocráneo se ha ampliado para formar la caja craneana, lo que da como consecuencia que sea mucho más prominente que en el resto de los vertebrados, además el esplanocráneo se encuentra formado por el arco mandibular, hioideo y branquial (Romer & Parson 1978). Existen diferencias en cuanto a la rigidez del neurocráneo en los elasmobranquios, habiendo desde los compuestos sólo por cartílago muy suave hasta los que se encuentran fortalecidos con calcio (Nishida, 1990).

El neurocráneo de los elasmobranquios se ha dividido en tres regiones diferenciadas con fines de localización y estudio de las partes; por lo tanto se tiene la “región etmoidal anterior”, formada por el cartílago rostral y de dos grandes cápsulas nasales; una segunda parte es la “región media u orbital” que generalmente es una zona plana y estrecha



que contiene a los globos oculares y se encuentra delimitada por un conjunto de cápsulas, las olfatorias en la parte anterior y las óticas en la parte posterior, así como lateralmente por la cresta supraorbital; la tercera y última sección es la “región ótico-occipital posterior” que contiene a las cápsulas óticas (Nishida, 1990; Lovejoy, 1996; Kardong, 2009a).

En la parte anterior del neurocráneo de algunos batoideos se observa una expansión de la parte anterior, convertida en el cartílago rostral que se ubica entre la parte anterior de las aletas pectorales; dentro de las especies que presentan dicho cartílago, se observan diferencias en el tamaño y forma, además en los Rajiformes se observa la aparición de un apéndice ubicado siempre en la punta del rostro. Existe una gran variabilidad en el desarrollo de las principales áreas rostrales (eje del cartílago y el apéndice), desde la fusión de ambos elementos al neurocráneo, hasta la presencia, únicamente, del apéndice rostral sin el eje (Miyake *et al.*, 1992).

En Torpediniformes, el cartílago rostral se encuentra muy desarrollado; el “apéndice rostral” presenta, a todo lo largo del borde anterior del organismo, una serie de proyecciones laterales irregulares, que llegan a articularse al cartílago antorbital y dichos procesos laterales se encuentran cubiertos por una gran cantidad de tejido fibroso. En Myliobatiformes, el cartílago rostral se encuentra reducido o ausente (Nishida, 1990; Miyake *et al.*, 1992; González-Isáis & Montes, 2004).

El cartílago rostral puede presentar una o varias fontanelas, tanto en la superficie dorsal como en la ventral o lateral, según la especie; una de estas aberturas puede ser la fontanela rostral, ubicada en la parte más anterior del cartílago; dicha fontanela se presenta en ambas superficies



(dorsal y ventral) del cartílago; una segunda abertura que puede presentarse es la fontanela precerebral, la cual sólo se observa en la superficie dorsal del eje. Además de las fontanelas anteriores, en algunas especies de rayas eléctricas también se observan fontanelas laterales o en la superficie ventral del eje rostral. En la mayoría de los batoideos, sobre la pared dorsal de la región orbital del neurocráneo podemos identificar una fontanela más, la cual se denomina “supracraneal posterior”; ésta fontanela puede ser de tamaño y forma variable, dependiendo del grupo de batoideos de quien se hable (Nishida, 1990).

Una estructura importante son las cápsulas nasales, las cuales sirven de protección para los órganos del olfato. Se ubican en la parte anterior del neurocráneo, ya sea unidas entre sí o separadas por el cartílago rostral. La abertura de estas cápsulas es hacia la parte ventral del organismo aunque en Torpediniformes y la totalidad de las cápsulas se encuentran ubicadas hacia la superficie ventral del neurocráneo. Cuando no existe un cartílago rostral que las separe, ventralmente las cápsulas olfatorias están delimitadas por una banda de cartílago denominado “septo internasal” (Miyake *et al.*, 1992). Además en algunos batoideos, las cápsulas pueden presentar tres pequeños cartílagos accesorios en los bordes de la abertura (cartílago nasal interno, cartílago nasal externo y cartílago nasal posterior) (Nishida, 1990).



## **Encéfalo**

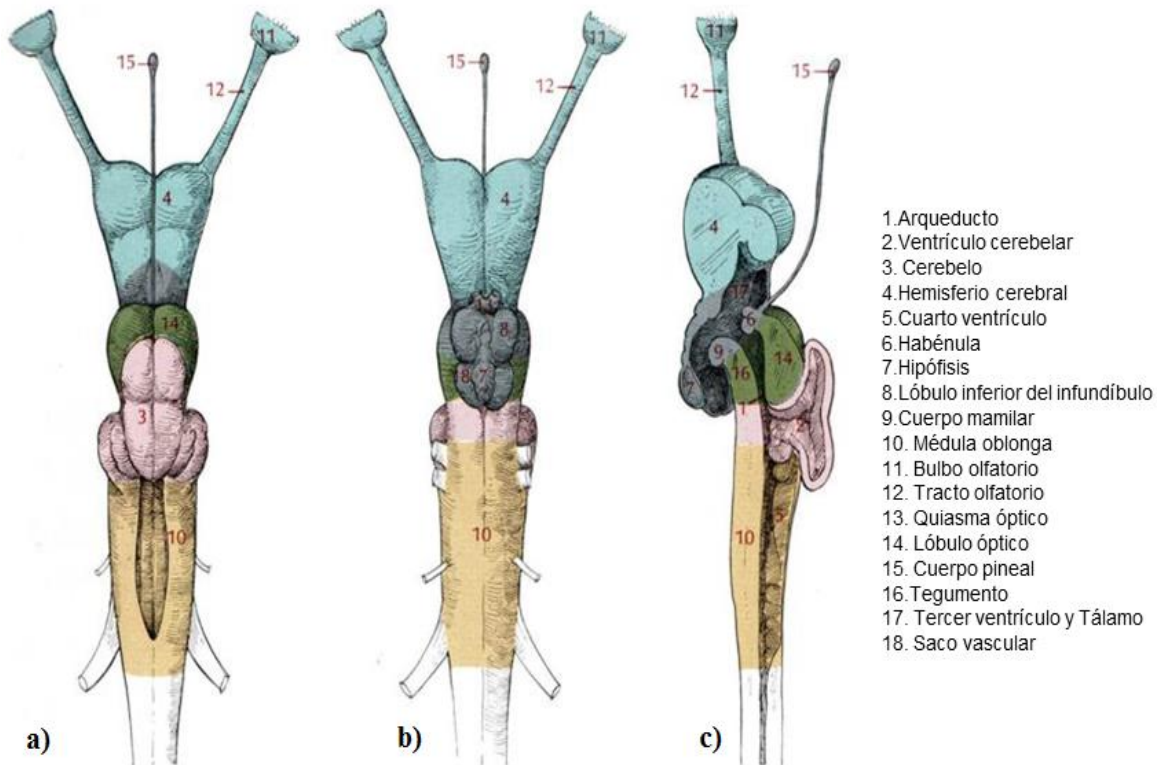
La cefalización se refiere a la agrupación anterior del encéfalo y los órganos sensoriales especializados como el olfato, la visión y el equilibrio (Kardong, 2009a). En el desarrollo embrionario, la parte anterior del tubo neural se amplía y se organiza de manera considerable para formar al encéfalo y todos sus componentes, sin embargo la complejidad de ésta estructura no se manifiesta de lo simple a lo complejo como niveles progresivos en la filogenia de los vertebrados, sino que existen similitudes neuroanatómicas a lo largo de la evolución que denotan una relación evolutiva entre tiburones, aves y mamíferos (Northcutt, 1977; Hofmann, 1999; Lisney *et al.*, 2008).

Para el estudio del encéfalo, se ha requerido dividirlo en zonas o secciones, las cuales no son basadas en funciones específicas que desempeñan sus componentes, simplemente el objetivo de ésta división ha sido la identificación y localización de los componentes cefálicos. Gilbert (1973), ha dividido al encéfalo en tres grandes secciones: prosencéfalo, mesencéfalo y rombencéfalo (Fig. I). El prosencéfalo a su vez está conformado por el telencéfalo y diencéfalo; el primero de ellos, es la parte frontal de todo el conjunto cefálico y consiste en el sistema olfatorio (bulbos, tractos y lóbulos olfatorios) y los dos hemisferios cerebrales que son bilateralmente simétricos y se encuentran conectados entre sí por una comisura medial (Yopak, 2012).

Por muchos años se había creído que el telencéfalo era el encargado únicamente de la recepción de los estímulos olfativos, sin embargo se ha demostrado que aproximadamente sólo un 10% de su parte anterior se ocupa para este fin. Esto significa que el telencéfalo también contribuye en el tratamiento y regulación de otras habilidades sensoriales puesto



que recibe terminales de la visión y probablemente señales de funciones cognitivas superiores (Bone & Moore, 2008; Yopak, 2012).



**Fig. I.** Encéfalo de *Squalus acanthias*, **a)** vista dorsal, **b)** vista ventral, **c)** vista lateral. Azul: Telencéfalo, Gris: Diencefalo, Verde: Mesencefalo, Rosa: Metencefalo, Amarillo: Mielencefalo. (Tomado de Gilbert, 1973).

El diencefalo a su vez se divide en tres partes: 1) epitálamo (cuerpo pineal o epífisis, tela coroidea y los ganglios habenulares), 2) tálamo quien recibe información visual directa de retina y secundaria del tectum, y 3) hipotálamo (saco vascular, hipófisis, lóbulos interiores del infundíbulo y quiasma óptico); aunque no son muy claras las funciones de todo el diencefalo en los elasmobranquios, estudios muestran al órgano pineal



como un fotorreceptor sensible; además el hipotálamo funciona como regulador de la alimentación, estrategias de escape, ataque y conductas sexuales, así como controlador homeostático del cuerpo tal como sucede en mamíferos; el saco vascular del extremo caudal del hipotálamo puede estar implicado en la secreción y la absorción del fluido ventricular (Gilbert 1973; Romer & Parson 1978; Hofmann, 1999).

La segunda gran zona del encéfalo es llamada “mesencéfalo”, el cual contiene los lóbulos ópticos y el tegumento. Esta zona, al igual que el telencéfalo, es una integradora de varios sistemas sensoriales, debido a que no solo recibe información del sistema óptico (Gilbert 1973). La última gran zona del encéfalo es denominada “rombencéfalo” y se ubica en la parte más distal de éste, y se encuentra dividido a su vez en dos partes: metencéfalo y mielencéfalo. El metencéfalo se está conformado por el cerebelo, compuesto por el corpus central y un par de aurículas situadas lateralmente; este componente puede presentar un cierto grado de foliación y/o asimetría, que puede ser altamente variable y denotar la ecología del organismo (Lisney *et al.*, 2008). El mielencéfalo contiene a la médula oblonga de donde se desprenden seis de los once nervios craneales (trigémino, abducente, facial, auditivo, glossofaríngeo y vago) (Gilbert 1973).

En general, los condriictios poseen el encéfalo relativamente más largo de los vertebrados, y existe además una variación interespecífica en el tamaño de sus componentes; anteriormente se sostenía que el tamaño del encéfalo era directamente proporcional al tamaño corporal del organismo, basándose en la idea de que la coordinación de masas corporales grandes requieren un mayor nivel de procesamiento cognitivo (Yopak, 2012), sin embargo las variaciones en el tamaño y desarrollo cerebral no sólo están influidas por el tamaño corporal, sino que se



encuentran altamente relacionadas con el hábitat y las presiones que este ejerce sobre los organismos, además de las estrategias de alimentación, reproducción y estilo de vida de cada uno y profundidad del hábitat (Northcutt, 1977; Lisney *et al.*, 2007; Lisney *et al.*, 2008; Yopak & Frank, 2009; Csilla, 2011; Mull *et al.*, 2011).

En base a lo anterior, especies asociadas a arrecifes pueden estar vinculadas con un aumento en la sociabilidad, la inteligencia social y la capacidad cognitiva; así pues, encéfalos de mayor tamaño se observan en especies consideradas organismos más sociales, como *Carcharhinus*, *Sphyrna*, *Dasyatis* y *Mobula*; los organismos que pertenecen a estos géneros se agregan entre sí y exhiben una conducta de apareamiento compleja (cortejo); organismos con estrategias de depredación pasiva asociados a hábitats bentónicos poseen el encéfalo relativamente más pequeño debido a que sus comportamientos podrían ser menos exigentes cognitivamente en relación a los requisitos sensoriales y motores, comparándolos con los cazadores más ágiles. Las estrategias de alimentación son importantes para el tamaño del encéfalo, sin embargo, no es el único factor que influye en la encefalización, también las estrategias de reproducción son un factor importante; especies con el encéfalo relativamente largo tiene como estrategia la viviparidad "placentaria", que implica un aumento del flujo de energía de la madre al feto debido a la matotrofia, provocando así un vínculo evolutivo entre la estrategia y el tamaño del cerebro (Yopak, 2012).





## Órganos de los sentidos

Los órganos de los sentidos se desarrollan dependiendo de las necesidades de los organismos en el medio que se desenvuelvan; sin embargo su distribución y respuesta se limita a estímulos específicos. En 2009, Kardong utiliza una clasificación basada en el tipo de receptores que poseen los órganos sensoriales: a) Quimiorreceptores, b) Mecanorreceptores, c) Fotoreceptores y d) Electroreceptores.

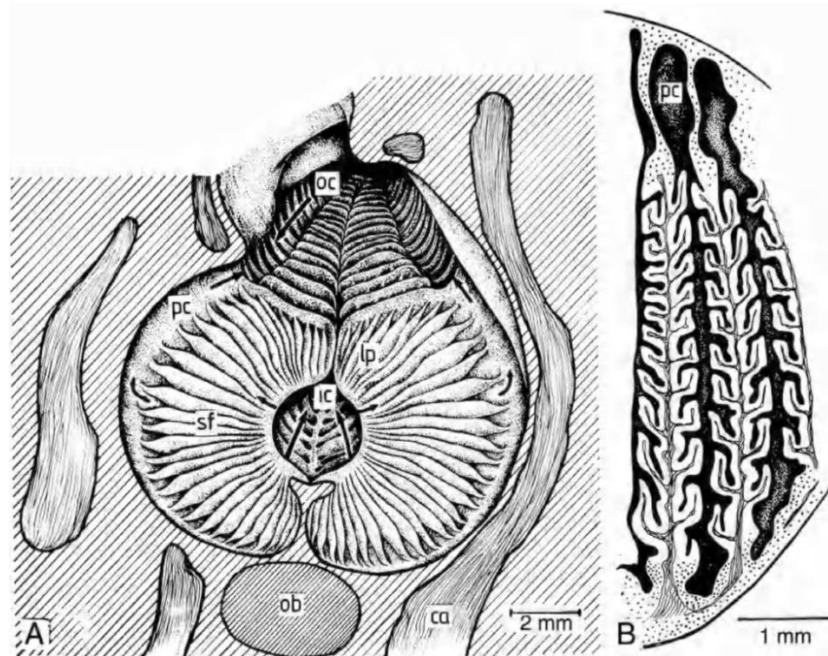
### Sistema olfatorio y gusto

El sentido del olfato de los elasmobranquios está compuesto por una serie de quimiorreceptores localizados en los conductos nasales, que responden a una amplia gama de estímulos químicos liberados por otros organismos. Los quimiorreceptores son de suma importancia para localizar fuentes de alimentación o como estrategia de reproducción al detectar feromonas liberadas por las hembras; además, es determinante en el comportamiento y tipo de respuesta del organismo hacia su medio (Bone & Moore, 2008; Kardong, 2009b). En la mayoría de las especies de elasmobranquios, el sentido del olfato resulta ser de gran importancia, sin embargo en organismos pelágicos, nocturnos y altamente depredadores adquiere mayor valor debido a que suelen pasar largo tiempo en la columna de agua y el uso de otros sentidos requiere un consumo energético muy alto y en muchos casos se dificulta la obtención de buena información. Especies asociadas a arrecifes suelen tener órganos olfatorios más pequeños debido a que dependen más de otros sentidos. (Bleckmann & Hofmann, 1999; Schluessel *et al.*, 2008).

En los elasmobranquios, los órganos olfatorios son estructuras pareadas en forma de saco elipsoidal o roseta, laterales a la cabeza y por delante de



la boca, protegidas por las cápsulas olfatorias del neurocráneo; su abertura al exterior se realiza por los orificios nasales o narinas, que por lo general se encuentran divididas por una o dos cortinas nasales, dependiendo la especie, las cuales se encargan de regular el flujo de agua al entrar. La roseta olfatoria contiene una serie de pliegues radiales llamadas lamelas o laminillas olfatorias, que se originan a partir de un septo central y se adhieren a la pared interna de la roseta. Cada laminilla olfatoria está cubierta por pliegues secundarios que aumentan la superficie del epitelio olfativo (Fig. II) (Theisen *et al.*, 1986; Zeiske *et al.*, 1986, Meredith & Kajiura, 2010; Gardiner, 2012).



**Fig. II.** Órgano olfatorio del tiburón limón (*Negaprion brevirostris*).  
(a) vista interna. (b) sección lateral de laminillas. Ca: cartilago; ic: canal interno; lp: laminilla olfatoria; ob: bulbo olfatorio; oc: canal externo; pc: canal periférico; sf: laminillas secundarias.  
Tomada de Hueter *et al.*, (2004).



La superficie olfatoria o epitelio olfatorio de los elasmobranquios se encuentra dividido en una parte sensorial y otra no sensorial. La zona sensorial se compone de epitelio columnar pseudoestratificado que contiene receptores olfativos (ORs), células neurosensoriales olfativas (“ORNs”), células de soporte con numerosos cilios, y células basales, además de células calciformes ocasionales; es similar a la de la mayoría de los vertebrados, con excepción de que las células receptoras bipolares (ORs) no son ciliadas, más bien se componen de un “botón dendrítico” (botón olfatorio) del que se extiende un penacho de microvellosidades, y por esta razón resulta ser el más primitivo de los vertebrados (Schluessel *et al.*, 2008; Gardiner, 2012). El área no sensorial generalmente se localiza en los bordes de cada laminilla, siendo una zona larga y periférica cubierta sólo por microvellosidades de corta longitud y células calciformes (Bleckmann & Hofmann, 1999; Hueter *et al.*, 2004; Schluessel *et al.*, 2008; Ferrando *et al.*, 2009). Aunque la función de la zona no sensorial es desconocida se cree que podría disminuir el acceso dar soporte a la zona laminar que se encuentra a grandes volúmenes de agua y/o disminuir el acceso de olores (Theiss *et al.*, 2009).

Existen muchos tipos morfológicos de ORNs y cada uno responden a una amplia gama de olores como aminoácidos, esteroides, sales biliares y nucleótidos; sin embargo, el epitelio sensorial es altamente sensible a los aminoácidos. Los receptores sensibles a las sales biliares son independientes y con alto grado de especificidad (Meredith *et al.*, 2012).

Un segundo componente del circuito olfatorio es el bulbo olfatorio, parte del encéfalo que recibe a los receptores olfativos a través de las extensiones de las fibras sensoriales y los axones que conforman al nervio olfativo. Aquí es donde se realiza la primera fase de la actividad sináptica



de la información olfativa que pasa a través del tracto olfatorio. En los elasmobranquios, los bulbos olfativos son estructuras grandes estrechamente ligadas al epitelio olfativo de la roseta; experimentan crecimiento continuo mientras el tamaño corporal aumenta sin embargo no es proporcional y esto sugiere que la capacidad olfativa cambia con el tiempo y tiende a ser más importante en adultos (Theiss *et al.*, 2009; Schluessel *et al.*, 2010; Gardiner, 2012). Un tercer componente del circuito, es el tracto olfatorio cuya función es conectar al bulbo olfatorio con el lóbulo olfatorio; éste último se encuentra junto a los hemisferios cerebrales de donde se desprende el *nervus terminalis*, o nervio craneal cero, que se extiende hasta el epitelio olfativo de la roseta (Gilbert, 1973; Bleckmann & Hofmann, 1999; Hueter *et al.*, 2004; Schluessel *et al.*, 2008). En algunas especies los bulbos olfatorios son particularmente grandes, reflejando la importancia del olfato en su alimentación; sin embargo, no es simplemente un centro olfativo (Bone & Moore, 2008).

Otro sentido que emplea quimiorreceptores es el gusto, siendo utilizado principalmente para el reconocimiento de los alimentos. Las células quimiosensoriales responsables a menudo se agrupan en botones gustativos compuesto por papilas gustativas. El epitelio sensorial está cubierto por células receptoras sensoriales con microvellosidades en forma de poros; dicho epitelio puede contener de 30-100 células sensoriales distribuidas dentro y alrededor de la boca y en la faringe. Se encuentran inervados por fibras de los nervios VII (facial), IX (glosofaríngeo) y X (vago) (Bleckmann & Hoffman, 1999; Bone & Moore, 2008; Helfman *et al.*, 2009; Gardiner, 2012).



### Sistema óptico

El sistema óptico en los elasmobranchios resulta ser una fuente importante en la obtención de información sobre el medio donde se desenvuelven. Los diferentes hábitats donde se distribuyen muestran una serie de diferencias ambientales como: la intensidad de la luz proveniente de la superficie, cambios de luz a lo largo del día, cambios en el espectro visual relacionado directamente con a la profundidad en la columna de agua y la proximidad a tierra firme, la dispersión y propiedades de absorción de agua y la presencia de partículas en suspensión, etc. Algunos grupos pueden mostrar una serie de adaptaciones visuales, lo que refleja las demandas que el hábitat tiene sobre estos organismos (Bleckmann & Hofmann, 1999; Litherland *et al.*, 2009).

El sistema óptico está conformado por los globos oculares, un pedicelo ocular cartilagenoso, un conjunto de seis músculos, además de la inserción de tres nervios craneales diferentes (Hueter *et al.*, 2004). Los ojos o globos oculares son órganos pareados que se oponen entre sí, lo que les permite un campo visual de casi 360°. Tiburones con un patrón de nado lateralmente sinusoidal muestran éste rango visual debido a que los ojos se encuentran situados en los bordes laterales de la cabeza; por el contrario, en la mayoría de los batoideos y algunos tiburones bentónicos el rango visual es mucho menor ya que los ojos se encuentran en la parte dorsal de la cabeza; aunque dentro de éste grupo, existen pequeñas variaciones en batoideos pelágicos (myliobatidos, mobulidos o rhinopteridos) donde los ojos se han posicionados más lateralmente, este tipo de adaptación se produce por las exigencias que tienen hábitos pelágicos a diferencia de los bentónicos. Algunos organismos pueden mostrar movimientos oculares limitados



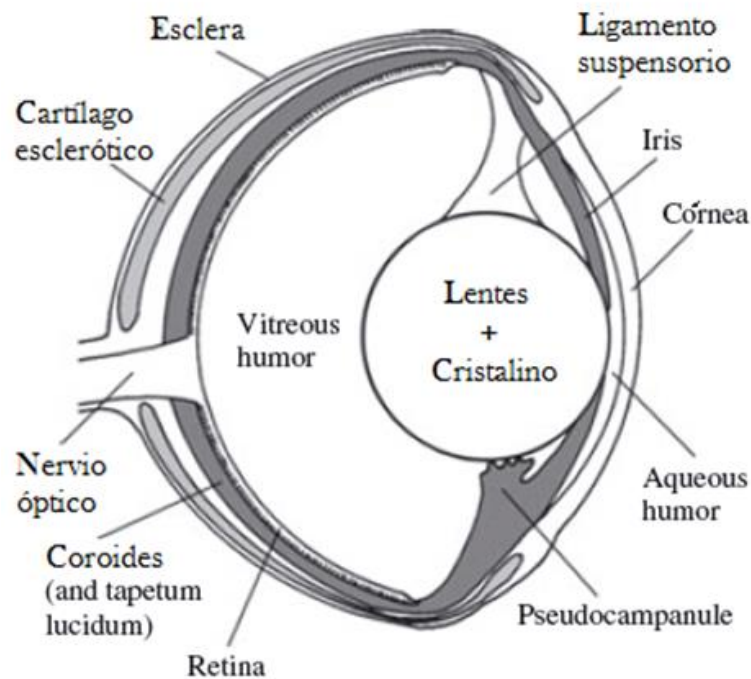
principalmente para compensar los movimientos de natación y estabilizar el campo visual (Hueter *et al.*, 2004).

Si bien la mayoría de los elasmobranquios tienen un amplio campo visual gracias a la ubicación de los ojos, el sistema visual de estos organismos también muestra zonas ciegas debido a la presencia de una pequeña superposición binocular; estas zonas se encuentran localizadas al frente de la boca y/o detrás de la cabeza y los tamaños dependen de la configuración de la cabeza y la separación de los ojos, pero suelen ser menores a la longitud de cuerpo por enfrente del rostro (Hueter *et al.*, 2004; Litherland *et al.*, 2009). Las características ópticas del ojo determinan el aumento y la luminosidad de la imagen que llega a las células fotosensibles de la retina e influyen en la resolución espacial y la sensibilidad del sistema. Al igual que los peces óseos, los elasmobranquios experimentan un incremento en el tamaño ocular durante toda su vida (Litherland *et al.*, 2009).

Internamente el globo ocular posee una serie de componentes que se encuentran organizadas en tres capas o tunicas (Fig. III). La túnica externa incluye a la esclera (tejido conectivo fibroso blanco) y la córnea (capa fibrosa y transparente que permite pasar la luz al ojo, cubre al iris y a la pupila) (Ashley & Chiasson, 1950; Gilbert, 1973; Bleckmann & Hofmann, 1999). La túnica media se encuentra pigmentada y consiste en la coroides, el cuerpo ciliar y el iris; es la única de las tres tunicas del ojo que en adultos contienen vasos sanguíneos (en la coroides) (Gilbert, 1973; Bleckmann & Hofmann, 1999; Hueter *et al.*, 2004). El iris es una membrana dinámica y pigmentada, en forma de cono truncado, con una abertura en la parte media (pupila); esta membrana incrementa el



tamaño de la pupila a menor cantidad de luz y la reduce en presencia de luz brillante, regulando la cantidad de luz que llega a la retina (Ashley & Chiasson, 1950; Gilbert, 1973; Bleckmann & Hofmann, 1999).



**Fig. III.** Corte sagital del globo ocular. (Modificado de Lisney *et al.*, 2012).

En los elasmobranquios existen diferentes formas de pupilas: las circulares que se observan en tiburones de agua profunda con baja movilidad en sus pupilas por las condiciones de luz constante; también existen las pupilas en forma de ranura vertical, horizontal y oblicua, que pueden cerrarse hasta su mínimo en condiciones de mucha luz; y además están las pupilas en forma de media luna. En las rayas, se observa una combinación de la pupila de media luna creciente con múltiples aberturas pupilares en diferentes condiciones fotópicas que proporciona beneficios ópticos, incluyendo una mayor resolución visual,



el contraste y la capacidad de enfoque (Bleckmann & Hofmann, 1999; Hueter *et al.*, 2004). Las pupilas móviles son típicas de predadores activos con periodos tanto en zonas con poca luz (escotópico) o con mucha luz (fotópico).

La túnica interna está conformada por la retina, que contiene células sensoriales las cuales transmiten los impulsos hacia el humor vitreo y éste a su vez al cerebro por medio del nervio óptico (Ashley & Chiasson, 1950). En la mayoría de los elasmobranquios usualmente la retina posee fotorreceptores de dos tipos (bastones y conos), a excepción de los batoideos quienes sólo poseen un tipo de fotorreceptores extremadamente adaptativos que en presencia de poca luz actúan como bastones, mientras que con luz brillante su respuesta se asemeja al sistema de conos de otros vertebrados (Bleckmann & Hofmann, 1999; Lisney *et al.*, 2012). Los conos de los vertebrados son los encargados de la visión fotópica y la información del color, además de ser responsables de la agudeza visual. Es evidente que los sistemas visuales de los elasmobranquios son muy complejos y en muchas especies son capaces de funcionar bajo una gama de intensidades de luz fotópica y escotópica (Hueter *et al.*, 2004; Lisney *et al.*, 2012).

Otro componente interno de los globos oculares son los lentes, estructuras esféricas y transparentes que poseen fibras de músculo liso (*protractor lentis*) encargado de producir movimientos de acomodación por contracciones hacia la córnea (Gilbert, 1973; Bleckmann & Hofmann, 1999; Lisney *et al.*, 2012). Los lentes de elasmobranquios son grandes, relativamente libres de aberración óptica y de forma elipsoidal, aunque en *Squalus acanthias* y *Raja eglanteria* los lentes son casi esféricos. En





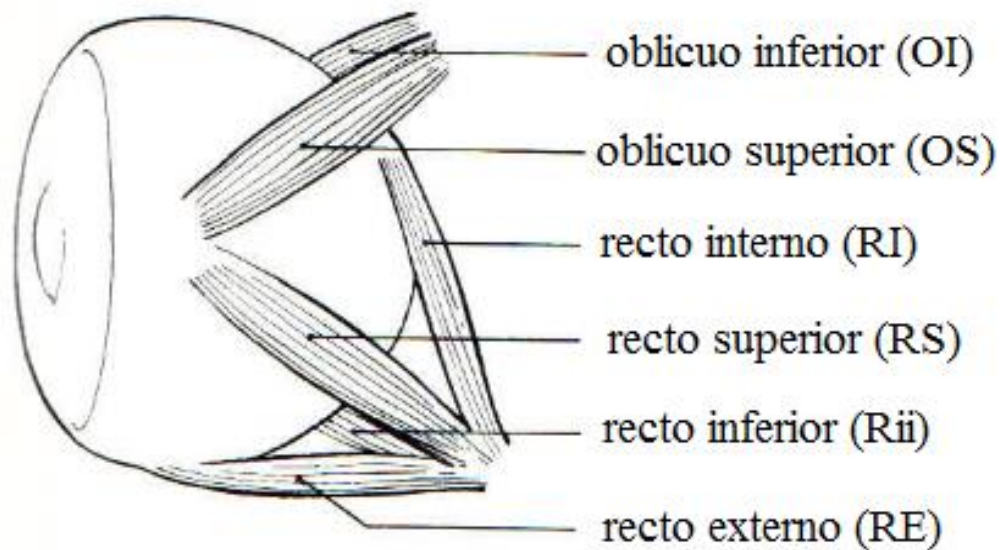
muchas especies de elasmobranquios los lentes contienen un pigmento amarillento cuya función es ser un filtro contra de luz UV y ayudar a minimizar el desenfoque de múltiples longitudes de onda (aberración cromática), además de aumentar la sensibilidad al contraste y reducir la dispersión de la luz y el brillo en condiciones de luz solar. La transmisión espectral de la lente suele cambiar a través de la ontogenia de los organismos (Hueter *et al.*, 2004; Litherland *et al.*, 2009; Lisney *et al.*, 2012). Otro componente es el tapete lúcido, capa especializada de la coroides, en forma de placas con guanina que refleja hacia la retina los fotones que no han sido absorbidos por los fotorreceptores y esto aumenta la sensibilidad a la luz tenue (Gilbert, 1973; Bleckmann & Hofmann, 1999; Hueter *et al.*, 2004).

Aparte del globo ocular, también existen otras partes del sistema óptico como los párpados no móviles y la membrana nictitante considerada como un tercer párpado. Esta última se extiende desde la esquina inferior nasal del ojo hasta la esquina de la porción expuesta de éste; su función es proteger al ojo de la posible abrasión que puede sufrir al alimentarse o al estar en contacto con otros objetos. Sin embargo algunos tiburones como *Carcharodon carcharias* o *Rhincodon typus* no cuentan con dicha membrana, por lo que usan músculos extraoculares para rotar el ojo dentro de su órbita y así protegerlo durante la alimentación y otras actividades. La membrana nictitante no responde a los cambios de luz aunque puede estar condicionado a ello (Hueter *et al.*, 2004).

Los músculos extraoculares permiten la movilidad del ojo. El sistema óptico se compone de cuatro músculos rectos originados en la parte posterior de la órbita ocular, cerca del origen del pedicelo ocular; la



inserción en el globo ocular se realiza en ambas superficies. Los músculos son nombrados acorde su posición: recto interno, recto superior, recto inferior y recto externo, los dos primeros en vista dorsal y los siguientes en la parte ventral. También se encuentran dos músculos oblicuos (superior e inferior) originados en el borde anterior de la órbita e insertados en la parte superior del globo ocular (Fig. IV). Cada paquete muscular es inervado por un nervio siendo el N. oculomotor (III) el que posee más ramas, llegando a los músculos recto interno, superior, inferior y el oblicuo inferior; el N. troclear (IV) es exclusivo del músculo oblicuo superior, así como el N. abducente (VI) lo es para el músculo recto externo (Gilbert, 1973).



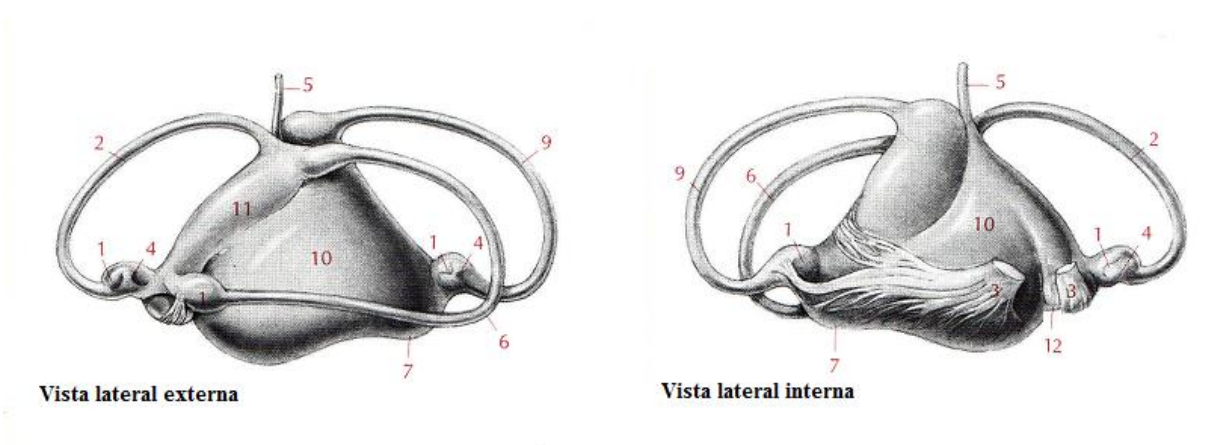
**Fig. IV.** Ubicación de los músculos extraoculares.  
(Modificado de Gilbert, 1973).



### Sistema estado-acústico

El oído interno es catalogado dentro de los sistemas mecanosensoriales y juegan un papel importante encargándose de mantener el equilibrio y la orientación horizontal del organismo, además las células que lo componen son capaces de detectar los movimientos en el fluido (Bleckmann & Hofmann, 1999; Helfman *et al.*, 2009). Al igual que el resto de los vertebrados, en los elasmobranquios el oído proporciona información sobre el tipo de movimientos resultantes de las fuerzas gravitacionales, aceleraciones lineales y angulares de la cabeza y de los estímulos acústicos (Mulligan & Gauldine, 1989; Myrberg, 2001).

El oído de los elasmobranquios se encuentra protegido por las cápsulas óticas del neurocráneo, ubicadas lateralmente a la caja craneana en la parte posterior del ella. El oído interno está formado por tres canales semicirculares agrupados en dos laberintos membranosos, tres órganos otoconales en forma de sacos y cuatro máculas sensoriales (Fig. V). La cóclea está ausente (Bleckmann & Hofmann, 1999; Hueter *et al.*, 2004; Helfman *et al.*, 2009; Evangelista *et al.*, 2010). A diferencia de los peces óseos, los elasmobranquios no poseen órganos accesorios para la audición (Myrberg, 2001).



**Fig. V.** Morfología externa del oído interno de *Squalus acanthias*. 1) ámpulas, 2) canal anterior, 3) nervio auditivo, 4) máculas, 5) canal endolinfático, 6) canal horizontal, 7) lagena, 9) canal posterior, 10) sacculus, 11) pilar, 12) utrículus.  
Modificado de Gilbert (1973).

Los tres canales semicirculares forman un ángulo recto entre ellos, debido a que dos se encuentran orientados verticalmente y el restante, en posición horizontal. Los laberintos membranosos se forman debido a que el canal vertical anterior y el horizontal convergen en un canal común denominado “pilar” y el tercer canal, el vertical posterior circular, se encuentra de manera independiente de los dos anteriores; estos canales se encuentran llenos de líquido endolinfático y se comunican al conjunto de los órganos otoconales (Bleckmann & Hofmann, 1999; Evangelista *et al.*, 2010). Cada uno de los canales posee una ámpula en su parte terminal; dicha ámpula contienen células sensoriales ciliadas y de soporte agrupadas en la estructura denominada “cresta”, la cual no está asociada a ninguna masa otoconial (Maisey, 2001)

Los órganos otoconales son tres sacos membranosos (“*utrículus*” ubicado en la parte anterior, “*sacculus*” en el centro, y “*lagena*” en la parte



posterior) protegidos por un epitelio sensorial denominado mácula; estos sacos albergan la masa otoconial compuesta por carbonato de calcio en diferentes formas de cristalización (morfos) como calcita, aragonita, varita o carbonato de calcio monohidratado, unidos por una matriz gelatinosa, denominados otoconias; estas estructuras son homólogas a los otolitos de los peces óseos, y al igual que en ellos, son los responsables de la estimulación mecánica de las células ciliadas de sus respectiva mácula (Mulligan & Gauldine, 1989; Mills *et al.*, 2011). Cada morfo muestra una variación adicional en el aspecto del cristal, denominado “hábito”, determinado por la presencia de ciertos iones durante la cristalización, o por diferencias en la tasa de crecimiento del cristal. Por ejemplo, la calcita muestra dos tipos de morfos, el tipo cuboidal y el hexagonal; la aragonita presenta tres, en forma de huso, esféricos y de cristales pareados; la varita presenta tres formas: botroidal o globular, en forma de tabla y en forma de estrella; y el carbonato de calcio monohidratado muestra la forma trigonal (Mulligan & Gauldine, 1989).

En ciertos casos, dentro de los órganos octoconiales además de las otoconias endógenas se puede encontrar material exógeno (partículas de arena), que se introducen por medio de vacuolas por el poro endolinfático. Este fenómeno se debe a una adaptación de los organismos para adquirir una mayor densidad de masa otoconial y por lo tanto una mayor sensibilidad auditiva; sin embargo no es la única forma de incrementar la densidad ya que la masa endógena aumenta conforme el tamaño corporal del organismos es mayor (Lychakov *et al.*, 2000; Mills *et al.*, 2011). Las células de la mácula inducen la actividad neural gracias a las vibraciones transmitidas al nervio auditivo (VIII) (Hueter *et al.*, 2004; Helfman *et al.*, 2009; Evangelista *et al.*, 2010).



Los elasmobranquios poseen una cuarta mácula llamada “mácula neglecta” o “crista acústica neglecta”, localizada en la parte dorsal de la membrana sacular que se continúa hasta el ducto endolinfático, que corre a través de la fosa parietal y abre al exterior en un poro endolinfático, que sólo es visible en la superficie dorsal del neurocráneo. Esta mácula carece de otoconia, sin embargo sí posee células ciliadas encargadas de detectar las vibraciones que provocan el sonido (Maisey, 2001). En los tiburones, la mácula neglecta, consta de dos parches de células sensoriales que se orientan cada uno en dirección opuesta al otro. Sin embargo en las rayas sólo existe un parche de células que se orientan en diferentes direcciones, además, el número de células va aumentando conforme el organismo crece y existe una diferencia numérica entre sexos, siendo en las hembras donde se encuentra un mayor número de células que provoca un incremento en la sensibilidad vibratoria de las neuronas inervadas en la mácula neglecta (Hueter *et al.*, 2004). En la mayoría de los tiburones con alimentación de tipo raptorial, la mácula neglecta es alargada y bien desarrollada, sin embargo en las rayas y tiburones sedentarios que se alimentan de invertebrados, la mácula es pequeña. (Bleckmann & Hofmann, 1999; Helfman *et al.*, 2009; Kardong, 2009b; Evangelista *et al.*, 2010).



## ANTECEDENTES

Aunque en la mayor parte de los estudios sobre el neurocráneo de los condriictios se toma como base alguna especie de los Selachii (tiburones), también existen estudios en los que se describe la morfología del neurocráneo en batoideos. Tal es el caso del trabajo de Nishida (1990), quien toma a esta estructura como carácter importante en la filogenia de los Myliobatidoidei. McEachran *et al.* (1996) describieron el esqueleto de algunas especies representativas de todos los órdenes de batoideos y en base a sus caracteres morfológicos propusieron hipótesis filogenéticas. Miyake *et al.* (1992) describen el desarrollo embrionario de los cartílagos rostrales en todos los órdenes. A su vez Lovejoy (1996) en su estudio utiliza caracteres del neurocráneo de especies de *Potamotrygon* para realizar filogenia. González-Isáis & Montes (2004) y Montes & González-Isáis (2007) se enfocan en la descripción de ciertas regiones del esqueleto de los Myliobatoidei, en especial del neurocráneo, puntualizando las relaciones filogenéticas en ese grupo y con el resto de los Batoidea. Además se encuentra la revisión de los métodos taxonómicos de rayas (Rajiformes, Rajidae), realizado por Leible (1988); en donde se describe el neurocráneo de tres especies del género *Raja*, dos especies del género *Bathyraja*, dos especies del género *Sympterygia* y una del género *Psammobatis*.

Para el encéfalo se han propuesto divisiones que funcionan como un sistema de identificación de áreas homólogas en los vertebrados y facilitan el estudio de las partes. Tal es el caso de Gilbert (1973) que realiza una división que no representa entidades funcionales, simplemente es un sistema de identificación de áreas homólogas en



vertebrados: prosencéfalo, mesencéfalo y rombencéfalo; a su vez Northcutt (1977) divide al encéfalo en bulbos olfatorios, telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, cerebelo y médula; Hofmann (1999) organizó al encéfalo en siete áreas (medula espinal y nervios espinales, tronco cerebral, cerebelo, tectum mesencefálico, diencéfalo, hipotálamo y región pre-óptica, telencéfalo); y Yopak (2012) identifica 5 grandes áreas: telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, cerebelo y médula oblonga, y las describe. Además de las divisiones están los estudios sobre los tamaños proporcionales de cada zona y específicamente del cerebelo y su foliación; destaca Myagkov (1986), quien describe la morfología en 20 especies de rayas, destacando *Dasyatis sabina*. Lisney *et al.* (2007) realizaron un análisis volumétrico de zonas sensoriales en *Dasyatis kuhlii*. Lisney *et al.* (2008) describen la foliación del cerebelo de 24 especies de batoideos. Kobelkowsky & Estala-Ramírez (2009), realizan una descripción de la morfología de neurocráneo y encéfalo de *Gymnura micrura*; Puzdrowski & Leonard (1992) y Puzdrowski & Gruber (2009) describen la morfología del cerebelo de *D. sabina* e identifican 3 partes del cerebelo (C. anterior rostral, C. anterior caudal y C. posterior). Csilla (2011), describe la organización cerebral en rayas de la familia Mobulidae; y el estudio de Mull *et al.* (2011) relaciona el largo del cerebro con los modos reproductivos en condriictios. Finalmente Walker & Sherman (2001) describen la morfología asimétrica del encéfalo de la raya amarilla, *Urobotis jamaicensis* identificando las tres partes de este.

Para los órganos de los sentidos en los elasmobranquios, los estudios que se han realizado se han enfocado, en su mayoría, en la descripción de las áreas electrosensoriales, su fisiología y su mecanismo de acción, así como la utilización de dicho recurso, como por ejemplo para la alimentación.





Para el sistema olfatorio, se tiene el estudio de Theisen *et al.* (1986) que se enfoca en la descripción de los órganos olfatorios en dos especies de tiburones. El estudio de Zeiske *et al.* (1986), se describe el órgano del olfato del tiburón limón. Csilla & Correia (2008) realizan un estudio experimental con *Manta birostris* para determinar, entre el olfato o la vista, cuál era el sentido mayormente utilizado para su alimentación. Autores como Schluessel *et al.* (2008) describen las relaciones entre el tamaño del bulbo olfatorio y/o la masa de la roseta olfatoria con respecto del hábitat del organismo y su alimentación en 21 especies de tiburones y rayas. Ferrando *et al.* (2009) realizaron el estudio de la distribución en la mucosa olfatoria y el bulbo olfatorio de los receptores para la subunidad alfa de la proteína-G en el tiburón pintarroja. Theiss *et al.* (2009) realizan un estudio comparativo de la extensión del epitelio olfatorio y el número de lamelas en 4 especies del género *Orectolobus*. Meredith & Kajiura (2010) describen la morfología y el mecanismo electrofisiológico olfativo en dos especies de elasmobranquios. Schluessel *et al.*, en el mismo año, estudian los cambios de tamaño y número de laminillas olfativas, masa de las rosetas y los bulbos olfativos en diferentes estadios de crecimiento en 3 especies de tiburones y 4 especies de rayas. Meredith *et al.* (2012) realizan un experimento para determinar la independencia de los receptores olfativos de las sales biliares en un tiburón martillo y una raya de espina. Además Meredith *et al.* (2013) examinan la morfología y organización de las proyecciones de los ORNs del epitelio sensorial de las rosetas olfatorias en tres especies de Myliobatiformes.

Con relación al sistema óptico existe un gran número de estudios sobre varios aspectos, desde el tamaño de los ojos, los campos visuales, diseño de los ojos y el sistema óptico, la topografía de retina y poder de



resolución espacial, pigmentos visuales, sensibilidad espectral y el potencial de la visión del color. Litherland & Collin (2007) estudiaron el tamaño de los ojos en relación con el tamaño corporal de 46 especies de elasmobranquios (32 tiburones y 14 rayas) donde se demuestra que los tiburones tienen los ojos relativamente más grandes que los batoideos, así como la influencia del hábitat donde se encuentra cada organismo y sus hábitos de alimentación. Litherland & Collin (2008) centraron su estudio en los fotorreceptores de la retina de cuatro especies de elasmobranquios: 3 tiburones y 1 batoideo, los cuales representan diferentes estilos de vida (bentónico, media agua, diurna y nocturna), obteniendo el poder de resolución espacial (SRP) con el espaciamiento entre bastones, conos y células ganglionares, además de indicar las partes del campo visual en cada especie como especializaciones específicas en la retina correlacionadas con el comportamiento y la ecología de cada especie. Litherland *et al.* (2009) y Van-Eyk *et al.* (2011) realizaron un par de experimentos con *Glaucostegus typus*, en donde se le presentaron estímulos de color de azul en un tono específico y varios tonos distractores de diferente brillo, con el objetivo de que el organismo reconociera el estímulo “recompensa” a través de discriminarlo de la serie de estímulos distractores. Lisney *et al.* (2012) realizaron una revisión de los trabajos que se han desarrollado sobre la visión en los elasmobranquios en los últimos años.

En cuestión del sistema estato-acústico Lychakov *et al.* (2000) analizaron el aparato otolítico, membrana otolítica y otoconias en tres especies de elasmobranquios: *Raja clavata*, *Dasyatis pastinaca* y *Squalus acanthias*. Maisey (2001) analiza el esqueleto laberíntico en dos especies de tiburones actuales, *Notorynchus cepedianus* y *Squalus acanthias*.



Myrberg (2001) hace una revisión de la morfología general, anatomía funcional, fisiología del sistema auditivo en los elasmobranquios. Evangelista *et al.* (2010) utilizando morfometría, realizaron una comparación de las dimensiones de la membrana de los órganos otoconiales y las características de los canales semicirculares en el oído interno de 17 especies de elasmobranquios. Mills *et al.* (2011) realizan el estudio del material exógeno dentro del oído de *Heterodontus portusjacksoni* y lo compararon con el material de otras cuatro especies de tiburones.

En 2013, Gardiner realiza un estudio experimental en 4 especies de tiburones cuyo objetivo fue investigar el uso y la integración del olfato, la mecano y electrorrecepción del sistema de la línea lateral y la visión en la búsqueda y captura de las presas para alimentación, dando como resultado que en la mayoría de los casos, múltiples sentidos pueden ser utilizados para la misma tarea de comportamiento. Por lo tanto, los tiburones son capaces de capturar con éxito su presa, incluso cuando las señales sensoriales óptimas no están disponibles, gracias al uso de modalidades sensoriales alternativas, lo que indica que el comportamiento de alimentación es plástico.



## **JUSTIFICACIÓN**

El encéfalo es la estructura de mayor importancia del sistema nervioso de los vertebrados en general y de los peces en particular, ya que en él se procesa la información sensorial, se coordina el movimiento, y se controlan el comportamiento y las funciones corporales homeostáticas.

Los sistemas sensoriales constituyen la principal fuente de información que tienen los organismos sobre su entorno, para la alimentación, reproducción o simplemente para evitar la depredación, ya que en el medio marino, una presa podría emitir un olor, crear una perturbación hidrodinámica, producir un sonido, y/o producir un campo eléctrico débil; las hembras pueden liberar feromonas para la reproducción.

Debido a que los batoideos constituyen un componente ecológico importante de la ictiofauna bentónica de numerosos cuerpos estuarino-lagunares y del litoral de México, y debido a la escasa información que se tiene sobre ellos, se considera necesario generar información más amplia sobre la estructura de su sistema nervioso cefálico y sensorial, que posteriormente permita interpretar aspectos de su biología y su ecomorfología.



## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general:**

Describir la anatomía del neurocráneo, encéfalo y de los principales órganos sensoriales de especies representativas de las familias de batoideos que se distribuyen en ambas costas de la República Mexicana.

### **Objetivos específicos:**

1. Describir la morfología general de los diferentes tipos de neurocráneos en los batoideos.
2. Describir la morfología general del encéfalo de los batoideos e identificar sus diferentes componentes.
3. Reconocer el patrón morfológico de los componentes de los sistemas sensoriales como el olfato, sistema óptico y equilibrio-audición de los batoideos.



## MATERIALES Y MÉTODOS

El análisis morfológico del neurocráneo, encéfalo y órganos sensoriales de las especies representativas de seis familias de Batoidea de la República Mexicana, se realizó en ejemplares de la Colección de Peces de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa; en el Aula de Microscopía del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias, UNAM y en la Colección Ictiológica del Centro de Investigaciones del Noroeste, S.C., unidad La Paz, BCS.

Los ejemplares se colectaron mediante una red de arrastre de prueba camaronera, en lagunas costeras y en el litoral de ambos océanos de México. Posterior a su captura, los ejemplares fueron fijados en formaldehído al 10% y posteriormente conservados en alcohol etílico al 70%.

Se seleccionó una especie representativa de cada una de las familias de batoideos: *Narcine brasiliensis* (Narcinidae), *Rhinobatos lentiginosus* (Rhinobatidae), *Raja texana* (Rajidae), *Urotrygon chilensis* (Urotrygonidae), *Dasyatis sabina* (Dasyatidae) y *Gymnura micrura* (Gymnuridae).

El análisis anatómico se realizó en un total de 47 organismos, con un número variable de ejemplares por familia. De *N. brasiliensis* y de *R. lentiginosus* se analizaron 4 organismos de cada una, 7 organismos de *R. texana*, 17 organismos de *U. chilensis*, 10 organismos de *D. sabina* y 5 organismos de *G. micrura*.

Se retiró la piel, así como la musculatura cefálica y branquial por medio de descarnación manual, para dejar descubierto el neurocráneo. Se



realiza la descripción general de la estructura de protección y los tamaños relativos de algunos de sus componentes.

Retirando manualmente pequeñas porciones de cartílago del neurocráneo se expuso al encéfalo, además de los componentes del sistema olfatorio y oído interno. Se realizó la descripción de la organización general del encéfalo, así como de la forma y tamaño de sus componentes sensoriales. Con un calibrador se tomaron medidas y se obtuvieron proporciones de algunos componentes cefálicos y sensoriales como las rosetas olfatorias, bulbos olfatorios hemisferios cerebrales y cerebelo.

La técnica de ilustración de los componentes morfológicos consistió en las siguientes etapas:

1. Se elaboraron los rasgos más notables de los componentes anatómicos de mediano tamaño, mediante el uso de un “tubo de dibujo” o “*camera lucida*” acoplado a un microscopio estereoscópico Wild M3Z.
2. Se tomaron fotografías de los componentes anatómicos de pequeño tamaño, con una cámara digital acoplada a un microscopio estereoscópico Olympus, las cuales se transfirieron a una computadora y se imprimieron en papel Bond.
3. Se transfirieron los rasgos anatómicos más notables obtenidos por fotografía digital o por el uso del tubo de dibujo, al papel vegetal o albanene.
4. Mediante observación directa o por el microscopio estereoscópico, se afinaron los rasgos anatómicos, mediante lápiz de dibujo 3H sobre el papel vegetal, hasta alcanzar los principales detalles en la ilustración.
5. Se transfirieron los dibujos mediante un scanner a una computadora personal.



6. Se guardaron electrónicamente las ilustraciones en archivos TIFF.
7. Mediante Adobe Photoshop C3, se anotaron los nombres de las partes anatómicas, se trazaron las líneas correspondientes y se representaron las escalas con sus símbolos.

En la primera etapa de la presentación de los resultados, se realizó la descripción morfológica del neurocráneo, encéfalo y órganos sensoriales de *R. texana*, y en la segunda etapa se hizo la comparación de las restantes cinco especies con relación a esta especie.

La terminología del neurocráneo siguió el criterio de Nishida (1990); la del encéfalo y sistema olfatorio la de Gilbert (1973); la de los músculos extraoculares se siguió el criterio de Liem & Summers (1999); y la terminología y clasificación del oído interno se utilizó el criterio de Evangelista *et al.* (2010).

Las descripciones anatómicas se realizaron en las siguientes etapas:

1. Se seleccionó a *R. texana* como patrón morfológico de comparación de los Batoidea debido a que muestra características intermedias.
2. Se describieron los componentes morfológicos en las restantes cinco especies, y se compararon con *R. texana*.
3. Se registraron en tablas los datos morfológicos más notables de cada especie, que fundamentaron el análisis comparativo.
4. Se elaboraron cuadros comparativos entre las seis especies de rayas.

Además, en el Centro de Investigaciones del Noroeste, S.C., se realizaron algunas imágenes de prueba en el microscopio electrónico de barrido de las rosetas y laminillas olfatorias y la sagita de algunas especies. Dichas imágenes se pretenden utilizar en estudios posteriores.





## **RESULTADOS**

El análisis anatómico comparado del neurocráneo, el encéfalo y los principales órganos sensoriales de las especies representativas de las seis familias seleccionadas de Batoidea de la República Mexicana, permite determinar como especie representativa de este grupo taxonómico a *R. texana*.

### **Neurocráneo, encéfalo y órganos sensoriales de *Raja texana*.**

#### **Neurocráneo**

El neurocráneo de *Raja texana* es relativamente deprimido, con rostro largo, las cápsulas olfatorias, las cápsulas óticas, dos fontanelas y un conjunto de forámenes (Fig. 1).

El rostro tiene aproximadamente la mitad de la longitud total del neurocráneo, y está conformado por un eje angosto, que termina en el apéndice rostral; su base es amplia y se continúa con las cápsulas olfatorias y la caja craneana, donde se localiza el foramen del canal preorbital anterior. El apéndice rostral es corto, circular y deprimido.

Las cápsulas olfatorias están en el mismo plano que la caja craneana y tienen una orientación diagonal. Cada cápsula olfatoria tiene ventralmente una amplia abertura ovoidea, con la que corresponde la narina. En el extremo lateral de cada cápsula lleva el cóndilo antorbital, que recibe al correspondiente cartílago antorbital. Cerca del extremo interno de la abertura se localiza un foramen.

Las cápsulas óticas son relativamente pequeñas, con la superficie dorsal ligeramente convexa y la ventral plana. Dorsalmente entre ambas



cápsulas óticas se localizan dos orificios endolinfáticos y dos perilinfáticos.

Las órbitas oculares están definidas en parte por la ligera convexidad de las paredes y las crestas supraorbitales. Los procesos postorbitales están representados por una pequeña prominencia.

En el techo de la caja craneana se forman las fontanelas anterior y posterior, de forma triangular y separadas por la barra epifisial. La fontanela anterior es ligeramente más ancha que la posterior, mientras que ésta termina posteriormente en punta (Fig. 1a).

Entre las dos fontanelas y los bordes del techo de la caja craneal se marca discretamente el trayecto de los canales de la línea lateral.

En cada ángulo posterolateral del neurocráneo sobresale el arco yugal.

En la pared posterior del neurocráneo se encuentra el foramen magnum, flanqueado por los dos cóndilos occipitales, los cuales tienen un aspecto cuadrado (Fig. 1b). A los lados de los cóndilos occipitales se encuentran los forámenes de los nervios vagos (X) y glossofaríngeos (IX).

En las paredes del neurocráneo se localizan los forámenes para los nervios óptico (II), oculomotor (III), troclear (IV), trigémino (V), abducente (VI) y facial (VII)(Fig. 1c).

En el área posterior de la superficie ventral del neurocráneo se localiza el foramen carotideo.

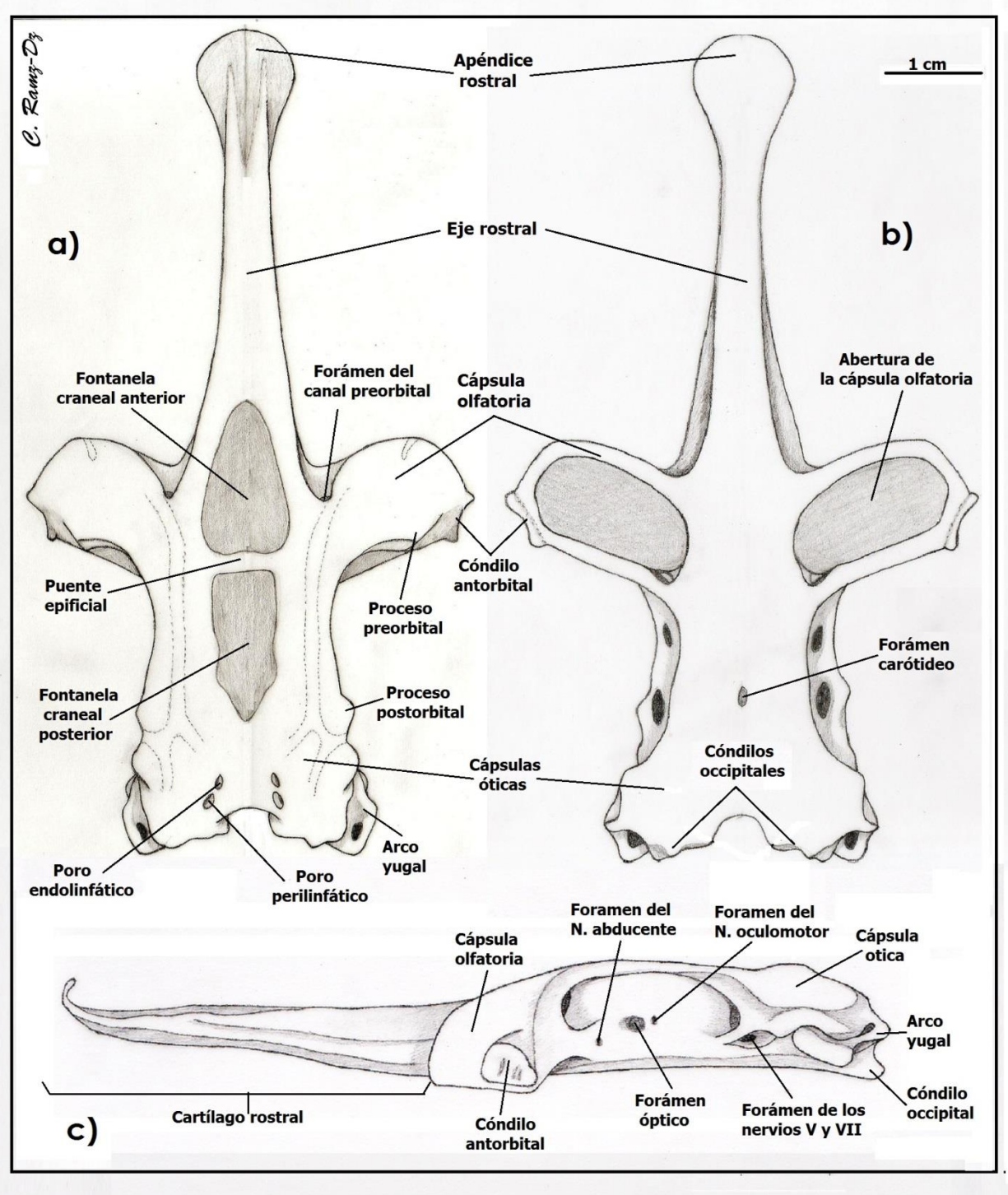


Fig. 1. Neurocráneo de *Raja texana*, a) vista dorsal, b) vista ventral, c) vista lateral.



## **Encéfalo**

El encéfalo de *R. texana* es alargado y esbelto, y está formado por el prosencéfalo, el mesencéfalo y el rombencéfalo (Fig. 2).

El prosencéfalo está constituido por el telencéfalo y el diencéfalo. El telencéfalo está formado a su vez por el diencéfalo (bulbos olfatorios, tractos olfatorios y lóbulos olfatorios) y los hemisferios cerebrales.

Los bulbos olfatorios son relativamente alargados y angostos; los tractos olfatorios son relativamente largos; los lóbulos olfatorios no se diferencian de los hemisferios cerebrales.

Los hemisferios cerebrales no muestran separación entre sí, y tienen su borde anterior convexo, la superficie dorsal ligeramente convexa y la superficie ventral plana.

El diencéfalo muestra en su superficie dorsal el área de la tela coroidea en forma de triángulo invertido, mientras que en la superficie ventral presenta la entrada de los nervios ópticos.

El mesencéfalo muestra dorsalmente los lóbulos ópticos, relativamente grandes y de aspecto fusiforme, sin un límite anterior marcado. Ventralmente se reconocen los lóbulos inferiores, los sacos vasculares y la hipófisis (Fig. 2b).

El rombencéfalo está formado por el metencéfalo y el mielencéfalo.

El metencéfalo o cerebelo es relativamente plano y muestra un somero surco transversal que lo divide en partes anterior y posterior. La parte anterior es redondeada, mientras que la posterior es triangular. Ambas partes tienen lateralmente algunas lobulaciones, las cuales se continúan con las aurículas (Fig 2a).



El mielencéfalo o bulbo es angosto y alargado y presenta detrás del cerebelo la tela coroidea posterior, angosta y corta.

Los nervios craneales de *R. texana* son: Terminal (0), Olfatorio (I), Óptico (II), Motor ocular común (III), Troclear (IV), Trigémino (V), Abducente (VI), Facial (VII), Auditivo (VIII), Glossofaríngeo (IX) y Vago (X).

El nervio terminal (0) es notablemente delgado y se extiende desde la superficie anterior del hemisferio cerebral hasta la base del bulbo olfatorio.

El nervio o tracto olfatorio (I) es relativamente grueso y de trayecto oblicuo entre el bulbo olfatorio y el lóbulo olfatorio.

El nervio motor ocular común (III) u oculomotor se desprende del piso del mesencéfalo, cerca del saco vascular, tiene un trayecto oblicuo y atraviesa la pared de la órbita ocular por el foramen oculomotor. Cerca del origen de los músculos rectos, este nervio se divide en tres ramas; la más anterior inerva el músculo recto interno (RI), la media inerva el recto superior (RS), mientras que la tercera se divide en otras dos ramas que inervan al recto externo (RE) y al oblicuo inferior (OI).

El nervio troclear (IV) es notablemente delgado, se desprende del techo del mesencéfalo entre el lóbulo óptico y el cerebelo. Pasa por el foramen troclear en un punto cercano al foramen oculomotor e inerva el músculo oblicuo superior.

Los nervios trigémino (V), facial (VII) y auditivo (VIII) de cada lado emergen de un tronco común en la parte anterolateral de la médula.

El nervio glossofaríngeo (IX) emerge de la superficie lateral de la médula, posteriormente a la salida del tronco común de los nervios V, VII y VIII, y



tiene una trayectoria oblicua (hacia la primera bolsa branquial), pasando ventralmente al oído interno.

Cada nervio vago (X) (o pneumogástrico) es grueso y emerge de la médula oblonga, y se orienta hacia atrás, pasando por el foramen vago.

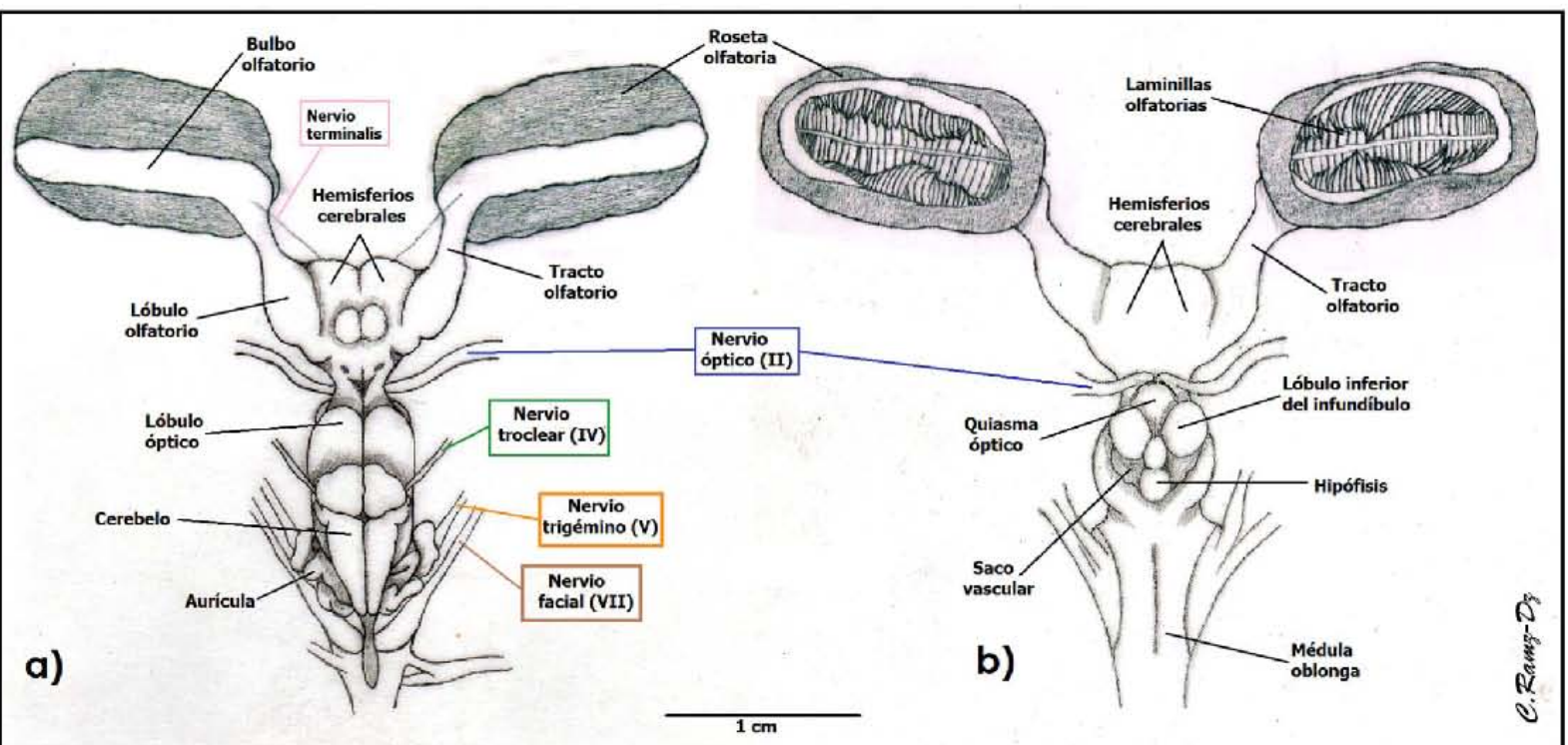


Fig. 2. Encéfalo de *Raja texana*. a) vista dorsal, b) vista ventral



## Órganos de los sentidos

### Sistema olfatorio

El sistema olfatorio de los batoideos es de carácter pareado y se encuentra constituido por el órgano del olfato o roseta olfatoria, bulbo, tracto y lóbulo olfatorio. Existen variaciones respecto al tamaño y forma de cada uno de los componentes, sin embargo muchas de estas diferencias fueron mencionadas anteriormente en la sección del encéfalo; en ésta sección se dará mayor énfasis a la descripción de la roseta olfatoria y los elementos que la conforman internamente (lamelas o laminillas olfatorias)

En todas las especies la abertura de las rosetas olfatorias se encuentra orientada hacia la parte ventral del organismo, siguiendo la forma de las cápsulas del neurocráneo. Internamente están conformadas por dos bloques de laminillas olfatorias, una superior y otra inferior, divididas por un septo horizontal.

La cápsula olfatoria de *R. texana* muestra un par de cartílagos nasales (externo y posterior). El cartílago nasal externo es el de mayor tamaño, se articula en el borde superior de la cápsula olfatoria y la recorre hasta su extremo inferior en donde se hace más angosto y redondeado. El cartílago nasal posterior es relativamente delgado y curvo, se ubica en el borde externo de la cápsula olfatoria (Fig. 3a).

Posee unas rosetas olfatorias muy grandes, de forma totalmente elipsoide, con orientación en diagonal. La superficie dorsal es de coloración oscura. El bulbo olfatorio es asimétrico, con la sección interna excesivamente reducida o ausente; se localiza en la parte media de la superficie dorsal de la roseta, recorriéndola a todo lo largo (Fig. 3b)





Las laminillas olfatorias son gruesas y entre cada laminilla existe una pequeña separación; las laminillas de la zona media cuentan en su borde terminal con una prolongación excesivamente grande, en forma de gancho que tiende a curvarse hacia el delgado septo horizontal, quedando más largas que el resto de las laminillas (Fig. 20c).

Cada laminilla olfatoria tiene forma de medio círculo, con el canal interno totalmente abierto. La sección superior de la laminilla es más amplia. El borde final de la sección inferior cuenta con un par de prolongaciones de forma puntiaguda, bien diferenciadas, sin embargo la sección superior cuenta con tres prolongaciones poco diferenciadas entre ellas (Fig. 3c). El número de laminillas difiere en ambas partes, siendo de 30 en la parte anterior y de 28 laminillas en la parte posterior.

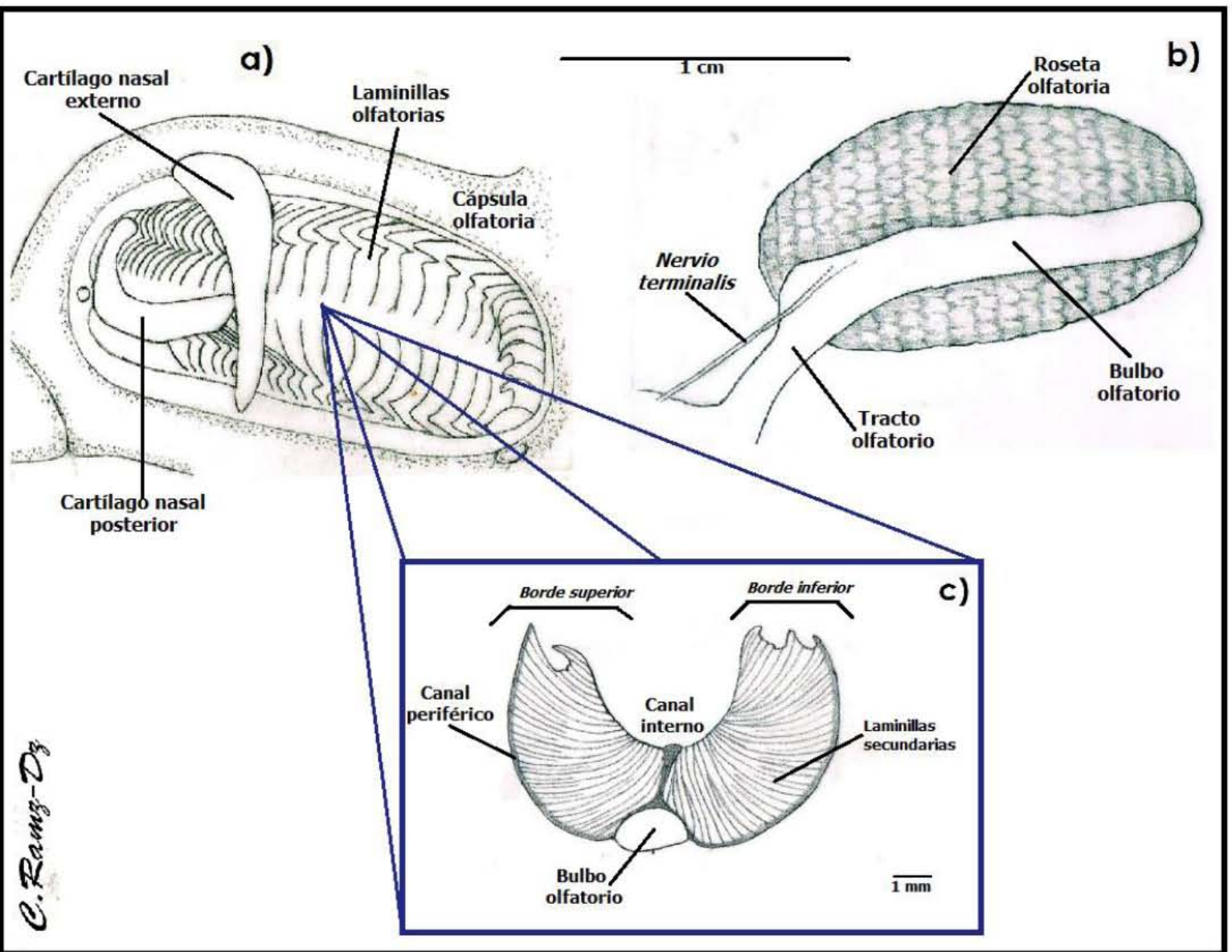


Fig. 3. Sistema olfatorio de *Raja texana*. a) roseta olfactoria *in situ*, detalle de cartilagos nasales, b) vista dorsal de la roseta olfactoria, c) detalle de la laminilla olfactoria.



## Sistema óptico

El sistema óptico de los batoideos se encuentra ubicado en la zona orbital del neurocráneo, delimitada por los procesos orbitales (preorbital y postorbital); está conformado por el globo ocular, un pedicelo cartilaginoso que da soporte al globo; seis paquetes musculares, 2 oblicuos y 4 rectos, que son los responsables del movimiento del globo ocular; además, el sistema óptico cuenta con las ramas de cuatro nervios craneales, tres de estos nervios (oculomotor, troclear y abducente) se insertan en los músculos, y el cuarto, el nervio óptico (II) se inserta en el globo ocular.

El globo ocular se encuentra orientado hacia el borde lateral del organismo; sobre su superficie dorsal se encuentran insertados tres músculos: el oblicuo superior (OS), el recto interno (RI) y el recto superior (RS); y en la superficie ventral están insertados los músculos: oblicuo inferior (OI), recto inferior (Rii) y recto externo (RE).

En *Raja texana* el músculo oblicuo superior (OS) se ubica en la parte anterior del sistema ocular, cuenta con dos secciones que siguen el mismo origen e inserción. El origen del músculo se localiza en la superficie inferior de la cápsula olfatoria abarcando 2.6 mm; la inserción en el globo ocular es de 3.4 mm en total por ambas secciones; la longitud total del músculo es de 4.5 mm y el grosor medio es de 3.8 mm (Fig. 4a).

El músculo oblicuo inferior (OI) se ubica en la parte ventral del sistema ocular; su origen se localiza a lo largo de 7.5 mm de la superficie ventral del neurocráneo y la inserción se ubica en la parte central del globo ocular, abarcando 3.4 mm de su superficie. La longitud total del músculo es de 7.4 mm con un grosor medio de 4.5 mm (Fig. 4b).



Los cuatro músculos rectos se localizan en la parte inferior del sistema óptico, su origen se localizan sobre la superficie lateral externa de la caja craneal, alrededor del pedicelo cartilaginoso.

Tanto el músculo recto interno (RI) como el resto superior (RS) se localizan en la superficie dorsal del sistema óptico (Fig. 4a). El músculo recto interno (RI) recorre transversalmente al globo ocular, desde la base inferior de la órbita ocular. El origen de este músculo tiene una dimensión de 0.8 mm sobre la pared lateral del neurocráneo; la inserción se ubica en el extremo superior del globo ocular por debajo de la inserción del OS y abarca 0.8 mm de la superficie ocular; tiene una longitud total de 8.1 mm, con un grosor medio de 1.5 mm.

El músculo recto superior (RS) está localizado en el límite inferior del globo ocular, la longitud de su origen es de 1.0 mm y su inserción de 3.5 mm; la longitud total del músculo es de 5.0 mm con un grosor medio de 2.6 mm.

A su vez los músculos recto inferior (Rii) y resto externo (RE) se localizan en la superficie ventral del sistema óptico (Fig. 4b). El músculo recto inferior (Rii) se ubica entre los músculos OS y RS; y al igual que el músculo recto interno recorre transversalmente al globo ocular desde el origen común de los músculos rectos hasta su parte superior. La inserción se localiza por debajo de la del músculo OI, midiendo 2.2 mm; la longitud total de músculo es de 8.0 mm con un grosor medio de 1.0 mm; su origen mide 0.8 mm.

El músculo recto externo (RE) se ubica cerca del límite inferior del globo ocular; su origen en el neurocráneo tiene una longitud de 0.6 mm, su inserción es de 0.9 mm, cuenta con una longitud total de 6.2 mm y un grosor medio de 1.8 mm.



El nervio troclear (IV) inerva al músculo oblicuo superior llegando hasta él, en la parte media de su borde lateral y ramificándose dentro del paquete muscular tanto dorsal como ventralmente. El nervio oculomotor (III) inerva a los músculos recto interno y recto superior (en vista dorsal), además del músculo recto inferior y el oblicuo inferior (en vista ventral), sin embargo únicamente en el caso del músculo oblicuo, se observan ramificaciones tanto en la superficie como entre las fibras internas del músculo. Por último, el nervio abducente (VI) es el encargado de inervar al recto externo de forma exclusiva.

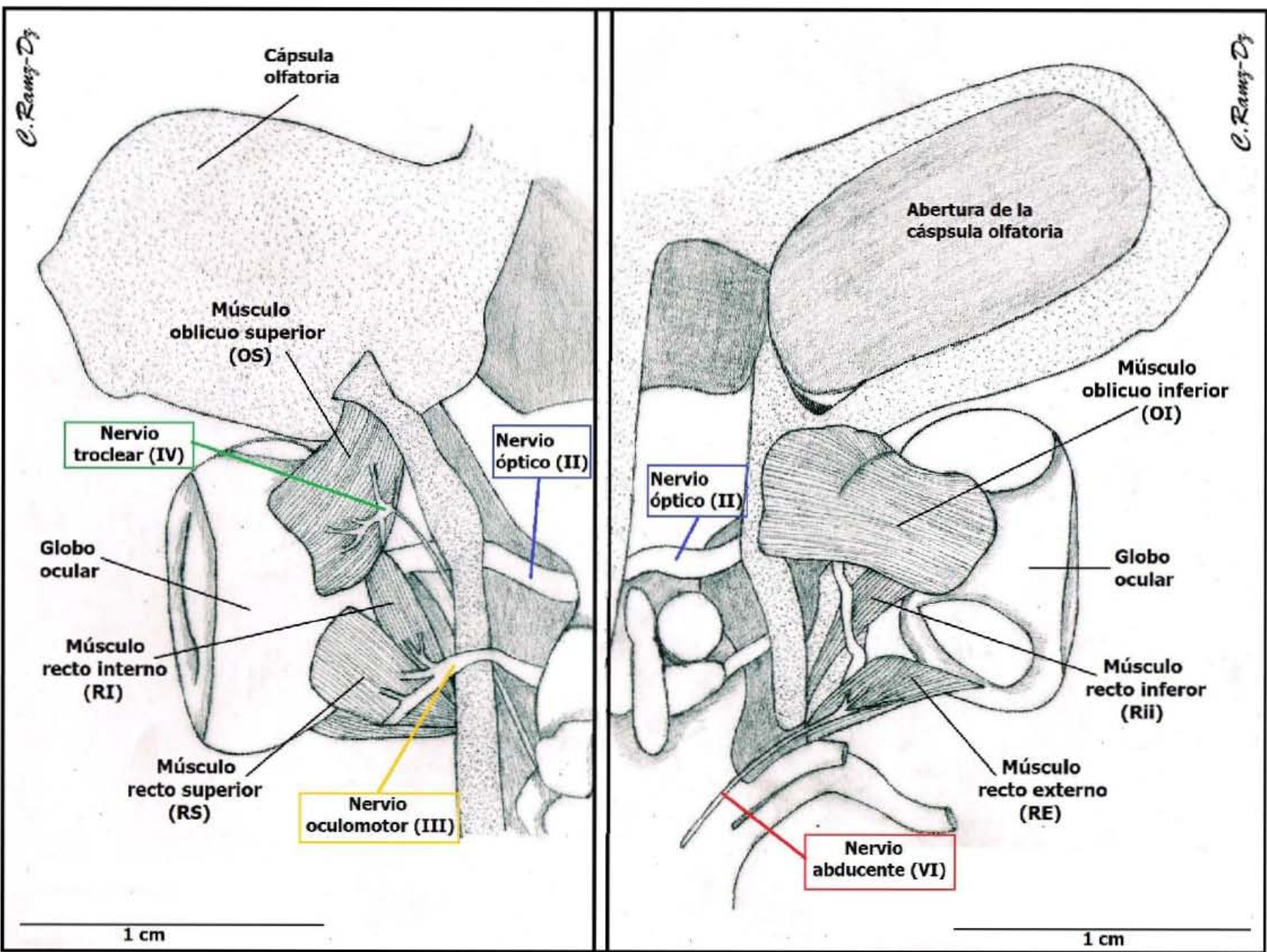


Fig. 4. Sistema visual de *Rajia texana*. a) vista dorsal, b) vista ventral



### Sistema estato-acústico u oído interno

El oído interno de las rayas se encuentra protegido por las cápsulas óticas del neurocráneo, ubicadas en la parte posterior de éste; además del esqueleto laberíntico cartilaginoso que cubre cada uno de los canales semicirculares y los órganos otoconiales.

Los componentes internos son los tres canales semicirculares, dos de los cuales son verticales y el tercero es horizontal. Tanto el canal anterior-vertical como el horizontal se encuentran unidos a lo largo de un canal común llamado “pilar”, sin embargo el vertical posterior se encuentra independiente. Cada uno de los canales cuenta con una ámpula, la cual es de forma esférica y cuenta con una mácula interna. Un tercer componente son los órganos otoconiales en forma de saco: el utriculus en la parte anterior, el sacculus en la parte central y la lagena en la parte posterior; cada uno contiene su respectiva otoconia. El órgano otoconial en la parte superior se continúa en conducto denominado “ducto endolinfático” que abre al exterior por el poro endolinfático, ubicado en la superficie dorsal del neurocráneo (Fig. 5).

El sistema estato-acústico de *R. texana* cuenta con unas cápsulas óticas muy grandes, ocupan más de  $\frac{1}{3}$  de la longitud total de la caja craneal. Los canales semicirculares verticales (anterior y posterior) forman entre ellos un ángulo menor a  $90^\circ$  de abertura entre ellos. El canal horizontal sobresale levemente del borde del canal posterior (Fig. 6a).

El grosor de los canales semicirculares es de aproximadamente 0.5 mm y el diámetro de las ámpulas oscilan entre los 1.3-1.5 mm, siendo el ámpula del canal vertical posterior la más grande y la del canal horizontal la más pequeña.



Cuenta con el pilar ancho y además no se observa el ducto del canal semicircular. El ducto endolinfático es relativamente largo y delgado.

El órgano otoconial es extremadamente grande, siendo el *sacculus* el de mayor volumen y con una forma casi esférica; la lagena se encuentra poco diferenciada del *sacculus*, y el utriculus es pequeño (Fig. 6c).

Internamente, los sacos no contienen material exógeno, sólo cuentan con las otoconias, siendo la sagitta (*sacculus*) la de mayor tamaño.





C. Rams-Dy

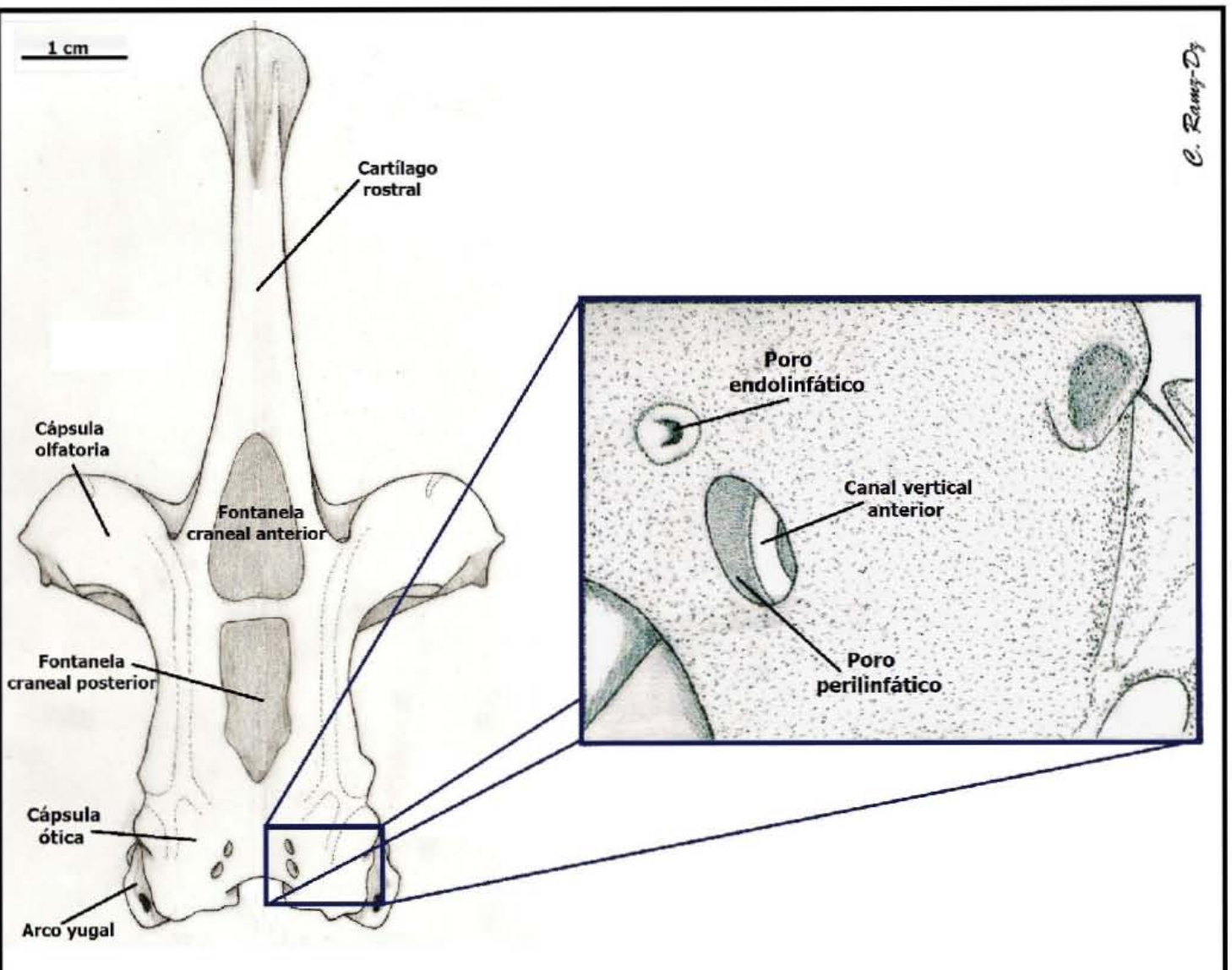


Fig. 5. Detalle de los poros endo y perilinfático en la superficie dorsal del neurocráneo de *Raja texana*.

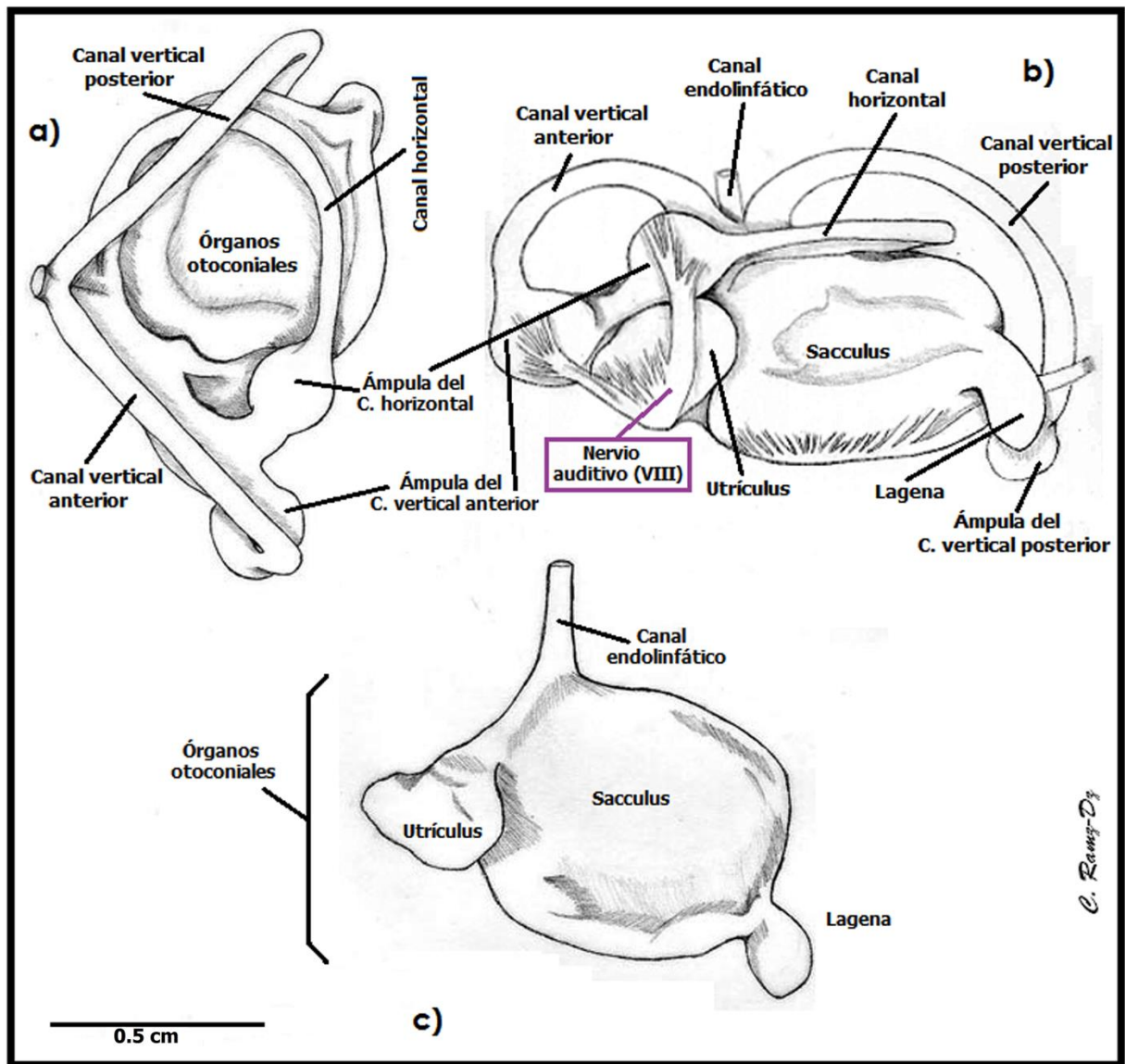


Fig. 6. Estructura del oído interno de *R. texana*, a) vista dorsal, b) vista lateral, c) órganos otoconiales



## **Aspectos comparativos del Neurocráneo en los Batoidea**

### *Narcine brasiliensis*

El neurocráneo de *Narcine brasiliensis* es relativamente grande, ocupando casi la mitad de la longitud total del disco. La región etmoidal anterior abarca más de la mitad del total del neurocráneo (65%) y está formada por un complejo rostral plano, notablemente amplio y ornamentado, que se continúa con los cartílagos antorbitales, los cuales se articulan con las cápsulas olfatorias, formando los procesos laterales del rostro; resulta notable en la parte media de dichos procesos, una ventana anterior cubierta con fuertes bandas de tejido fibroso. En la pared lateral de la base del eje rostral se observa la fontanela frontoparietal en ambos lados.

En el techo del neurocráneo se observan dos fontanelas; una de ellas sobre el eje rostral, la “fontanela craneal anterior” de carácter amplio y de forma más o menos rectangular; la segunda, la “fontanela craneal posterior”, es notablemente pequeña (Fig. 7a). Cerca del borde posterior del techo del neurocráneo, se reconoce la fosa endolinfática.

En la parte central del piso del neurocráneo se localiza el foramen carotideo único.

Las cápsulas olfatorias se encuentran orientadas totalmente hacia la parte ventral y se sitúan cercanas entre sí aunque no están en contacto; la forma elipsoidal de cada narina está dada por los cartílagos nasales (interno, externo y posterior) parcialmente fusionados, y que forman el canal orbitonasal (Fig. 7b). En la superficie dorsal de la cápsula se observa el foramen del canal preorbital de forma circular.



La órbita ocular es de paredes rectas; los procesos preorbitales están bien desarrollados, son pequeños, puntiagudos y se ubica sobre la cápsula olfatoria, mientras que los procesos postorbitales están ausentes. La cresta supraorbital también está ausente. En la pared lateral se reconocen los forámenes óptico, troclear, abducente, oculomotor, facial y trigémino (Fig. 7c).

La región ótico-occipital posterior es la región más pequeña del neurocráneo; las cápsulas óticas son amplias, sin cresta ótica. En la pared posterior se ubican el foramen magnum y los dos cóndilos occipitales.

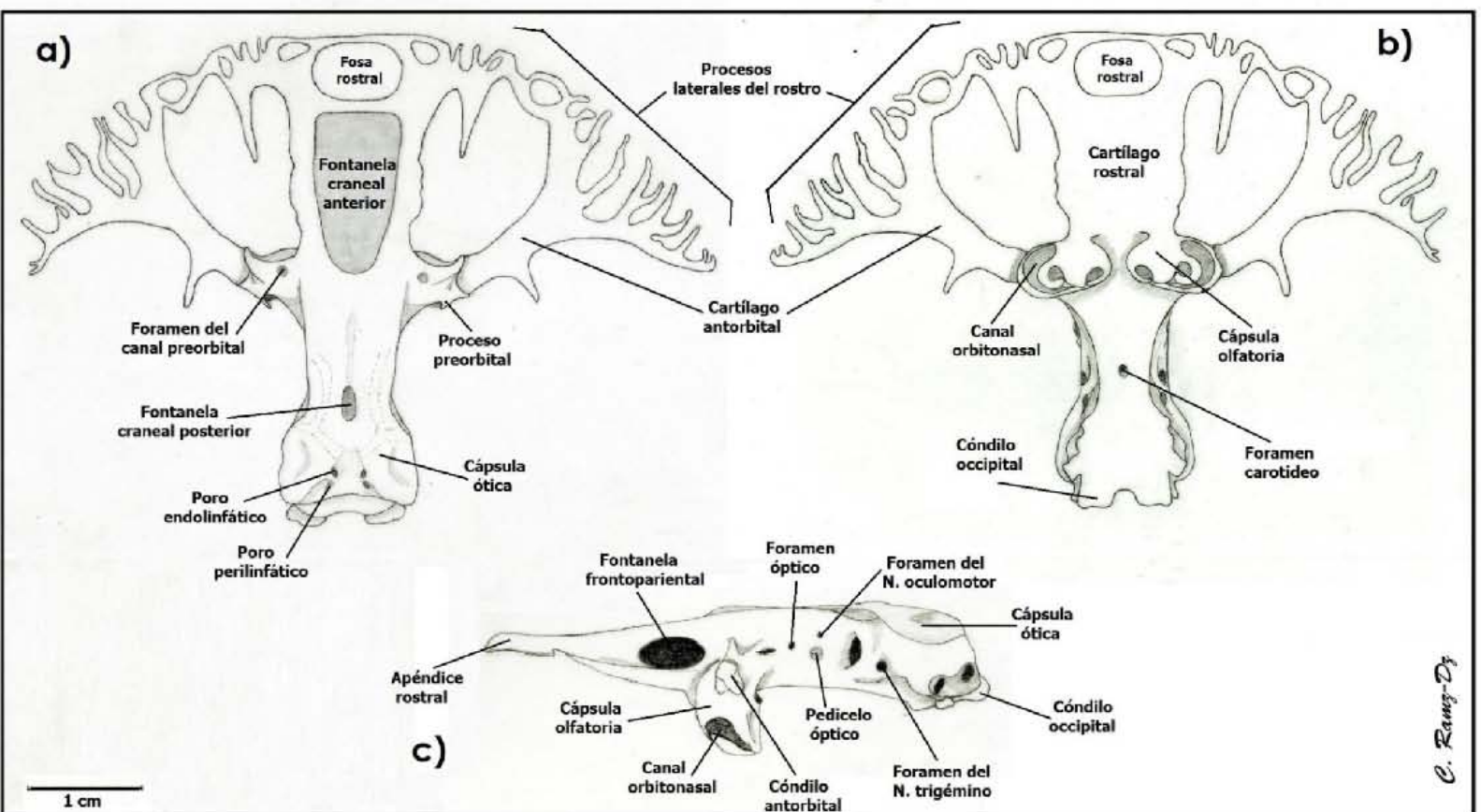


Fig. 7. Neurocráneo de *Narcine brasiliensis*, a) vista dorsal, b) vista ventral; c) vista lateral



### *Rhinobatos lentiginosus*

El neurocráneo de *Rhinobatos lentiginosus* es relativamente grande, abarcando aproximadamente el 60% de la longitud del disco. El rostro es notablemente largo, correspondiendo a más del 50% de la longitud del neurocráneo; su eje es relativamente grueso reduciéndose hacia la arte anterior, el apéndice rostral es redondeado.

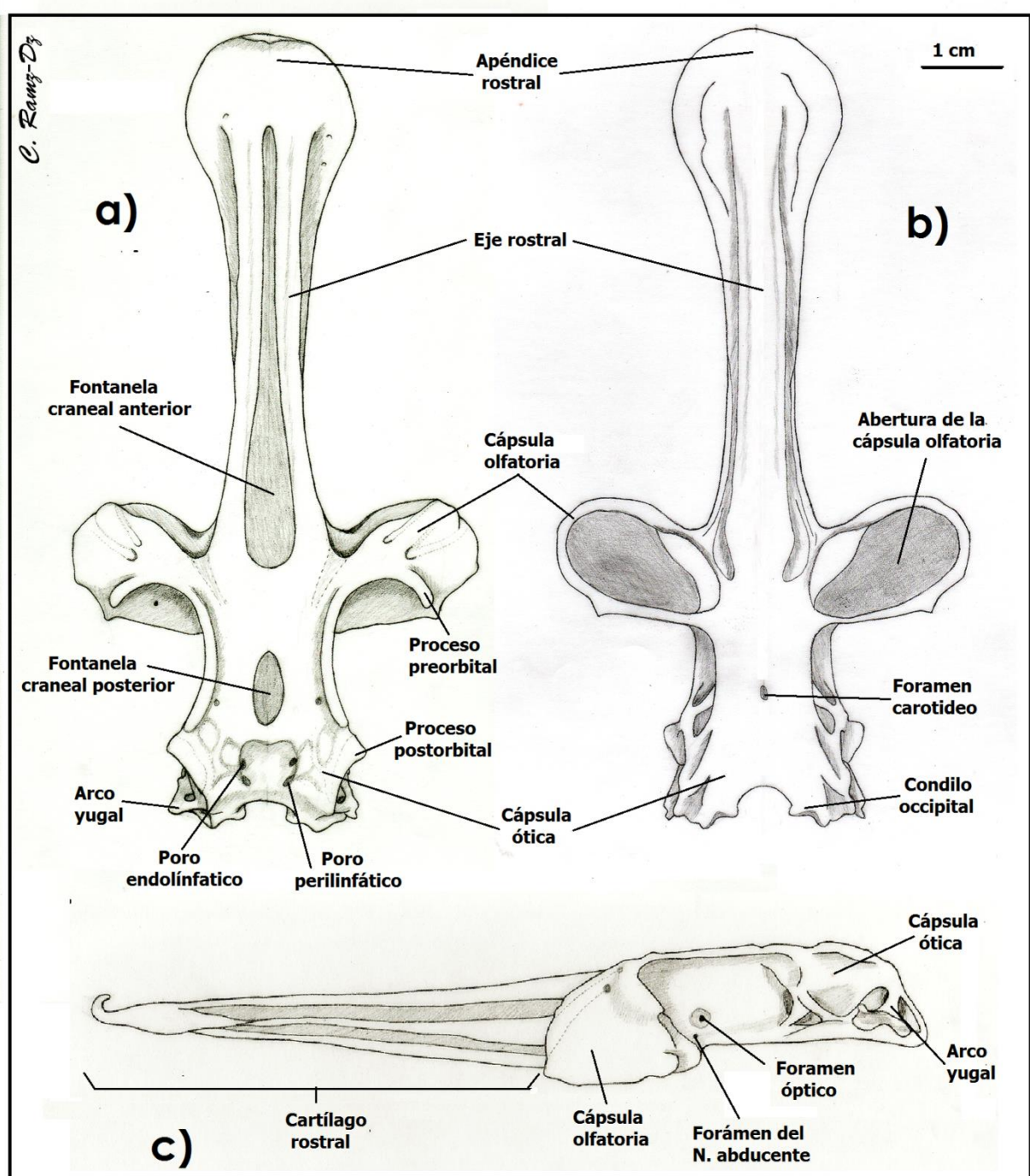
En el techo del neurocráneo se encuentran dos fontanelas; la fontanela craneal anterior es larga y angosta, de forma irregular, más amplia en la base y abarca casi toda la longitud del rostro. La fontanela craneal posterior es ovalada y notablemente reducida (Fig. 8a).

Las cápsulas olfatorias se encuentran ubicadas en la base del cartílago rostral, orientadas lateralmente, ligeramente diagonales y con las narinas ovaladas y amplias. En su extremo lateral se notan las caras articulares para los cartílagos antorbitales.

El proceso preorbital es grande y curvo, sin embargo el proceso postorbital es muy pequeño y puntiagudo. La cresta supraorbital es angosta. Las órbitas oculares son cóncavas, definiéndose bien su borde como continuación de los procesos orbitales.

Las cápsulas óticas son relativamente grandes y con el techo plano, y muestran en su cara lateral al arco yugal bien desarrollado, además de la fosa articular para el hiomandibular.

En el piso del neurocráneo se observan las aberturas de las narinas, y en la parte central se localiza el foramen carotideo único (Fig. 8b).



**Fig. 8.** Neurocráneo de *Rhinobatos lentiginosus* a) vista dorsal, b) vista ventral, c) vista lateral



### *Urotrygon chilensis*

El neurocráneo de *Urotrygon chilensis* ocupa aproximadamente el 20% de la longitud total del disco y carece de rostro. La porción anterior es la más ancha debido a las cápsulas olfatorias.

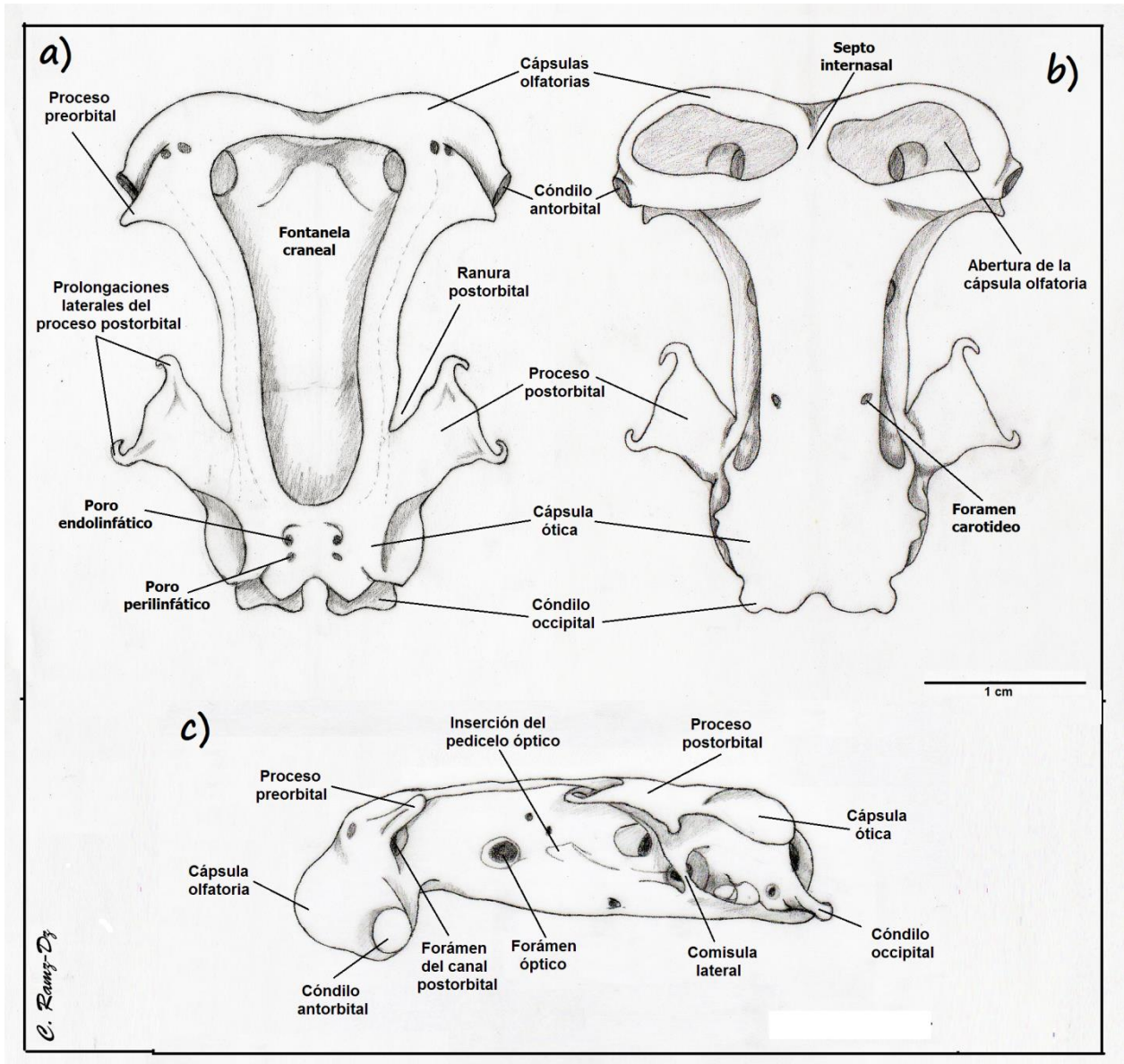
En el techo del neurocráneo se ubica una amplia y única “fontanela craneal” que abarca cerca del 75% de total de la superficie total del techo, dicha fontanela es de forma irregular, con la parte media más angosta y la parte anterior más ancha. La superficie ventral es plana y muestra un foramen cercano a cada borde lateral de la órbita ocular. El borde supraorbital es muy angosto (Fig. 9a). El piso del neurocráneo es plano y muestra un foramen cerca de cada borde lateral de la órbita ocular (Fig. 9b).

Las cápsulas olfatorias se ubican en la parte más anterior del neurocráneo y están unidas debido a la ausencia del cartílago rostral; su orientación es hacia la parte ventral; el cóndilo anterior es poco visible. Ventralmente están unidas por un septo internasal corto y muy angosto.

El proceso preorbital está bien desarrollado, de carácter puntiagudo y sobresale del cóndilo antorbital. El proceso postorbital es muy grande, de forma casi cuadrada, en ambos bordes cuenta con una prolongación en forma de gancho, siendo la anterior más larga y curva (Fig. 9a). La abertura de la ranura postorbital es menor a 45°.

Las cápsulas óticas tienen una cresta muy pronunciada en la superficie dorsal y su borde externo es redondeado. Los cóndilos occipitales sobresalen del borde de las cápsulas.





**Fig. 9.** Neurocráneo de *Urotrygon chilensis* **a)** vista dorsal, **b)** vista ventral; **c)** vista lateral



### *Dasyatis sabina*

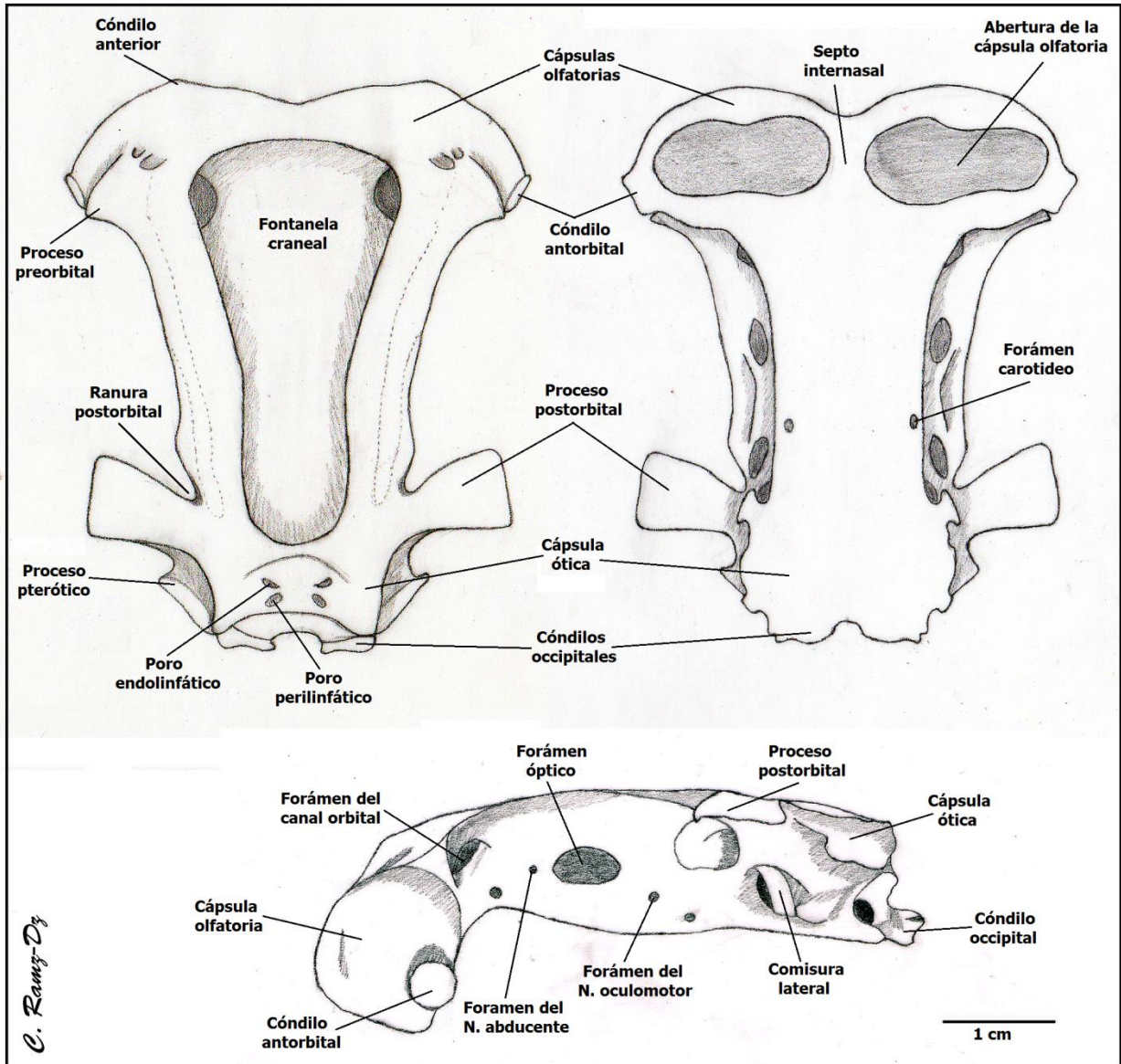
El neurocráneo de *Dasyatis sabina* es amplio y robusto, sin rostro y con la porción anterior más ancha; ocupa aproximadamente el 25% de la longitud total del disco. El borde anterior es menos redondeado que en *U. chilensis*.

El techo está formado por la amplia fontanela craneal que tiene la forma anterior más ancha y la posterior más angosta. La superficie ventral es plana y también muestra un par de forámenes en los bordes laterales de la órbita ocular (Fig. 10b).

Las cápsulas olfatorias son grandes, muestran un cóndilo anterior puntiagudo y bien desarrollado; el cóndilo lateral es pequeño. En vista ventral, el septo internasal es un poco más ancho que en *U. chilensis*.

El proceso preorbital es amplio pero no sobresale del borde lateral de las cápsulas olfatorias y el proceso postorbital es completamente recto, sin prolongaciones en el borde anterior. Las orbitas oculares son casi rectas y el ángulo de la ranura postorbital es menor a 90° (Fig. 10a). El borde supraorbital es ancho y se observan los grandes surcos de la línea lateral. En las paredes laterales de las órbitas oculares se reconocen los forámenes óptico, troclear, oculomotor, abducente, trigémino y facial. La comisura lateral es grande y bien desarrollada (Fig. 10c).

Las cápsulas óticas son pequeñas y cuentan con un proceso pterótico pequeño y puntiagudo, en la pared dorsal de cada cápsula se observa una pequeña cresta ótica. Los cóndilos occipitales sobresalen relativamente poco.



**Fig. 10.** Neurocráneo de *Dasyatis sabina* a) vista dorsal, b) vista ventral, c) vista lateral



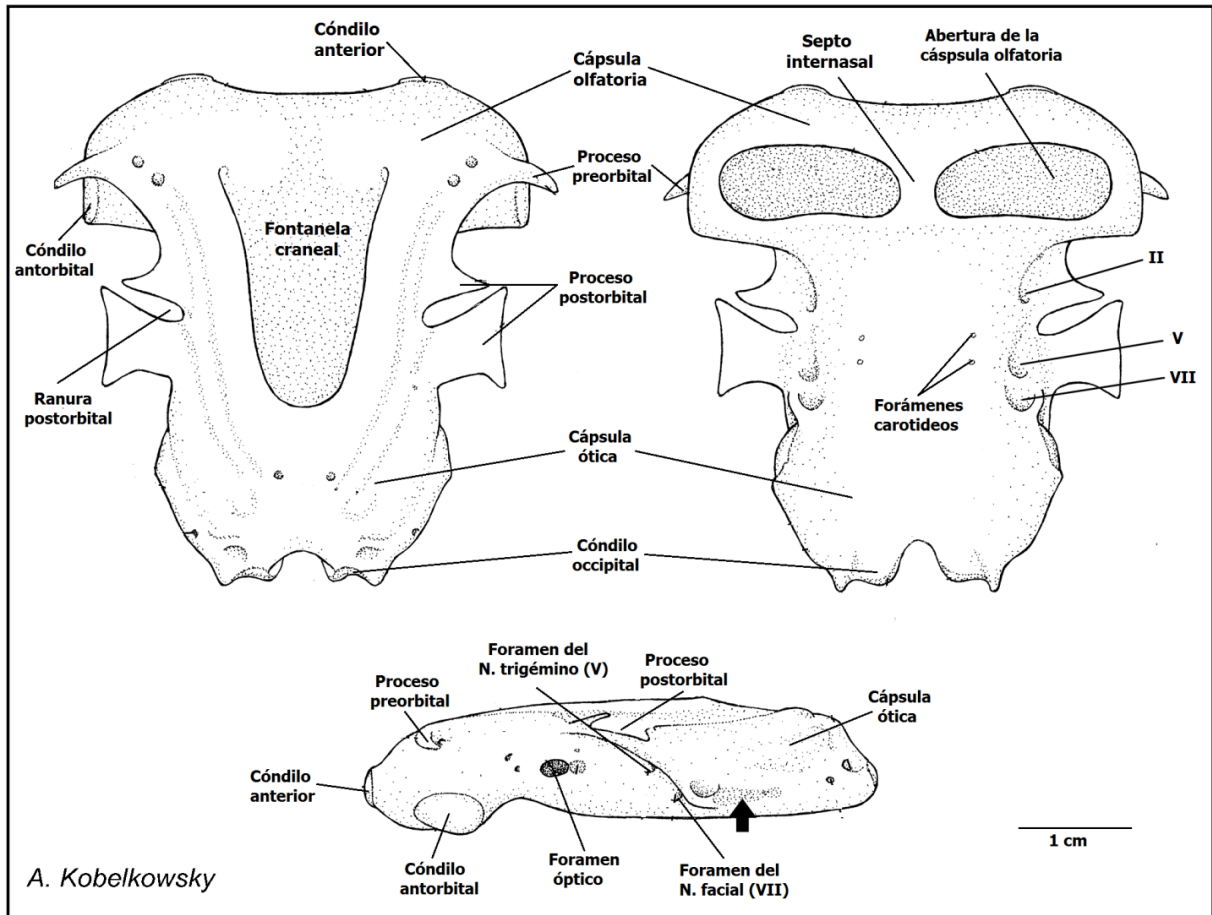
### *Gymnura micrura*

El neurocráneo ocupa aproximadamente el 20% de la longitud total del organismo; es robusto y al igual que las especies anteriores carece de rostro por lo que la parte anterior es ancha debido a la unión de las cápsulas olfatorias. Ventralmente, el septo internasal de unión de las cápsulas olfatorias es corto pero extremadamente amplio.

El techo está formado por una amplia fontanela craneal, es la más pequeña de las tres especies, su borde anterior no se encuentra bien diferenciado aunque es la parte más ancha de la fontanela. Posterior a la fontanela se reconoce a la fosa endolinfática poco profunda. La superficie ventral es plana y muestra dos forámenes pequeños cerca de las órbitas oculares (Fig. 11b).

Las órbitas oculares son relativamente reducidas y redondeadas, delimitadas por un proceso preorbital curvo y puntiagudo que sobresale de la cápsula olfatoria; y en la parte posterior por el proceso postorbital que se encuentra subdividido por una escotadura, la primera porción es pequeña y puntiaguda; la segunda porción es mucho más grande de forma cuadrada, con el borde anterior más amplio que la base. Entre las dos porciones se forma la ranura postorbital en forma de “U” (Fig. 11a).

La región ótica es muy extensa, abarca casi el 30% de la longitud total del neurocráneo; carece de proceso pterótico.



**Fig. 11.** Neurocráneo de *Gymnura micrura* a) vista dorsal, b) vista ventral, c) vista lateral. Tomado de Kobelkowsky & Estala-Ramírez (2009)

Tabla 2. Cuadro comparativo de los caracteres del neurocráneo de las especies de Batoidea

<b>CARÁCTER</b>	<b><i>N. brasiliensis</i></b>	<b><i>R. lentiginosus</i></b>	<b><i>R. texana</i></b>	<b><i>U. chilensis</i></b>	<b><i>D. sabina</i></b>	<b><i>G. micrura</i></b>
<b>Ápéndice rostral</b>	amplio, casi recto, con un orificio elipsoidal en el centro	pequeño y redondeado	pequeño y redondeado	ausente	ausente	ausente
<b>Eje rostral</b>	presente	presente	presente	ausente	ausente	ausente
<b>Fontanela frontoparietal</b>	presente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
<b>Cartílago antorbital</b>	unido al cartílago rostral, formando los procesos laterales del rostro	independiente	independiente	independiente	independiente	independiente
<b>Caps. Olfatorias</b>	orientadas ventralmente, formadas por la fusión de los cartílagos nasales. Superficie dorsal con el foramen del canal preorbital	laterales al cartílago rostral, con la superficie dorsal más elevada que el resto de la cápsula.	laterales al cartílago rostral	grandes y unidas en la parte anterior del neurocráneo	grandes y unidas en la parte anterior del neurocráneo	grandes y unidas en la parte anterior del neurocráneo
<b>Canal orbitonasal</b>	circular y en la superficie dorsal de la cápsula olfatoria	entre el eje rostral y la cápsula olfatoria	entre el eje rostral y la cápsula olfatoria	sobre la cápsula olfatoria	sobre la cápsula olfatoria	sobre la cápsula olfatoria

Tabla 2. Continuación

CARACTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Septo internasal</b>	ausente	ausente	ausente	presente	presente	presente
<b>Proceso preorbital</b>	reducido	grande y curvo, sobre la cápsula olfatoria	muy pequeño y redondeado	grande y puntiagudo, sobresale del borde del cóndilo antorbital	grande y punteagudo, no sobresale del cóndilo antorbital	delgado y puntiagudo, sobresale del cóndilo antorbital
<b>Proceso postorbital</b>	ausente	pequeño y puntiagudo	pequeño y redondeado	cuadrado con prolongaciones curvas en los extremos	muy grande, de carácter cuadrado	subdividido: sección anterior triangular sección posterior →cuadrada
<b>Cápsulas óticas</b>	relativamente amplias, con la superficie dorsal sin cresta	grandes, aplanadas con un surco vertical poco pronunciado, delimitada anteriormente por el proceso pterótico	relativamente pequeñas, más o menos aplanadas aunque presentan surcos superficiales de los canales de la línea lateral	relativamente pequeñas, con una cresta dorsal muy pronunciada	relativamente pequeñas, con una pequeña cresta ótica en la superficie dorsal	relativamente grandes, poco redondeadas y sin cresta dorsal

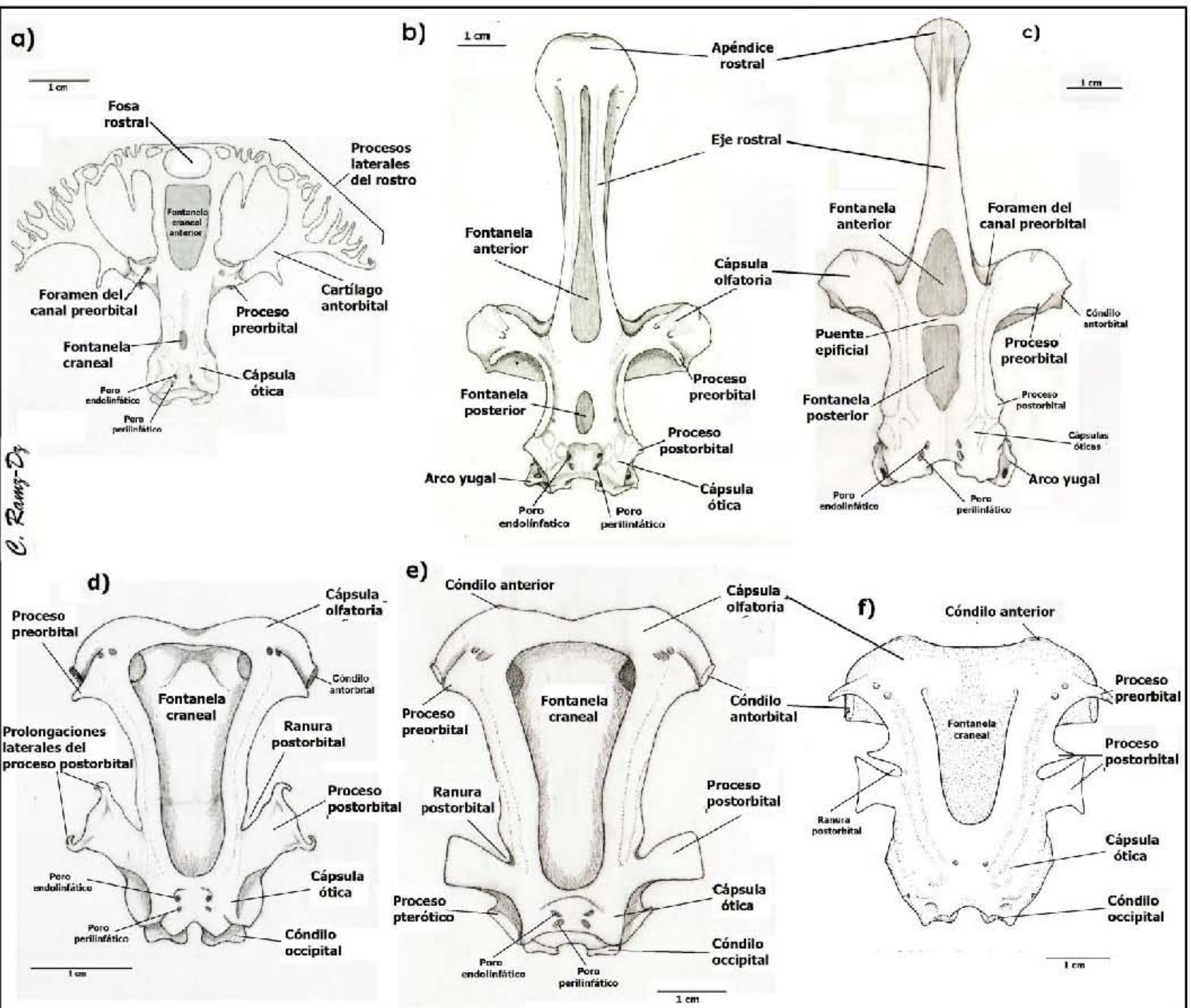
Tabla 2. Continuación

CARACTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Proceso pterótico</b>	ausente	ausente	pequeño y redondeado	ausente	pequeño y puntiagudo	pequeño y redondeado
<b>Arco yugal</b>	ausente	de carácter puntiagudo, sin pasar el borde final de la caja craneal	sobresale del borde final de la caja craneana	ausente	ausente	ausente
<b>Fontanela craneal anterior</b>	amplia, de forma casi rectangular, abarcando casi todo lo largo del eje rostral	larga y angosta, casi a lo largo de todo el cartílago rostral, más amplia en la base	grande, angosta, más amplia en la base, forma triangular	ausente	ausente	ausente
<b>Fontanela craneal posterior</b>	notablemente pequeña y redondeada	pequeña, y de forma ovalada.	pequeña, más angosta que la fontanela anterior, de forma irregular y con el borde anterior más angosto que el resto	muy grande casi a todo lo largo del neurocráneo, con la parte anterior más ancha	extremadamente grande, a lo largo de casi todo el neurocráneo, con la parte anterior más ancha y bordes redondeados	muy grande, a lo largo de casi todo el neurocráneo, con la parte posterior más angosto y redondeado

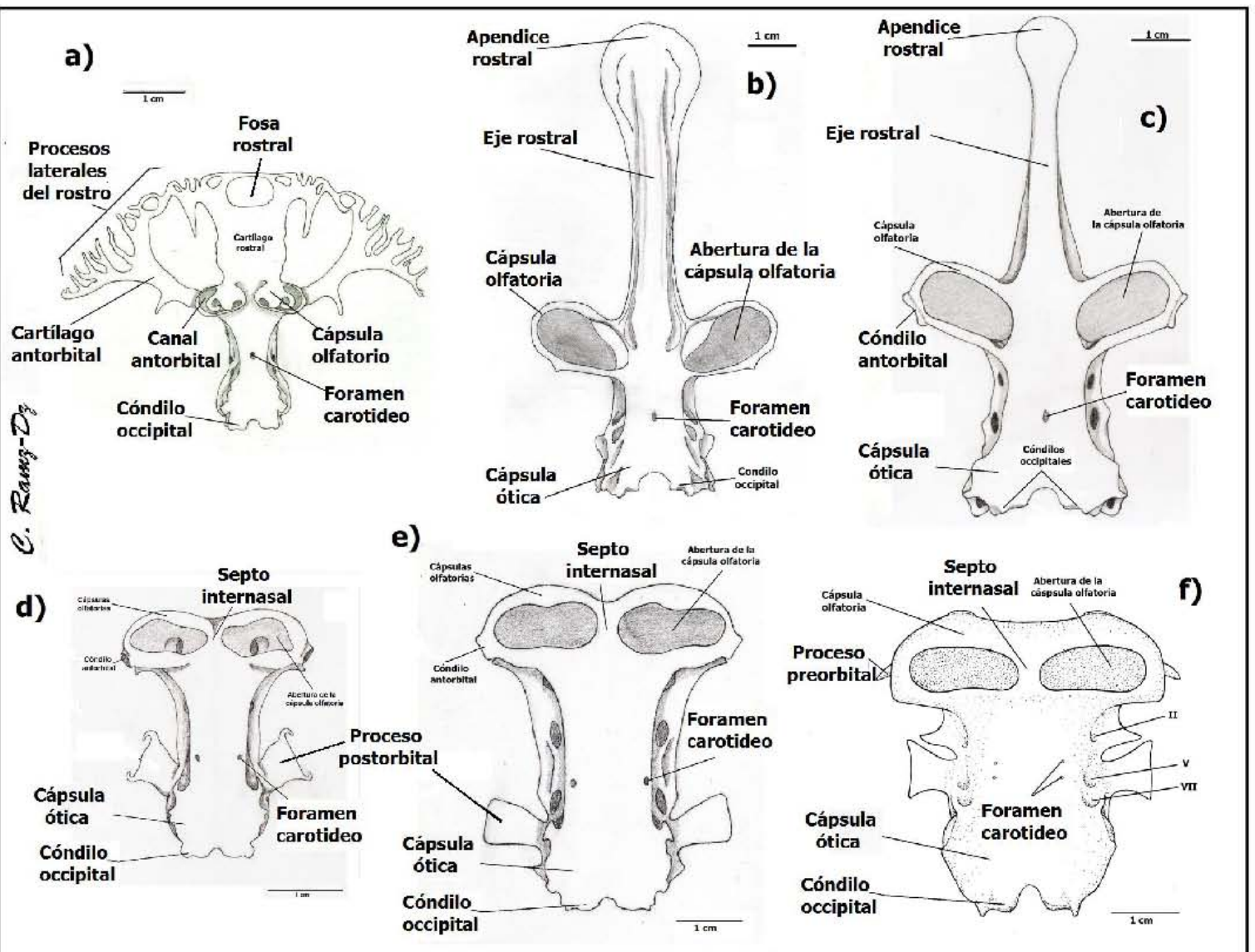


Tabla 2. Continuación

CARACTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Puente epifical</b>	ausente	ausente	presente	ausente	ausente	ausente
<b>Número de forámenes carotideos</b>	1	1	1	2	2	2
<b>Fontanela craneal anterior</b>	amplia, de forma casi rectangular, abarcando casi todo lo largo del eje rostral	larga y angosta, casi a lo largo de todo el cartílago rostral, más amplia en la base	grande, angosta, más amplia en la base, forma triangular	ausente	ausente	ausente



**Fig. 12.** Cuadro comparativo en vista dorsal del neurocráneo de los Batoida. a) *N. brasiliensis*, b) *R. lentiginosus*, c) *R. texana*, d) *U. chilensis*, e) *D. sabina*, f) *G. micrura*.



**Fig. 13.** Cuadro comparativo en vista ventral del neurocráneo de los Batoides. a) *N. brasiliensis*, b) *R. lentiginosus*, c) *R. texana*, d) *U. chilensis*, e) *D. sabina*, f) *G. micrura*.



## **Aspectos comparativos del Encéfalo en los Batoidea**

### *Narcine brasiliensis*

El encéfalo es relativamente alargado y poco voluminoso. Las rosetas olfatorias se encuentran orientadas ventralmente siguiendo el patrón del neurocráneo; sobre la parte media de la pared dorsal se observan los pequeños bulbos olfatorios trilobulados, los cuales no abarcan la totalidad del órgano. El tracto olfatorio, extremadamente largo y notablemente delgado, se encuentra insertado en el lóbulo central del bulbo. Los lóbulos olfatorios están ubicados a ambos lados de los hemisferios cerebrales y comparados con ellos, son reducidos.

Los hemisferios cerebrales son relativamente amplios. El techo del diencéfalo es reducido y muestra la tela coroidea. Los lóbulos ópticos redondeados, de medianas dimensiones y cubiertos en su parte inferior por el cerebelo.

El cerebelo es pequeño, simétrico y dividido en cuatro secciones bien diferenciadas. Las aurículas son pequeñas y ligeramente lobuladas. Posterior al cerebelo, se encuentran los lóbulos eléctricos, de forma ovoide y de dimensiones similares a los lóbulos ópticos (Fig. 14a).

Ventralmente, posteriores a los nervios ópticos se observa el quiasma óptico, los lóbulos inferiores del infundíbulo redondeados, la hipófisis y los sacos vasculares (Fig. 14b).

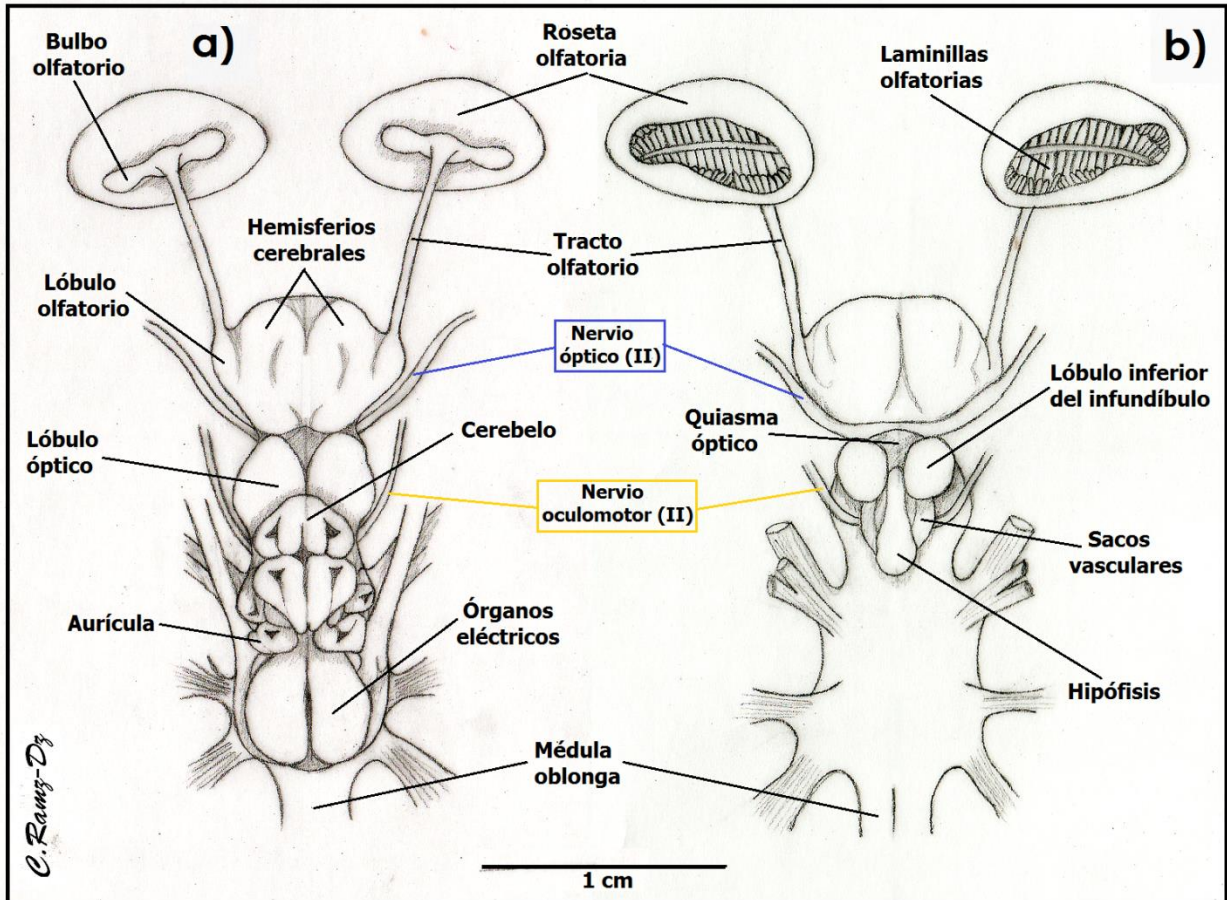


Fig. 14. Encéfalo de *N. brasiliensis*. a) vista dorsal, b) vista ventral



### *Rhinobatos lentiginosus*

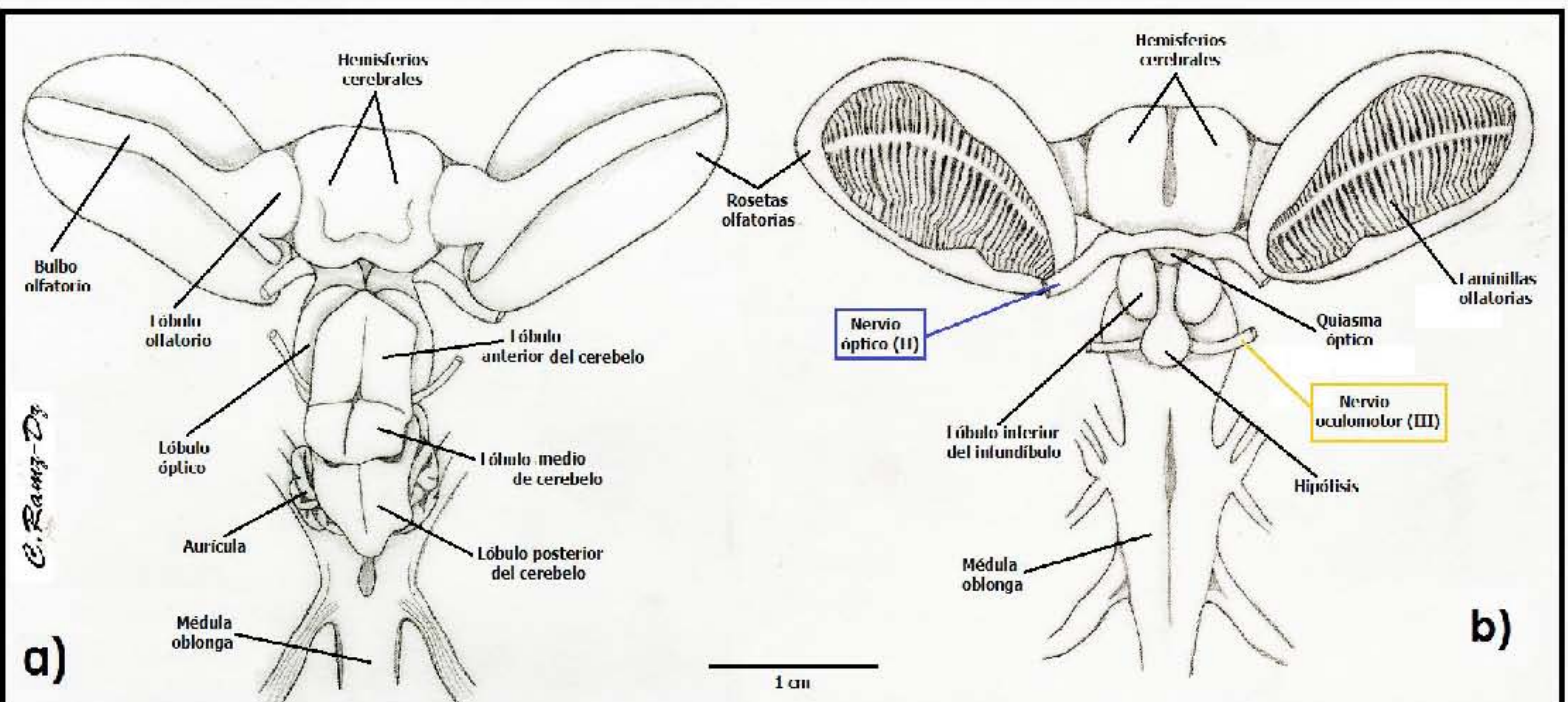
Es compacto y voluminoso, ocupando casi la totalidad de la caja craneana. Las rosetas olfatorias son el componente más grande del sistema olfatorio; en su pared dorsal muestran a los bulbos olfatorios relativamente largos, y asimétricos que abarcan toda la convexidad del órgano. No se reconocen los tractos olfatorios, de tal manera que cada bulbo olfatorio se continúa directamente con su correspondiente lóbulo olfatorio. Los lóbulos olfatorios son bastante voluminosos.

Los hemisferios cerebrales son voluminosos, con la pared dorsal ligeramente redondeada, sólo ventralmente muestra una ligera separación entre los dos elementos.

Los lóbulos ópticos son grandes y voluminosos, cubiertos casi en su totalidad por la parte anterior del cerebelo.

El cerebelo es amplio y asimétrico, formado por tres lóbulos planos y bien diferenciados; el lóbulo anterior es el más amplio. La asimetría es debido al lóbulo medio, el cual se encuentra orientado hacia el lado izquierdo del organismo (Fig. 15a). Las aurículas se encuentran cubiertas casi en su totalidad por el cerebelo y su superficie dorsal muestra una serie de lobulaciones bien definidas.

En vista ventral, los lóbulos inferiores del infundíbulo son grandes y voluminosos; la parte posterior de la hipófisis es más amplia y redondeada. No se observan los sacos vasculares (Fig. 15b).





### *Urotrygon chilensis*

El encéfalo de *U. chilensis* es relativamente compacto, abarcando la totalidad de la caja craneal. Las rosetas olfatorias son compactas. El bulbo olfatorio es simétrico, en forma de “U” y ubicado a lo largo de casi toda la roseta. El tracto olfatorio es relativamente corto y grueso, y se encuentra unido con el lóbulo olfatorio poco desarrollado. Los hemisferios cerebrales son grandes y aplanados.

Los lóbulos ópticos son pequeños y ovoides, cubiertos casi en su totalidad por el cerebelo. El cerebelo es grande, foliado y asimétrico; presenta tres lóbulos, el anterior rostral, el anterior caudal y el posterior. Algunos ejemplares pueden presentar el lóbulo anterior caudal al lado izquierdo o al derecho, siendo al lado izquierdo el caso más frecuente (Fig. 16a). Las aurículas no se observan.

En vista ventral, se observa el pequeño quiasma óptico por debajo del nervio óptico; los lóbulos del infundíbulo son redondos; la hipófisis es pequeña, y los sacos vasculares son pequeños (Fig. 16b). La médula oblonga es simple.



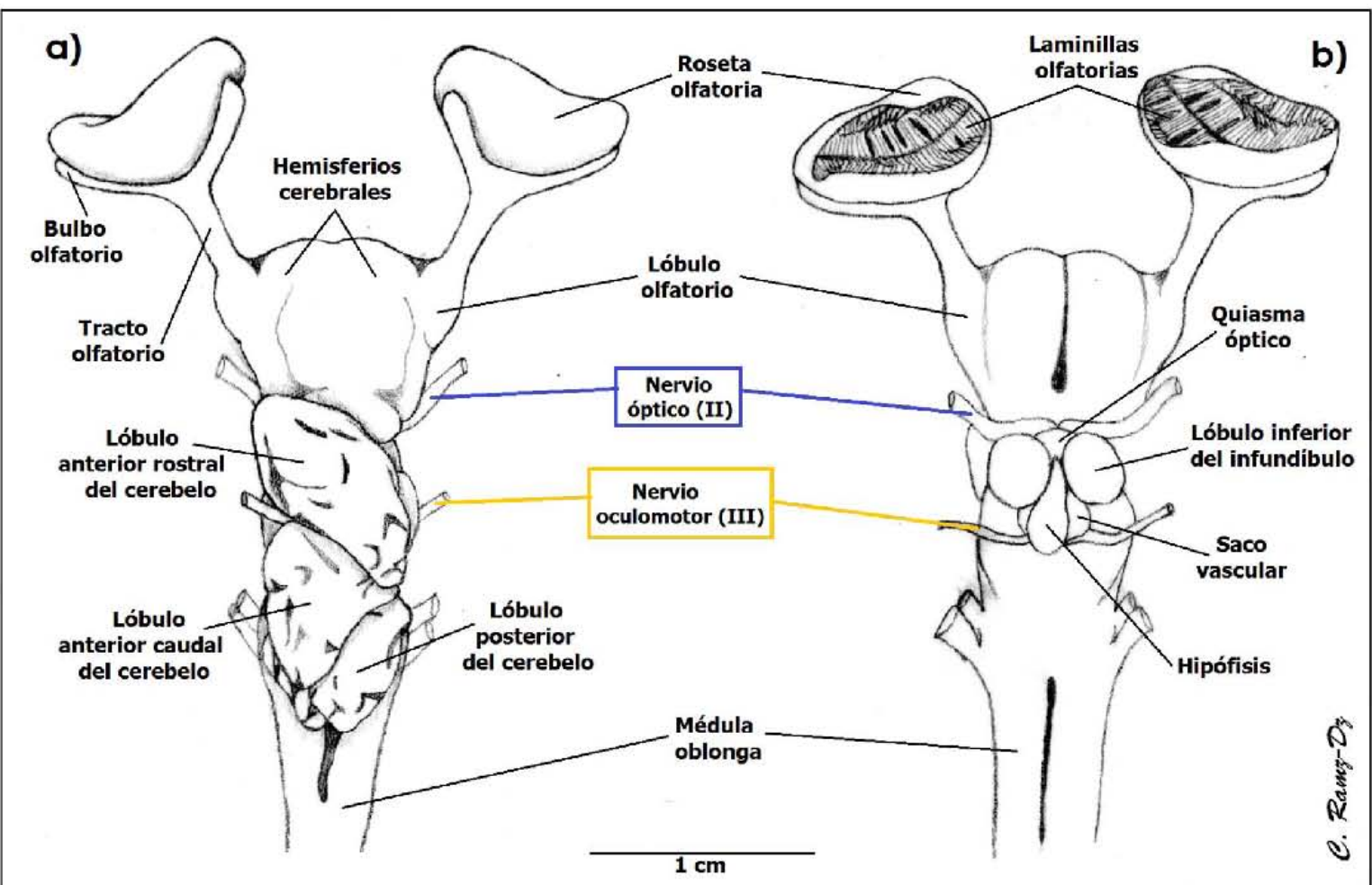


Fig. 16. Encéfalo de *U. chilensis*. a) vista dorsal, b) vista ventral



### *Dasyatis sabina*

El encéfalo de *D. sabina* es grande, abarcando gran parte de la caja craneal. Los bulbos olfatorios son grandes, relativamente voluminosos y simétricos y corren sobre casi toda la convexidad de la roseta. Los tractos olfatorios son cortos y gruesos. Los lóbulos olfatorios son compactos y poco desarrollados. Los hemisferios cerebrales son relativamente grandes y con la pared dorsal plana.

Los lóbulos ópticos son ovoides y se encuentran casi totalmente cubiertos por el cerebelo. El cerebelo es grande, foliado y asimétrico; presenta un lóbulo anterior rostral, un lóbulo anterior caudal y un lóbulo posterior. La asimetría está dada por el lóbulo anterior caudal, que puede ubicarse tanto a la derecha como a la izquierda del organismo, siendo más frecuente encontrarlo ubicado a la derecha del organismo (Fig. 17a). Posterior al cerebelo se encuentra la tela coroidea posterior. La médula oblonga es relativamente simple.

Ventralmente, el diencéfalo muestra al pequeño quiasma óptico por debajo del nervio óptico; a los lóbulos inferiores redondeados, la hipófisis y los grandes sacos vasculares (Fig. 17b).

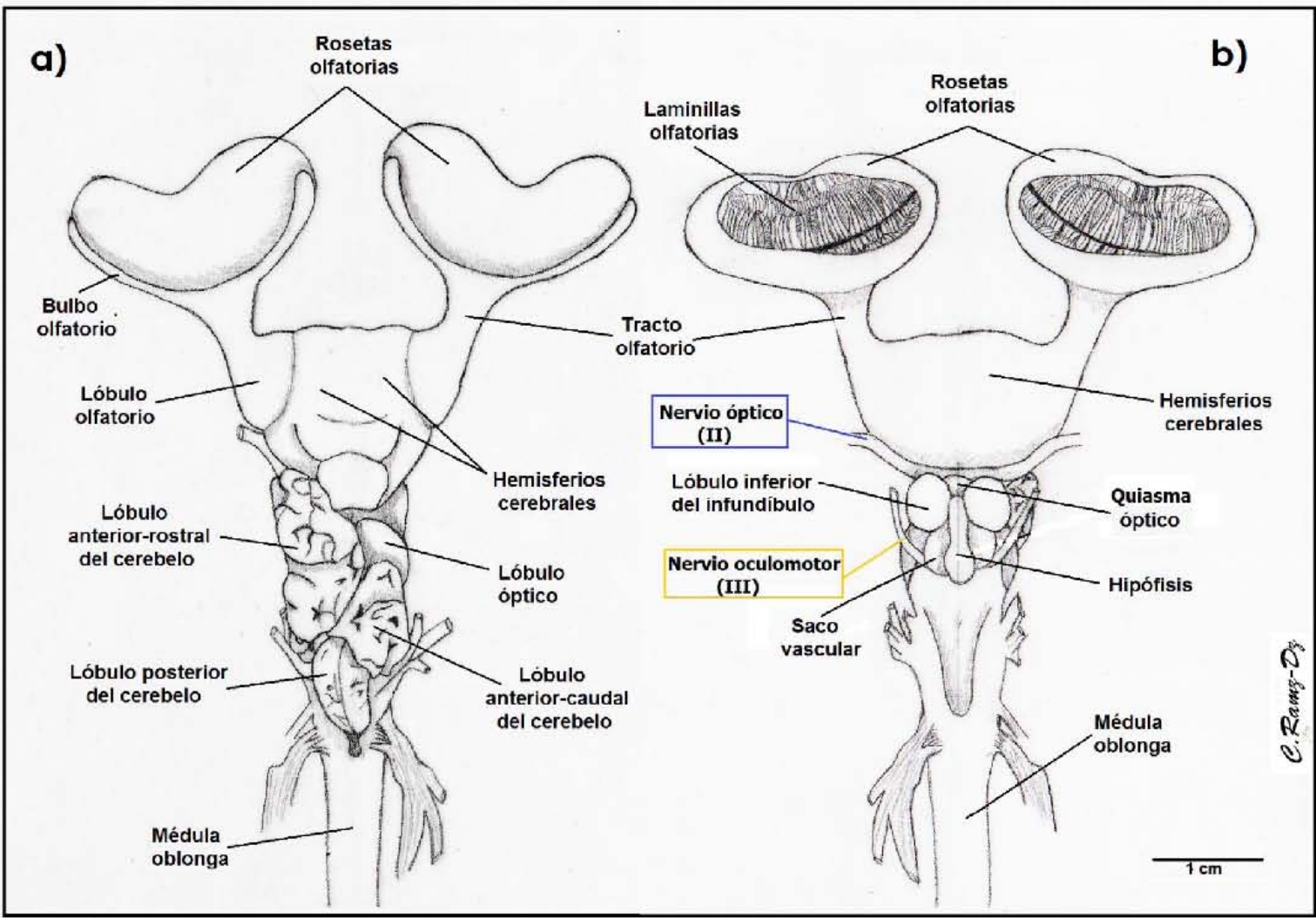


Fig. 17. Encéfalo de *D. sabrina*. a) vista dorsal, b) vista ventral



### *Gymnura micrura*

El encéfalo de *G. micrura* es relativamente compacto. En comparación con el resto de los Myliobatiformes analizados, *G. micrura* posee unas rosetas olfatorias pequeñas. Los bulbos olfatorios son delgados y asimétricos, con la parte externa más larga. Los tractos olfatorios son angostos y relativamente cortos. Los lóbulos olfatorios no se distinguen claramente de los hemisferios cerebrales.

Los hemisferios cerebrales son voluminosos y con la pared dorsal plana. Los lóbulos ópticos son grandes, redondeados y están cubiertos parcialmente por el cerebelo.

El cerebelo es amplio, sin lobulaciones y simétrico, con la parte anterior más grande. Las aurículas son pequeñas y se encuentran muy lobuladas (Fig. 18a).

En vista ventral, los lóbulos inferiores son pequeños. La hipófisis es muy grande y alargada. Los sacos vasculares son pequeños. La médula es más angosta que el resto del encéfalo (Fig. 18b).

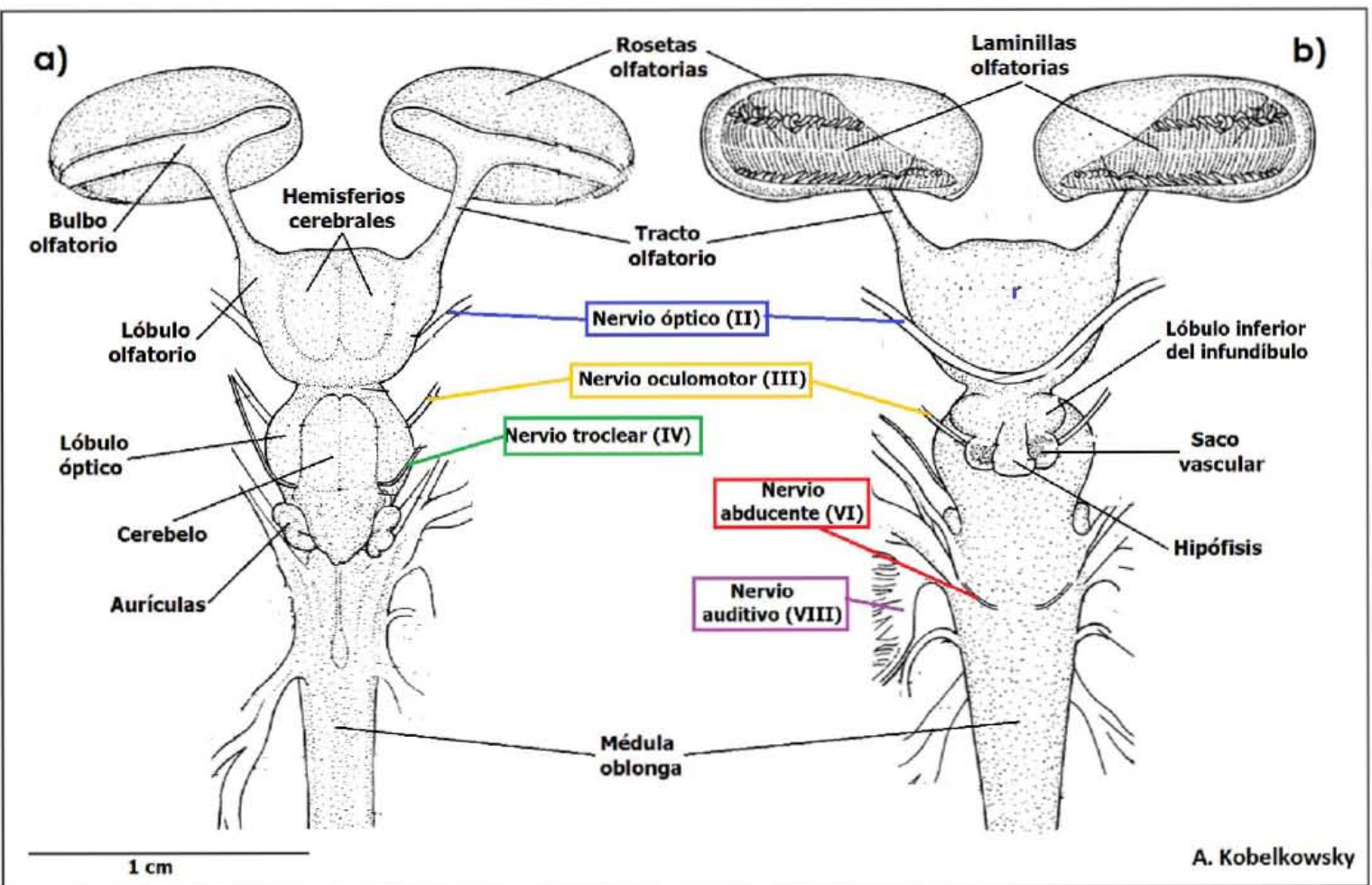


Fig. 18. Encéfalo de *G. micrura*. **a)** vista dorsal, **b)** vista ventral. Modificado de Kobelkowsky & Estala-Ramírez (2009).

Tabla 3. Cuadro comparativo de los componentes del encéfalo en los Batoidea

CARÁCTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Rosetas olfatorias</b>	orientadas ventralmente	extremadamente grandes	grandes y de coloración oscura en la superficie dorsal	compactas	relativamente grandes y curvas	pequeñas
<b>Bulbo olfatorio</b>	simétrico, trilobulado, ubicado en la parte media de la roseta olfatoria, no abarcan la totalidad del órgano	asimétrico con la parte interna muy pequeña, largos, abarcan toda la roseta,	alargados, angostos y asimétricos, con la parte interna muy pequeña, abarcan casi toda la roseta	simétrico, muy ancho, a lo largo de casi toda la roseta, en forma de V	simétrico, muy ancho, a lo largo de casi toda la roseta, de carácter curvo	delgado y asimétrico: la parte exterior más larga. A lo largo de casi toda la roseta, en forma de V
<b>Tracto olfatorio</b>	extremadamente delgado y notablemente largo, se inserta en el lóbulo central del bulbo	ausente	largo, se inserta en el extremo interno del bulbo, de tracto diagonal	relativamente corto y grueso	corto, muy ancho y aplanado	muy delgado, relativamente largo y aplanado
<b>Lóbulo olfatorio</b>	pequeño, poco desarrollado	grande y voluminoso, unido directamente al bulbo	relativamente grandes, de aspecto fusiforme y sin el límite anterior marcado	poco desarrollado y levemente definido	compactos y poco desarrollados	no se distinguen claramente de los hemisferios

Tabla 3. Continuación

CARÁCTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Hemisferios cerebrales</b>	relativamente amplios y voluminosos, redondeados	voluminosos, con la pared dorsal ligeramente redondeada	grandes y con la pared dorsal redondeada	grandes y con la pared (dorsal y ventral) plana	grandes y con la paredes dorsal y ventral planas	voluminosos y con la pared dorsal y ventral planas
<b>Lóbulos ópticos</b>	grandes, redondeados y cubiertos solo en su parte inferior por el cerebelo	grandes y voluminosos, de forma oval, cubiertos en su totalidad por el cerebelo	visibles, muy grandes y de forma casi ovalada, cubiertos solo su extremo inferior por el cerebelo	pequeños, solo el lóbulo derecho visible, redondeado	pequeños, ovoides y cubiertos en tu totalidad por los lóbulos del cerebelo.	grandes, redondeados, cubiertos parcialmente por el cerebelo
<b>Cerebelo</b>	simétrico, liso, muy pequeño y dividido en 4 secciones, con la parte anterior más ancha	amplio, liso, trilobulado, y asimétrico debido al lóbulo medio que se encuentra orientado hacia el lado izquierdo ; el lóbulo anterior el más amplio	simétrico y liso, con la parte anterior más pequeña que la posterior	grande, levemente foliados y asimétrico; presenta tres lóbulos: *Anterior rostral *Anterior caudal *Posterior El lóbulo anterior caudal es el que da la asimetría, siendo la ubicación a la izquierda la más frecuente	muy grande, asimétrico, foliado y con tres lóbulos: *Anterior rostral *Anterior caudal *Posterior El lóbulo. anterior cauda presenta 3 ubicaciones: derecha, izquierda y en medio; siendo a la derecha la más recurrente	simétrico, alargado y con la pared dorsal lisa, la parte anterior más grande

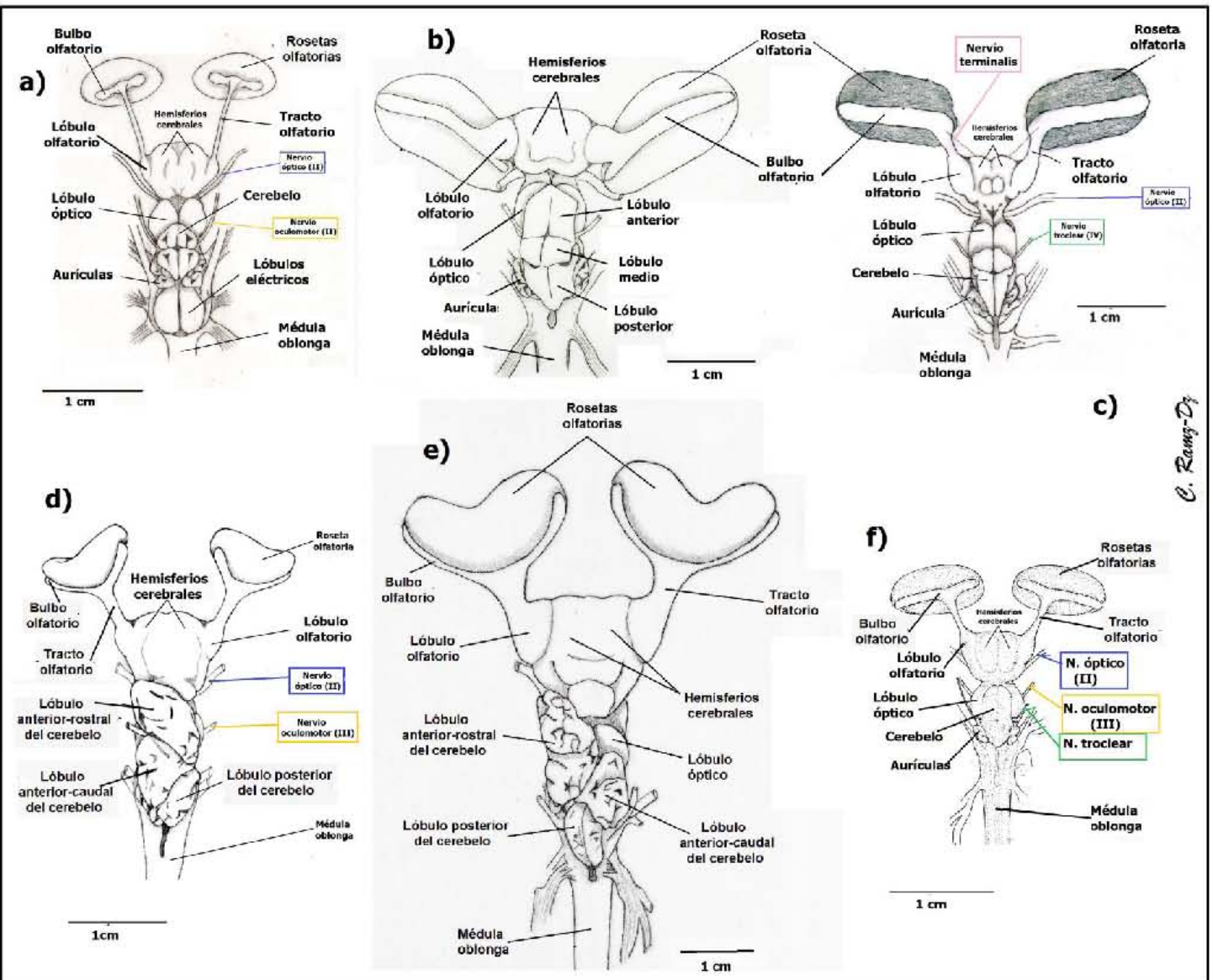
Tabla 3. Continuación

<b>CARÁCTER</b>	<b><i>N. brasiliensis</i></b>	<b><i>R. lentiginosus</i></b>	<b><i>R. texana</i></b>	<b><i>U. chilensis</i></b>	<b><i>D. sabina</i></b>	<b><i>G. micrura</i></b>
<b>Aurículas</b>	pequeñas y ligeramente lobuladas	pequeñas, lobuladas y cubiertas totalmente por el lóbulo posterior del cerebelo	muy grandes, laterales a la parte posterior del cerebelo, alargadas y muy lobuladas	no se observan	no se observan	pequeñas y lobuladas, a los lados de la parte posterior del cerebelo
<b>Lóbulos eléctricos</b>	grandes y redondeados, posteriores al cerebelo	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
<b>Lóbulos inferiores del infundíbulo</b>	pequeños y redondeados	grandes y voluminosos	de tamaño mediano, redondeados	grandes, bien desarrollados y redondos	muy grandes y redondeados	pequeños y redondeados
<b>Hipófisis</b>	muy delgada y alargada, la parte inferior es más ancha	parte posterior más amplia y voluminosa	larga, con la parte inferior muy redondeada	pequeña, más larga que ancha y el extremo inferior más ancho y redondeado	alargada, relativamente igual de ancha desde el extremo superior al inferior	muy grande, alargada, la parte inferior redondeada



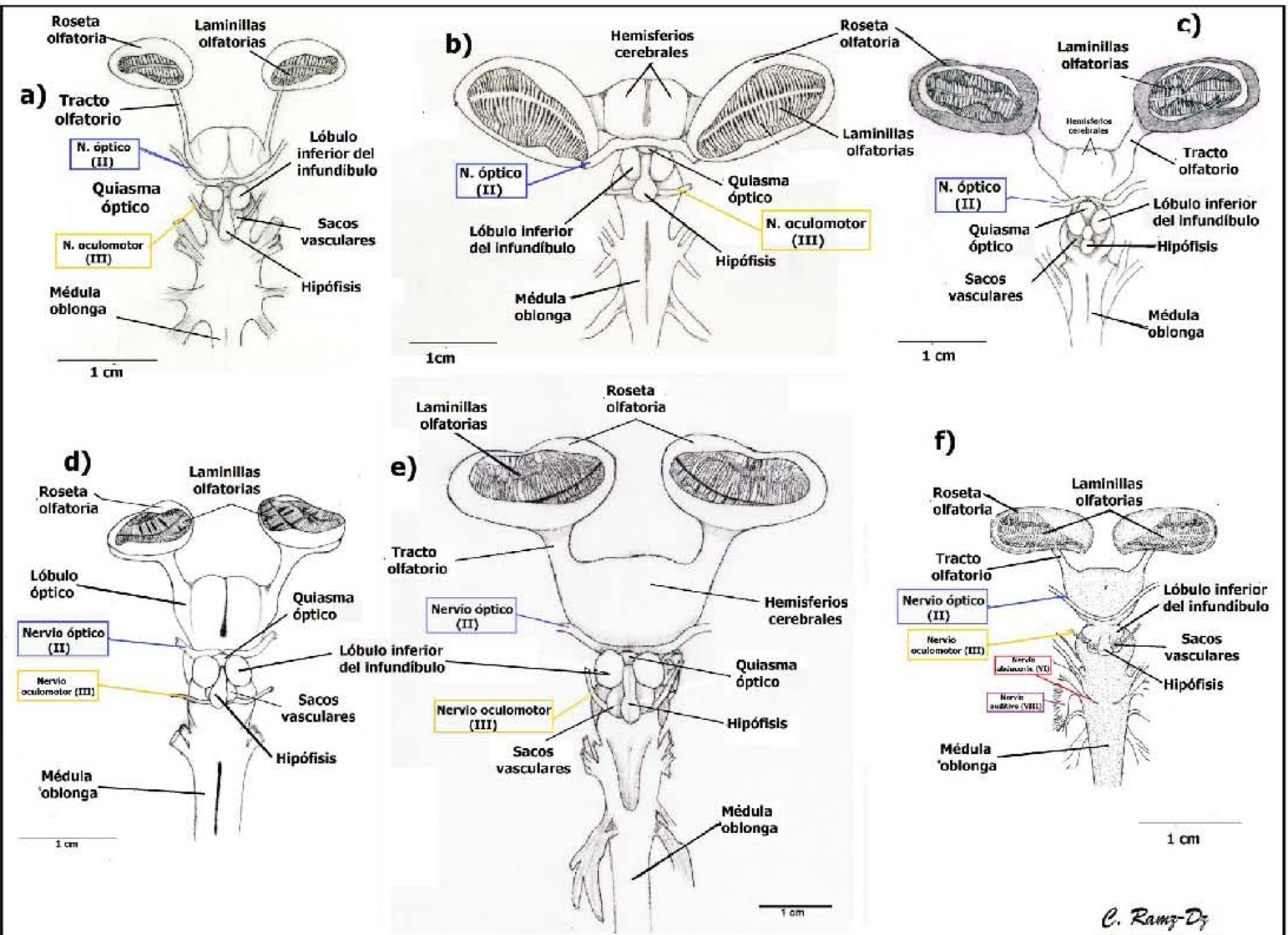
Tabla 3. Continuación

CARÁCTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Sacos vasculares</b>	no se observan	no se observan	pequeños	pequeños, redondeados	grandes y poco redondeados	tamaño casi igual al de los lóbulos inferiores y de aspecto redondeado
<b>Médula oblonga</b>	más angosta que el resto del encéfalo	igual de ancha que el resto del encéfalo	relativamente simple, más angosta que el resto del encéfalo.	igual de ancha que el resto del encéfalo (sin telencéfalo)	más angosta que el resto del encéfalo	un poco más angosta que el resto del encéfalo



**Fig. 19.** Cuadro comparativo en vista dorsal del encéfalo de los Batoidae.

- a) *N. brasiliensis*, b) *R. lentiginosus*, c) *R. texana*, d) *U. chilensis*,  
e) *D. sabina*, f) *G. micrura*.



**Fig. 20.** Cuadro comparativo en vista ventral del encéfalo de los Batoidae.

- a) *N. brasiliensis*, b) *R. lentiginosus*, c) *R. texana*, d) *U. chilensis*,  
e) *D. sabina*, f) *G. micrura*.



## **Aspectos comparativos del Sistema Olfatorio en los Batoidea**

En *Narcine brasiliensis* las rosetas olfatorias tienen forma ovalada casi redonda; son un poco más grandes que los hemisferios cerebrales y se encuentran orientadas hacia la parte ventral del encéfalo como el patrón del neurocráneo y son de coloración muy clara como el resto del encéfalo (Fig. 21a). Las laminillas olfatorias son extremadamente anchas; cuentan una amplia separación entre ellas por lo que se pueden observar los pliegues de la pared interna; el septo horizontal es extremadamente ancho (Fig. 22a). El número de laminillas oscila entre los 26 en la parte anterior, y 24 en la parte posterior.

En *R. lentiginosus* las rosetas olfatorias son muy grandes, más del doble del tamaño de los hemisferios cerebrales, de forma ovalada, con la parte posterior casi en contacto con los hemisferios cerebrales, más angosta y su pared dorsal de coloración clara (Fig. 21b). Las laminillas olfatorias son anchas, bien separadas unas de otras; el septo horizontal es poco ancho. Cada lamela en su borde final presenta un pequeño borde redondeado. El número de laminillas en la parte superior es de 42 y en la parte inferior oscila entre las 37-38 laminillas (Fig. 22b).

En el grupo de los Myliobatiformes, las rosetas olfatorias cuentan con características similares en las tres especies analizadas como la forma semicircular, además de que en tamaño suelen ser un poco más grandes que los hemisferios cerebrales, aunque en *D. sabina* se observa una diferencia en el tamaño, siendo la especie de éste orden que posee las rosetas más grandes (Fig. 21e). La abertura de la roseta olfatoria tiende a ser angosta en la parte media de la roseta en todos los organismos.



La roseta olfatoria en *U. chilensis* es pequeña y de forma elipsoidal. En el interior, las laminillas olfatorias son ligeramente gruesas con una pequeña prolongación al final de cada una, dicha prolongación es del mismo largo en todas las laminilla (Fig. 21d). El septo horizontal es delgado. Existe una separación visible entre laminillas no tan amplia como en *N. brasiliensis*. El número de laminillas en la parte superior oscila entre los 34-40 y en la parte inferior entre 36-42.

Sin embargo, las rosetas olfatorias de *D. sabina* son muy grandes (Fig. 21e); y las laminillas olfatorias muestran una marcada separación entre sí por lo que se puede observar los pliegues secundarios de la superficie laminar interna; en las laminillas centrales de ambas secciones (superior e inferior), se observa una prolongación en su extremo final (Fig. 22e). El número de laminillas en la parte superior es de 52-54 y en la parte inferior de 52-50. El septo horizontal es muy delgado.

En *G. micrura* las rosetas olfatorias son pequeñas y de coloración levemente oscura (Fig. 21f). Las laminillas olfatorias son gruesas y el espacio entre ellas es pequeño. Todas las lamelas cuentan con prolongaciones en su borde final aunque tienden a ser más largas en las de la parte superior. El número de laminillas superiores son 44 y el número las laminillas inferiores son 42. El septo horizontal que las divide es relativamente ancho (Fig. 22f).

Tabla 4. Cuadro comparativo de los componentes del sistema olfatorio en los Batoidea

CARÁCTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Roseta olfatoria</b>	pequeñas, de forma ovalada casi redonda, orientadas hacia la parte ventral del encéfalo	muy grandes, más del doble que los hemisferios cerebrales, de forma ovalada y coloración clara, con la parte interna más angosta	grandes, de forma elipsoide y de coloración muy oscura y orientadas diagonalmente	pequeñas, coloración clara y de forma elipsoidal, con el borde de su abertura más angosto en la parte media.	muy grandes, con la pared externa muy oscura elipsoidal y con la parte media de la abertura más angosto	pequeñas y de coloración levemente oscura, de forma elíptica
<b>Lamelas</b>	extremadamente anchas, con amplia separación entre ellas, se observan los pliegues de la pared interna	anchas y se encuentran bien separadas unas de otras; en el borde final de cada lamela presenta un pequeño borde redondeado	gruesas, con una pequeña separación entre ellas, no se puede observar su pared interna. Las laminillas de la zona media muestran en el borde terminal con una prolongación excesivamente grande	relativamente anchas, con una separación visible entre laminillas, con prolongaciones pequeñas en la parte final de todas las laminillas	gruesas, la separación entre ellas es muy marcada. Todas las laminillas muestran una pequeña prolongación en el extremo final	gruesas, con una pequeña separación entre ellas, prolongaciones en todas las laminillas; el bloque anterior de laminillas posee las prolongaciones más largas

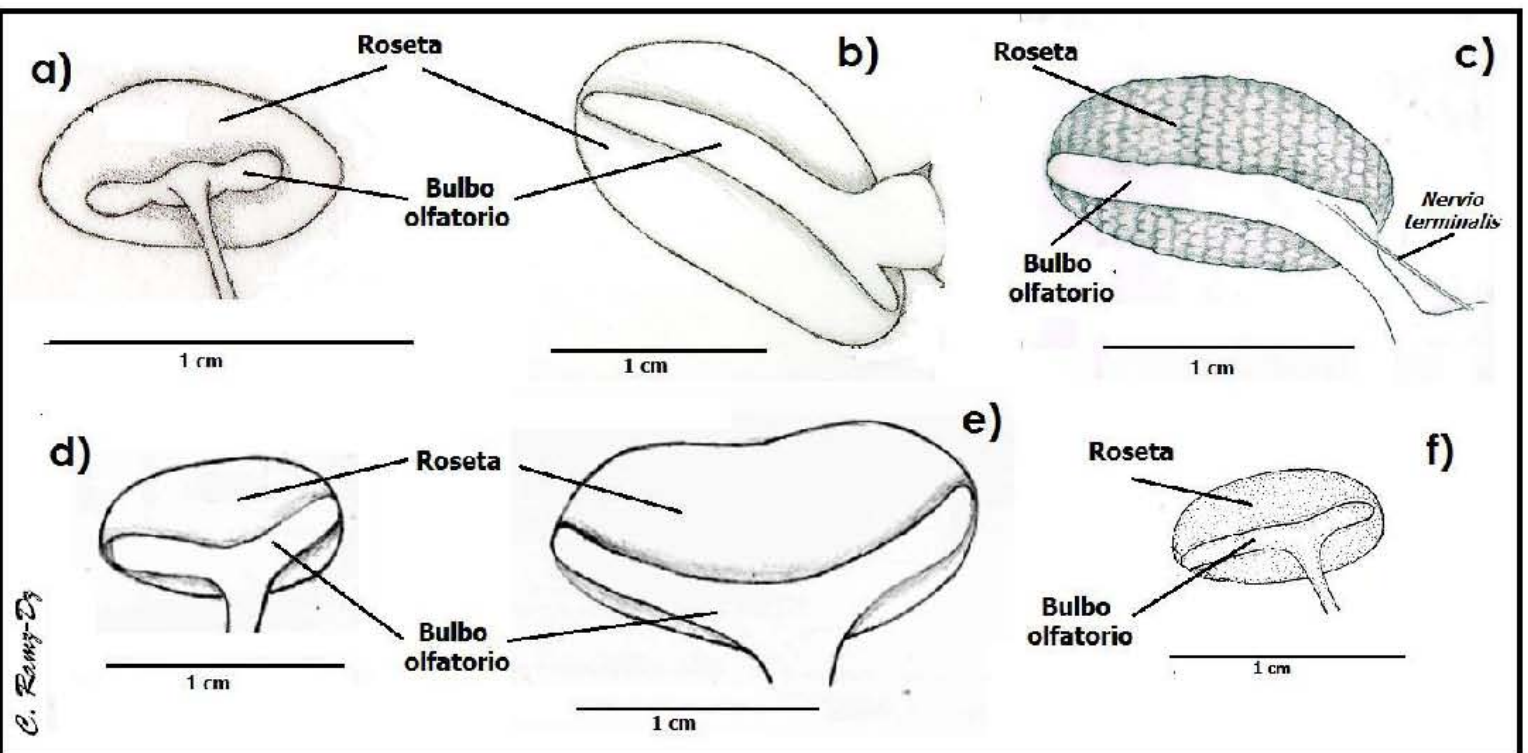
Tabla 4. Continuación

CARÁCTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Número de laminillas olfatorias</b>	superior: 26	anterior: 42	anterior: 30	anterior: 34-40	anterior: 52-54	anterior: 44
	inferior: 24	posterior: 37-38	posterior: 28	posterior: 36-42	posterior: 50-52	posterior: 42
<b>Septo horizontal</b>	muy ancho	ancho	muy delgado	relativamente delgado	relativamente delgado	relativamente ancho
<b>Bulbo olfatorio</b>	simétrico, trilobulado, ubicado en la parte media de la roseta olfatoria, no abarcan la totalidad del órgano	asimétrico con la parte interna muy pequeña, largos, abarcan toda la roseta,	alargados, angostos y asimétricos, con la parte interna muy pequeña, abarcan casi toda la roseta	simétrico, muy ancho, a lo largo de casi toda la roseta, en forma de V	simétrico, muy ancho, a lo largo de casi toda la roseta, de carácter curvo	asimétrico: la parte exterior más larga, delgado, casi a lo largo de toda la base de la roseta en forma de V
<b>Tracto olfatorio</b>	extremadamente delgado y notablemente largo, se inserta en el lóbulo central del bulbo	ausente	largo, se inserta en el extremo interno del bulbo, de tracto diagonal	relativamente corto y grueso	corto, muy ancho y aplanado	muy delgado, relativamente largo y aplanado

Tabla 4. Continuación

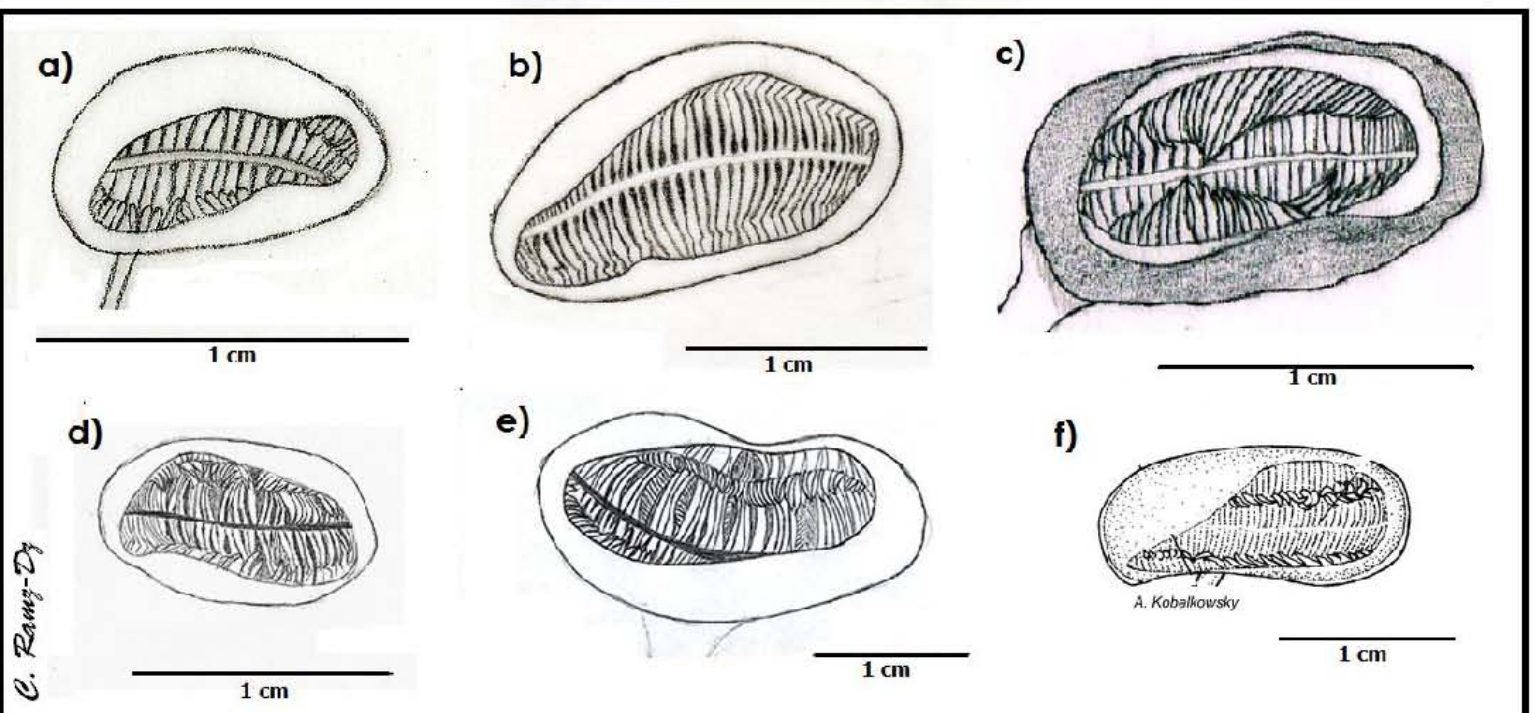
CARÁCTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Lóbulo olfatorio</b>	pequeño, poco desarrollado	grande y voluminoso, unido directamente al bulbo	relativamente grandes, de aspecto fusiforme y sin el límite anterior marcado	poco desarrollado y levemente definido	compactos y poco desarrollados	no se distinguen claramente de los hemisferios





**Fig. 21.** Cuadro comparativo en vista dorsal del sistema olfatorio de los Batoidea.

- a) *N. brasiliensis*, b) *R. lentiginosus*, c) *R. texana*, d) *U. chilensis*, e) *D. sabina*, f) *G. micrura*.



**Fig. 22.** Cuadro comparativo en vista ventral del sistema olfatorio de los Batoidae.  
a) *N. brasiliensis*, b) *R. lentiginosus*, c) *R. texana*, d) *U. chilensis*, e) *D. sabina*,  
f) *G. micrura*.



## **Aspectos comparativos del Sistema Óptico en los Batoidea**

Generalmente, el origen de ambos músculos oblicuos se localiza en la parte inferior de la cápsula nasal, orientados hacia la parte ventral de ésta. Sin embargo en el sistema óptico de *N. brasiliensis* el origen del músculo oblicuo superior (OS) es sobre la superficie dorsal de la cápsula olfatoria, en el borde interno del foramen del canal preorbital (Fig. 23a); además el origen del músculo oblicuo inferior (OI) se ubica en la superficie de la pared ventral del neurocráneo cerca de la parte media (Fig. 24a). Algo similar ocurre en *R. lentiginosus* y *R. texana*, cuyo origen del músculo OI está en la superficie ventral del neurocráneo aunque no llega a la parte media como en *N. brasiliensis* (Fig. 24b, c). En los Myliobatiformes el origen de los músculos oblicuos está en la superficie posterior de la cápsula olfatoria (Fig. 23d, e, f).

El origen de los músculos rectos es el más constante en todas las especies, localizándose en la parte posterior de la órbita ocular, alrededor de la base del pedicelo (Fig. 23 y 24).

La inserción en el globo ocular de los músculos recto interno (RI) y recto inferior (Rii), se localiza en la superficie dorsal y ventral respectivamente, por debajo de la inserción de ambos músculos oblicuos. Sin embargo el músculo recto inferior cruza por debajo del pedicelo ocular y se inserta en la superficie ventral del globo ocular. La inserción de los músculos recto superior (RS) y recto externo (RE) se ubican en la parte inferior del globo ocular; sin embargo, se encontró que en *U. chilensis*, el músculo RS presenta dos secciones, una de ellas, la superior, se inserta en el globo ocular y la segunda, la inferior, llega a la superficie ventral del proceso postorbital del neurocráneo (Fig. 23d).

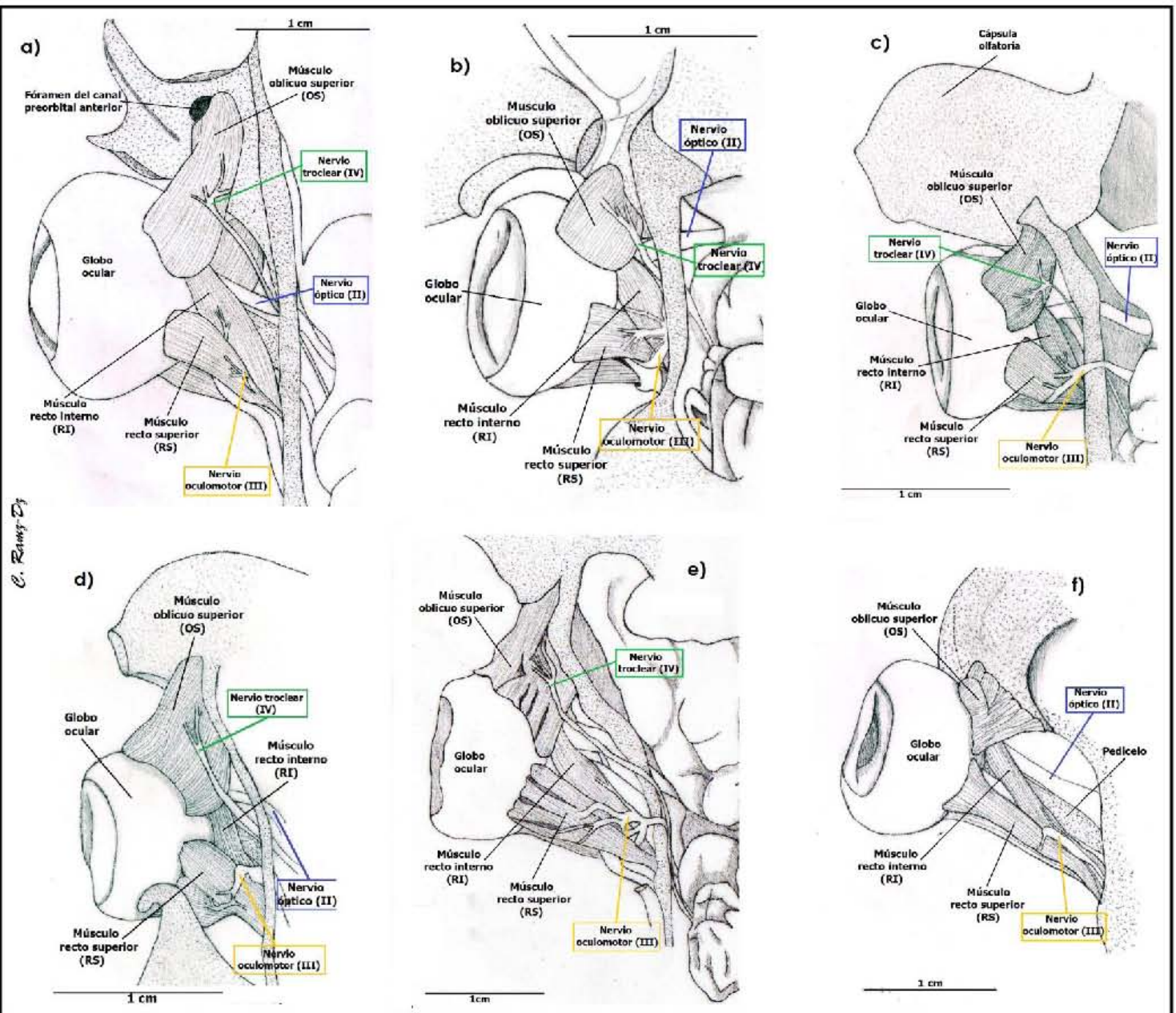


En todas las especies los músculos oblicuos son los que cuentan con el mayor grosor medio, y con excepción del OI en *N. brasiliensis*, la inserción es muy amplia. Para el conjunto de los músculos rectos se observan variaciones más notables en el grosor medio entre especies, siendo *G. micrura* la que presenta los músculos rectos más delgados y alargados (Fig. 23f y 24f).

El nervio troclear (IV) inerva al músculo oblicuo superior llegando hasta él, en la parte media de su borde lateral y ramificándose dentro del paquete muscular. El nervio oculomotor (III) inerva a los músculos: recto interno y recto superior, además del músculo recto inferior y el oblicuo inferior; sin embargo únicamente en el caso del músculo oblicuo, el nervio se ramifica en las fibras internas del músculo. Por último, el nervio abducente (VI) es el encargado de inervar al recto externo de forma exclusiva.







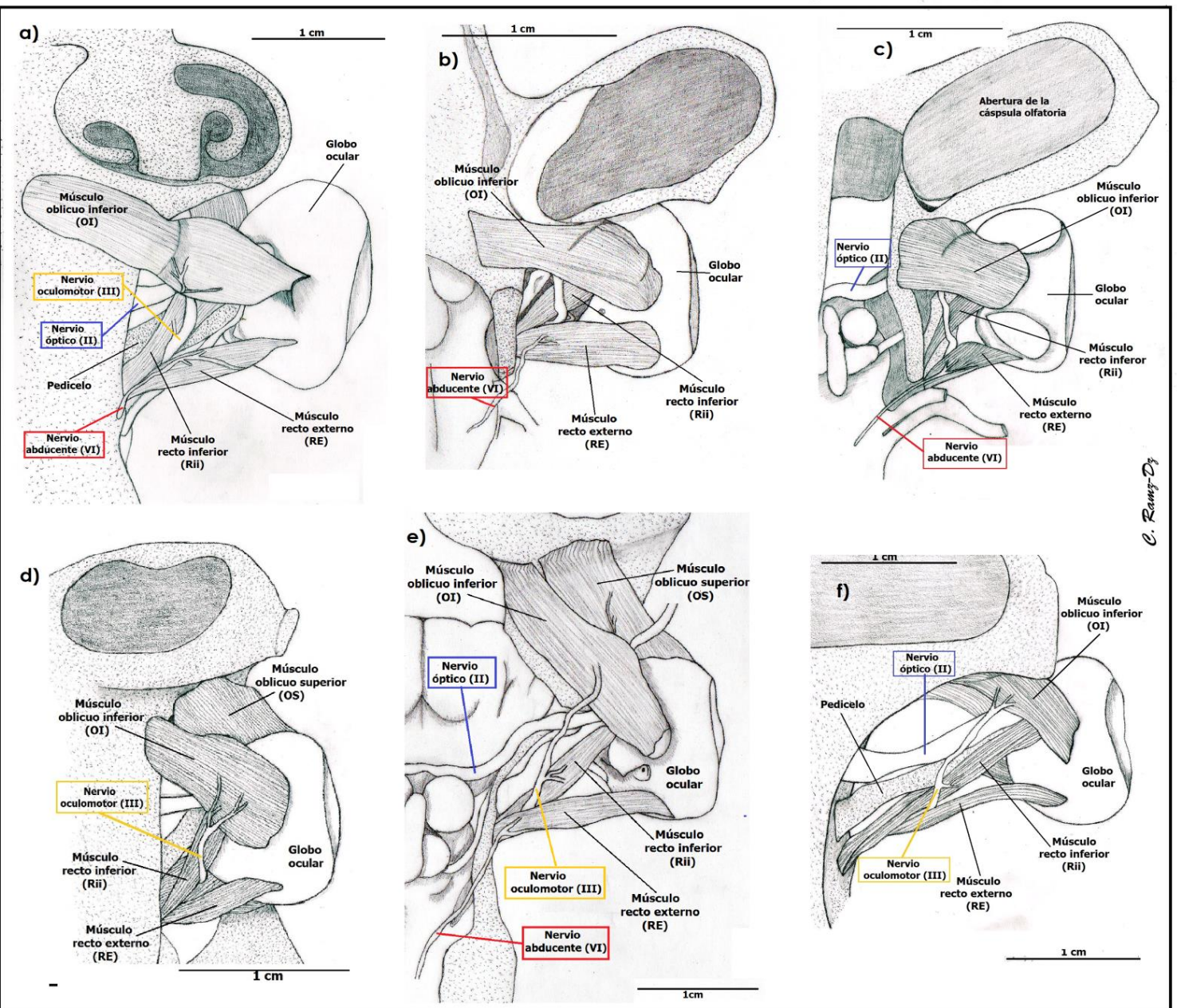
*E. Ramírez*

**Fig. 23.** Cuadro comparativo en vista dorsal del sistema óptico de los Batoidea.

- a) *N. brasiliensis*, b) *R. lentiginosus*, c) *R. texana*, d) *U. chilensis*, e) *D. sabina*,  
f) *G. micrura*.



*C. Ramírez*



**Fig. 24.** Cuadro comparativo en vista ventral del sistema óptico de los Batoidea.

- a) *N. brasiliensis*, b) *R. lentiginosus*, c) *R. texana*, d) *U. chilensis*, e) *D. sabrina*,  
f) *G. micrura*.





## **Aspectos comparativos del Sistema Estado-Acústico u Oído interno en los Batoidea**

El oído interno de *N. brasiliensis*, *U. chilensis* y *D. sabina* es relativamente compacto, con los canales verticales (anterior y posterior) formando un ángulo menor a 90° entre ellos; los tres órganos otoconiales son pequeños, sin embargo, el *sacculus* sigue siendo el de mayor tamaño (Fig. 25, 27, 28 y 30a, d, e). Se observa el pequeño ducto del canal semicircular que da una separación entre los órganos otoconiales y el “pilar”. Contrasta con lo registrado en *R. lentiginosus*, *R. texana* y *G. micrura*, en donde los canales verticales forman un ángulo menor a 90° de separación; éstas especies cuentan con un enorme *sacculus* y una *lagena* extremadamente reducida. No se observa el ducto del canal semicircular (Fig. 26, 6, 29 y 30b, c, f).

En vista dorsal, únicamente en *U. chilensis* y *D. sabina* el canal semicircular horizontal no sobresale del límite del canal posterior (Fig. 27a y 28a). El grosor de los canales semicirculares es 0.5 mm en todas las especies, con excepción de *N. brasiliensis* y *G. micrura* en donde son más delgados. El diámetro de las ámpulas de los canales semicirculares vertical anterior y horizontal son iguales; sin embargo, el diámetro del ámpula del canal vertical posterior es mayor con excepción de *N. brasiliensis* en donde las tres ámpulas son del mismo tamaño. *U. chilensis* posee el ducto endolinfático más largo y delgado de todas las especies analizadas (Fig. 30d). El *sacculus* de *R. texana* y *G. micrura* son los de mayor tamaño y poseen una forma casi esférica (Fig. 30c, f).

Tabla 6. Cuadro comparativo de los componentes del oído interno en los Batoidea

CARÁCTER	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Ángulo entre canales verticales</b>	<90°	>90°	>90°	<90°	<90°	>90°
<b>Grosor de canales semicirculares</b>	0.5 mm	0.5 mm	0.5 mm	0.5 mm	0.5 mm	0.4 mm
<b>Canal horizontal</b>	sobresale del borde del canal posterior	sobresale del borde del canal posterior	sobresale del borde del canal posterior	no sobresale del borde del canal posterior	no sobresale del borde del canal posterior	sobresale del borde del canal posterior
<b>Ámpulas</b>	el diámetro en las 3 ámpulas es el mismo	el diámetro del canal vertical posterior es mayor	el diámetro del canal vertical posterior es mayor	el diámetro del canal vertical posterior es mayor	el diámetro del canal vertical posterior es mayor	el diámetro del canal vertical posterior es mayor
<b>Órganos otoconiales</b>	<i>lagena</i> relativamente pequeña y alargada, levemente diferenciada	<i>lagena</i> muy pequeña y poco diferenciada del <i>sacculus</i>	<i>utrículus</i> pequeño, <i>sacculus</i> muy grande y <i>lagena</i> extremadamente pequeña pero bien diferenciada	pequeños, <i>utrículus</i> y <i>lagena</i> casi del mismo tamaño, <i>sacculus</i> el más grande	<i>utrículus</i> y <i>lagena</i> casi del mismo tamaño, <i>sacculus</i> relativamente más grande que los anteriores	<i>utrículus</i> pequeño, <i>sacculus</i> extremadamente grande y <i>lagena</i> pequeña pero no diferenciada

Tabla 6. Continuación

<b>CARÁCTER</b>	<i>N. brasiliensis</i>	<i>R. lentiginosus</i>	<i>R. texana</i>	<i>U. chilensis</i>	<i>D. sabina</i>	<i>G. micrura</i>
<b>Material exógeno</b>	presente	ausente	ausente	presente	ausente	ausente
<b>Pilar</b>	delgado	delgado	ancho	delgado	ancho	delgado
<b>Ducto del canal semicircular</b>	se observa	no se observa	no se observa	se observa	se observa	se observa
<b>Canal endolinfático</b>	relativamente largo	extremadamente corto	relativamente largo y delgado	extremadamente largo y delgado	relativamente largo	relativamente corto
<b>Clasificación según Evangelista et al. (2010)</b>	grupo 2	grupo 3	grupo 3	grupo 1	grupo 1	grupo 2

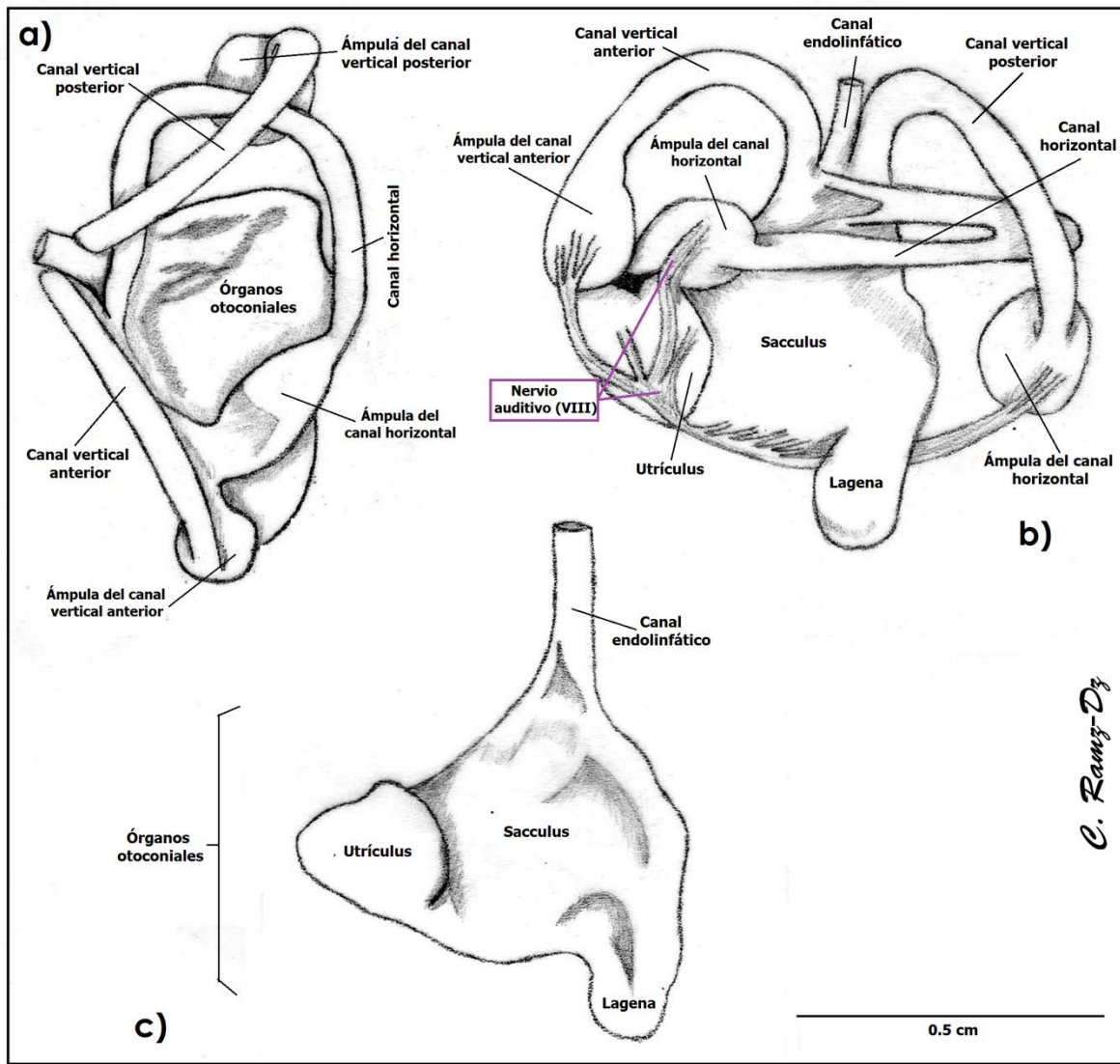


Fig. 25. Estructura del oído interno de *N. brasiliensis*, a) vista dorsal, b) vista lateral, c) órganos otoconiales

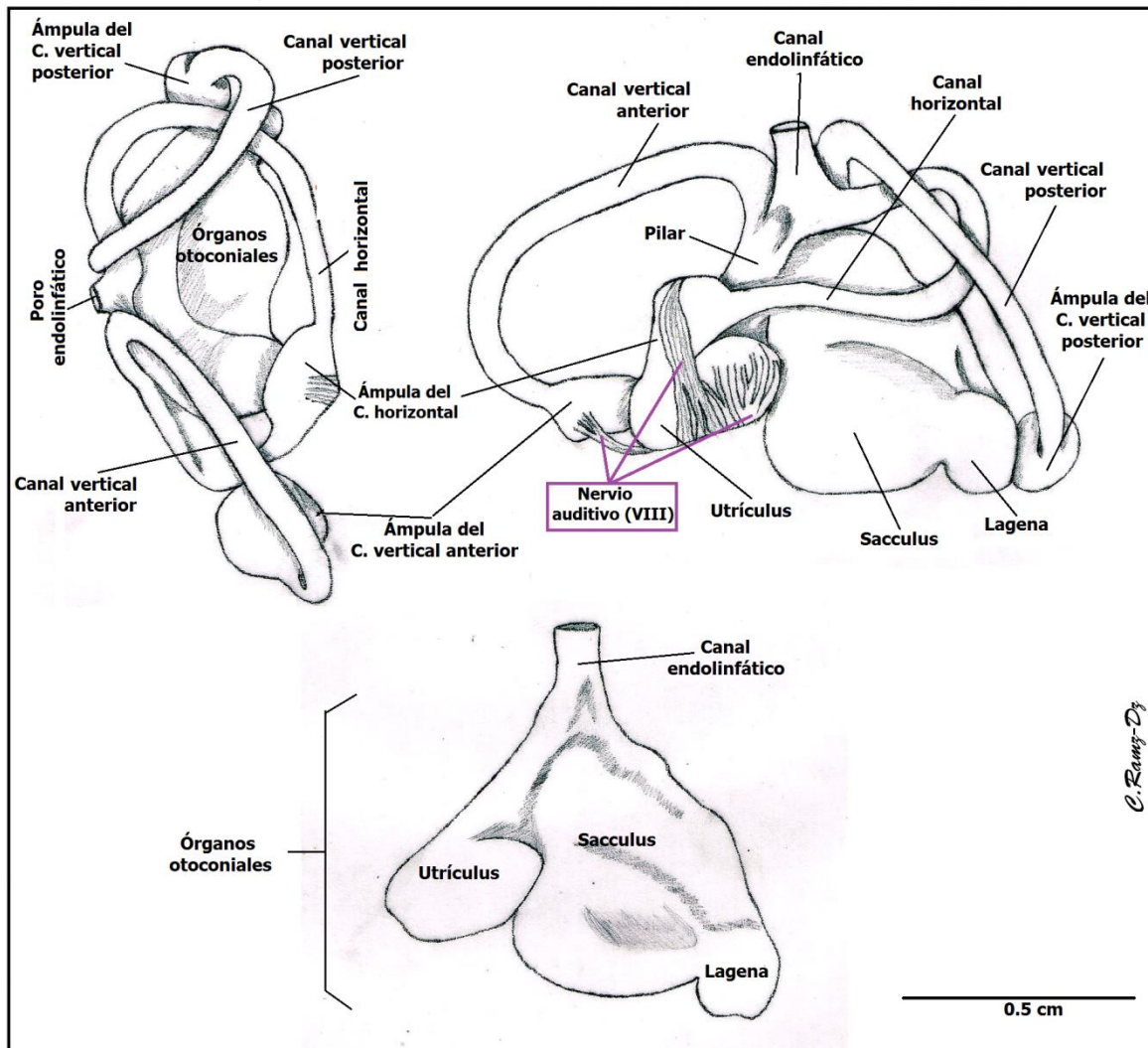


Fig. 26. Estructura del oído interno de *R. lentiginosus*, a) vista dorsal, b) vista lateral, c) órganos otoconiales

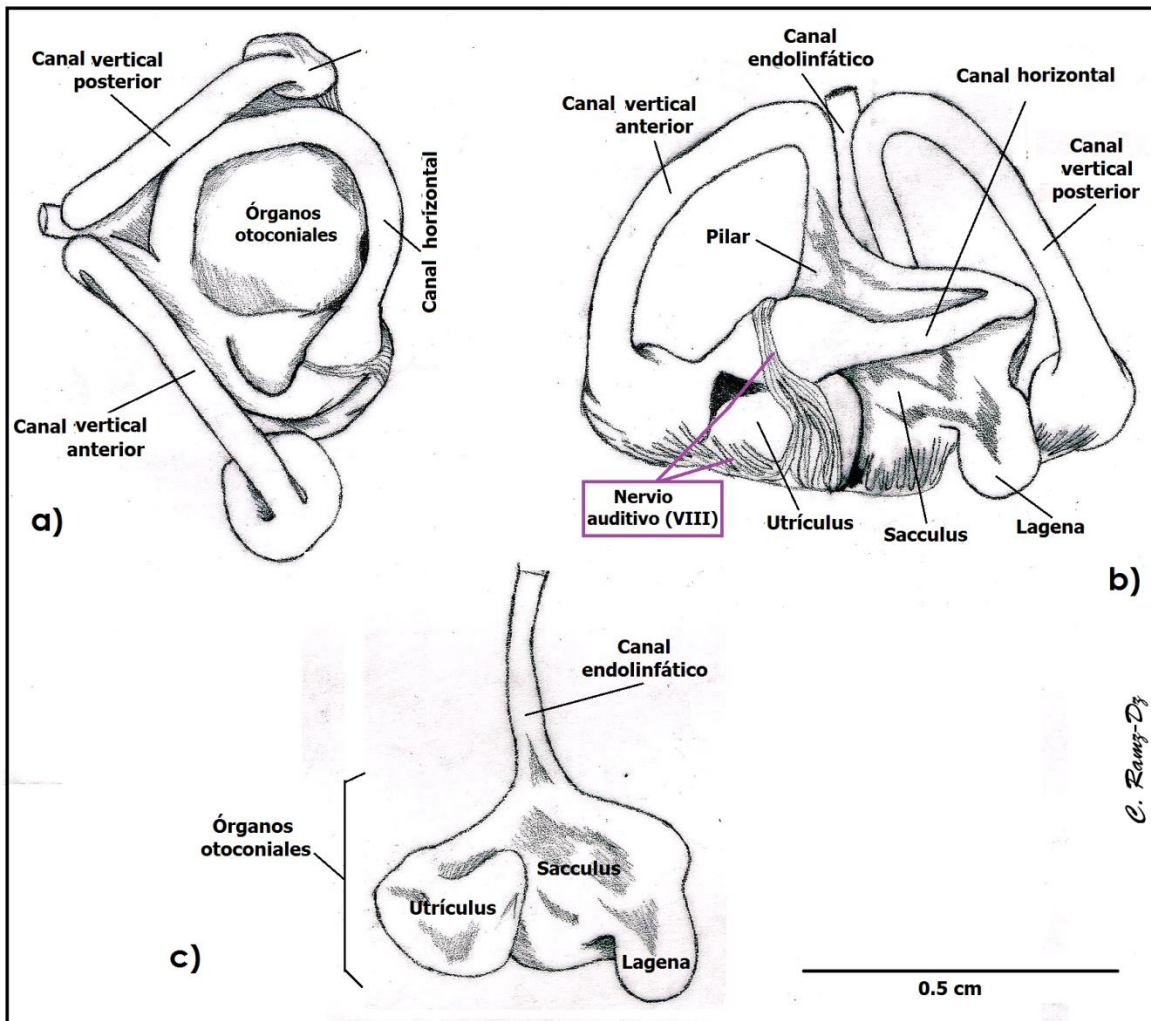
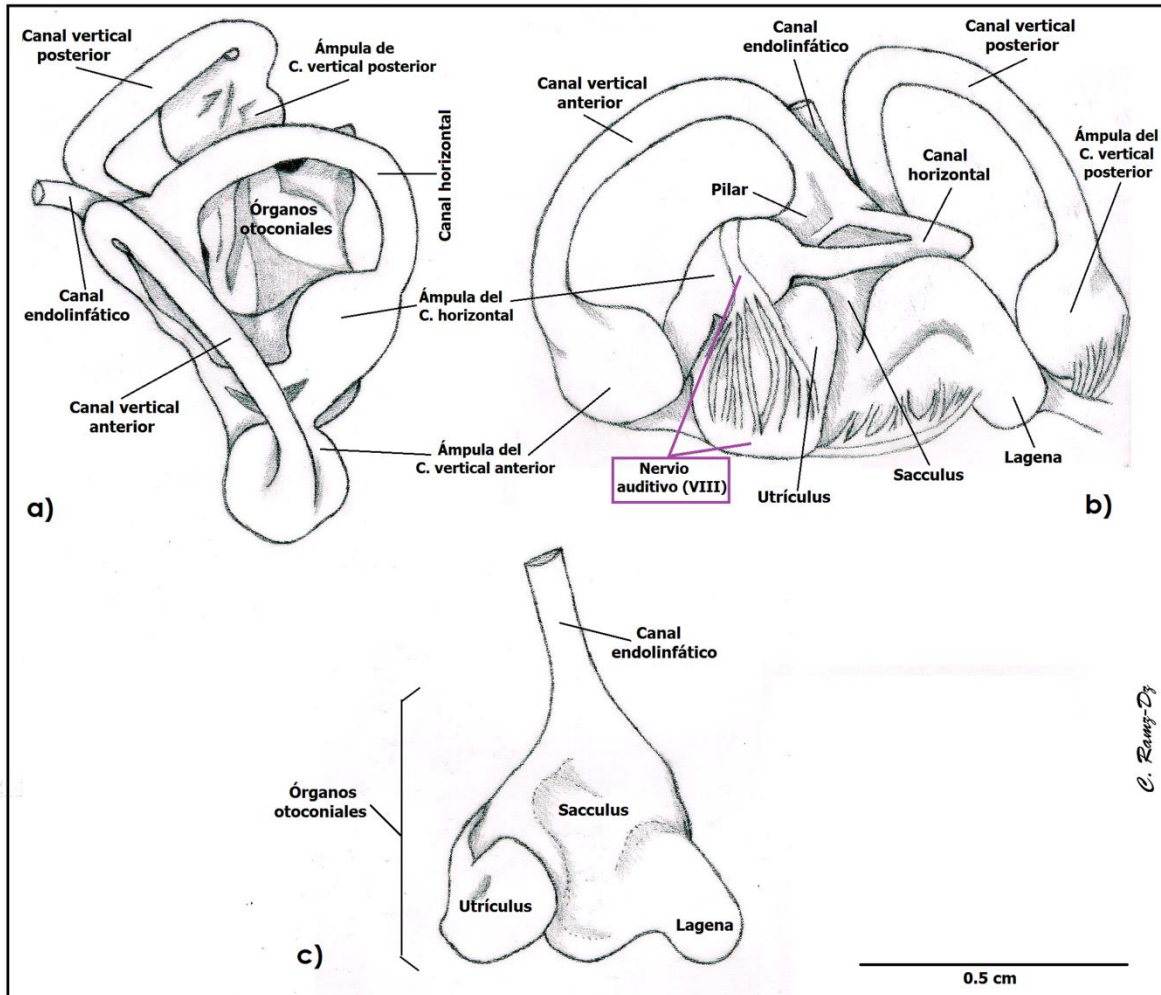
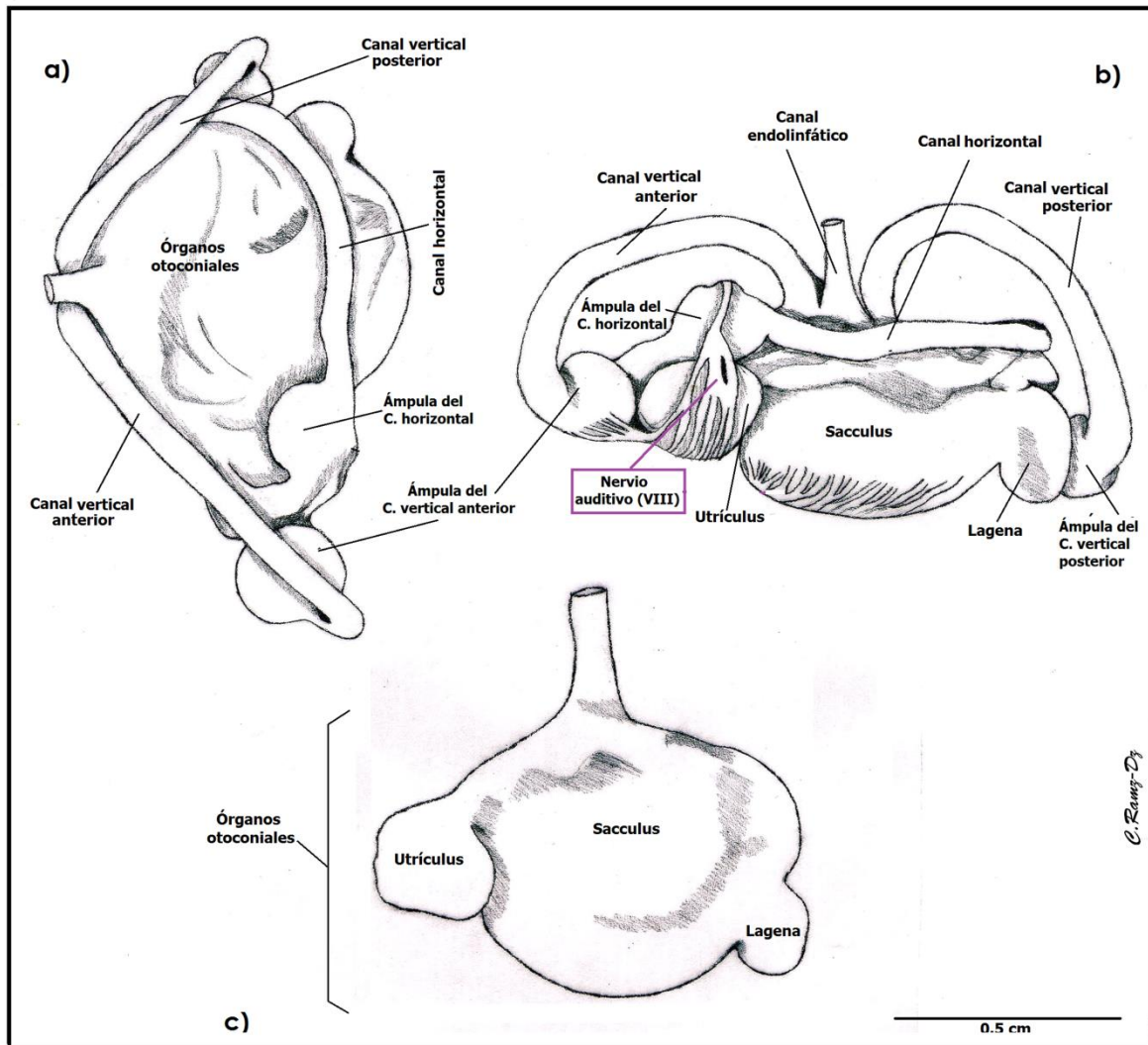


Fig. 27. Estructura del oído interno de *U. chilensis*, a) vista dorsal, b) vista lateral, c) órganos otoconiales

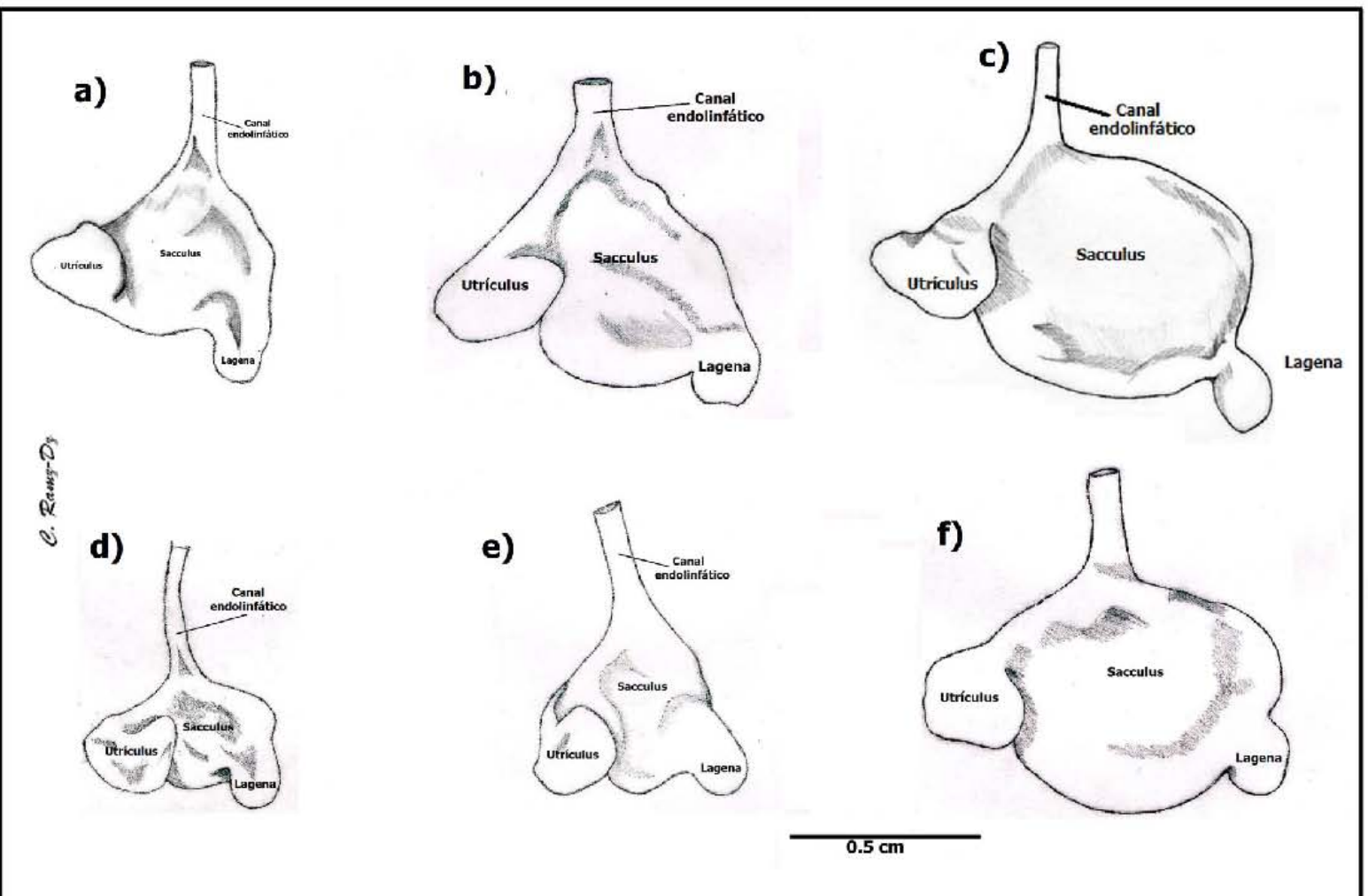


**Fig. 28.** Estructura del oído interno de *D. sabina* a) vista dorsal, b) vista lateral, c) órganos otoconiales



**Fig. 29.** Estructura del oído interno de *G. micrura* a) vista dorsal, b) vista lateral, c) órganos otoconiales





**Fig 30.** Comparativo de los órganos octoconiales en los Batoidea. a) *N. brasiliensis*, b) *R. lentiginosus* c) *R. texana*, d) *U. chilensis*, e) *D. sabina*, f) *G. micrura*.



## DISCUSIÓN

El presente trabajo muestra diferencias morfológicas en algunos de los componentes del neurocráneo, encéfalo y órganos sensoriales entre los grupos taxonómicos estudiados, dentro de los cuales la presencia/ausencia del cartílago rostral y el número de fontanelas en el neurocráneo; la simetría/asimetría y foliación del cerebelo; la forma del bulbo olfatorio, el tamaño de las rosetas y el número de laminillas en el sistema olfatorio; el origen, la inserción y el tamaño de los músculos extraoculares en el sistema visual; así como el tamaño de los órganos otoconiales y la presencia de material exógeno en el sistema estatoacústico, constituyen las diferencias más significativas.

Como en todos los vertebrados existe una relación estructural directa entre el cráneo, el encéfalo y los principales órganos sensoriales. Mientras que el encéfalo, los órganos del olfato y del oído interno se encuentran encerrados en el neurocráneo, los órganos de la visión están protegidos en las órbitas oculares. Así, el estudio de cualquiera de estos componentes anatómicos, implica necesariamente el conocimiento de los restantes.

### **Neurocráneo**

La organización estructural del neurocráneo de los Batoidea examinados corresponde al patrón morfológico general de los Elasmobranchii, sin embargo, se reconoce una diversidad en sus componentes.

Se determinaron los siguientes caracteres diferenciales entre grupos de batoideos: a) presencia o ausencia del cartílago rostral, b) número de



fontanelas en el dorso del neurocráneo, y c) presencia de los procesos postorbitarios.

➤ Presencia de cartílago rostral → El aspecto más notable fue la presencia o ausencia del cartílago rostral. El grupo de rayas con neurocráneo con cartílago rostral está conformado por: *Narcine brasiliensis*, *Rhinobatos lentiginosus* y *Raja texana*. El grupo de especies con neurocráneo sin cartílago rostral, conforma a los Myliobatiformes (*Urotrygon chilensis*, *Dasyatis sabina* y *Gymnura micrura*).

En los primeros estudios del neurocráneo en batoideos, se afirmaba que la presencia de un cartílago rostral era una sinapomorfia de los Gnathostomata, sin embargo estudios posteriores muestran registros, de la presencia de la trabécula craneal (estructura cartilaginosa involucrada en el desarrollo inicial del cartílago rostral y otros componentes de la zona etmoidal-orbital) también en Agnatha y Cyclostomata (Miyake *et al.* 1992).

➤ Número de fontanelas → Otro carácter discriminatorio es el número de las fontanelas en el neurocráneo. Se agruparon a las especies de éste estudio en dos categorías: el grupo que incluye a *N. brasiliensis*, *R. lentiginosus* y *R. texana*, presenta dos fontanelas (anterior y posterior); y el grupo que presenta una sola fontanela, conformado por las especies de Myliobatiformes (*U. chilensis*, *D. sabina* y *G. micrura*) quienes presentan únicamente una fontanela, la posterior.

Existe en la literatura una amplia confusión de términos de las aberturas craneales dorsales. La primera abertura es nombrada como “fontanela anterior” por Gegenbaur (1872) y Parker (1879) en los Selachii y en los



Batoidea por Nishida (1990), Díaz de Astarloa & Mabragaña (2004) y Carvalho *et al.* (2005), sin embargo, Fechhelm & McEachran (1984), Maisey (2004) y Miyake *et al.* (1992) la denominan “precerebral”. La abertura dorsal más posterior del neurocráneo es llamada “fontanela posterior” por Nishida (1990) y Carvalho *et al.* (2005); Fechhelm & McEachran (1984) la denominan como “fontanela anterior”; para Miyake *et al.* (1992) es la “fontanela frontoparietal”; y en los trabajos específicos sobre los Myliobatiformes como el de Rosenberger (2001) y González-Isáis & Montes (2004) se menciona únicamente como “fontanela”; mientras que Handy (1960) menciona que sobre la superficie dorsal del neurocráneo, posterior a la llamada “fontanela anterior” existe otra abertura o fontanela denominada “supracraneal”.

Además de la presencia de las dos fontanelas craneales, *N. brasiliensis* muestra sobre el apéndice rostral un amplio espacio elíptico, el cual fue nombrado, en el presente trabajo, como “fosa rostral”.

➤ Procesos postorbitarios → Es especialmente notable el extremado desarrollo de los procesos postorbitales y su aspecto cuadrado en los Myliobatiformes examinados. Asimismo, este carácter muestra variación en las tres especies, como son las pequeñas ornamentaciones en ambos ángulos de cada proceso postorbitario y la división en dos secciones en *G. micrura* descrito anteriormente por Kobelkowsky & Estala-Ramírez (2009).

### Otros aspectos

Se confirma la ausencia del cartílago rostral y la presencia únicamente de la fontanela posterior en los Myliobatiformes descrita anteriormente por Nishida (1990) y González-Isáis & Montes (2004).



En general, los Torpediniformes, de acuerdo con la clasificación de Nelson (2006) son el grupo basal de los batoideos. Ellos muestran en el neurocráneo una serie de caracteres esqueléticos plesiomórficos como: amplio cartílago rostral, la presencia de las fontanelas anterior y posterior, así como la ausencia del proceso postorbital (McEachran *et al.* 1996). Lo anterior, confirma la posición basal de los Torpediniformes en los Batoidea.

Si bien, *R. lentiginosus* y *R. texana* comparten con *N. brasiliensis* estos caracteres, los Rajiformes no cuentan con los grandes procesos laterales del rostro que se encuentran cubiertos por bandas de tejido fibroso, siendo estas dos características únicas para las rayas eléctricas (Fechhelm & McEachran, 1984; Miyake, *et al.* 1992). Dichas bandas de tejido además de dar protección y soporte a las delgadas ramificaciones de los procesos laterales, resguardan las terminales electroreceptoras de la línea lateral.

### **Encéfalo**

La organización del encéfalo de las especies de Batoidea estudiadas en el presente trabajo, corresponde al patrón morfológico general de los Elasmobranchii, sin embargo se reconoce una diversidad de situaciones estructurales.

Dicha organización coincide con la descrita por Masai (1963) de *Notorhynchus platycephalus* y la de Gilbert (1973) de *Squalus acanthias*, consistente en las tres divisiones primarias del encéfalo (prosencefalo, mesencefalo y rombencefalo), y las subdivisiones del prosencefalo en



telencéfalo y diencéfalo, y las del rombencéfalo en el metencéfalo y el mielencéfalo.

En el presente estudio de especies representativas de seis familias de Batoidea, se reconocen dos grupos de encéfalos de acuerdo con su simetría. El grupo que muestra el encéfalo simétrico está formado por *N. brasiliensis*, *R. texana* y *G. micrura*, mientras que el que lo tiene asimétrico está formado por *R. lentiginosus*, *U. chilensis* y *D. sabina*.

Dicha asimetría es debida a la forma y la lobulación del cerebelo y se reconoció a *D. sabina* por su intensa lobulación y por su orientación dextrógira o levógira. En *R. lentiginosus* tanto la asimetría como la lobulación son menos notables.

En segundo término, se confirmó como carácter morfológico notable, la presencia de los lóbulos eléctricos en *N. brasiliensis*, y la ausencia de los tractos olfatorios de *R. lentiginosus*.

Los caracteres morfológicos del encéfalo de los elasmobranquios han sido relacionados con aspectos biológicos, de comportamiento y ambientales de las especies. A pesar de que los conocimientos acerca de las capacidades cognitivas de los condriictios son limitados, se pueden inferir los cambios y adaptaciones en el desarrollo cerebral de los organismos debido a las presiones que ejercen los diferentes hábitats y el proceso de selección de las especies que se distribuyen en ellos.

Se han establecido correlaciones ecológicas y de comportamiento con el tamaño del cerebro (Lisney *et al.* 2008; Yopak, 2012). Factores ecológicos, como un estilo de vida activo y depredador, natación rápida y activa, o un patrón de locomoción altamente maniobrable también puede ser



correlaciones funcionales importantes con respecto al tamaño del encéfalo (Lisney & Collin, 2006)

En el presente estudio, las especies que presentan el encéfalo relativamente más largo que el resto (*U. chilensis* y *D. sabina*), muestran una dieta altamente variada, además de que son especies muy activas en la captura de sus presas, pues se ha demostrado que *D. sabina* se alimenta casi continuamente a lo largo tanto del día como de la noche (Maruska & Tricas, 1998); con lo anterior se confirma la perspectiva ecológica, mencionada por Yopak (2012), donde concluye que las especies con el encéfalo relativamente más largo en relación con el tamaño corporal, son depredadores más activos y ágiles. En contraste, la especie que muestra un encéfalo relativamente pequeño (*N. brasiliensis*) tienen una lista de presas restringida en donde predominan los gusanos poliquetos y su estrategia de alimentación se basa en el forrajeo, lo cual no exige grandes requerimientos motores en comparación con los cazadores más ágiles (Yopak & Frank, 2009).

Además de las relaciones directas entre las estrategias de alimentación y el tamaño cefálico, también se han trazado relaciones directas entre el tamaño del encéfalo y los diferentes niveles de inversión materna, más allá del saco vitelino, observándose un vínculo entre matrotrofia y el tamaño del encéfalo (Mull *et al.* 2011), por lo que aunado a la estrategia de alimentación, el tamaño del encéfalo de *D. sabina*, es consistente con lo esperado para la biología que esta especie presenta.

Cabe resaltar que la condición primitiva del cerebelo (carácter plesiomórfico) consiste en un par de lóbulos, siendo el lóbulo anterior el que se superpone, en parte, sobre el techo óptico, y el lóbulo posterior, el



que cubre una parte del cuarto ventrículo (Hofmann, 1999). Sin embargo, existen especies de batoideos que presentan como sinapomorfía la división en dos secciones del lóbulo anterior (lóbulo anterior-rostral y lóbulo anterior-caudal), dichas secciones se organizan independiente una de otra, lo que provoca asimetría del encéfalo.

Se confirma la asimetría y foliación del cerebelo en *U. chilensis* descrita anteriormente por Walker & Sherman (2001) y en *D. sabina* por Puzdrowski & Leonard (1992) y Puzdrowski & Gruber (2009). Además de confirmarse las tres diferentes morfologías cerebelares en *D. sabina*, que pueden diferenciarse debido a la posición del lóbulo anterior caudal con relación a la línea media del encéfalo, descritas también por Puzdrowski & Gruber (2009); sin embargo, se difiere en el porcentaje de recurrencia en la orientación hacia la izquierda del organismo, del lóbulo, debido a que en el presente estudio se tuvo una recurrencia del 43% y no del 24% como fue descrito por los citados autores.

Es notable la condición asimétrica de *R. lentiginosus* que no ha sido descrita anteriormente. Sin embargo a diferencia de las especies Myliobatiformes con cerebelo asimétrico, la superficie del cerebelo de *R. lentiginosus* es lisa.

El cerebelo es una estructura conservada que se encuentra en todos los Gnathostomata (Csilla, 2011); el cerebelo de los condriictios ha sido asociado a la integración de información motorsensorial, las habilidades en el movimiento locomotor y/o captura de presas, y junto con el telencéfalo recibe datos primarios de la visión (Nieuwenhuys, 1982; Lisney & Collin, 2006; Yopak & Montgomery, 2008; Puzdrowski & Gruber, 2009).





Relacionado con lo anterior y teniendo en cuenta que *D. sabina* realiza excavaciones mecánicas en la arena, con movimientos de las aletas pectorales en combinación con la boca para desplazar bajo su cuerpo la arena que cubre a la presa enterrada (Maruska & Tricas, 1998), podría ser un punto importante en la explicación de la presencia de un cerebelo de proporciones grandes y altamente lobulado.

Tanto en condriictios como en mamíferos, el volumen del cerebelo (foliación) y el telencéfalo (o neocortex, que es el subcomponente del telencéfalo en mamíferos) se incrementa desproporcionalmente con relación al tamaño del encéfalo, de tal manera que encéfalos de gran tamaño están compuestos en su mayoría por estos dos elementos (Yopak *et al.* 2010).

Inicialmente, se propuso que la variación en la morfología del cerebelo se da principalmente como una alternativa al problema de tener una estructura cerebral aumentada y un volumen craneal fijo. Sin embargo, Puzdrowski & Gruber (2009) mencionan que debido a lo anterior, la distribución de las morfologías del cerebelo probablemente sería al azar. Además la distribución de las frecuencias en las morfologías del cerebelo tampoco parecen estar relacionadas con el sexo o el tamaño del organismo, ni con la forma o asimetría de la bóveda craneal.

### **Órganos sensoriales**

Considerando que en los vertebrados los sistemas olfatorio, óptico y estato-acústico son los tres sistemas sensoriales más estrechamente relacionados con el encéfalo desde el punto de vista estructural, en el



presente trabajo se realizó su descripción morfológica y su comparación entre las especies representativas de seis familias de Batoidea.

De dichos sistemas sensoriales, el olfatorio es el que mostró una mayor diversidad morfológica.

Se han realizado diferentes estudios para determinar la importancia específica de algún sentido en los elasmobranquios, principalmente en cuanto a la alimentación se refiere, sin embargo cada vez es más frecuente concluir que los sistemas sensoriales no actúan aislados unos de otros, sino que pueden ser utilizados en conjunto para captar la información. Ésta la procesan de forma conjunta para elevar su eficiencia a la hora de alimentarse, encontrar pareja, evitar depredadores o encontrar rutas oceánicas. El rango en el que cada uno de los sistemas sensoriales opera depende de las cualidades del mismo, la fuerza del estímulo, y las características físicas del medio ambiente que afectan la transmisión de la señal (Bleckmann & Hofmann, 1999; Hueter *et al.* 2004; Csilla & Correia, 2008; Gardiner, 2012).

### Sistema olfatorio

De acuerdo con Romer & Parson (1978) el olfato en los vertebrados es el sentido más importante, por lo que los centros cerebrales más altamente desarrollados, surgen en un área primariamente conectada con el olfato.

La organización del sistema olfatorio de las especies de Batoidea consideradas en el presente estudio, corresponde al patrón morfológico de los Elasmobranchii, consistente en las rosetas olfatorias protegidas por las cápsulas olfatorias, y que están formadas principalmente por las



laminillas olfatorias, los bulbos olfatorios, que se continúan como tractos olfatorios o nervios craneales olfatorios (I), y los lóbulos olfatorios, que son continuos con los hemisferios cerebrales.

La principal diferencia del sistema olfatorio de los elasmobranquios con relación a los osteíctios es la constitución de las cápsulas olfatorias, la forma de las rosetas olfatorias y la longitud de los tractos olfatorios. Mientras que en los elasmobranquios las cápsulas olfatorias son una continuación del neurocráneo, en los teleósteos está formada por varias piezas esqueléticas, las cuales son los huesos nasal, lacrimal, prefrontal y etmoides. Mientras que en los elasmobranquios las narinas están solo parcialmente divididas en dos orificios, en la mayoría de los teleósteos están formadas por un orificio incurrente y otro excurrente. Mientras que en los elasmobranquios los tractos olfatorios tienen un trayecto corto dentro del neurocráneo, en los teleósteos adicionalmente recorren las órbitas oculares.

Dentro del conjunto de especies de Batoidea de este estudio, se reconoció la diversidad del sistema olfatorio, por algunas diferencias de las formas de sus componentes.

La especie de Batoidea con el sistema olfatorio menos desarrollado es *N. brasiliensis*, en contraste con *R. lentiginosus*, *R. texana* y *D. sabina*.

Particularmente las rosetas olfatorias son de mayor tamaño relativo en *R. lentiginosus* y *R. texana*, sin embargo la especie con mayor número de laminillas olfatorias fue *D. sabina*.



Mientras que en la mayoría de las especies de rayas, los bulbos olfatorios recorren casi toda la longitud de las rosetas olfatorias y los tractos olfatorios son gruesos, en *N. brasiliensis* dichas rosetas son relativamente cortas y los tractos son delgados

Las diferencias significativas en la morfología del sistema olfatorio en base a los diferentes hábitats, sugiere que las presiones funcionales han dado lugar a la morfología del sistema, y por lo tanto a las diferentes capacidades olfativas (Maruska & Tricas, 1998; Schluessel *et al.* 2008).

Los tiburones y rayas bentopelágicos como *Sphyrna tiburo* y *D. sabina* poseen las rosetas olfatorias más grandes y con un alto número de laminillas, las cuales cuentan con una amplia superficie de epitelio olfatorio (Meredith & Kajiura, 2010 y Gardiner, 2012).

Schluessel *et al.* (2008) sostienen que dentro del grupo de organismos bentopelágicos, los individuos cuya alimentación se basa principalmente de gusanos poliquetos, generalmente poseen una cantidad mayor de laminillas olfatorias, lo anterior podría estar relacionado con la necesidad de rastrear olfativamente a su presa.

Durante la ontogénesis, el crecimiento de las rosetas olfatorias y con ello, la superficie del epitelio sensorial, aumenta conforme el tamaño corporal lo hace, sin embargo, no puede ser considerado proporcional a éste ya que es diferente en todas las especies (Teiss *et al.* 2009; Meredith & Kajiura, 2010; Schluessel *et al.* 2010).

Con respecto a las laminillas olfatorias, cada una cuenta con pliegues secundarios que aumenta el área de la superficie olfativa; debido a ello, el



tamaño de la roseta olfatoria podría no estar relacionado directamente con el número de laminillas que presenta puesto que no se necesita tener una mayor cantidad de laminillas por roseta si se cuenta con un tamaño considerable de ellas.

Teniendo en cuenta la información anterior, se puede inferir que *R. lentiginosus*, *R. texana* y *D. sabina* son las especies, de este estudio, que cuentan con el sentido del olfato más desarrollado, debido a las características de sus rosetas y/o laminillas. *R. lentiginosus*, posee unas rosetas olfatorias de gran tamaño con respecto al resto de los componentes del encéfalo, y además posee una considerable cantidad de laminillas olfatorias (aunque no es la especie con el mayor número). *R. texana*, aunque cuenta con unas rosetas olfatorias de tamaño considerable, el número de laminillas olfatorias es bajo, sin embargo, esto podría ser compensado con el aumento de la superficie sensorial al tener prolongaciones en el borde final de cada laminilla olfatoria. En contraste, *D. sabina* posee unas rosetas pequeñas en comparación con las especies de Rajiformes, sin embargo el número de laminillas olfatorias tanto superiores como inferiores es el más alto en las especies analizadas y la cantidad coincide con lo descrito anteriormente por Meredith & Kajiura (2010) para ésta especie.

Haciendo una relación con la biología de los organismos, y basándose en la estrategia y los hábitos de alimentación que utilizan estos organismos, los Rajiformes al tener presas con una mayor movilidad sobre el fondo marino de sustrato grueso, obtiene información olfativa pero además puede recurrir al uso de otros sentidos, como la visión, para la obtención de información más completa sobre su medio para la localización de sus presas; caso similar puede ocurrir con *D. sabina* ya que en combinación



con los electroreceptores, el olfato juega un papel muy importante en la detección a las presas enterradas o sobre en el sustrato ya sea de día o de noche, puesto que realiza una inspección de la zona manteniéndose inmóvil sobre la superficie y una vez que localiza a la presa excava mecánicamente la arena con movimientos ondulatorios de las aletas pectorales y la boca para desplazar la arena bajo su cuerpo y exponer a la presa (Maruska & Tricas, 1998).

Sin embargo, la importancia funcional de dichas diferencias morfológicas aún es desconocida puesto que a pesar de las diferencias en el número de laminillas o la superficie sensorial entre las especies, los umbrales olfativos no difieren significativamente entre los elasmobranquios (Gardiner, 2012).

Con respecto al bulbo olfatorio, es especialmente notable la forma trilobulada en *N. brasiliensis* y la asimetría tanto en los Rajiformes como en *G. micrura*, quienes muestran la parte interna del bulbo de menor longitud. Otro aspecto resaltable es la excesiva reducción o ausencia del tracto olfatorio en *R. lentiginosus*, la cual no había sido descrita anteriormente.

### Sistema óptico

La organización del sistema óptico de los batoideos examinados corresponde al patrón morfológico de los vertebrados, y en particular al de los condriictios (Romer & Parson 1978; Gilbert 1973).

En el presente trabajo se reconoció una mayor diversidad morfológica en los músculos extraoculares, que en el resto del sistema, identificándose



como los aspectos notables, a) la división de un músculo en dos secciones, y b) la inserción atípica de algunos músculos.

Así, se reconoció la división en dos secciones de los músculos oblicuos superiores de *R. texana* y de los rectos superiores de *U. chilensis*, lo cual implica la división en dos ramas de los nervios craneales correspondientes.

Resalta la inserción atípica de los músculos oblicuos superiores en el borde interno del canal preorbital, y la inserción de los oblicuos inferiores en la parte media del piso del neurocráneo.

Asimismo, resalta la reducción en grosor de los músculos extraoculares de *G. micrura*.

De acuerdo con Lisney & Collin (2007) en el sistema óptico de los batoideos, las diferencias en el tamaño del globo ocular se encuentra directamente relacionadas con el tipo de hábitat, el nivel de actividad del organismos y el tipo de presa del que se alimenten. Por lo tanto, especies pelágicas tienen los ojos relativamente más grandes que los organismos bentónicos o demersales; además si la alimentación se basa en presas móviles sus ojos tienden a ser de mayor tamaño que las especies con presas sedentarias.

Uno de los caracteres más notable en la musculatura extraocular de los batoideos estudiados, es la división en dos secciones del músculo recto superior de *U. chilensis* y la inserción atípica de la sección posterior sobre la superficie ventral del proceso postorbital. Dicha situación morfológica fue descrita por Nishida (1990) en *Urolophus maculatus* y *Myliobatis aquila*.



## Sistema estato-acústico

De acuerdo con Romer & Parson (1978) el atributo sensorial primario del órgano “auditivo” de los vertebrados fue el equilibrio, el cual además, permanece casi sin cambios desde los peces hasta los mamíferos. Dicho órgano auditivo se denomina comúnmente como “oído interno”.

La organización del oído interno de las especies de batoideos examinadas en el presente trabajo, corresponde al patrón morfológico de los elasmobranquios. El carácter primitivo que conservan los elasmobranquios a diferencia de los peces óseos, es la relación con el medio externo, como son los orificios perilinfáticos y endolinfáticos.

Uno de los aspectos menos comprendidos del sistema auditivo en los peces en general es el significado funcional de diferencias interespecíficas encontradas en el oído interno y las estructuras periféricas. Esta variación incluye el tamaño y la forma de los canales semicirculares; tamaño y forma de los órganos otoconiales; tamaño y forma del sáculo y su otoconia, y los patrones de orientación y distribución de las células sensoriales.

Si bien no se puede considerar que todas esas diferencias influyen en la capacidad auditiva de los peces si deben ser tener un gran peso en la diferentes capacidad de los diferentes organismos (Pooper & Lu, 2000).

Cada una de las especies muestra variaciones en el tamaño y la forma de algunos componentes, siendo el más evidente la forma de los órganos otoconiales. En todas las especies, el sáculo es el componente otoconial de mayor tamaño, lo cual permite que contenga una gran masa calcárea





(otoconia). Sin embargo, es especialmente notable el gran tamaño del sáculo en *R. texana* y *G. micrura*, además de su forma casi esférica.

Si bien, la otoconia del sáculo (sagita) suele ser la de mayor tamaño, existen especies que además son capaces de introducir material exógeno, como cristales de arena para aumentar la masa otoconial que está en contacto con el parche de células de la mácula, y como consecuencia adquirir una mayor respuesta sensorial a las ondas sonoras; este es el caso de *N. brasiliensis* y *U. chilensis*, en cuyos órganos otoconiales se encontró gran cantidad de material exógeno de coloración oscura y de aspecto fino.

La masa otoconial ideal contiene solo material endógeno (producido dentro del oído) el cual se optimiza con el desarrollo del organismo y que además suele ser específico para un ambiente en particular (Mills *et al.* 2011). Sin embargo la masa otoconial endógena también presenta cierto tipo de problemas como la química y la estructura de la metamorfosis del cristal, así como la variación en el grado de agregación de los cristales de la masa otolítica consolidada (Mulligan & Gauldine, 1989).

La idea de una masa otoconial únicamente endógena puede llegar a ser problemático para algunos organismos en ciertos ambientes existen muchas especies de elasmobranquios que recurren a la introducción de material exógeno; las posibles razones de la introducción de dicho material puede ser como un mecanismo de compensación de una pobre producción otoconial, o un método para la reducción de la actividad metabólica necesaria en la producción y mantenimiento de la otoconia convencional; cualquiera que sea la razón, la introducción de material exógeno ésta una condición derivada (Mills *et al.* 2011).



En *R. texana* y *G. micrura* es especialmente notable el ancho “pilar” (estructura común que une al canal vertical anterior con el horizontal) que poseen, sin embargo sólo en *R. texana* se encuentra en contacto directo con los órganos otoconiales, debido a la excesiva reducción o ausencia del ducto del canal semicircular; condición que es similar en *R. lentiginosus*.

Con lo anterior, y tomando en cuenta la clasificación propuesta por Evangelista *et al.* (2010) para el oído interno de los elasmobranquios, se confirma a *G. micrura* como parte del grupo 2; en este grupo además se encuentra *N. brasiliensis*.

Es especialmente notable que ambas especies de Rajiformes poseen los caracteres para ser clasificados en el Grupo 3 de Evangelista *et al.* (2010); dichos caracteres son la ausencia del ducto del canal semicircular y un sacculus de gran tamaño.

Además, la forma de las ámpulas coincide con lo descrito anteriormente por Evangelista *et al.* (2010), siendo en todas las especies analizadas de forma esférica, sin embargo, el ámpula del canal vertical posterior es de mayor tamaño en todas las especies, con excepción de *N. brasiliensis*, quien muestra las tres ámpulas del mismo tamaño.

Debido a que los elasmobranquios no son conocidos por producir sonidos, sus habilidades auditivas probablemente se han desarrollado por el ruido ambiental ya sea físico o biológico que se produce en su entorno (Hueter *et al.* 2004). Estas habilidades auditivas se encuentran relacionadas a los organismos con depredación activa, quienes muestran un oído interno



de gran tamaño como resultado de la adaptación del sistema por la necesidad de localizar a sus presas mediante el sonido; tal es el caso de *R. lentiginosus*, *R. texana* y *G. micrura*, aunque cada una de ellas probablemente desarrolla dicha adaptación según la presión de su ambiente, sus hábitos y los las deficiencias de algún otro sistema sensorial.



## CONCLUSIONES

### Neurocráneo

- La organización del neurocráneo de las especies de Batoidea examinadas, corresponde al patrón morfológico de los Selachii, sin embargo, se reconocen dos tipos morfológicos, los cuales son: **a)** neurocráneo con cartílago rostral y, **b)** neurocráneo sin cartílago rostral. La ausencia del cartílago rostral corresponde al orden Myliobatiformes.
- Es especialmente notable la presencia de los procesos laterales del rostro en *N. brasiliensis*, además de la presencia de una ventana elíptica en el apéndice rostral.
- Mientras que las especies con cartílago rostral muestran las fontanelas anterior y posterior, las especies de Myliobatiformes únicamente cuentan con la fontanela posterior.
- Se reconoce la presencia y el gran desarrollo de los procesos postorbitales en Myliobatiformes, siendo éste de forma cuadrada en las tres familias, sin embargo se reconocen variaciones en *U. chilensis* y *G. micrura*.

### Encéfalo

- La organización del encéfalo de los Batoidea examinados corresponde al patrón morfológico de los Elasmobranchii, mostrando su regionalización en: diencéfalo, mesencéfalo, metencéfalo y mielencéfalo.



- En los Batoidea estudiados se reconocen dos condiciones morfológicas del encéfalo: **a)** la asimetría y, **b)** la simetría. El carácter asimétrico lo proporciona principalmente el cerebelo.
- Sobresale como una situación morfológica única, la presencia de los lóbulos eléctricos en *N. brasiliensis*.

### Órganos de los sentidos

La organización de los órganos sensoriales de los Batoidea corresponde al patrón morfológico de los Selachii. El sistema sensorial más diverso en las rayas, es el olfato.

### Sistema olfatorio

- La diversidad morfológica del sistema olfatorio consiste en el tamaño relativo y la pigmentación de la superficie dorsal de las rosetas olfatorias, la forma de los bulbos, el número de laminillas.
- Las especies con rosetas olfatorias de mayor tamaño relativo son *R. lentiginosus* y *R. texana*.
- Sobresale el carácter pigmentado de la superficie dorsal de la roseta olfatoria de *R. texana* y *D. sabina*.
- Se identifican tres formas de bulbos olfatorios: **a)** trilobulado, **b)** asimétrico y, **c)** en forma de “U”. La forma asimétrica es la más frecuente en el presente estudio.



- Se reconocen en todas las especies, que en la porción superior de las rosetas es mayor el número de laminillas olfatorias que en la inferior.
- La especie con el mayor número de laminillas olfatorias es *D. sabina*, la cual cuenta con 54 laminillas en la sección superior y 52 en la inferior.

### Sistema óptico

- En términos generales, la organización general del sistema óptico de los Batoidea es similar al del resto de los Elasmobranchii, sin embargo, se reconoce una mayor diversidad morfológica en los músculos extraoculares.
- Es sobresaliente la reducción del grosor de los músculos extraoculares en *G. micrura*.
- Es notable el origen en el neurocráneo de ambos músculos oblicuos en *N. brasiliensis*. Además, la ubicación del origen del músculo oblicuo inferior (OI) es compartida en el sistema visual de *R. lentiginosus* y *R. texana*.
- Es especialmente notable la división en dos secciones del músculo recto superior (RS) e *U. chilensis*.



## Sistema estato-acústico

- Se reconoce que la organización del oído interno de los Batoidea corresponde al patrón general de los condriictios. Además, se reconoce al *sacculus* como el órgano otoconial de mayor tamaño.
- Se reconoce la ausencia del ducto del canal semicircular en los Rajiformes.
- Es especialmente notable la presencia de material exógeno en *N. brasiliensis* y *U. chilensis*.



## REFERENCIAS

- Ashley, L.M. & R.B. Chiasson. (1950). *Laboratory anatomy of the shark*. McGraw-Hill. 95 pp.
- Bleckmann, H. & M.H. Hofmann. (1999). Special sense. Pp.: 300-328. En: *Hamlett, W.C. (ed). Sharks, skates and rays. The biology of Elasmobranch fishes* Baltimore, USA.
- Bone, Q. & R.H. Moore. (2008). *Biology of fishes*. Taylor & Francis Group. 478 pp.
- Breder, C.M. & D.E. Rosen. (1966). *Modes of reproduction in fishes*. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey. 941p.
- Carvalho, M.R. & B. Séret. (2002). *Narcine lasti*, a new species of numbfish from Western Australia and Indonesia (Chondrichthyes: Torpediniformes: Narcinidae). *Records of Western Australian Museum* **20**: 393-408.
- Carvalho, M.R., U.L. Gomes & O.B.F. Gadig. (2005). Descriptio of a new species of skate of the genus *Malacoraja* Stehmann, 1970: the first species from the southwestern Atlantic Ocean, with notes on generic monophyly and composition (Chondrichthyes: Rajidae). *Neotropical Ichthyology*, **3(2)**: 239-258.
- Castro-Aguirre, J.L. & H. Espinoza-Pérez. (1996). *Listados Faunísticos de México. VII Catálogo sistemático de las rayas y especies afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes:Batoideiomorpha)*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 75 pp.
- Cervigón, F. R. Cipriani, W. Ficher, L. Garibaldi, M. Hendrick, A.J. Lemus, R. Márquez, J.M. Poutiers, G. Robaina & B. Rodríguez. (1992). Fichas FAO de identificación de especies para los fines de la pesca. *Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de Suramérica*. FAO. Rome. 513 p.
- Compagno, L.J.V., P.R. Last, B. Seret & M.R. Carvahlo. (1999a). Pp.: 1397-1409. Batoid fishes. General remarks, key to families and list of families and species occurring in the area. En: *Carpenter, K.E. & V.H. Niem (eds). Vol 3. FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific*. Rome.





- Compagno, L.J.V. (1999b). Systematics and body form. Pp.: 1-42. En: Hamlett, W.C. (ed). *Sharks, skates and rays. The biology of Elasmobranch fishes.* Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA.
- Compagno, L.J.V. (2008). Pelagic elasmobranch diversity. Pp.: 14-23. En: M.D. Camhi, E.K. Pikitch & E.A (eds). *Shark of the Open Ocean: biology, fisheries and conservation.* Babcock. England.
- Csilla, A & J.P. Correia (2008). Role of sensory cues on food searching behavior of a captive *Manta birostris* (Chondrichthyes, Mobulidae). *Zoology Biology* **27**: 294-304.
- Csilla, A. (2011). Encephalization and brain organization of Mobulid ray (Myliobatiformes, Elasmobranchii) with ecological perspective. *The Open Anatomy Journal* **3**: 1-13.
- De la Cruz-Agüero, J., M. Arellano-Martínez, V.M. Cota-Gómez & G. de la Cruz-Agüero. (1997). Catálogo de los peces marinos de Baja California Sur. IPN-CICIMAR, La Paz, México. 346 p.
- Díaz de Astarola, J.M. & E. Mabragaña. (2004). *Bathyraja cousseaunae* sp.n.: A new softnose skate from the southwestern Atlantic (Rajiformes, Rajidae). *Copeia* **2**: 326-335.
- Diouf, P.S. (1996). Les peuplements de poissons des miliex estuariens de l'Afrique de l'Ouest: L'exemple de l'estuaire hyperhalin du Sine-Saloum. Université de Montpellier II. Thèses et Documents Microfiches **156**. ORSTOM. Paris. 267 p.
- Evangelista, C., M. Mills, U.E. Siebeck & S.P. Collin. (2010). A comparison of external morphology of the membranous inner ear in Elasmobranch. *Journal of Morphology* **271**: 483-495.
- Fechhelm J.D. & J.D. McEachran (1984). A revision of the electric ray genus '*Diplobatis*' with notes on the interrelationships of Narcinidae (Chondrichthyes, Torpediniformes). *Bulletin of the Florida State Museum* **29** (5): 171-209.
- Ferrando, S., C. Gambardella, S. Ravera, S. Bottero, T. Ferrando, L. Gallus, V. Manno, A.P. Salati, P. Ramoino & G. Tagliafierro. (2009). Immunolocalization of G-protein alpha subunits in the olfactory system of



- the cartilaginous fish *Scyliorhinus canicula*. *The Anatomical Record* **292**: 1771-1779.
- Gardiner, J.M. (2012). Multisensory integration in shark feeding behavior. *Graduate School Theses and Dissertations*, University of South Florida. 266p.
- Gegenbaur, C. (1872). Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Drittes Heft. Das kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntniss der gens des koptskeletes der Wirberlthiere. *Wilherlm Engelmann Leipzig*. 316 pp.
- Gilbert, S.G. (1973). Pictorial anatomy of the dogfish. University of Washington Press. 59 pp.
- González-Isáis, M. & H.M. Montes, (2004). Comparative anatomy of the superfamily Myliobatoidea (Chondrichthyes) with some comment on phylogeny. *Journal of Morphology* **262**: 517-535.
- Hamdy, A.R. (1960). Dorsal fontanelles in Selachian neurocrania. *Nature* **185**: Pp: 939.
- Helfman, G.S., B.B. Collette, D.E. Facey & B.W. Bowen, (2009). Cap 6: Sensory system. Pp.: 75-90. En: *The Diversity of Fishes. Biology, Evolution and Ecology*. 2da edición. Wiley-Blackwell. New Jersey, USA.
- Hofmann, M.H., (1999). Nervous system. Pp.: 273-299. En: *Hamlett, W.C. (ed). Sharks, skates and rays. The biology of Elasmobranch fishes*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA.
- Hueter, R.E., D.A. Mann, K.P. Maruska, J.A. Sisneros, & L.S. Demski, (2004). Sensory biology of elasmobranch. En: *Carrier, J.C., J.A. Musick & M.R. Heithaus (eds.) Biology of Sharks and their relatives*. CRC Press. USA.
- Kajiura, SM & TC Tricas. 1996. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*. *Journal of Experimental Biology* **199(10)**: 2297-9306.
- Kardong, K.V., (2009a). The nervous system. Pp.: 625-670. En: *Vertebrates. Comparative Anatomy, Function, Evolution*. 6a edición. McGraw Hill. New York, USA.



- Kardong, K.V., (2009b). Sensory organs. Pp.: 671-713. En: *Vertebrates. Comparative Anatomy, Function, Evolution*. 6a edición. McGraw Hill. New York, USA.
- Kobelkowsky, A. & L. Estala-Ramírez. (2009). Morfología del neurocráneo y el encéfalo de la raya mariposa *Gymnura micrura* (Batoidea: Gymnuridae). *Archivos Mexicanos de Anatomía*.
- Liem, K.F. & A.P. Summers (1999). Muscular System. Gross anatomy and functional morphology of muscles. Pp: 93-143. En: *Hamlett, W.C. (ed). Sharks, skates and rays. The biology of Elasmobranch fishes*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA.
- Litherland, L. & S.P. Collin. (2007). Relative eye size in Elasmobranchs. *Brain, Behavior and Evolution* **69**: 266-279.
- Litherland, L. & S.P. Collin (2008). Comparative visual function in elasmobranchs: Spatial arrangement and ecological correlates of photoreceptor and ganglion cell distributions. *Visual Neuroscience* **25**: 549-561.
- Litherland, L. (2009). *Neuroethological studies on shark vision Assessing the role of visual biology in habitat use and behavior*. PhD Thesis, The School of Biomedical Sciences, The University of Queensland.
- Litherland, L., S.P. Collin & K.A. Fritsches. (2009). Visual optics and ecomorphology of the growing shark eye: a comparison between deep and shallow water species. *Journal of Experimental Biology* **212**: 3583-3594.
- Lisney, T.J & S.P. Collin (2006). Brain morphology in large pelagic fishes: a comparison between sharks and teleosts. *Journal of Fish Biology* **68**: 532-554.
- Lisney, T.J., M.B. Bennett & S.P. Collin. (2007). Volumetric analysis and sensory brain areas indicates ontogenetic shifts in the relative importance of sensory systems in Elasmobranchs. *The Raffles Bulletin of Zoology* **14**: 7-15.
- Lisney, T.J., K.E. Yopak, J.C. Montgomery & S.P. Collin. (2008). Variation in brain organization and cerebellar foliation in Chondrichthyans: Batoids. *Brain, behavior and evolution* **72**: 262-282.



- Lisney, T.J., S.M. Theiss, S.P. Collin & N.S. Hart. (2012). Vision in elasmobranchs and their relatives: 21<sup>st</sup> century advances. *Journal of Fish Biology* **80**: 2024-2054.
- Leible, M.D. (1988). Revisión de métodos para estudios taxonómicos de rayas (Rajiformes, Rajiformes, Rajidae). *Gayana Zoological* **52**: 1-2.
- Lovejoy, N.R. (1996). Systematics of myliobatoid elasmobranchs: with emphasis on the phylogeny and historical biogeography of neotropical freshwater stingrays (Potamotrygonidae: Rajiformes). *Zoological Journal of the Linnean Society* **117**: 207-257.
- Lychakov, D.V., A. Boyadzhieva-Mikhailova, I. Christov, I.I. Evdokimov. (2000). Otolithic apparatus in Black Sea elasmobranchs. *Fisheries Research* **46**: 27-38.
- Masai, H. (1963). On the central nervous system of *Notorhynchus platycephalus*. *Japanese Journal of Ichthyology* **10**: 27-30.
- Maisey, J.G. (2001). Remarks on the inner ear of Elasmobranchs and its interpretation from skeletal labyrinth morphology. *Journal of Morphology* **250**: 236-264.
- Maisey, J.G. (2004). Morphology of the braincase in the Broadnose Sevengill Shark *Notorynchus* (Elasmobranch, Hexanchiformes), based on CT scanning. *American Museum Novitates* **3429**: 52 pp.
- Marshall, N.B. (1971). Explorations in the life of fishes. *Harvard Books in Biology* (7). England. 204 pp.
- Maruska, K.M. & T.C. Tricas. (1998). Morphology of the mecanosensory lateral line system in the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*: The mechanotactile hypothesis. *Journal of Morphology* **238**: 1-22.
- McEachran, J.D. (1995). Urolophidae. Rayas redondas. Pp.: 786-792. En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V. Niem (eds). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. vol 3*. FAO. Rome.
- McEachran, J.D. & G. Nortabartolo di Sciara. (1995). Peces Batoideos. Pp.: 745-786. En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H.Niem (eds.). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines*



*de la pesca. Pacífico Centro-Oriental vol 2, vertebrados parte 1.*  
Departamento de pesca de la FAO y el Instituto de Investigación  
Senckenberg. Roma.

- McEachran, J.D., K.A. Dunn, & T. Miyake. (1996). Interrelationships of the batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). Pp: 63–84. En: *M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, & G.D. Johnson (eds.). Interrelationships of fishes.* Academic Press, San Diego.
- McEachran, J.D. & M.R. Carvalho. (2002). Batoid fishes. En: *Carpenter, K. & E. Rome (eds.). FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Atlantic, vol.1: Introduction mollusks, crustaceans, hagfishes, sharks, batoid fishes, and chimaeras.* FAO.
- Meredith, T.L. & S.M. Kajiura. (2010). Olfactory morphology and physiology of elasmobranchs. *The Journal of Experimental Biology* **213**: 3449-3456.
- Meredith, T.L., J. Caprio & S.M. Kajiura. (2012). Sensitivity and specificity of the olfactory epithelia of two elasmobranchs species to bile salts. *The Journal Experimental Biology* **215**: 2660-2667.
- Meredith, T.L., S.M. Kajiura & A. Hansen. (2013). The somatotopic Organization of the olfactory bulb in elasmobranchs. *Journal of Morphology* **274**: 447-455.
- Michael, S.W. (1993). Reef sharks and rays of the world. A guide to their identification, behavior and ecology. Sea Challengers, Monterey, California. 107p.
- Mills, M., R. Rasch, U.E. Siebeck & S.P. Collin (2011). Exogenous material in the inner ear of the adult Port Jackson Shark, *Heterodontus portusjacksoni* (Elasmobranchii). *The Anatomical Record* **294**: 373-378.
- Miyake, T., J.D. McEachran, P.J. Walton & B.K. Hall. (1992). Development and morphology of rostral cartilages in batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea), with comments on homology within vertebrates. *Biological Journal of the Linnean Society* **46**: 259-298.
- Montes, H.M. (2001). Sistemática de las especies del género *Urotrygon* (Myliobatoidei: Urolophidae). Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 157 pp.



- Montes, H.M. & M. González-Isáis. (2007). Contribution to the knowledge of anatomy of species of genus *Mobula*, Rafinesque 1810 (Chondrichthyes: Mobulinae). *The Anatomical Record* **290**: 920-931.
- Mull, C.G., K.E. Yopak & N.K. Dulvy. (2011). Does more maternal investment mean a larger brain? Evolutionary relationships between reproductive mode and brain size in chondrichthyan. *Marine and Freshwater Research* **62**: 567-575.
- Mulligan, K.P. & R.W. Gauldine. (1989). The biological significance of the variation in crystalline morph and habit of otoconia in Elasmobranchs. *Copeia* **4**: 856-871.
- Myagkov, N.A. (1986). Brain structure of skates in relation to their ecology. *Neuroscience and Behavioral Physiology* **16(4)**: 356-362.
- Myrberg Jr., A.A. (2001). The acoustical biology of elasmobranchs. *Environmental Biology of Fishes* **60**: 31-45.
- Navarro, J.A. (2011). Ecomorfología del aparato mandibular de peces batoideos. Tesis Maestría. CICMAR-IPN. La Paz, BCS. 149 pp.
- Nelson, J. (2006). *Fishes of the World*. New Jersey, USA. 622 pp.
- Nieuwenhuys, R. (1982). An overview of the organization of the brain of Actinopterygian fishes. *American Zoologist* **22**: 287-310.
- Nishida, K. (1990). Phylogeny of the order Myliobatoidei. *Memoirs of the Faculty to Fisheries, Hokkaido University* **37**: 1-108.
- Northcutt R.G. (1977). Elasmobranch central nervous system organization and its possible evolutionary significance. *American Zoologist* **17**: 411-29.
- Parker, W.K. (1878). On the structure and development of the skull in the sharks and skates. *Transactions of The Zoological Society of London*. **10**: 189- 234.
- Pooper, A.N. & Z. Lu. (2000). Structure-function relationships in fish otolith organs. *Fisheries Research* **46**: 15-25.
- Puzdrowski R.L. & R.B. Leonard. (1992). Variations in cerebellar morphology of the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*. *Neuroscience Letters* **135**: 196- 200.



- Puzdrowski, R.L. & S. Gruber. (2009). Morphologic features of the cerebellum of the Atlantic stingray, and their possible evolutionary significance. *Integrative Zoology* **4**: 110-122.
- Romer, A.S. & T.S. Parsons. (1978). *The vertebrate body*. Saunders Company. Philadelphia, USA.
- Rosenberger, L.J. (2001). Phylogenetic relationships within the stingray genus *Dasyatis* (Chondrichthyes: Dasyatidae). *Copeia* **3**: 615-627.
- Schluessel, V., M.B. Bennett, H. Bleckmann, S. Blomberg & S.P. Collin. (2008). Morphometric and ultrastructural comparison of the olfactory system in elasmobranchs: The significance of structure-function relationships based on phylogeny and ecology. *Journal of Morphology* **269**: 1365-1386.
- Schluessel, V., M.B. Bennett, H. Bleckmann & S.P. Collin. (2010). The Role of Olfaction Throughout Juvenile Development: Functional Adaptations in Elasmobranchs. *Journal of Morphology* **271**: 451-461.
- Smith, C.L. (1997). National Audubon Society field guide to tropical marine fish of the Caribbean, the Gulf of Mexico, Florida, the Bahamas and Bermuda. Alfred A. Knopf. New York. 720p.
- Theiss, S.M., N.S. Hart & S.P. Collin. (2009). Morphological indicators of olfactory capability in wobbegong sharks (Orectolobidae, Elasmobranchii). *Brain, Behavior and Evolution* **73**: 91-101.
- Theisen, B., E. Zeiske & H. Breucker. (1986). Functional morphology of the olfactory organs in the spiny dogfish (*Squalus acanthius*) and the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*). *Acta Zoológica*. **67**: 73-86.
- Torres, K. (2010). Técnicas morfométricas aplicadas al estudio taxonómico de rayas espinosas americanas del género *Urotrygon* (Batoidea: Urotrygonidae), del Pacífico Centro-Sur colombiano. Tesis. Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad del Valle. Santiago de Cali, Colombia. 78 pp.
- Van-Eyk, S.M., U.E. Siebeck, C.M. Champ, J. Marshall & N.S. Hart. (2011). Behavioural evidence for colour vision in an elasmobranch. *The Journal of Experimental Biology* **214**: 4186-4192.



- Walker B.K & R.L. Sherman. (2001). Gross brain morphology in the yellow stingray, *Urobatis jamaicensis*. *Florida Scientist* **64 (4)**: 246-249.
- Yopak, K.E. & J.C. Montgomery. (2008). Brain organization and specialization in deep-sea chondrichthyans. *Brain, Behavior and Evolution*, **71**: 287-304.
- Yopak, K.E. & L.R. Frank. (2009). Brain size and brain organization of the whale shark, *Rhincodon typus*, using magnetic resonance imaging. *Brain, Behavior and Evolution* **74**: 121-142.
- Yopak, K.E., T.J. Lisney, R.B. Darlington, S.P. Collin, J.C. Montgomery & B.L. Finlay. (2010). A conserved pattern of brain scaling from sharks to primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107 (29)**: 12946-12951.
- Yopak, K.E. (2012). Neuroecology of cartilaginous fishes: the functional implications of brain scaling. *Journal of Fish Biology* **80**: 1968-2023.
- Zeiske, E., Caprio, J. and Gruber, S. H. (1986). Morphological and electrophysiological studies on the olfactory organ of the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. En: *Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes*. Ed. T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi and K. Matsuura. *Ichthyological Society of Japan*. Tokio 381-391.