



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

Carrera de Biología

**Descripción y comparación morfológica de cráneo y columna vertebral de cuatro especies de tiburones mexicanos (*Negaprion brevirostris*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini* y *Sphyrna tiburo*)**

**TESIS**

Que para obtener el título de **Biólogo**

**PRESENTA**

**NADIA ITZEL BURGOS MORA**

**DIRECTOR DE TESIS**

M. en D. Gabriela Sánchez Fabila



Los Reyes Iztacala, Edo. de México, 2017



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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



# AGRADECIMIENTOS

A LA UNAM por haberme abierto las puertas desde la preparatoria y ayudarme a definir mi vocación, y que con el paso del tiempo me ha dado las herramientas y valores para una forma de vida honesta y apegada en lo que yo creo.

A LA FES IZTACALA, que en sus instalaciones no solo he forjado mi conocimiento, sino que fue cuna de amistades, encuentros y desencuentros. Por los profesores que me brindó y que me han dejado un poco de su conocimiento y por darme la oportunidad de realizarme profesionalmente.

A MI PADRE, mi ejemplo a seguir y mi principal apoyo en todos sentidos. Porque gracias a ti me he inspirado a seguir y caminar hacia delante, a pensar y luchar por lo que quiero y cada día ser mejor persona, pero también para volverme profesional en lo que me gusta.

A MI MADRE, quien ha soportado mi mal genio, y aun así con sus esmeros y cuidados me ha reconfortado. Quien me ha apoyado y escuchado mis sueños y metas. A quien le debo tantas horas de desvelo. Mil gracias por estar conmigo.

A MI HERMANA, con quien comparto momentos de bullying y nos hacemos los ratos más amenos, con quien a pesar de nuestros mil defectos estaremos juntas y apoyándonos.

A MIS HERMANOS, que me han acompañado en las buenas y malas, me hacen reír y a veces enojar, pero siempre presentes. Espero que no solo me acompañen en mis logros, sino yo también acompañarlos en los suyos.

A MIS TUTORES (GABY Y ROBERTO), porque más que ser mis profesores también han sido guía para lograr mis sueños y metas. Han sido amigos y consejeros en los momentos más fuertes. Les agradezco enormemente la oportunidad que me han dado, las enseñanzas y la paciencia que me han tenido. Me han dado alas para volar.

A MIS SINODALES (Dr. FERNANDO, Mtro. MARIO Y Biol. HUGO), que me han ayudado a realizar un mejor producto y entregar lo mejor de mí, con sus sugerencias. También grandes personas y profesores de los que he aprendido admirando su trabajo. Gracias.

A MI ALMA VIEJA, que con sus honestas palabras no solo me han dicho halagos, también todas mis fallas como persona y que gracias a ella hoy puedo entregar esta obra. Porque por mis errores y por lo despistada que soy, hoy estamos en el mismo laboratorio y esta amistad ha crecido. Eres una persona que vale oro en todos los sentidos, te admiro por todo lo que has crecido en este último tiempo. Y sobre todo conservar esta amistad muchos años más.

A ERLE que a pesar de todos los años que han pasado seguimos juntas y el no vernos tan seguido no ha cambiado nuestra amistad. Gracias por estar conmigo desde hace tanto tiempo y las muchas cosas que nos faltan por compartir.

A PAM, SOFI, CECI Y ERIKA, mis amigas que han reído y llorado conmigo. Me conocen perfectamente y sé que puedo contar con ustedes, así como ustedes pueden contar conmigo. Amigas que han tenido impacto en mi vida, algunas más tiempo, otras menos pero no por ello menos importantes. Y también para LEO casi el último en conocerlo, pero el mejor confidente y gran amigo.

A MIS FAMILIARES, por estar al pendiente de mí, porque son mi sustento e inspiración al ver los logros de tíos y primos.

Simplemente GRACIAS a todo aquél que ha confiado en mí.





**“Después de todo ¿Qué es un científico entonces? Es un hombre curioso que mira a través del ojo de una cerradura, la cerradura de la naturaleza, tratando de saber qué es lo que sucede”**

**Jacques Yves Cousteau**



# ÍNDICE

---

	Página
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN	
Evolución.....	3
Clase Chondrichthyes .....	4
Elasmobranquios actuales .....	7
Situación de los tiburones en México.....	8
Esqueleto de tiburón .....	11
Cráneo de tiburón.....	11
Columna vertebral de tiburón.....	15
ANTECEDENTES	18
Investigaciones de esqueleto de tiburón.....	19
Investigaciones de cráneo de tiburón .....	20
Columna vertebral en determinación de edad.....	21
Investigaciones en anatomía de la columna vertebral.....	22
JUSTIFICACIÓN	27
OBJETIVO GENERAL	28
Objetivos particulares	
MATERIAL Y METODO	29
RESULTADOS	
Taxonomía .....	34
Cráneo	
Familia Carcharhinidae	
<i>Negaprion brevirostris</i> .....	37

<i>Rhizoprionodon longurio</i> .....	49
Familia Sphyrnidae	
<i>Sphyrna lewini</i> .....	61
<i>Sphyrna tiburo</i> .....	72
Comparación morfológica de cráneo	
Familia Carcharhinidae.....	84
Familia Sphyrnidae.....	91
Comparación entre las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae.....	97
Síntesis.....	104
Columna vertebral	106
<i>Negaprion brevirostris</i> .....	111
<i>Rhizoprionodon longurio</i> .....	113
<i>Sphyrna lewini</i> .....	116
<i>Sphyrna tiburo</i> .....	119
Comparación morfológica de columna vertebral.	121
Vértebras postcraneales.....	122
Vértebras troncales.....	124
Vértebras caudales.....	127
Síntesis.....	130
DISCUSIÓN	
Cráneo.....	134
Columna vertebral.....	136
CONCLUSIONES	138
SUGERENCIAS	139
ANEXO I	140
LITERATURA CITADA.	146

# CONTENIDO

---

## Figuras

	Pág.
<i>Figura 1.</i> Esqueleto de placodermo con armadura.....	4
<i>Figura 2.</i> Evolución de los primeros cordados.....	6
<i>Figura 3.</i> Diversidad de tiburones.....	7
<i>Figura 4.</i> Actividad del aleteo realizado en varias costas del mundo	8
<i>Figura 5.</i> Tinción diferencial de <i>Sphyrna sp.</i> ....	11
<i>Figura 6.</i> Cráneo de tiburón.....	12
<i>Figura 7.</i> Condrocráneo de tiburón.....	12
<i>Figura 8.</i> Condrocráneo de triákido, <i>Gogolia fulewoodi</i> .....	14
<i>Figura 9.</i> Diferencia de las vértebras anteriores y caudales del modelo del género <i>Squalus</i> .....	16
<i>Figura 10.</i> Locomoción ondulatoria del empuje del cuerpo de un tiburón nadando hacia delante.....	17
<i>Figura 11.</i> Tipo de suspensión mandibular de <i>N. brevirostris</i> y <i>S. tiburo</i> .....	19
<i>Figura 12.</i> Dimorfismo sexual en condrocráneo de <i>S. tiburo</i> .....	20
<i>Figura 13.</i> Impresiones fósiles de fauna selácea de Vallecillos, México.....	23
<i>Figura 14.</i> Cadena de vértebras caudales de un tiburón cretoxirínido de Vallecillos, México.....	24
<i>Figura 15.</i> Esqueleto parcial de <i>Cretalamna appendiculata</i> .....	25
<i>Figura 16.</i> Alcance de patologías asociadas a la deformidad de la columna vertebral de <i>C. taurus</i> de acuarios públicos.....	26
<i>Figura 17.</i> Medidas base de cráneo para de la familia Carcharhinidae	30
<i>Figura 18.</i> Medidas base de cráneo para la familia Sphyrnidae.....	31
<i>Figura 19.</i> Regionalización establecida para el estudio de la columna vertebral de acuerdo a su morfología.....	32

## Láminas

	Pág.
Lámina 1. Cráneo de <i>N. brevirostris</i> en vista dorsal.....	40
Lámina 2. Cráneo de <i>N. brevirostris</i> en vista ventral.....	42
Lámina 3. Cráneo de <i>N. brevirostris</i> en vista lateral.....	44
Lámina 4. Cráneo de <i>N. brevirostris</i> en vista frontal.....	46
Lámina 5. Cráneo de <i>N. brevirostris</i> en vista occipital.....	48
Lámina 6. Cráneo de <i>R. longurio</i> en vista dorsal.....	51
Lámina 7. Cráneo de <i>R. longurio</i> en vista ventral.....	53
Lámina 8. Cráneo de <i>R. longurio</i> en vista lateral.....	55
Lámina 9. Cráneo de <i>R. longurio</i> en vista frontal.....	57
Lámina 10. Cráneo de <i>R. longurio</i> en vista occipital.....	59
Lámina 11. Cráneo de <i>S. lewini</i> en vista dorsal.....	63
Lámina 12. Cráneo de <i>S. lewini</i> en vista ventral.....	65
Lámina 13. Cráneo de <i>S. lewini</i> en vista lateral.....	67
Lámina 14. Cráneo de <i>S. lewini</i> en vista frontal.....	69
Lámina 15. Cráneo de <i>S. lewini</i> en vista occipital.....	71
Lámina 16. Cráneo de <i>S. tiburo</i> en vista dorsal.....	74
Lámina 17. Cráneo de <i>S. tiburo</i> en vista ventral.....	77
Lámina 18. Cráneo de <i>S. tiburo</i> en vista lateral.....	79
Lámina 19. Cráneo de <i>S. tiburo</i> en vista frontal.....	81
Lámina 20. Cráneo de <i>S. tiburo</i> en vista occipital.....	83
Lámina 21. Comparación craneal de familia Carcharhinidae en vista dorsal.....	86
Lámina 22. Comparación craneal de familia Carcharhinidae en vista ventral.....	88
Lámina 23. Comparación craneal de familia Carcharhinidae en vista occipital.....	90
Lámina 24. Comparación craneal de familia Sphyrnidae en vista dorsal..	92
Lámina 25. Comparación craneal de familia Sphyrnidae en vista ventral.	94
Lámina 26. Comparación craneal de familia Sphyrnidae en vista	

	occipital.....	96
<i>Lámina 27.</i>	Comparación morfológica de cráneo de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae en vista dorsal.....	99
<i>Lámina 28.</i>	Comparación morfológica de cráneo de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae en vista ventral.....	101
<i>Lámina 29.</i>	Comparación morfológica de cráneo de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae en vista occipital.....	103
<i>Lámina 30.</i>	Vista ventral de la región occipital de <i>N. brevirostris</i> y <i>R. longurio</i> .....	108
<i>Lámina 31.</i>	Fusión de las dos vértebras postcraneales con el condrocráneo de <i>S. lewini</i> y <i>S. tiburo</i> .....	109
<i>Lámina 32.</i>	Vértebras características de la regionalización de la columna vertebral de <i>N. brevirostris</i> .....	112
<i>Lámina 33.</i>	Vértebras características de la regionalización de la columna vertebral de <i>R. longurio</i> .....	115
<i>Lámina 34.</i>	Vértebras características de la regionalización de la columna vertebral de <i>S. lewini</i> .....	118
<i>Lámina 35.</i>	Vértebras características de la regionalización de la columna vertebral de <i>S. tiburo</i> .....	120
<i>Lámina 36.</i>	Comparación morfológica de vértebras postcraneales de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae.....	123
<i>Lámina 37.</i>	Comparación morfológica de vértebras troncales de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae.....	126
<i>Lámina 38.</i>	Comparación morfológica de vértebras caudales de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae.....	129

## Tablas

	Pág.
Tabla 1. Especies de tiburones protegidas por la CITES y su categorización.....	10
Tabla 2. Medidas máximas y mínimas de los datos base de <i>N. brevirostris</i> .....	37
Tabla 3. Medidas máximas y mínimas de los datos base de <i>R. longurio</i>	49
Tabla 4. Medidas máximas y mínimas de los datos base de <i>S. lewini</i> ...	61
Tabla 5. Medidas máximas y mínimas de los datos base de <i>S. tiburo</i> ...	72
Tabla 6. Estructuras características en cráneos de <i>N. brevirostris</i> , <i>R. longurio</i> , <i>S. lewini</i> y <i>S. tiburo</i> .....	105
Tabla 7. Aspectos generales de la columna vertebral de las cuatro especies de tiburones.....	106
Tabla 8. Regionalización de la columna vertebral de cuatro especies de tiburones.....	107
Tabla 9. Estructuras características de vértebras postcraneales de <i>N. brevirostris</i> , <i>R. longurio</i> , <i>S. lewini</i> y <i>S. tiburo</i> .....	130
Tabla 10. Estructuras características de vértebras troncales de morfotipo 1 y 2 de <i>N. brevirostris</i> , <i>R. longurio</i> , <i>S. lewini</i> y <i>S. tiburo</i> .....	132
Tabla 11. Estructuras características de vértebras caudales de <i>N. brevirostris</i> , <i>R. longurio</i> , <i>S. lewini</i> y <i>S. tiburo</i> .....	133





# RESUMEN

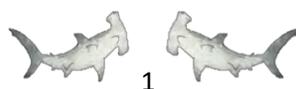
---

México alberga 111 especies de tiburones y a pesar de esta gran diversidad hoy en día existen algunas lagunas en su conocimiento básico, como la anatomía a nivel específico, ya que solo se toma a una especie modelo para ejemplificar a las demás familias e inclusive ordenes, que, si bien sí hay similitudes, las diferencias anatómicas entre estos también deben ser apreciadas y no generalizadas. Por lo que el objetivo fue describir y comparar morfológicamente el esqueleto axial de *Negaprion brevirostris*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini* y *Sphyrna tiburo*. En caso del condrocráneo *N. brevirostris* y *R. longurio* tuvieron mayor similitud en la región ótica y pertenecen a la familia Carcharhinidae; así como *S. lewini* y *S. tiburo* en la región olfativa con las cápsulas nasales, pertenecientes a la familia Sphyrnidae. También, se identificó la fusión de las dos primeras vértebras postcraneales con el condrocráneo en *N. brevirostris*, *S. lewini* y *S. tiburo*.

En cuanto a la columna vertebral, se determinaron tres regiones morfológicamente diferentes: las vértebras postcraneales, troncales y caudales. También, se determinó el número de vértebras totales y el número de vértebras anteriores a la aleta caudal. *R. longurio* es la especie con mayor número de particularidades en las vértebras troncales, mientras que *N. brevirostris* la que presente con mayor número de vértebras.

Concluyendo, se encontraron diferencias morfológicas en el condrocráneo en las áreas olfativa, óptica y ótica de *N. brevirostris*, *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo*, así como la regionalización de la columna vertebral por la presencia de la basapófisis y el desarrollo del arco hemal en vértebras postcraneales, vértebras troncales y vértebras caudales.

**Palabras clave:** Condrocráneo, Vértebras, Carcharhinidae, Sphyrnidae, Anatomía



A continuación, abordaré cinco apartados que considero me permitirán contextualizar al lector sobre la importancia del estudio de los tiburones, su anatomía y la relación con su medio.

Primero, la evolución de los tiburones desde sus antecesores, los placodermos.

Secundariamente, la aparición de la clase Chondrichthyes y sus tres eras de radiación, en donde también su esqueleto cambió al ser estructura de soporte para su locomoción y por ende en sus hábitos alimenticios.

Tercero, el rol ecológico de los elasmobranquios actuales como depredadores y moldeadores de sus ecosistemas.

Cuarto, la amenaza de la condriofauna mexicana al verse mermadas sus poblaciones como consecuencia de la sobrepesca a pesar de los esfuerzos para su protección que se ha visto rebasada por la derrama económica por el aleteo al mercado asiático. Esta práctica desecha la mayor parte del tiburón cuando se puede aprovechar para el esqueleto para fines de investigación al haber escasos estudios anatómicos.

Quinto, la anatomía del esqueleto axial de tiburón como objeto de estudio y su funcionalidad en la locomoción.



# INTRODUCCIÓN

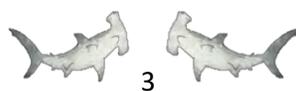
---

## *Evolución*

El éxito evolutivo de los vertebrados puede ser atribuido posiblemente a la oportunidad, ya que aparecieron en un momento en que había pocos depredadores grandes. Permitiendo una gran variedad de adaptaciones, tales como la aparición del endoesqueleto conformado por el cráneo y la columna vertebral. El esqueleto provee un patrón morfofuncional, que soporta su peso y ofrece un sistema de palanca junto músculos y articulaciones produciendo movimiento (Kardong, 2012).

Así como la oportunidad ha sido parte importante, la alimentación que ha influido sobre el esqueleto; esto es visible en la transición de agnato (sin mandíbulas) al gnatostomado (presencia de mandíbulas), que pasó de la succión de partículas a una alimentación selectiva y presas de mayor tamaño. Este tipo de alimentación por captura favoreció una repentina y poderosa expansión de la bomba faríngea, seguida por cierta forma de cierre de la boca para evitar que la presa escape, como los acantodios y placodermos (grupos primitivos de peces con mandíbulas) que ya podían morder (Kardong, 1999).

Los placodermos, antecesores de los condriictios, tuvieron su origen en el Silúrico, fueron peces con mandíbulas capaces de morder o masticar a la presa; por la aparición del cartílago de Meckel y el palatoc cuadrado. Además, poseían un par de aletas pectorales y otro par de aletas pélvicas, que se articulaban con cinturas de soporte. Soportadas y controladas por musculatura especializada, las aletas pares proporcionaban estabilidad y control, permitiendo a un animal nadador maniobrar y merodear activamente en su entorno marino. También, poseían una prominente notocorda que proporcionaba soporte longitudinal al cuerpo, y estaba a menudo acompañada por arcos neurales y hemales osificados, que posteriormente se convertiría en la columna vertebral (Fig. 1). Aunque no había verdaderos centrum vertebrales, los arcos neurales y hemal se encontraban muchas veces fusionados en un hueso compuesto llamado sinarcualia. Esto proporcionó un punto de apoyo con el que



se articulaba el cráneo, pudiendo haber facilitado el levantamiento de la cabeza. Siendo estos filogenéticamente antecesores de condriictios y los teleósteos (Kardong, 1999).

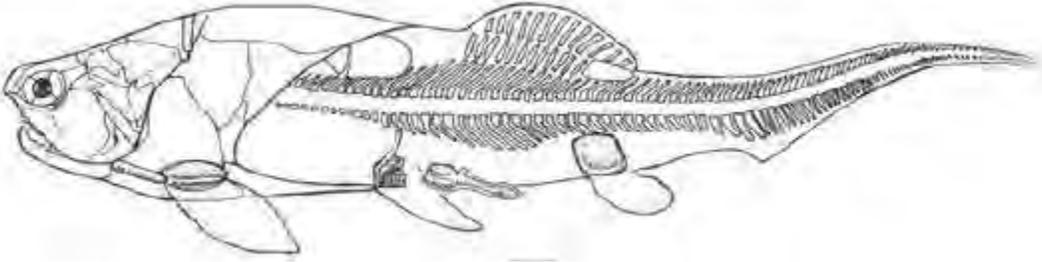


Figura 1. Esqueleto de placodermo con armadura en la parte anterior del cuerpo (Tomado de Trinajstić *et al.*, 2014).

### Clase Chondrichthyes

La clase Chondrichthyes o condriictios, tuvo sus orígenes en el Ordovícico medio siendo los primeros organismos con escamas placoideas y esqueleto interno compuesto predominantemente de cartílago impregnado con calcio (Kardong, 2012).

Se divide en dos subclases, Elasmobranchii que comprende a las rayas y tiburones y la subclase Holocephali, las cuales son organismos mejor conocidas como quimeras (Compagno *et al.*, 2006). De esta clase existen 1,182 especies vivientes, además de contar con un registro de especies fósiles (Del Moral-Flores y Pérez-Ponce de León, 2013).

En cuanto a la relación filogenética la mayor parte de los grupos fósiles exhiben una mezcla de caracteres primitivos y derivados, lo que dificulta el establecimiento de parentescos y de relaciones con los grupos modernos. Así muchas estructuras relacionadas con la locomoción y el modo de obtención del alimento evolucionaron de forma paralela en varios grupos de condriictios. Por ello, muchos autores reconocen tres grandes radiaciones adaptativas, sin llegar a establecer las relaciones filogenéticas entre las mismas. La primera de estas radiaciones correspondería a los condriictios basales, la segunda a los elasmobranquios basales, mientras que la tercera radiación

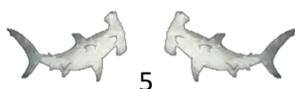


englobaría varios grupos fósiles y a las formas actuales agrupadas en esqualomorfos y batoideos (Pérez, 2003) (Fig. 2).

Los condictios basales tienen un ejemplo representativo en el género *Cladoseleche*, en el que se observan algunos de los principales rasgos de esta primera radiación adaptativa como el gran desarrollo de las aletas pectorales que poseen un profundo esqueleto interno anclado gracias a elementos basales, ausencia de aleta anal. La presencia de dientes generalmente tricuspídeos, boca terminal y suspensión mandibular de tipo anfistílico. Además, es característica de estos condictios la posesión de algunas escamas detrás de los dientes, alrededor de los ojos y en la base de las aletas, conocidas como escamas placoideas (Pérez, 2003).

En cuanto a los elasmobranquios basales, el registro fósil nos brinda numerosos ejemplos de esta radiación, entre los cuales destaca el género *Hybodus* de finales del Triásico y Cretácico. En estos tiburones, de aspecto más modernos que los anteriores, la boca era terminal y la dentición heterodonta, por lo que este rasgo permitía con toda probabilidad el acceso a fuentes muy diversas de alimento, incluyendo crustáceos, moluscos, erizos de mar que podían triturarse con los dientes pavimentosos posteriores. Así como las aletas pares más móviles que en sus antecesores, gracias a la reducción del esqueleto interior de las mismas. La aleta caudal cambia radicalmente de morfología con un mayor desarrollo del lóbulo superior, para formar la aleta heterocerca, que llega a los elasmobranquios actuales. El lóbulo inferior de la aleta caudal carece de esqueleto interno y posee una fuerte musculatura que permite la variación del tamaño y la forma, siendo eficaz en los movimientos natatorios rápidos de picado hacia arriba y hacia abajo, típicos de la conducta depredadores de los modernos elasmobranquios (Pérez, 2003).

En el Triásico aparecen los primeros representantes de los elasmobranquios actuales, aunque el Jurásico y Cretácico fue el periodo de mayor diversificación. En estos grupos la boca se mueve hacia una posición ínfera con un desarrollo de la región rostral, relacionado con el desarrollo de sofisticados órganos de los sentidos y la intensa actividad de depredador. Al mismo tiempo, la columna vertebral se calcifica respecto a



los grupos anteriores, sustituyendo en gran medida a la notocorda. Los dientes adquieren una capa más gruesa de esmalte.

Dentro de esta última radiación se clasifican tres líneas evolutivas: los escualomorfos o tiburones primitivos (con un aproximado de 80 especies vivientes de zonas profundas y frías), los batoides (incluyen rayas y torpedos, con más de 450 especies descritas) y los galeomorfos (incluyen especies de tiburones actuales y fósiles con más de 280 especies) señalando que este grupo es de interés en el presente estudio (Pérez, 2003).

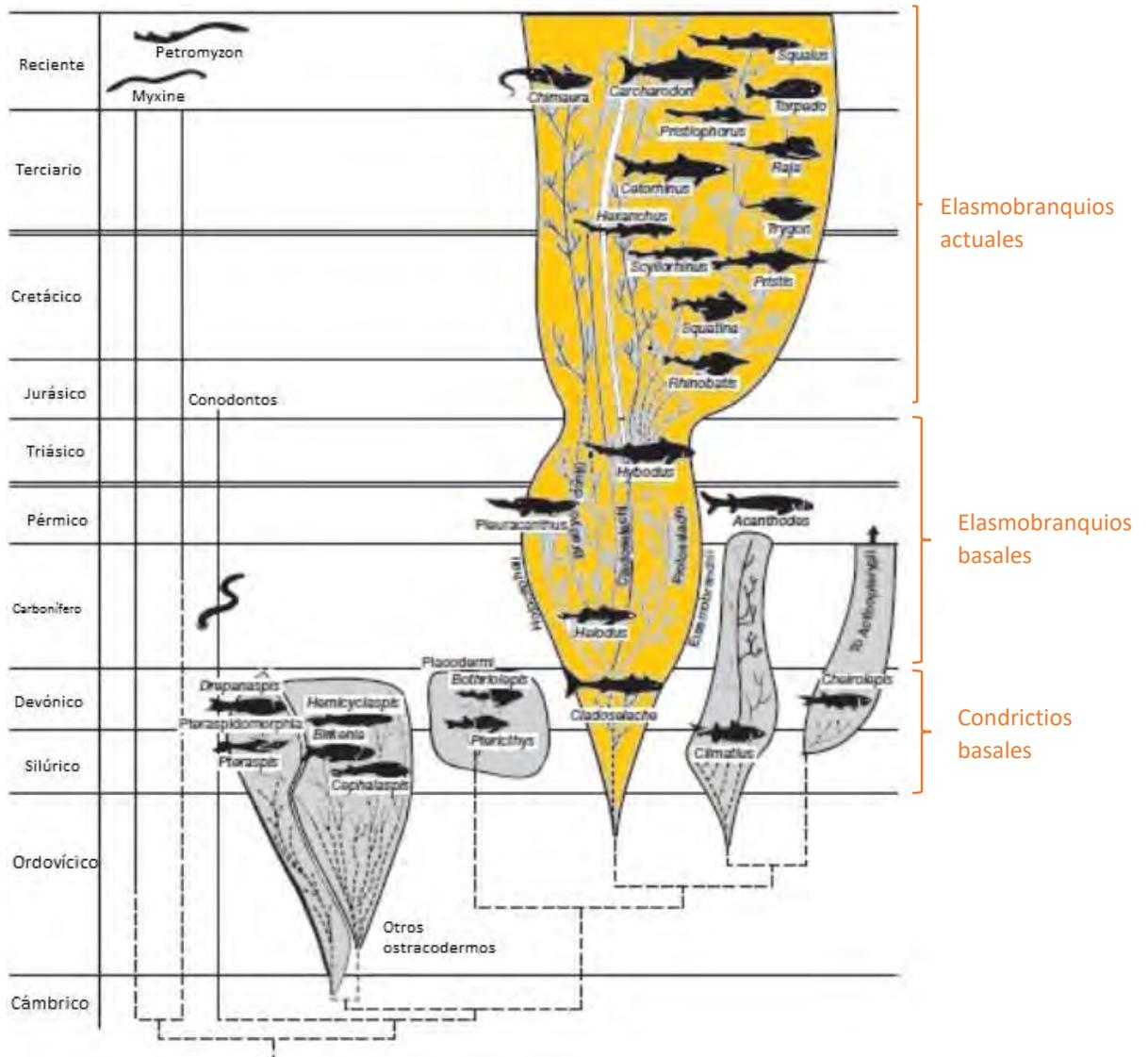
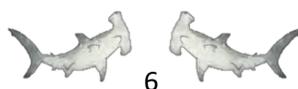


Figura 2. Evolución de los primeros cordados, evidenciando en naranja a los Chondrichthyes y mostrando las tres etapas de divergencia dentro de los condrictios (Tomado y modificado de Kardong, 2012).



## *Elasmobranquios actuales*

Los tiburones actuales se estiman aproximadamente 500 especies. Son organismos cilíndricos, a veces aplanados, de 5 a 7 hendiduras branquiales a ambos lados de la cabeza (Compagno *et al.*, 2006). También carecen de vejiga natatoria por lo que tienden a hundirse para compensarlo posee el lóbulo su cola heterocerca que proporciona el empuje para contrarrestar el hundimiento (Kardong, 2012).

Debido a la divergencia evolutiva, los elasmobranquios se agrupan en ocho órdenes: Hexanchiformes, Squaliformes, Pristiophoriformes, Squatiniformes, Heterodontiformes, Orectolobiformes, Carcharhiniformes y Lamniformes (Fig. 3).

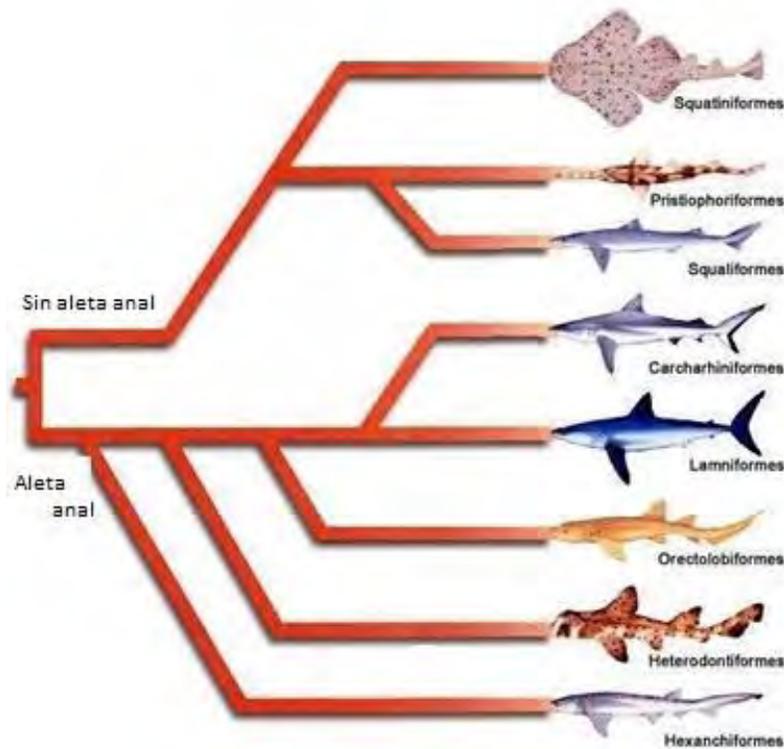
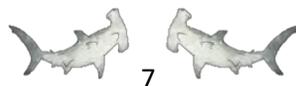


Figura 3. Diversidad de tiburones (Tomado de Tiburónpedia, 2017).

Las condiciones ambientales han favorecido el crecimiento y desarrollo paralelo de los tiburones con las demás especies y son cruciales para mantener el equilibrio de las comunidades marinas; como depredadores, moldean directa e indirectamente los



componentes de flora y fauna del ecosistema. Por lo cual, la desaparición de estos animales puede desestabilizar la cadena trófica y provocar muchos impactos ecológicos negativos en las estructuras y las funciones de las comunidades (Pérez, 2003).

### *Situación en México*

México tiene un litoral de 11,592 km<sup>2</sup> con complejas características oceanográficas, permitiendo que el país exhiba una alta biodiversidad de tiburones (Álvarez-Arellano y Gaitán, 1994).

La pesquería de tiburones en el Golfo de México está representada por 34 especies comunes, la mayoría pertenecientes al género *Carcharhinus* y *Sphyrna*; y se ha demostrado el escaso conocimiento de la biología y ecología de dichos stocks (Bonfil, 1997).

Sin embargo, en el país existe una problemática sobre la conservación de los condriktios por la ausencia de programas de manejo pesquero ni reglamentos que controlen o evalúen las capturas comerciales. Anteriormente, los tiburones sufrieron de pesca desmedida para la obtención de su hígado y en la actualidad, esta práctica ha sido reemplazada por el aleteo<sup>1</sup> (Del Moral y Pérez, 2013) (Fig.4).



*Figura 4.* Actividad del aleteo realizado en varias costas del mundo (Tomada de Animal Welfare Institute, 2017).

<sup>1</sup> Actividad donde se le son retiradas las aletas al tiburón. En ocasiones, solo se retiran las aletas y se deshecha el resto del cuerpo. Finning en inglés.

Para visualizar la dimensión del problema, México tenía el octavo lugar a nivel mundial por captura de tiburones con 1 089 646 toneladas en un periodo de 1950 a 2003, poseíamos el cuarto lugar como país importador de productos de tiburón. En otras palabras, hasta el 2003 se capturó el 3.6% a nivel mundial, se exportaba 0.5% e importaba el 10.1% (Lack y Sant, 2006). Pero en las capturas de 2000 a 2008 habíamos ascendido al sexto lugar con 33 971 toneladas (4.26% a nivel mundial) (Lack y Sant, 2011).

Con esta mala administración de recursos, se siguen reportando una problemática a falta de programas adecuados para el manejo pesquero de condriictios y reglamentos que controlen o evalúen las capturas comerciales (Del Moral-Flores y Pérez-Ponce de León, 2013).

Con el fin de reforzar las medidas de conservación en el ámbito internacional para aquellas especies de tiburones como amenazadas o en peligro, la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) comenzó a incluir especies en sus Apéndices a partir de 2003, entre ellas se incluyó en el Apéndice II al tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*) y el tiburón ballena (*Rhincodon typus*). En 2005, fueron incorporado el gran tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*); posteriormente fueron agregadas otras cinco especies de importancia por la comercialización de su carne y aletas en 2014 (Castillo-Géniz, 2016) (Tabla 1).

En el país, las autoridades mexicanas también se han preocupado, consolidando la creación de la NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 para la Protección ambiental, con el objetivo de proteger aquellas especies que estén vulnerables por su explotación; en el caso de tiburones solo están registrados tres especies en la categoría de amenazada, son aquellas que podrían llegar a encontrarse en peligro de desaparecer a corto o mediano plazo si se sigue deteriorando su hábitat o al disminuir directamente el tamaño de sus poblaciones (DOF, 2010).

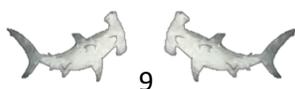
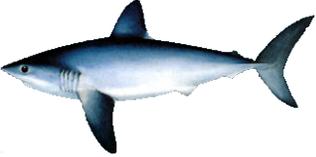


Tabla 1 Especies de tiburones protegidas por la CITES y su categorización (Tomado de Castillo-Géniz, 2016).

**CITES**

**Apéndice II**

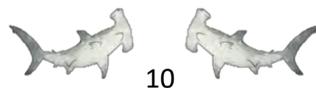
Se incluyen especies que no se encuentran necesariamente en peligro de extinción, pero cuyo comercio debe controlarse a fin de evitar una utilización incompatible con su supervivencia.

<i>Sphyrna lewini</i> 	<i>Carcharhinus longimanus</i> 	<i>Carcharodon carcharias</i> 
<i>Sphyrna zygaena</i> 	<i>Cetorhinus maximus</i> 	<i>Rhincodon typus</i> 
<i>Sphyrna mokarran</i> 	<i>Lamna nasus</i> 	

Con esta problemática que existe al no haber una regulación estricta en las especies capturadas, resaltamos la presencia de *Sphyrna lewini*, que a pesar de estar inserta en el Apéndice II por la CITES, se vende en mercados como La Nueva Viga en la Ciudad de México.

Además, al extraer la carne de tiburón que son cotizados en el mercado; la cabeza por lo general no es aprovechada y son desechadas al mar, solo en algunas ocasiones en organismos de mayor tamaño se extrae la mandíbula y los dientes que venden artesanos (Castellanos, 2012).

Por lo que el cráneo y la mayoría de las vértebras quedan relegadas o tiradas, siendo material que puede ser aprovechado para estudiar su esqueleto.



## Esqueleto de tiburón

En los tiburones, el esqueleto comprende el cráneo, el esqueleto axial (columna vertebral) y el esqueleto apendicular (comprendido por la cintura pélvica y pectoral) (Fig. 5).

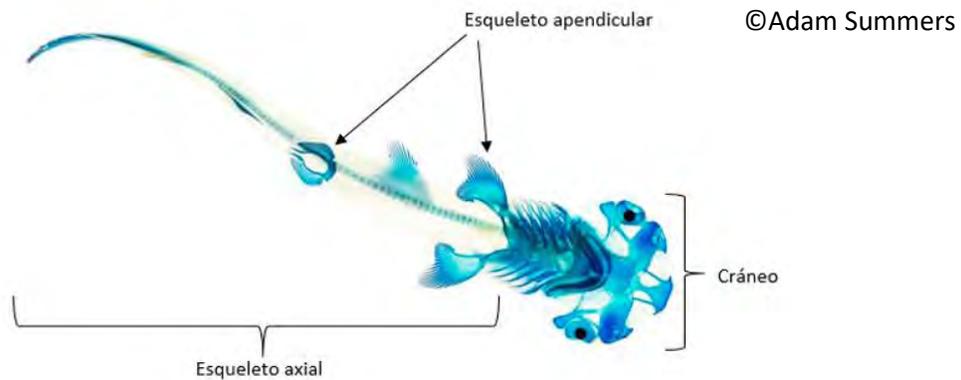
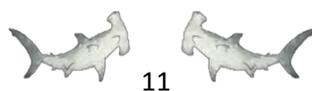


Figura 5. Tinción diferencial de *Sphyrna* sp. Se observa su esqueleto cartilaginoso (Azul), dando así el soporte y estructura del cuerpo (Tomado y editado de Thompson, 2014).

## Cráneo de tiburón

El cráneo de los tiburones es cartilaginoso y con frecuencia se encuentra calcificado. Su función es la de contener y proteger los órganos sensoriales en la cabeza y encerrar total o parcialmente el cerebro (Fig. 6). Está compuesto por el condrocráneo y el esplanocráneo; cabe mencionar que carece de dermatocráneo reflejando la eliminación de casi todos los huesos del esqueleto (Kardong, 2012).



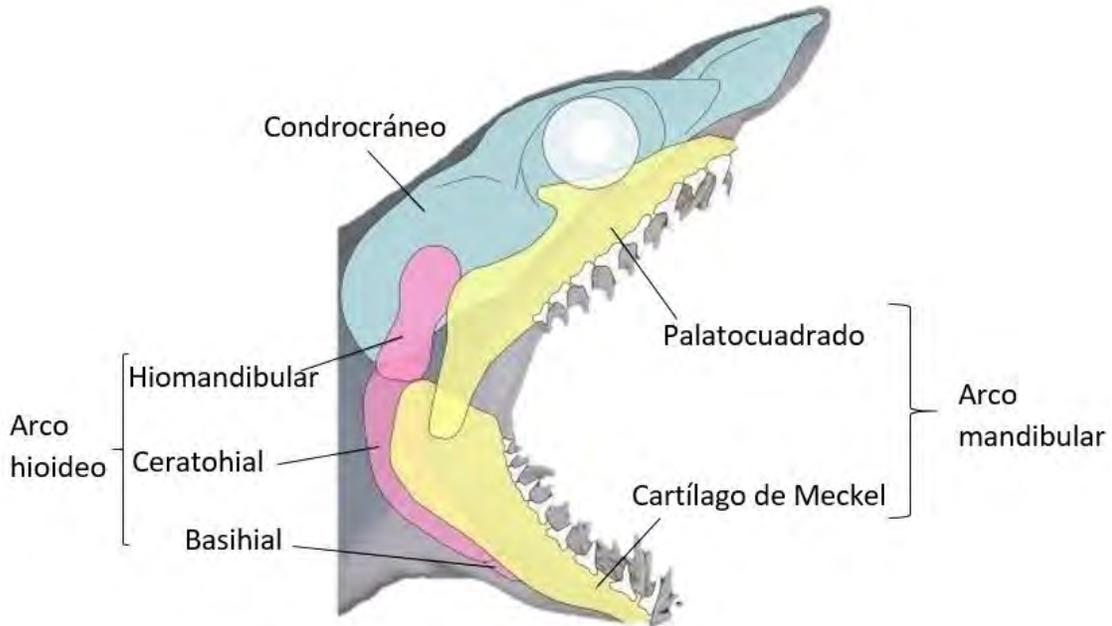


Figura 6. Cráneo de tiburón mostrando el condrocráneo de color azul y el dermatocráneo de color amarillo (Tomado de Randell y Balmbra, 2017).

El condrocráneo consta de una sola pieza cartilaginosa habiéndose fusionado los elementos componentes, para apoyar y proteger al cerebro. Por la carencia del dermatocráneo, el condrocráneo se ha expandido sobre la parte superior de la cabeza para formar el cráneo. Como consecuencia, es un componente mucho más prominente en el esqueleto que el resto de los vertebrados. La región etmoide, la anterorbital y posterior oticooccipital se fusionan en un indivisible cráneo (Kardong, 2012) (Fig. 7).

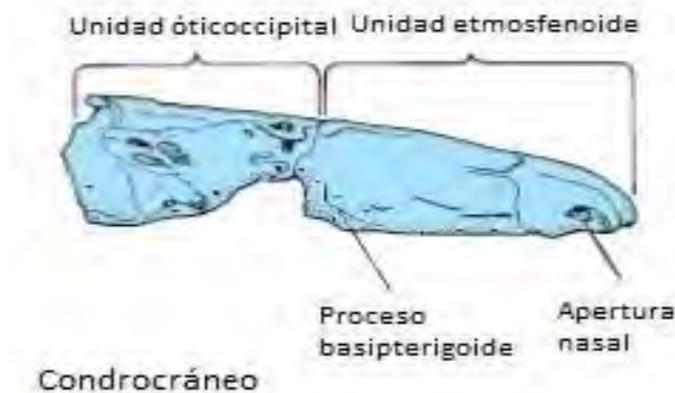


Figura 7. Condrocráneo de tiburón (Tomado de Kardong, 2012).

Las cápsulas nasales y óticas están soldadas a la caja craneana. A cada lado hay una gran órbita cóncava donde se aloja el globo ocular. Existen orificios para el paso de los vasos sanguíneos y nervios craneales. La región occipital del condrocraáneo lleva un par de prolongaciones caudales, los cóndilos occipitales, suelen formar una articulación inmóvil con la primera vértebra (Weichert y Presch, 1986).

En la plataforma del endoesqueleto se encuentran montados una serie de huesos esfenoides formando la parte media de la base del cráneo. Estos son importantes porque presentan una serie de fosas u oquedades que permiten el paso de nervios ópticos a la región occipital. La cápsula ótica descansa en la parte posterior de la plataforma del endoesqueleto y cierra los órganos sensoriales del oído. El esplacnocráneo contribuye al epiterigoide (Kardong, 2012).

Entendiendo las áreas y estructuras del condrocraáneo se siguió el ejemplo de *Gogolia fulewoodi*; el cual presenta una forma muy similar a los cráneos de la familia Carcharhinidae aquí estudiadas.



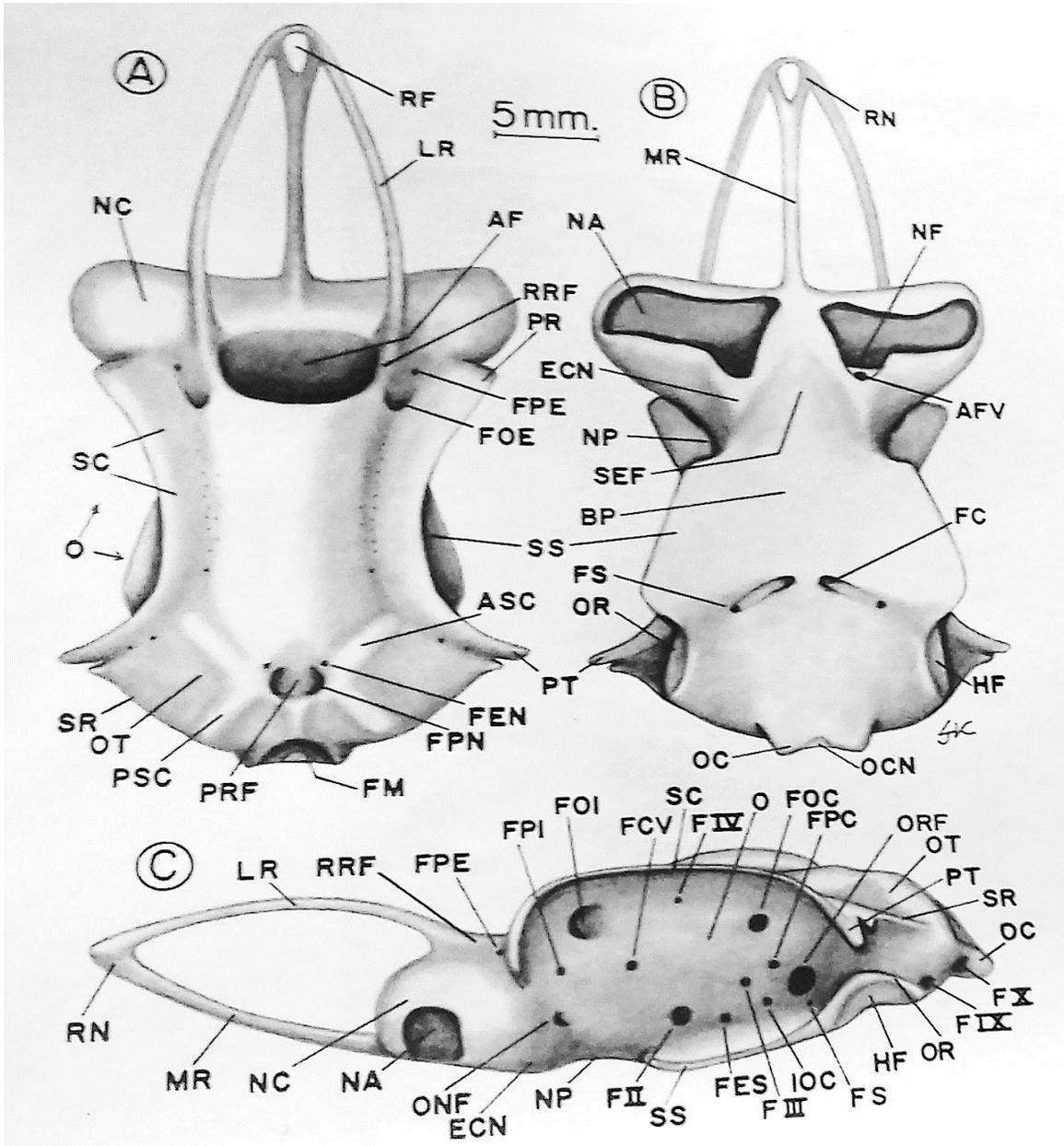


Figura 8. Condrocráneo de un triákido, *Gogolia fulewoodi* para observar la terminología del cráneo de un carcarínido. A. Vista dorsal. B. Vista ventral. C. Vista lateral (Tomado de Compagno, 1988).

ABREVIACIONES. AF, Fontanela anterior; ASC, canal anterior semicircular; BP, placa basal; ECN, Cóndilo ectetmoide; FCV, Foramen de la vena anterior cerebral; FM, Foramen magnum; FEN, Foramen endolinfático; FES, Foramen para arteria eferente espiracular; FOC, Foramen para el nervio oftálmico superficial; FOE y FOI, Forámينا externa y orbital del canal preorbital; FPC, Foramen para el nervio oftálmico profundo; FPE y FPI, Forámينا profunda externa y orbital; FPN, Foramen perilinfático; FS (SF), foramina estapedial; F II, Foramen del nervio óptico; F III, Foramen del nervio oculomotor; F IV, Foramen del nervio troclear; F IX (FG), Foramen del nervio glossofaríngeal; F X (FV), Foramen del nervio vago; HF, Faceta hiomandibular; IOC, Canal interorbital para la vena cerebral posterior; LR, Cartílago rostral lateral; MR, Cartílago rostral medio; NA, Apertura nasal; NC, Cápsula nasal; NF, Fontanela nasal; NP, Muesca orbital; O, Cuenca orbitaria; OC, Cóndilo occipital; OCN, Centrum occipital; ONF (OF), Foramen orbitonasal; OR, Cresta opistótica; ORF, Fisura orbital; OT, Cápsula ótica; PR, Proceso preorbital; PRF, Fosa parietal; PSC, Canal posterior semicircular; PT, Proceso postorbital; RF, Fenestra rostral; RN, Nodo rostral; RRF, Base de conexión del cartílago rostral lateral con la fontanela anterior; SC, Cresta supraorbital; SEF, Fosa subetmoide; SR, Cresta esfenopterótica; SS, Estante suborbital.

### *Columna vertebral de tiburón*

Posterior al cráneo, se encuentra la columna vertebral compuesta por vértebras (una serie de huesos o bloques de cartílagos unidos) que define el principal eje corporal (Kardong, 1999).

La columna vertebral tanto en su reconstrucción filogenética y el registro fósil concuerdan que había un antepasado vertebrado que poseía una notocorda continua como esqueleto axial. Los arcos ya sean cartilaginosos u óseos y las espinas (neurales y hemales) fueron los siguientes en aparecer como elemento fraccionado de la porción vertical. Solo en los peces mandibulados el centrum vertebral tuvo su primera aparición, formando osificaciones segmentadas con paredes cilíndricas de la vaina de colágeno de la notocorda. Con el centrum, se crearon articulaciones intervertebrales dejando entre elementos óseos adyacentes, tejidos conectivos no mineralizados que soportan la mayor parte de la deformación axial durante la flexión del cuerpo. Así, desde una perspectiva mecánica, el origen evolutivo del centro vertebral es realmente el origen de las articulaciones intervertebrales (Long Jr., *et al.*, 2004).

De modo que la historia filogenética, una vértebra típica de tiburón presenta un cuerpo anficélico, atravesado por la notocorda, la cual no presenta un diámetro uniforme debido a las sucesivas estrangulaciones que originan los cuerpos vertebrales (Fig. 9), y ésta es rodeado por el centrum. Además, posee un arco neural que encierra la médula espinal y un arco hemal ventral que envuelve vasos sanguíneos. Estos arcos tienen extensiones llamadas espinas neural y hemal en la región dorsal y ventral respectivamente (Kardong, 1999). Otros elementos son los cartílagos basidorsales que forman las apófisis neurales, entre las que se encuentran las placas intercalares que representan los interdorsales. (Nadal, 2001).

Para el estudio de la columna vertebral, se clasifican en vértebras anteriores y vértebras posteriores. Las primeras presentan el arco neural dirigido hacia arriba y atrás, continuando por encima del centrum. En la unión del arco neural y el centrum, están insertos por la unión fibrosa de huesos intermusculares que se extienden hacia afuera. Mientras las vértebras caudales presentan salientes que corresponden a las basapófisis



que se han fusionado con el centrum y unidos en medio de la línea ventral, forman un arco hemal. En las seis primeras vértebras caudales, cada arco hemal lleva un par de costillas; en el resto, el arco se proyecta hacia abajo y hacia atrás en una espina hemal (Parker, 1991). Aunque Nadal (2001), señale que hay una diferenciación en la región del tronco, donde las vértebras presentan un par de basapófisis transversas ventrolaterales, que son reminiscencias del arco hemal, hipótesis que se apoya en este estudio.

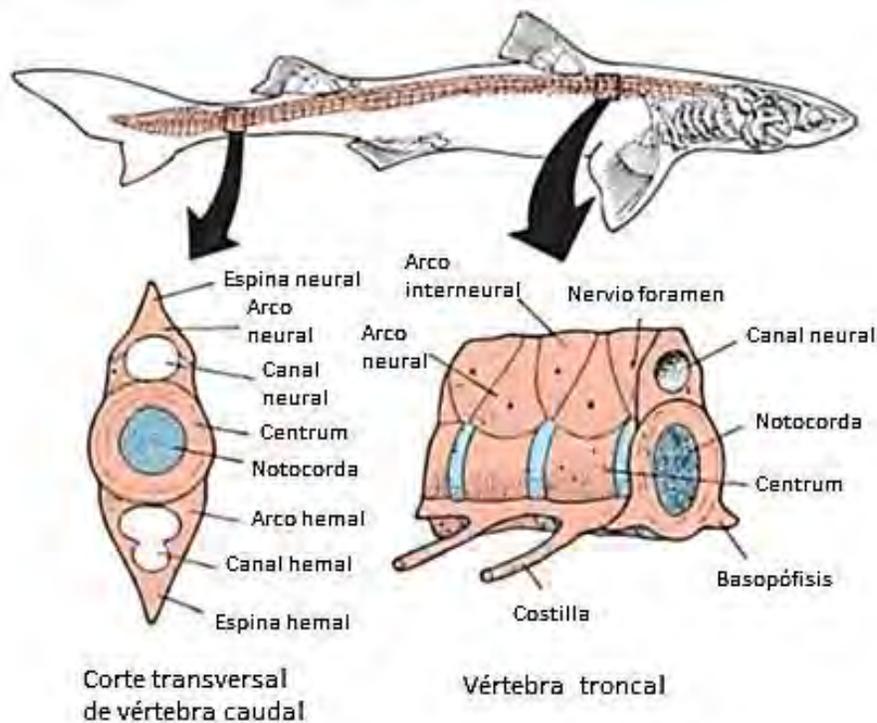
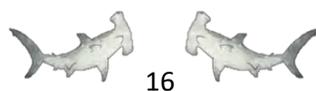


Figura 9. Diferencias de las vértebras anteriores de las vértebras anteriores y caudales del modelo del género *Squalus* (Kardong, 2012).

El ángulo de la espina neural, así como la altura de esta son elementos importantes para el movimiento en los tiburones.

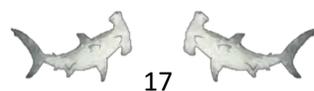
El ángulo de la espina neural hace que con su centrum a menudo varíe de vertebra a vertebra. Este ángulo puede representar una forma estructural para orientar la espina de modo que recibe el conjunto de fuerzas mecánicas en la dirección menos



estresante. La fuerza mecánica localizada en la espina surge en gran medida de la contracción de la musculatura axial (Fig. 10). La compleja musculatura axial se origina en los sitios distantes a lo largo de la columna vertebral y llega a los extremos de las espinas neurales, aplicando fuerzas en estas espinas (Kardong, 2012).



*Figura 10.* Locomoción ondulatoria del empuje del cuerpo de un tiburón nadando hacia adelante (Tomada de Kardong, 2012).



# ANTECEDENTES

---

El progreso en el estudio de los tiburones en el mundo durante los años ochenta y noventa generó un nuevo cúmulo de conocimiento científico acerca de las historias de vida de los tiburones, estudios sobre biología reproductiva, edad y crecimiento, hábitos alimentarios e incluso los primeros estudios de índole ecológica, como los análisis demográficos (Castillo-Géniz, 2016). Sin embargo, sigue habiendo algunas lagunas de información, como es el caso del estudio del esqueleto de estos organismos.

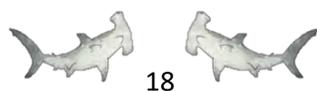
A continuación, se mostrarán a los pioneros en la descripción general del esqueleto en tiburones, para posteriormente pasar a aquellos que se especializan en solo un aspecto de éste.

**Gilbert (1973)**, fue el primero que describió e ilustró el esqueleto completo de *Squalus acanthias*.

**Ashley y Chiasson (1988)**, describe e ilustra el esqueleto completo de tiburones del orden Squaliforme y describe al condrocráneo. Menciona que la columna vertebral está compuesta por dos tipos: el cuerpo o tronco vertebral y las vértebras casi simétricas al tallo vertebral.

Sin embargo, **Compagno (1988)**, realizó una compilación sobre la biología y aspectos relativos al grupo de los Carcharhiniformes. Retomó el condrocráneo con una extensa descripción y esquematización de la topografía craneal, hizo énfasis en la familia Sphyrnidae con su peculiar morfología. También, señaló que la calcificación no es la misma en todas las especies.

Dentro de la columna vertebral distinguió patrones de calcificación vertebral si bien estos pueden ser limitados y las similitudes dentro de los patrones en diferentes grupos puede ser a que han evolucionado en paralelo, en algunos casos como una adaptación a su hábitat.



## Investigaciones de esqueleto de tiburón

Los diferentes elementos del esqueleto en tiburones han despertado el interés de investigadores, como se muestra a continuación:

**Wilga et al., (2001)** observaron la actividad de alimentación del grupo Galea, Squalea y Batoidea así como el mecanismo de protusión de la mandíbula superior que sugiere un de cambios de carácter sobre el curso de la evolución que involucra cambios anatómicos y modificación en la activación de patrón de movimientos musculares en algunos casos.

**Wilga (2002)**, se interesó en cuantificar y relacionar la morfología de la suspensión mandibular en cinco elasmobranquios. Entre ellas se encontró a *Negaprion brevirostris* y *Sphyrna tiburo* con una suspensión hialística. Los resultados indicaron que el tipo de suspensión mandibular no es buen predictor de la movilidad. La morfología del palatoc cuadrado con la articulación craneal es la clave para determinar la movilidad de las mandíbulas (Fig. 11).

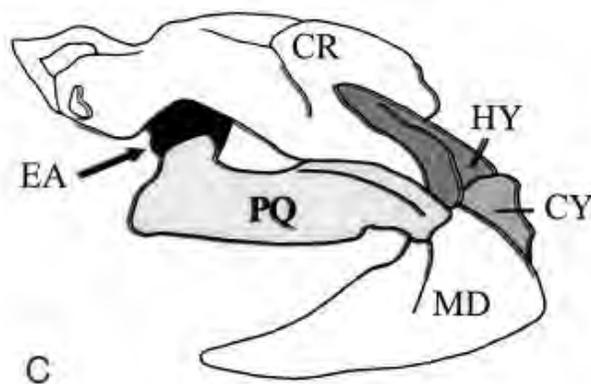


Figura 11. Suspensión mandibular de tipo hialística, presente en *N. brevirostris* y *S. tiburo* (Tomado de Wilga, 2002).

Abreviaturas. CR, cráneo; EA, articulación etmopalatina; HY, hiomandíbula; MD, mandíbula inferior; PQ, palatoc cuadrado o mandíbula superior

**Wilga et al. (2007)**, investigaron sobre la variedad de mecanismos de alimentación de los elasmobranquios modernos: mordida, succión o filtración. La

relación entre la estrategia de alimentación y ecología depende en parte de la especialización ecológica, mecánica o evolutiva.

### *Investigaciones de cráneo de tiburón*

Al ser un cráneo relativamente simple, pocos investigadores han sido los dedicados a estudiar el condrocraqueo tiburones, como a continuación se presenta.

**Romer y Parsons (1981)**, esquematizaron el cráneo de *Chlamydoselache*. Cinco años más tarde, **Weichert y Presch (1986)** también esquematizaron dorsalmente el cráneo del esqualo *Squalus acanthias*.

**Kajiura et al. (2005)**, realizaron el primer estudio sobre dimorfismo sexual craneal en tiburones. Encontraron dimorfismo sexual en el condrocraqueo de *Sphyrna tiburo* al percibir la elongación de los tres cartílagos rostrales en los machos adultos (Fig. 12) como posible consecuencia de la madurez sexual al llegar a una talla determinada (mayor de 69 cm longitud total [LT]); por lo que la elongación de los cartílagos rostrales corresponde también a la rápida elongación de los gonopterigios (claspers) en esta etapa que tiene como efecto secundario sobre otros elementos cartilagosos largos y delgados.

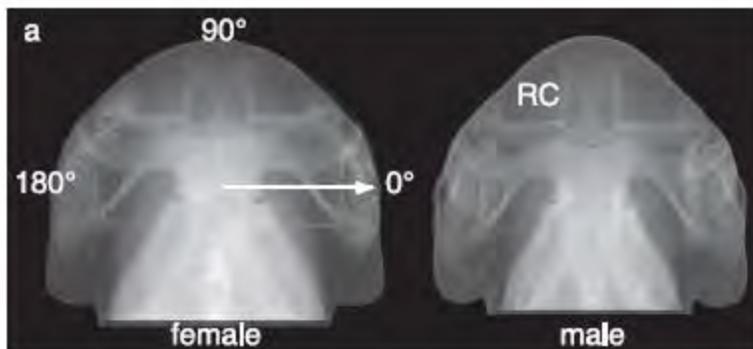
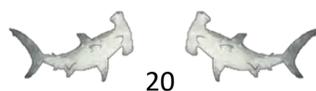


Figura 12. Dimorfismo sexual en condrocraqueo de *S. tiburo* (Tomado de Kajiura et al., 2005).



## *Columna vertebral para determinación de edad*

El estudio de la columna vertebral, en específico las vértebras son de suma importancia porque con ellas se puede datar la edad de elasmobranquios y con esto realizar investigaciones ecológicas. Debido a su importancia a continuación se presentan los trabajos con las especies de este estudio.

### *a) Negaprion brevirostris*

**Brown y Gruber (1986)**, determinaron la tasa de crecimiento y los patrones de deposición de bandas en las vértebras de *N. brevirostris* la cual creció bajo condiciones de laboratorio utilizando una inyección de tetraciclina.

**Gruber y Stout (1983)** examinaron tiburones limón de la costa de Florida, E.E.U.U. para estimar la edad y crecimiento por medio del análisis de zonas de crecimiento en tinciones histológicas de los centrum vertebrales (de la vértebra no. 40 a la no. 50) tratadas con tetraciclina, Contó el número de cuerpos vertebrales de 24 tiburones (40.3 – 131.2 cm LPC) con un promedio de 117 (de un intervalo de 110 – 121).

### *b) Rhizoprionodon longurio*

No hay estudios registrados que estudien la edad y crecimiento, salvo **Márquez-Farías y colaboradores (2005)** que realizaron observaciones sobre su biología, de ejemplares capturados en el sureste de Sinaloa.

### *c) Sphyrna lewini*

**Anislado-Tolentino et al. (2008)** estimaron la edad y crecimiento del tiburón martillo a través de bandas opacas<sup>2</sup> en las vértebras postcefálicas de 109 organismos (44 hembras y 65 machos) colectados bimensualmente en la pesca comercial en la costa del sur de Sinaloa, México, de enero de 2003 a febrero 2005. Concluyendo que en verano se forma la primera banda opaca (época de nacimiento), y el siguiente invierno aparece la segunda banda opaca; posteriormente, se forman dos bandas opacas anuales.

**Anislado y Robinson (2001)** han investigado esta especie durante la temporada de 1992 a julio de 1998 en la costa de Michoacán, México. Consideraron 101 ejemplares,

---

<sup>2</sup> BO's por su abreviación en inglés



(50 machos y 51 hembras) de los cuales tomaron cinco de cada individuo de la región postcefálica. Demostrando que inmediatamente después de nacer se forma el primer anillo y posteriormente, dos anillos anuales, el primero en junio-julio y el segundo durante noviembre-diciembre.

d) *Sphyrna tiburo*

**Parsons (1993)**, estudió la edad y crecimiento de julio de 1982 a diciembre de 1986 de las bahías de Florida. Inyectó tetraciclina en los tiburones mantenidos en cautividad, posteriormente los etiquetó y liberó para ser recapturados pasado un tiempo. Esto se realizó para validar la naturaleza anual de los anillos que aparecen en el centrum de la vértebra. Esta técnica fue válida para todos los grupos de edad incluidos en el estudio, a los que se les retiró las vértebras precaudales desde la número 25 a la 40 por su mayor tamaño con respecto a las demás. El análisis del incremento marginal sugirió la formación de los anillos; los anillos se formaban durante el invierno cuando las temperaturas de agua eran más bajas. Dedujo que las hembras son de mayor tamaño, así como más longevas que los machos.

### *Investigaciones en anatomía de la columna vertebral*

Hay investigaciones donde con base a la morfología de la columna vertebral de tiburón ha ayudado a su identificación.

**Rey y Álvarez (1984)** registraron a un organismo del género *Carcharhinus* con la columna vertebral deformada en forma de S, presentaba una fusión y compresión de las vértebras en siete puntos a través de la columna vertebral. Aunque carecía de cabeza se registró como género *Carcharhinus*

**Blanco et al. (2001)**, hallaron en Vallecillos, Monterrey, un yacimiento fosilífero de conservación; conformadas de margas fosilíferas, lugar de fosilización de margas laminares depositadas durante el Turoniano (Cretácico Superior) que contienen peces, tortugas marinas, ammonites y fauna selácea. Esta última está compuesta por dientes *Ptychodus mortoni*, así como restos del tegumento (escamas placoideas) de *cf. Scyliorhinus* y discos vertebrales de un tiburón no determinado (Fig. 13).



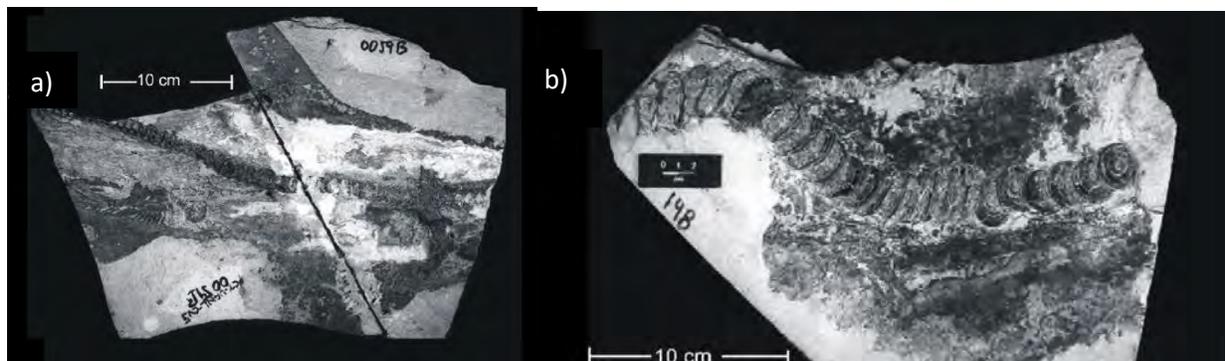


Figura 13. Impresiones fósiles de fauna selácea en Vallecillos, México. a) Impresión corporal y columna vertebral de un seláceo del género cf. *Scyliorhinus*. b) Discos vertebrales de un seláceo no determinado (Tomado de Blanco *et al.*, 2001).

**Blanco-Piñón *et al.* (2005)** reportaron un espécimen con base a su columna vertebral, correspondiente a un tiburón lamniforme de la localidad de Vallecillo, México. Aunque su determinación taxonómica no fue realizada a nivel inferior de Orden, las vértebras semejan aquellas pertenecientes a tiburones cretoxyrinidos. Se avocaron a estudiar los 12 cuerpos vertebrales parcialmente articulados que se preservaron tridimensionalmente y fueron parcialmente remplazados por calcita ( $\text{CaCO}_3$ ). De estas vértebras, siete se acomodaban paralelo al estrato de base, mientras que cinco están casi perpendiculares a ésta. El cuerpo vertebral está bien calcificado, y es anficélico; el centrum presenta una forma circular pero ligeramente comprimido lateralmente y sus superficies articulares muestran patrones concéntricos bien marcados. Las aberturas pareadas, donde están situadas las bases de los arcos neurales y hemáticos, están presentes en los márgenes dorsal y ventral de cada centrum (Fig. 14).

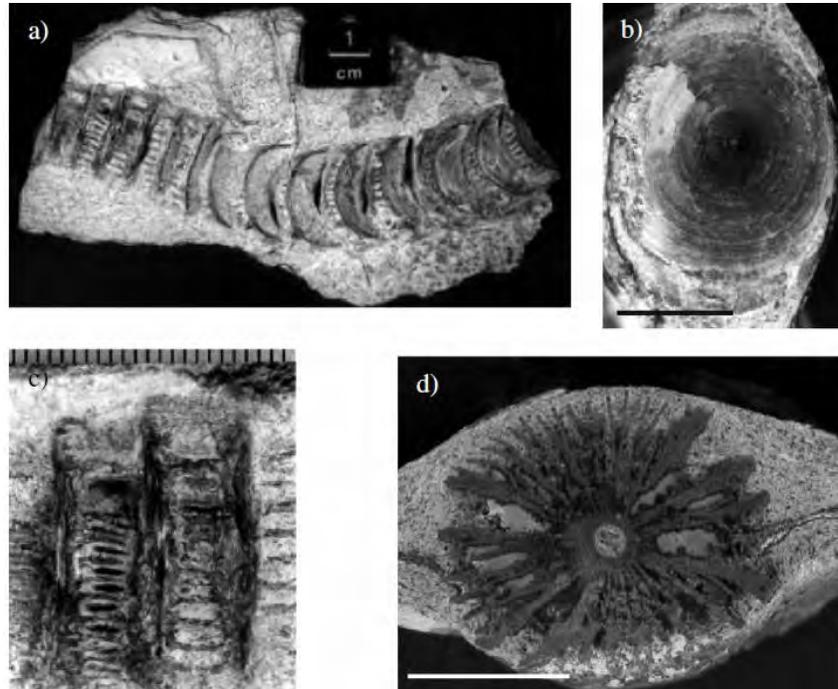


Figura 14. Cadena de vértebras caudales de un tiburón cretoxrínido de Vallecillos, México.

a) Vista general. b) vista cercana a la superficie de articulación. c) vista cerca de dos centrum en la vista dorso-lateral que muestra la disposición longitudinal de las láminas radiales y las cavidades para el arco hemal. d) vista cercana de la sección transversal del centrum que expone las láminas radiales (Tomado de Blanco *et al.*, 2001).

**Shimada (2007)**, describió parcialmente el esqueleto del extinto *Cretolamna appendiculata*, confirmando ser un organismo lamniforme por su parecido en la mandíbula superior a *Lamna sp.*, el cual anteriormente fue clasificado como un cretoxyrinido (Fig. 15).

Por otro lado, siendo la columna vertebral tan ancestral es importante discernir sobre el origen de los elementos a través de la filogenia como **Olivares y Rojas (2013)** quienes determinaron que los primeros componentes de las vértebras fueron los arcos dorsales (neurales e interneural) y ventrales (hemal e interhemal) que se apoyaban en la notocorda, el siguiente paso fue la formación de dos centros (intercentro y pleurocentro) que sirvieron para fijar y dar soporte a los arcos y así como la aparición de diferentes elementos como las costillas en los peces, mas no en los tiburones y la consecuente aparición de costillas cervicales en aves y clados superiores.



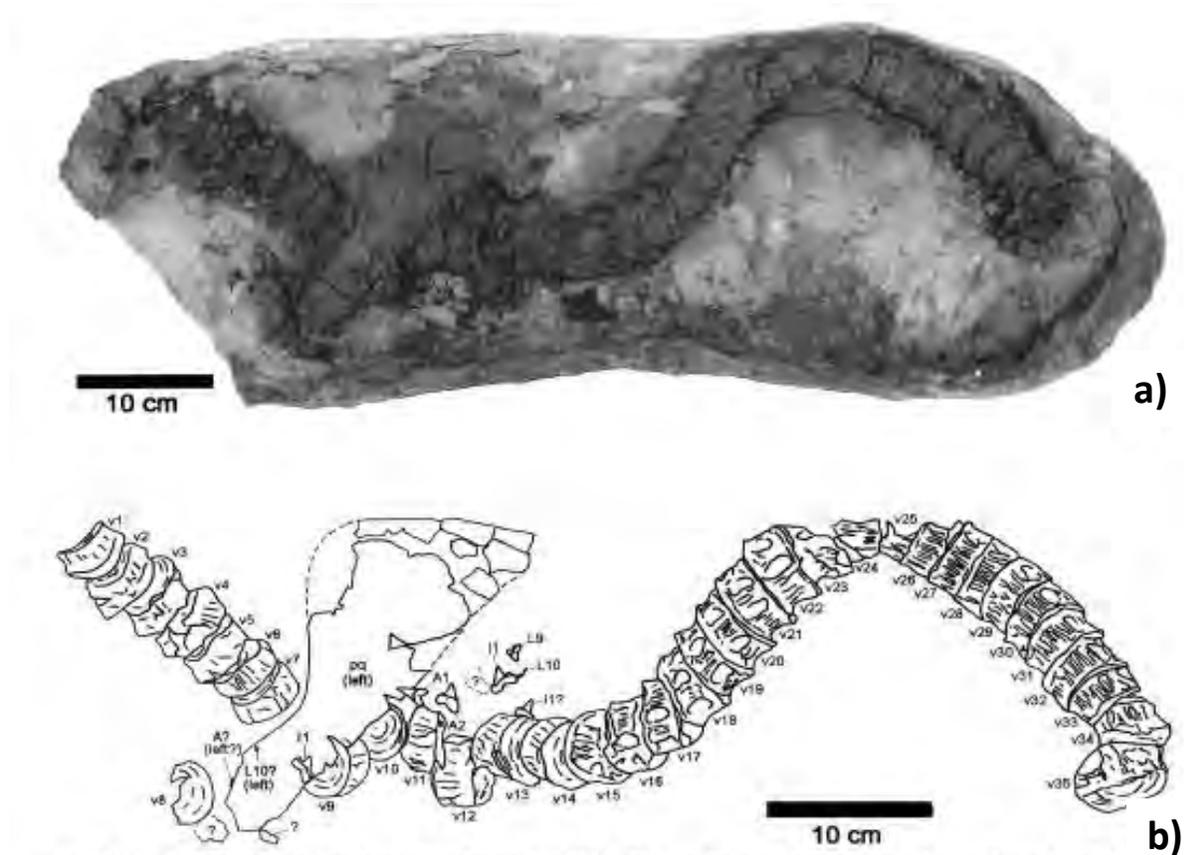


Figura 15. Esqueleto parcial de *Cretolamna appendiculata* del oeste de Kansas a) Serie de 35 vértebras con el palatocuartado izquierdo y muchos dientes desarticulados b) Boceto de los elementos observados en la figura a (Tomado de Shimada, 2007).

**Huber y colaboradores (2013)**, describieron las propiedades mecánicas de las vértebras de *Carcharias taurus* en relación con la deformidad espinal. Ya que aproximadamente el 35% de estos tiburones en acuarios públicos exhiben un intervalo de deformidades espinales de la compresión de las vértebras y pérdida del espacio intervertebral que disloca espinas con la degeneración vertebral y espondilosis masiva causada por una excesiva mineralización ambas dentro de las vértebras y fuera de la envoltura notocordal. También comentan que las espinas deformadas en estas especies son caracterizadas por fracturas, subluxaciones (dislocaciones parciales espinales), compresión y asimetría de discos intervertebrales y una dramática curvatura tanto en dirección dorsal (escoliosis) y lateral (sifosis), generalmente entre la cintura pectoral y la primera aleta dorsal. Estas condiciones son a menudo acompañadas por la distorsión de los arcos neurales y hemales, la degeneración de la vértebra en el sitio de

la lesión primaria, una excesiva mineralización de la vértebra circundante resultando una espondilosis (fusión) de las vértebras adyacentes y costillas dentro una permanente conformación doblada y la atrofia y fibrosis de la musculatura que la envuelve (Fig. 16).

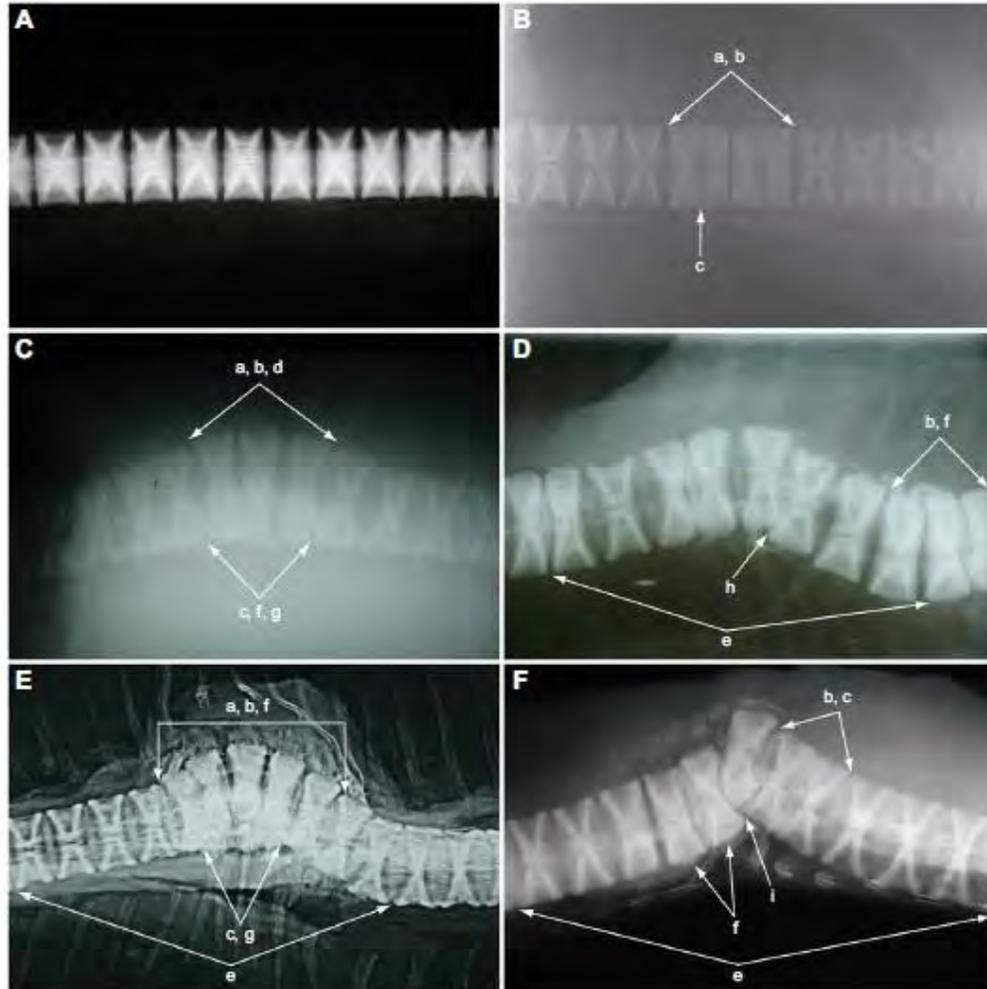


Figura 16. Alcance de patologías asociadas con la deformidad de la columna vertebral de *C. taurus* de acuarios públicos.

A) Columna vertebral de organismo no afectado exhibiendo uniformidad de las vértebras y los discos intervertebrales. B) Deformidad poco severa de la columna vertebras caracterizada por la compresión de los cuerpos vertebrales y pérdida del espacio intervertebral. C y D) Deformidades moderadamente severas en la columna vertebral caracterizadas por la compresión del cuerpo vertebral, pérdida del espacio intervertebral, una menor o mayor curvatura espinal. E y F) Deformidades espinales muy severas caracterizadas por la compresión del cuerpo vertebral, pérdida del espacio intervertebral, mayor curvatura espinal y excesiva mineralización dentro de la matriz vertebral (Tomado de Huber et al., 2013).

# JUSTIFICACIÓN

---

El ser humano por siglos se ha beneficiado de la amplia variedad de los recursos que el mar ofrece. Buscando cada vez un mayor aprovechamiento de estos recursos marinos y en el aporte económico que deja la pesquería sobre ellos. Por lo que la captura de tiburón ha aumentado en los últimos años en varios países del mundo, llegando a provocar una sobrepesca en este clado con gran importancia ecológica en su ambiente. Debido a la disponibilidad de los tiburones, estos organismos son encontrados en venta en diferentes mercados a nivel nacional, siendo también un recurso para la investigación más accesible y poco profundizado, pues gran cantidad de estudios en tiburones se avocan a temas genéticos y reproductivos.

Sin embargo, los trabajos dedicados a la anatomía de tiburones con alta incidencia en la pesquería son pocos, resaltando que la mayoría se ocupan de la protusión de la mandíbula en diferentes especies de esfírnidos principalmente.

Por lo que el objetivo de este estudio es complementar esta laguna de información anatómica del esqueleto en especies de importancia pesquera.



# OBJETIVO GENERAL

---

Describir y comparar morfológicamente el condrocraáneo y la columna vertebral de *Negaprion brevirostris*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini* y *Sphyrna tiburo*.

## OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir e ilustrar el condrocraáneo por especie de tiburón.
- Determinar el número de vértebras por especie.
- Describir e ilustrar las vértebras de las tres regiones establecidas (vértebras postcraneales, vértebras troncales y vértebras caudales) por especie.
- Comparar morfológicamente los tipos de cráneo de las cuatro diferentes especies.
- Comparar morfológicamente las vértebras entre especies de acuerdo con la zonificación especificada.
- Realización de un compendio fotográfico del cráneo y de las vértebras de las tres regiones delimitadas por especie.



## MATERIAL Y MÉTODO

---

Se eligieron las especies de acuerdo con su incidencia en el mercado “La Nueva Viga” Ciudad de México. Se obtuvieron 20 ejemplares, cinco ejemplares para cada una de las cuatro especies. Estos ejemplares se trasladaron al Laboratorio de Anatomía de Vertebrados y Educación Ambiental (LAVEC) de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. Cada ejemplar se lavó con agua corriente para retirar el exceso de sangre.

Posteriormente, se identificaron mediante la Guía para la Identificación de Catálogos de aletas, tronchos y cabezas de tiburones en el Pacífico Mexicano (Castellanos *et al.*, 2013), Guía de campo de tiburones del mundo (Compagno *et al.*, 2006) y Tiburones de México y Centro América del Océano Pacífico (Cantú, 2013).

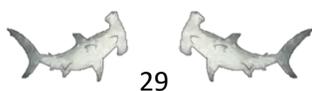
A cada organismo se le retiró cuidadosamente la piel y tejido muscular de la cabeza, así como la masa cefálica con ayuda de un excavador odontológico y limpiando con agua los residuos. Se procedió de igual manera con la columna vertebral, retirando piel y tejido muscular adherido a ésta.

Para la columna vertebral, se diseccionó cada vértebra a manera de desarticular hasta el comienzo la aleta caudal, pues por motivo práctico se decidió dejarla completa, aunque sin tejido muscular. Tras tener todas las vértebras independientes se hilaron con hilo nylon para visualizar fácilmente la secuencia de la columna vertebral.

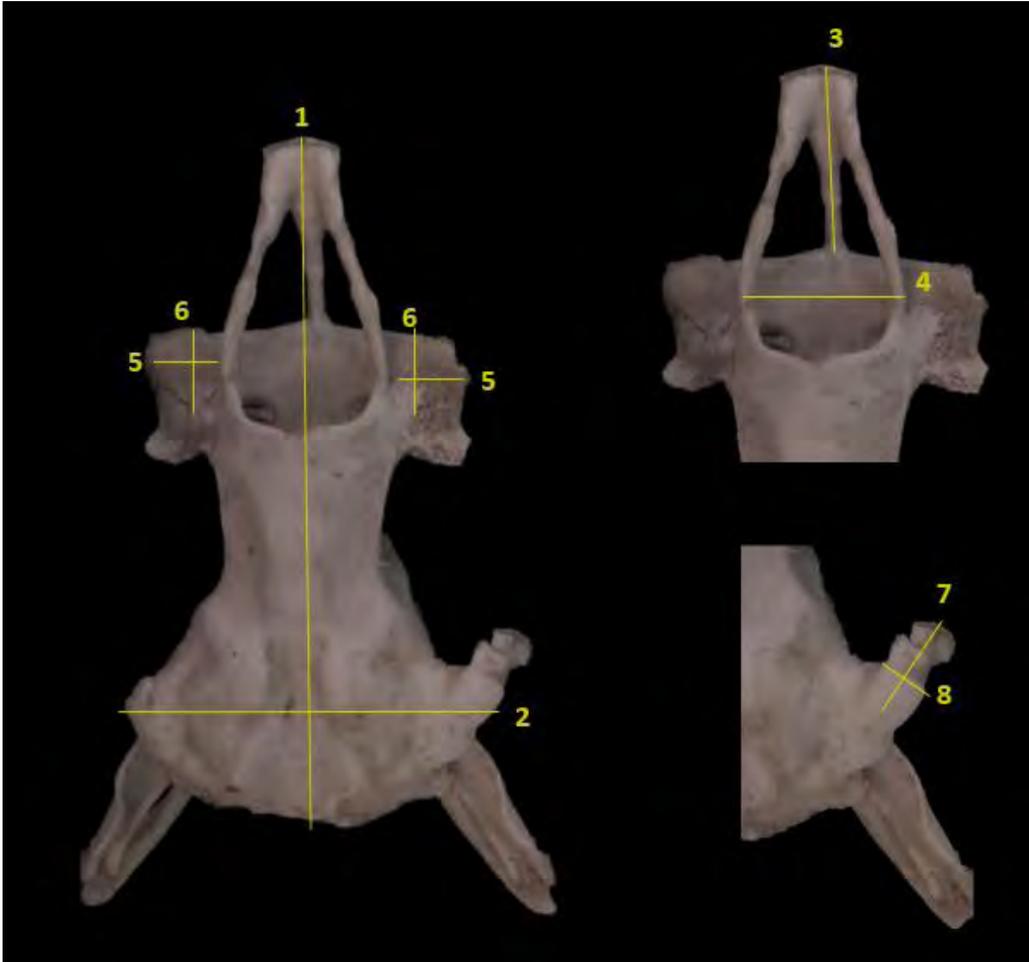
Tanto para el cráneo y la columna, pasaron por un proceso de secado en un recipiente con sal de mar para eliminar la humedad, en un periodo de dos a tres semanas, dependiendo del tamaño del organismo.

Una vez seco el cráneo, se describieron las estructuras anatómicas por especie basándose en las estructuras reconocidas por Compagno (1988) para homogenizar posibles sinonimias.

Para la familia Carcharhinidae se midió el largo (1), ancho (2) del condrocraqueo; el largo del rostrum (3) y su base (4) entre los cartílagos rostrales laterales; el ancho (5) y largo



(6) de las cápsulas nasales, así como el largo (7) y ancho (8) del proceso postorbital (Fig. 17).



*Figura 17.* Medidas base que se tomaron para los miembros de la familia Carcharhinidae. Diseño propio

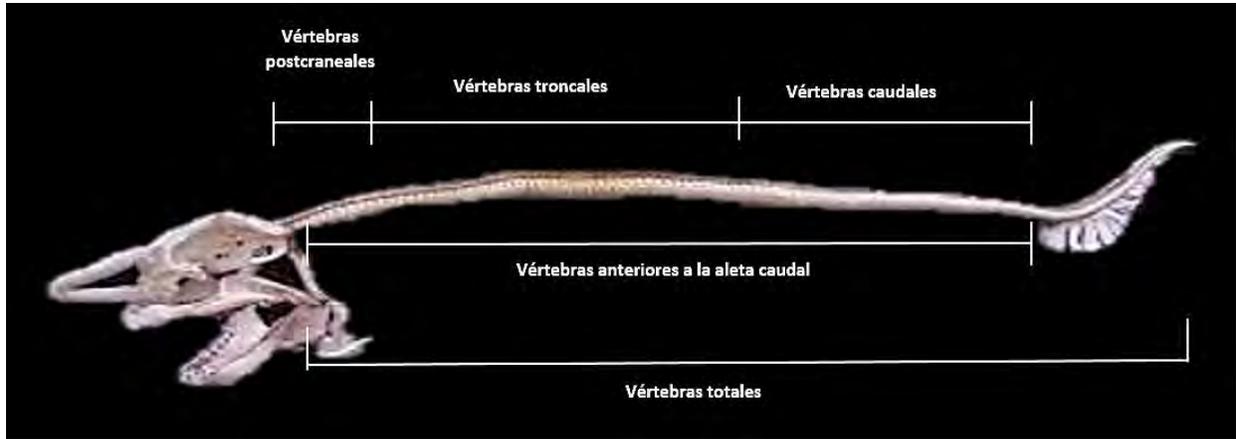
Para la familia Sphyrnidae, se midieron: largo (2) y ancho (1) del condrocráneo; largo (3) y ancho (4) de la cápsula nasal -sin contar el proceso anterior de la cápsula nasal-, el ancho (5) y largo (6) del apéndice rostral del ala (Fig. 18).



Figura 18. Medidas base que se tomaron para los miembros de la familia Sphyrnidae. Diseño propio.

Para la columna vertebral, se contaron el número de vértebras totales, el número de vértebras anteriores a la aleta caudal; con el fin de evitar errores pues en la aleta caudal las vértebras son de menor tamaño y se pueden confundir, además de parecer que las vértebras caudales un número apreciablemente mayor.

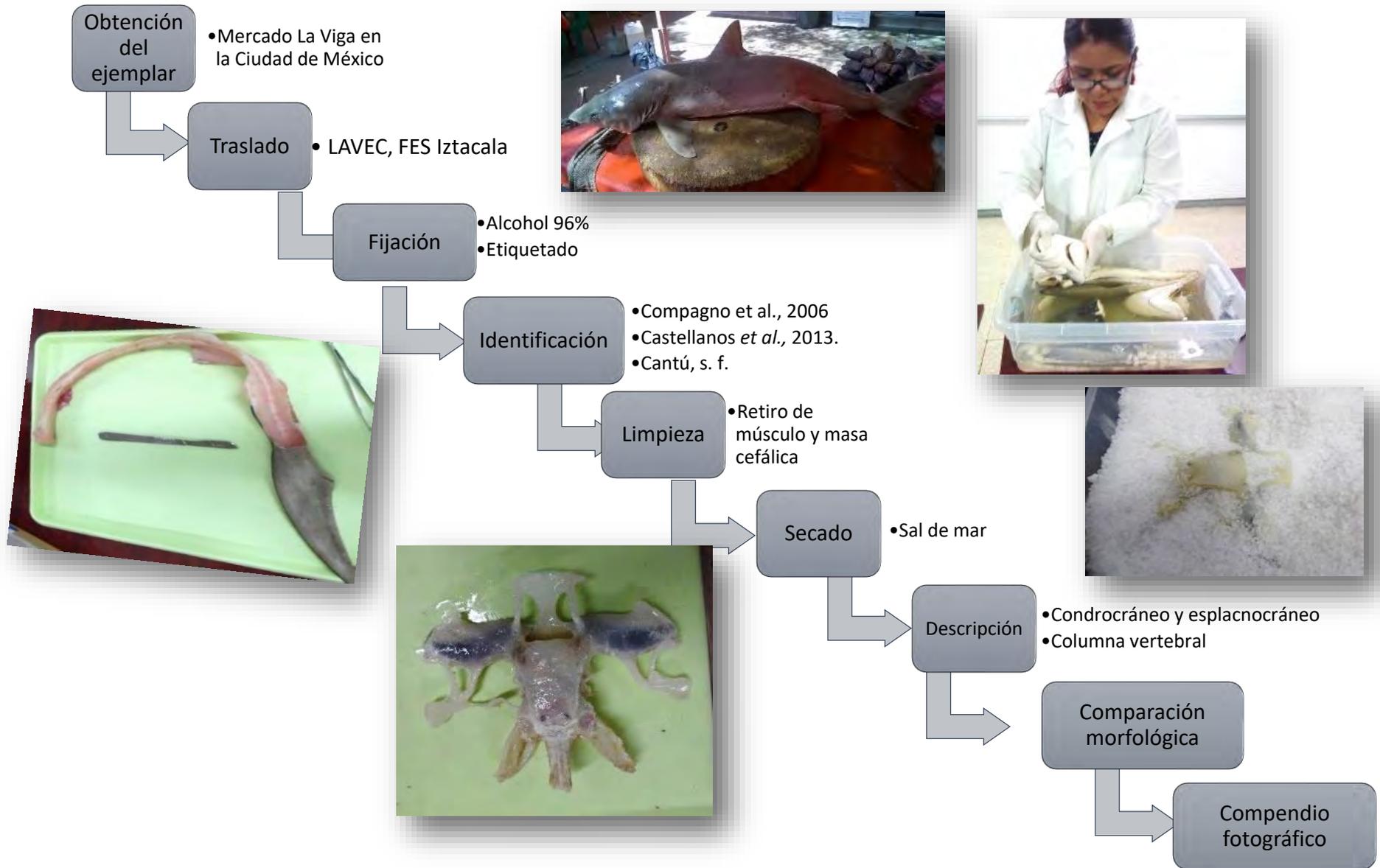
También, se regionalizaron tres partes de la columna vertebral, de acuerdo con las características de las vértebras. Primero, las vértebras postcraneales, siendo todas aquellas que presenten una base ancha debajo del centrum, basapófisis, hasta que este desaparezca; las vértebras troncales, aquellas que aún no han desarrollado el arco hemal y considerablemente de mayor tamaño; y las vértebras caudales, aquellas vértebras que presenten el arco hemal totalmente formado (Fig. 19).



*Figura 19.* Regionalización establecida para el estudio de la columna vertebral de acuerdo con su morfología. Diseño propio

Finalmente, se procedió a realizar un compendio fotográfico de las cuatro especies.

# MATERIALES Y MÉTODOS



# RESULTADOS

---

Se examinaron 20 organismos de las cuatro especies, denominados como cazones (Bonfil, 1997) en pesquerías.

## *Taxonomía*

Para la clasificación y una nomenclatura correcta se basó en International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (2017-1) dentro de la Red List. Los organismos identificados corresponden al orden Carcharhiniformes, con dos familias, tres géneros y cuatro especies, como se muestra de la manera siguiente.

Filo: Chordata

Clase: Chondrichthyes

Orden: Carcharhiniformes

Familia: Carcharhinidae

Género: *Negaprion*



Especie: ***Negaprion brevirostris*** Poey, 1868

Género: *Rhizoprionodon*



Especie: ***Rhizoprionodon longurio*** Jordan & Gilbert, 1882

Familia: Sphyrnidae

Género: *Sphyrna*



1834)

Especie: ***Sphyrna lewini*** (E. Griffith & C. H. Smith,



Especie: ***Sphyrna tiburo*** (Linnaeus, 1758)

Las cuatro especies son de mares mexicanos, correspondiendo a *R. longurio* (Cazón bironche), *S. lewini* (tiburón martillo) y *S. tiburo* (cabeza de pala) del Océano Pacífico y a *Negaprion brevirostris* (Tiburón limón) del mar Caribe. Otro dato de importancia recabada al entrevistar al comerciante que facilitó los organismos fue el método de captura, el cual resultó ser pesquería artesanal específicamente palangre (Fig. 20), que es sistema muy utilizado en zona costera marina y consiste en una línea principal y con líneas con anzuelos cebados, éstas pueden tener entre 20 y 50 anzuelos, que a partir de ella se sujetan líneas secundarias con anzuelos cebados para la captura de cazón (De la Lanza *et al.*, 1993).

El compendio fotográfico elaborado comprende de 1,043 fotografías donde se incluyen diferentes perspectivas del cráneo y las vértebras de las regiones postcraneal, troncal y caudal.



Familia



Carcharhinidae

## Cráneo

### *Negaprion brevirostris*

*Negaprion brevirostris*, comúnmente conocido como tiburón limón. Habita en aguas poco profundas cercana a arrecifes y manglar, en fondo arenosos o lodos. A veces se aventura a océano abierto a profundidades de hasta 90 m (Hailey, 2017).

En su alimentación es un organismo asíncrono, intermitente y sin patrón de periodicidad. Se alimenta de forma oportunista y a medida que crecen se mueven a aguas más profundas, aumentando así variedad de hábitats y presas encontradas. Principalmente consume peces, pero también algunas crustáceos y moluscos, su hábito es considerando bento-pelágico (véase anexo I).

El tamaño de los cráneos examinados de *N. brevirostris* tuvieron poca variación en las tallas máximas y mínimas en las medidas tomadas (Tabla 2).

Tabla 2. Medidas máximas y mínimas de los datos base de *N. brevirostris*

	Condrocráneo		Rostrum		Cápsula nasal		Proceso postorbital	
	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)
Intervalo de tallas	9 – 13.4	5.2 – 7.5	3.2 – 4.3	2.1 – 3.1	1 – 1.8	2.1 – 3.1	1.1 – 1.5	0.3 – 0.5

El condrocráneo mostrado es el ejemplar de mayor tamaño de los cinco ejemplares objeto de este estudio. Es el cráneo que presenta mayor grado de calcificación en sus estructuras, con medidas de 13.4 cm de longitud y 7.5 cm en su parte más ancha que es la base del proceso postorbital.

El rostrum en su longitud mide 4.3 cm por 3.1 cm de ancho de los cartílagos rostrales laterales, el largo de la cápsula nasal es similar al ancho con 1.8 y 1.7 cm respectivamente; en el proceso postorbital en su base 0.5 cm.



En la vista dorsal del condrocraáneo de *N. brevirostris* podemos observar al cartílago rostral medio (3) y los cartílagos rostrales laterales (2) poco calcificados y largos, debido a que son zonas rellenas de gel muy lubricado empleado para las ampollas de Lorenzini que sirven a su sentido sensitivo y en su ausencia se vuelve propenso a fracturas. Estos cartílagos se unen formando el nodo rostral (1) estrecho. Los cartílagos rostrales laterales (2) se unen al condrocraáneo por medio de la base de conexión del cartílago rostral lateral con la fontanela anterior (4). La fontanela anterior (5) presenta un ligero engrosamiento en el margen superior con una muesca epifiseal (6) en su parte media.

Las cápsulas nasales (7) están ligeramente extendidas en dirección frontal, aunque igualmente son estructuras frágiles; donde resguarda a los lóbulos olfativos conectado a través del canal olfatorio a la fontanela anterior (5) que recubre al cerebro en su cavidad.

En el área óptica los cartílagos del proceso preorbital (8), proceso postorbital (13) y la cresta supraorbital (9) dan lugar a la cuenca orbitaria (11), de tamaño reducida correspondiente al espacio del globo ocular de forma cóncava y de tamaño pequeño. Esta cuenca orbitaria (11) se presenta más apical ya que las crestas supraorbitales (9) se dirigen más al centro del techo craneal (10). Así como el proceso preorbital (8) es prolongado y ensanchado occipitalmente ofreciendo una protección mayor lateralmente al ojo, debido a su tamaño es que cumple en mayor parte la función de resguardar al globo ocular, pues el proceso postorbital (13) es delgado y se elonga hacia la parte anterior en menor proporción.

Las crestas supraorbitales (9) son sobresalientes en la caja craneana con bordes angulosos que desde los costados de la apertura de la fontanela anterior (5) pasan sobre el techo craneal (10) creando una "v" donde convergen formando una cúpula sobresaliente en el techo craneal (10) en la parte occipital.

El área ótica, aquella dedicada al sentido del equilibrio y de una conformación totalmente anfractuosa<sup>3</sup>. Las cápsulas óticas (15) cóncavas. Alrededor de estas cápsulas se encuentran los canales anterior y posterior semicirculares (12 y 14 respectivamente), siendo el primero el de mayor prominencia. Entre las estructuras anteriores (12, 15 y 14),

---

<sup>3</sup>Irregular, desigual, quebrado.



el cráneo desciende formando la fosa parietal (17) que da lugar a dos forámenes linfáticos poco visibles. En su margen más occipital se encuentran las crestas opistóticas (16) ligeramente abultadas en una pequeña sección.

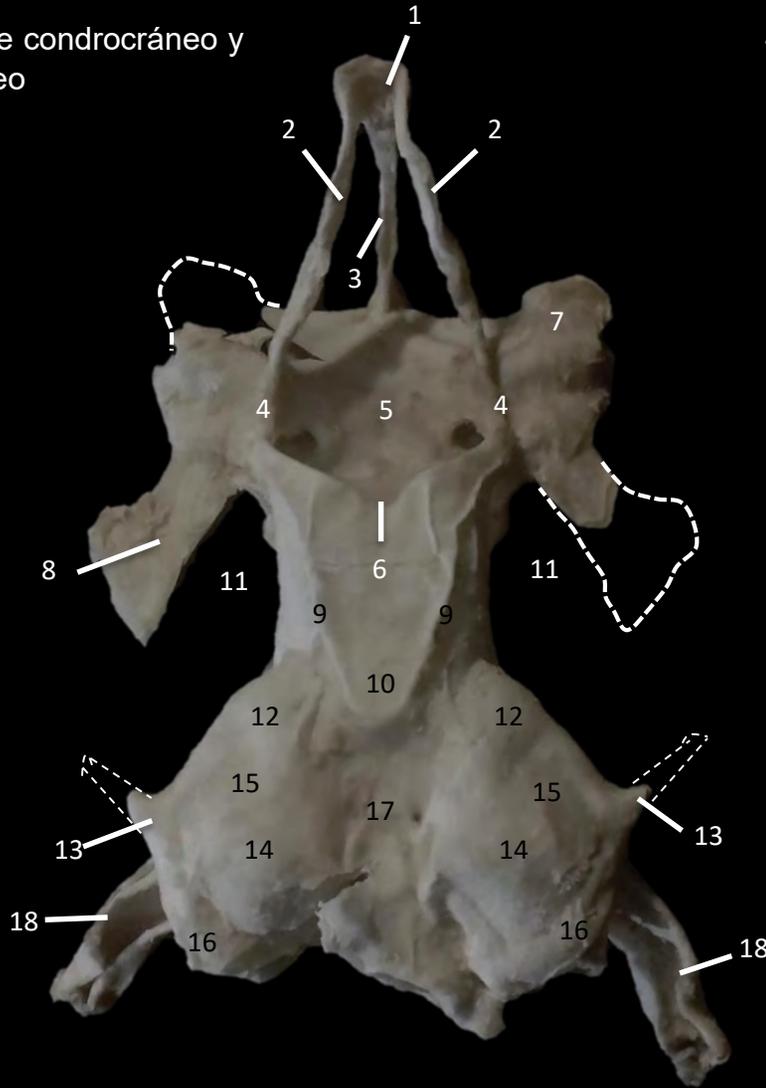
En cuanto el esplanocráneo, se observa el hiomandibular (18) a cada costado del condrocráneo (Lámina 1).



Vista dorsal de condrocraqueo y  
esplacnocraqueo



*Negaprion brevirostris*



1. Nodo rostral
2. Cartílago rostral lateral
3. Cartílago rostral medio
4. Base de conexión del cartílago rostral lateral con la fontanela anterior
5. Fontanela anterior
6. Muesca epifiseal
7. Capsula nasal
8. Proceso preorbital
9. Cresta supraorbital
10. Techo craneal
11. Cuenca orbitaria
12. Canal anterior semicircular
13. Proceso postorbital
14. Canal posterior semicircular
15. Cápsula ótica
16. Cresta opistótica
17. Fosa parietal
18. Hiomandibular

1 cm

Lámina 1. Cráneo de *N. brevirostris* en vista dorsal Diseño propio.



La vista ventral del condrocraqueo de *N. brevirostris* podemos observar la porción inferior del morro, de los ojos, así como la región del paladar y de la placa subnasal (lámina 2).

El nodo rostral (1) une los cartílagos rostrales laterales (2) y al cartílago rostral medio (3).

En el septo internasal (5) se da un proceso de ensanchamiento hacia los lados para formar la parte media posterior de la placa subnasal (8) finalizando en la apertura nasal (4) prominente y circular, y donde la pared lateral de la cápsula nasal (7), la parte media de la placa subnasal (8), la parte posterior de la repisa de la placa subnasal (9), el canal orbitonasal (10) y la pared preorbital (11) la recubren para reforzarla y delimitarla.

Colindando con el septo internasal (5) y los canales orbitonasales (10) se encuentra la fosa subetmoide (14) que desciende en forma de cuña y en su parte central un ligero borde que interrumpe la fosa, siendo este la quilla media (18) que es poco notable y de tamaño pequeño en su alargamiento para dar paso a la placa basal (19) conformando el paladar de forma rectangular y convexa. El paladar en su parte externa anterior se encuentran los cóndilos ectetmoides (13) poco alzados pero alargados; en la parte media de la placa basal (19) se muestran un levantamiento engrosado (más que hendidura) en su margen que forman la muesca orbital (17) y finalmente, desde su parte media hasta el término de la placa basal (19) se extiende a los costados las plataformas suborbitales (16) de forma triangular y que son estructuras que le dan soporte en la parte inferior al ojo. En el límite inferior interno de estas plataformas, se contemplan dos sombras en forma de gota que representan los forámenes de las arterias carótidas internas (21) que comunican al condrocraqueo.

En la región óptica, el proceso preorbital (12) elongado occipitalmente y ensanchado, dando un área pequeña para la cuenca orbitaria (15) y acotada por la muesca orbital (17), la plataforma suborbital (16) y en menor medida con el delgado proceso postorbital (20).

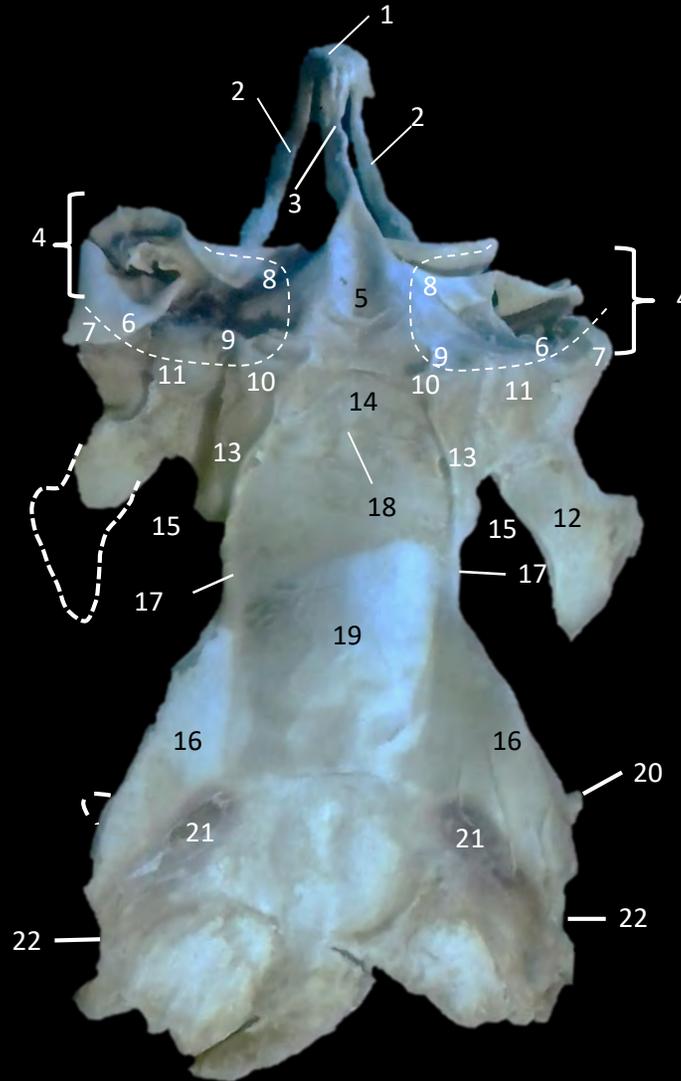
A los costados posteriores del condrocraqueo se localizan las facetas hiomandibulares (22), región de articulación con el hiomandibular.



Vista ventral de condrocraqueo



*Negaprion brevirostris*



1. Nudo rostral
2. Cartílago rostral medio
3. Cartílago rostral lateral
4. Apertura nasal
5. Septo internasal
6. Parte lateral de la placa subnasal
7. Pared lateral de la cápsula nasal
8. Parte media de la placa subnasal
9. Parte posterior de la repisa de la placa subnasal
10. Canal orbitonasal
11. Pared preorbital
12. Proceso preorbital
13. Cóndilo ectetmoide
14. Fosa subetmoide
15. Cuenca orbitaria
16. Plataforma suborbital
17. Muesca orbital
18. Quilla media
19. Placa basal
20. Proceso postorbital
21. Foramen de la arteria carótida interna
22. Faceta hiomandibular

1 cm

Lámina 2. Cráneo de *N. brevirostris* en vista ventral. Diseño propio.



En la vista lateral de *N. brevirostris*, se observa al nodo rostral (1) calcificado y que une al cartílago rostral medio (2) dirigido de forma recta y hacia la parte inferior a la fontanela anterior (7) y se ensancha en su base; el nodo rostral (1) también une a los cartílagos rostrales laterales (3) que se extienden superior y en forma de "v" formando una pequeña curvatura al llegar a la base de conexión del cartílago rostral lateral con la fontanela anterior (6).

La fontanela anterior (7) es amplia y en sus bordes superiores marcadamente más gruesa hasta llegar a la media luna de la muesca epifiseal (8), permitiendo que la membrana protegiendo la entrada del encéfalo. La estrecha cresta supraorbital (9) sobre el techo craneal (12) y culmina en una protuberancia en forma de cúspide.

Las cápsulas nasales (4) se localizan a los costados de la fontanela anterior (7) ligeramente alargadas anteriormente y con la apertura nasal (5) abiertas lateralmente.

En el área óptica, la cuenca orbital (13) es reducida protegida por el proceso preorbital (10) y por la ancha plataforma suborbital (11) principalmente; aunque también es protegido por la cresta suborbital (9) que enmarca un margen hacia la parte apical del condrocraqueo, así como del proceso postorbital (17) que en esta especie es muy estrecho. La zona comprendida por la cuenca orbital (13) la cual limita con la pared orbital, constituye un espacio donde forámenes y foráminas conectan los nervios del globo ocular hacia el cerebro, el más obvio es la fisura orbital (18) que pasa a través de la pared de la orbital y es un sitio de paso de los nervios trigeminal y facial (Compagno, 1988).

El techo craneal (12) es anfractuoso y en su parte posterior forma una cúpula bien marcada y que desciende hacia la fosa parietal (15) localizada en medio de las cápsulas óticas (16) bien hinchadas y que junto con el canal anterior semicircular (14), la cresta opistótica (20) y la cresta esfenopterótica (21) conforman el área ótica que da sentido al equilibrio.

El levantamiento de la faceta hiomandibular (19) articula con el hiomandibular (22) perteneciente al esplanocráneo (Lámina 3).



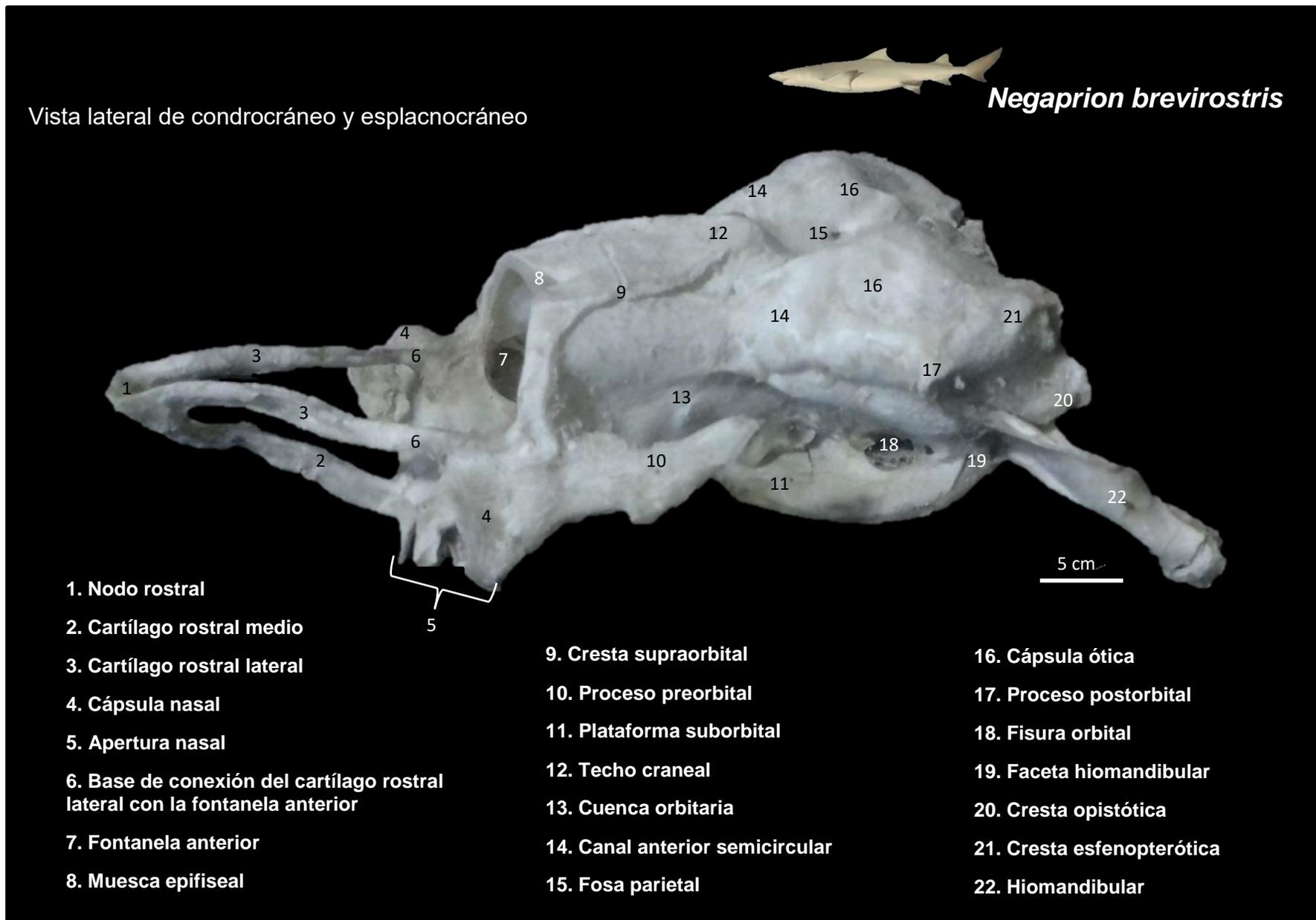


Lámina 3. Cráneo de *N. brevirostris* en vista lateral. Diseño propio.



En la vista frontal de *N. brevirostris* se enfocó al área olfativa y óptica (Lámina 4).

En primer plano se observa el nodo rostral (1) que une lateralmente a los cartílagos rostrales laterales (3) y ventralmente de forma recta se une con el cartílago rostral medio (2) que conforman el rostrum.

Los cartílagos rostrales (3 y 2) se fusionan con el condrocraqueo a los costados con la base de conexión del cartílago rostral lateral (5) y ventralmente con la amplia fontanela anterior (6) que da lugar interiormente a la cavidad craneana (7), siempre protegida por el techo craneal (10).

Las cápsulas nasales (4) son prominentes y se adelgazan ligeramente hacia la parte posterior, al formarse el proceso preorbital (8) elongado hacia la región occipital.

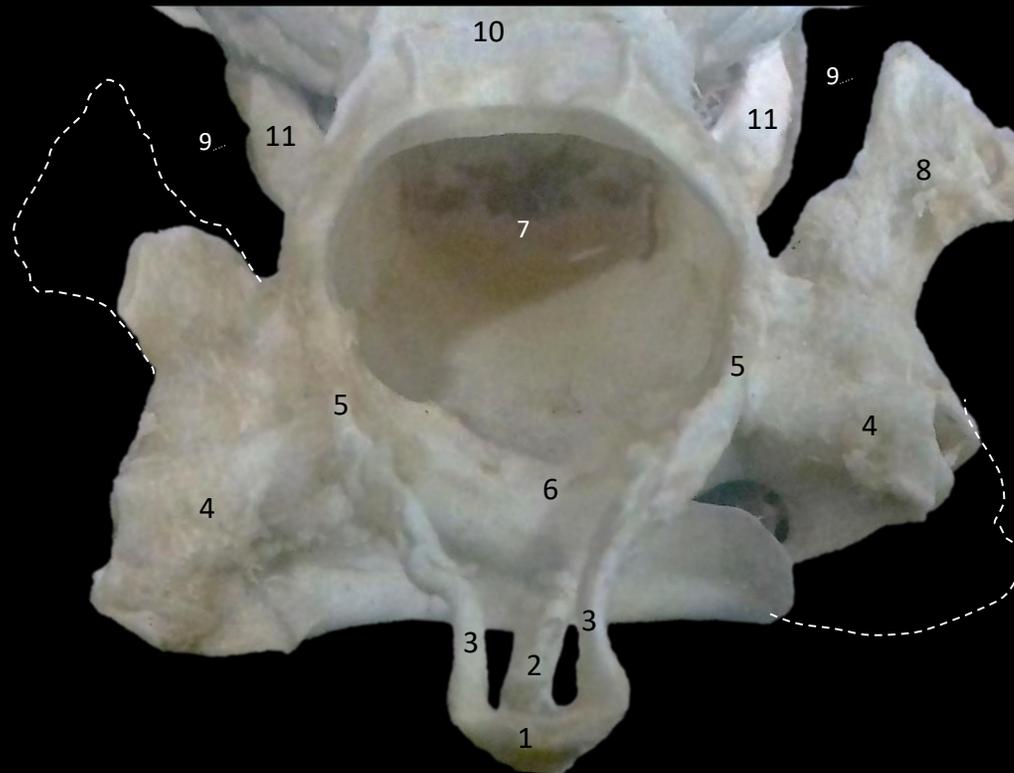
La cuenca orbitaria (9) está protegida por el proceso preorbital (8) y por el sobresaliente de la plataforma suborbital (11) (Lámina 4).



Vista frontal de condrocráneo



*Negaprion brevirostris*



1. Nudo rostral
2. Cartílago rostral medio
3. Cartílago rostral lateral
4. Cápsula nasal
5. Base de conexión del cartílago rostral lateral con la fontanela anterior
6. Fontanela anterior
7. Cavity craneana
8. Proceso preorbital
9. Cuenca orbitaria
10. Techo craneal
11. Plataforma suborbital

Lámina 4. Cráneo de *N. brevirostris* en vista frontal. Diseño propio.



En la vista occipital del condrocráneo se observan más detalles la región ótica y el arco hioideo (Lámina 5).

El proceso postorbital (1) se presenta pequeño y poco sobresaliente hacia los extremos del condrocráneo. Hacia el interior se encuentran el canal anterior semicircular (2) derecho e izquierdo que emerge y dando volumen junto la cápsula ótica (5), donde desciende desde de los costados hacia el centro formando la fosa parietal (3) con forma alargada y convexa. Del canal anterior semicircular (2) desciende posteriormente a los canales posteriores semicirculares (4).

Inferior a la abultada cresta esfenopterótica (6) se localiza la cresta opistótica (7) de poco ancho y que asemeja una forma triangular en cada extremo siendo la faceta hiomandibular que la delimita que es la zona de articulación con el hiomandibular (9) y éste a su vez articula con el ceratohial (10) en dirección ventral.

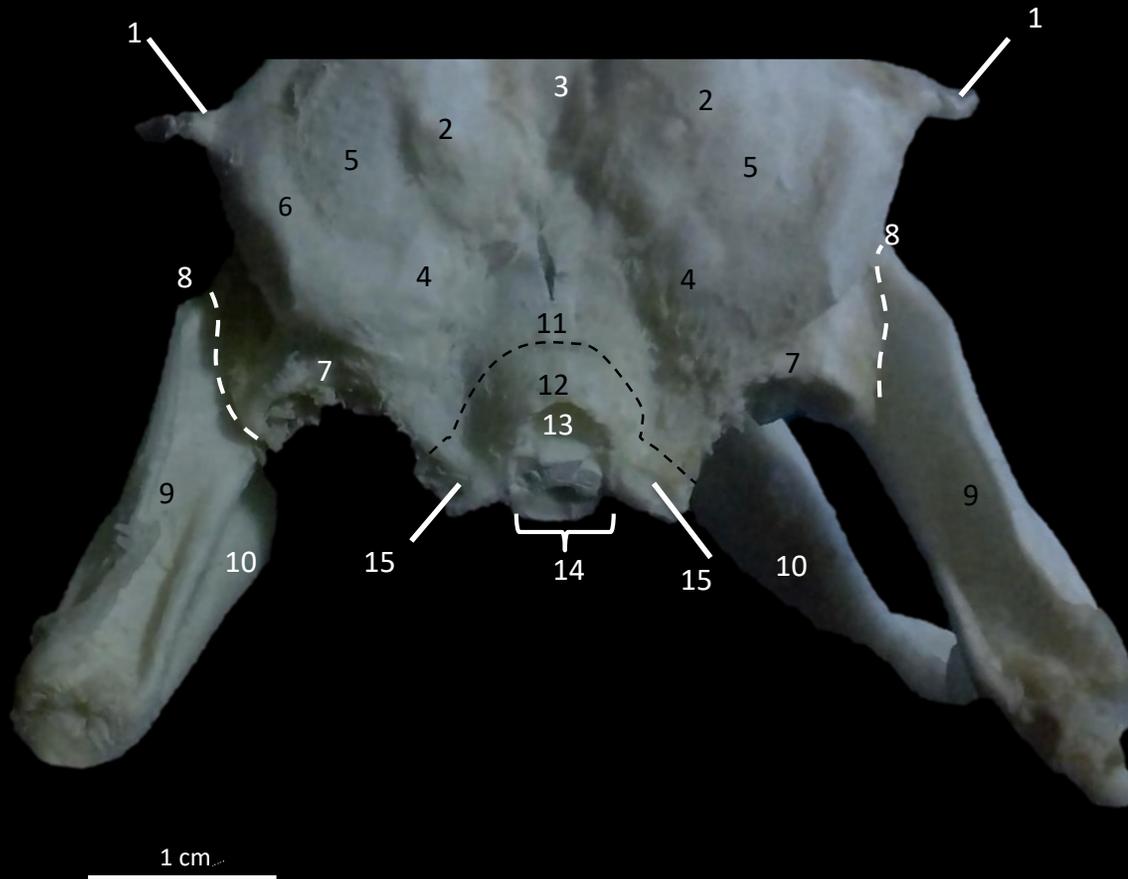
En la depresión central del condrocráneo se fusionan las primeras dos vértebras posteriores (11 y 12). El canal neural (13) de estas vértebras en forma de cúpula sobre los centrum (14) redondos, acompañados lateralmente por la basapófisis (15).





*Negaprion brevirostris*

Vista occipital de condrocraqueo y esplacnocráneo



1. Proceso postorbital
2. Canal anterior semicircular
3. Fosa parietal
4. Canal posterior semicircular
5. Cápsula ótica
6. Cresta esfenopterótica
7. Cresta opistótica
8. Faceta hiomandibular
9. Hiomandibular
10. Ceratohial
11. Primer vértebra postcraneal
12. Segunda vértebras postcraneal
13. Canal neural
14. Centrum de vértebra postcraneal.
15. Basapófisis

Lámina 5. Cráneo de *N. brevirostris* en vista occipital. Diseño propio.



## *Rhizoprionodon longurio*

*Rhizoprionodon longurio* es conocido como tiburón bironche o picudo del Pacífico, es una especie de tamaño pequeño que habita aguas costeras del océano Pacífico oriental, frecuenta zonas de fondo fangoso y basa su dieta en especies de hábitos demersales (Corro-Espinosa *et al.*, 2011) (véase anexo I).

Los cinco condrocráneos de *Rhizoprionodon longurio* estudiados fueron de tallas muy similares en las medidas correspondientes (Tabla 3).

Tabla 3. Medidas máximas y mínimas de los datos base de *R. longurio*.

	Condrocráneo		Rostrum		Cápsula nasal		Proceso postorbital	
	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)
<b>Intervalo de tallas</b>	10.4 - 13	7.3 – 7.6	2.8 – 3.2	3 – 3.4	2.1 – 2.3	1.4 – 1.5	2 – 2.3	1 – 1.3

El cráneo presentado es el ejemplar de mayor tamaño de *R. longurio* mide 13 cm de longitud *versus* 7.6 cm de ancho. El rostrum calcificado de 3.2 cm de largo y 3.4 cm de ancho. La cápsula nasal es más larga que ancha (2.3 cm *versus* 1.4 cm). En la región óptica, el proceso preorbital es corto y con una ligera elongación en dirección posterior, mientras que el proceso postorbital es largo (2 cm), ancho y bien calcificado desde su base (1.2 cm) hasta su término.



El cráneo de *R. longurio* es de tamaño reducido y angostado lo que le confiere un cuerpo hidrodinámico (Lámina 6).

En la vista dorsal de *R. longurio* es visible el nodo rostral (1) que une al cartílago rostral medio (3) y al par de cartílagos rostrales laterales (2) de angosto a ancho.

La fontanela anterior (5) es ancha formando una “u” amplia con un ligero engrosamiento en sus bordes donde se afianza la membrana que protege al cerebro y la cual llega hasta la base de la fontanela (5). A sus costados se localizan las cápsulas nasales (6), en su porción anterior más ensanchada, donde se encuentra el proceso preorbital (7) más acortado que en la especie anterior. El techo craneal (9) que protege dorsalmente al cerebro se encuentra alargada y convexo y desciende de manera sutil en los márgenes externos en las crestas supraorbitales (8).

El proceso preorbital (7) poco desarrollado hace que la cuenca orbitaria (10) sea espaciosa por un tamaño del globo ocular de mayor tamaño en esta especie que en *N. brevirostris*. La plataforma suborbital (11) se proyecta ínfera y a los costados. La cresta supraorbital (8) alargada y lateral al techo craneal (9). El proceso postorbital (13) presenta una calcificación uniforme hacia la porción anterior.

El área ótica anfractuosa por los canales anteriores semicirculares (12) que enmarcan la fosa parietal (17), seguido del canal semicircular posterior (14). Las cápsulas óticas (15) se elevan entre los procesos anterior y posterior semicirculares (12 y 14 respectivamente). La proyección de la cresta esfenopterótica (16) limita a los extremos del condrocráneo.

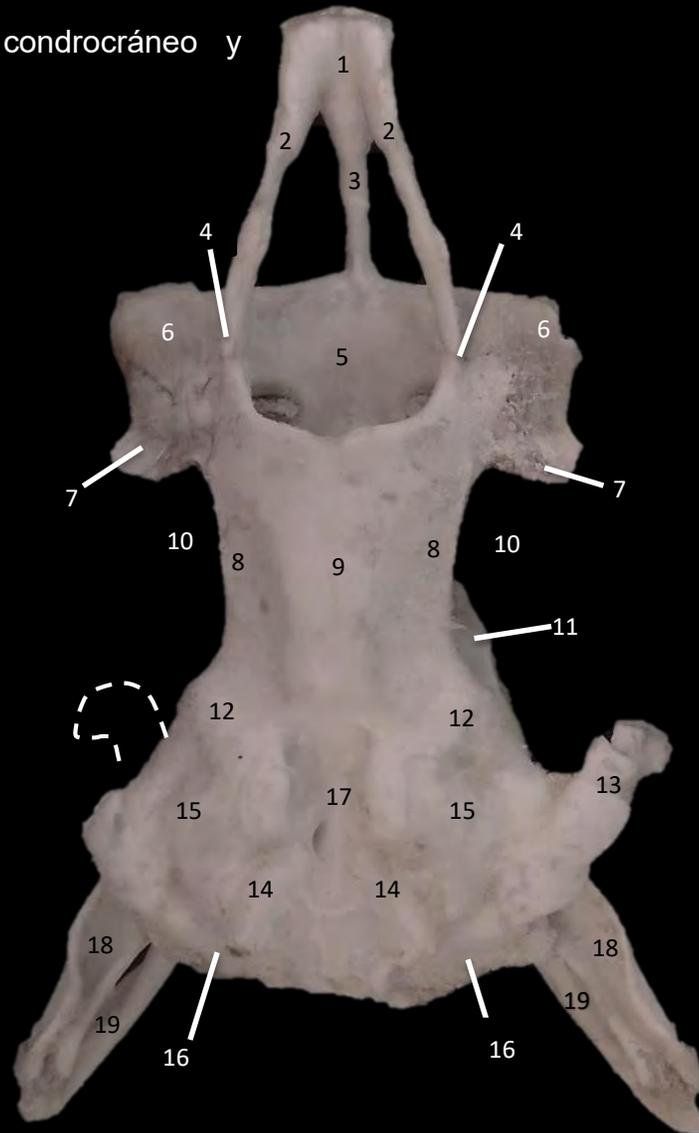
Como elementos del esplacnocráneo, se localiza el hiomandibular (18) dorsalmente y ventralmente el ceratohial (19), ambos son parte del arco hiomandibular.



Vista dorsal de condrocraqueo y esplanocraqueo



*Rhizoprionodon longurio*



1. Nodo rostral
2. Cartílago rostral lateral
3. Cartílago rostral medio
4. Base de conexión del cartílago rostral lateral con la fontanela anterior
5. Fontanela anterior
6. Capsula nasal
7. Proceso preorbital
8. Cresta supraorbital
9. Fontanela frontal
10. Cuenca orbitaria
11. Plataforma suborbital
12. Canal anterior semicircular
13. Proceso postorbital
14. Canal posterior semicircular
15. Cápsula ótica
16. Cresta esfenopterótica
17. Fosa parietal
18. Hiomandibular
19. Ceratohial

1 cm

Lámina 6. Cráneo de *R. longurio* en vista dorsal. Diseño propio.



En la porción olfativa conformado por el septo internasal (5) que divide las cápsulas nasales y continúa hacia los extremos formando la parte media de la placa subnasal (8). Hacia los extremos se forma la parte lateral de la placa subnasal (6) y la pared lateral de la cápsula nasal (7). Los cuales conforman la apertura nasal (4) la cual es ovalada y profunda.

En la zona media del condrocráneo encontramos a los extremos a los cóndilos ectetmoides (12), la pared preorbital (10), el proceso preorbital (11) los cuales conforman el espacio donde se alojará el globo ocular, unidas ambas por la fosa subetmoide (13) al centro la cual se va estrechando para forma la cuenca orbital (14) y la muesca orbital (17), ésta presenta un relieve muy marcado haciendo más notorio el hundimiento de la cresta supraorbital (15).

En el área óptica, el proceso preorbital (10), la cresta supraorbital (15) y la cuenca orbitaria (14) son reducidas. Se distingue tenuemente la muesca orbital (17) de borde levantado y llega a la plataforma suborbital (16) que en esta especie es muy notorio. El proceso postorbital (19) fuertemente calcificado y acortado en forma de s, siendo la base más gruesa y decrece tenuemente.

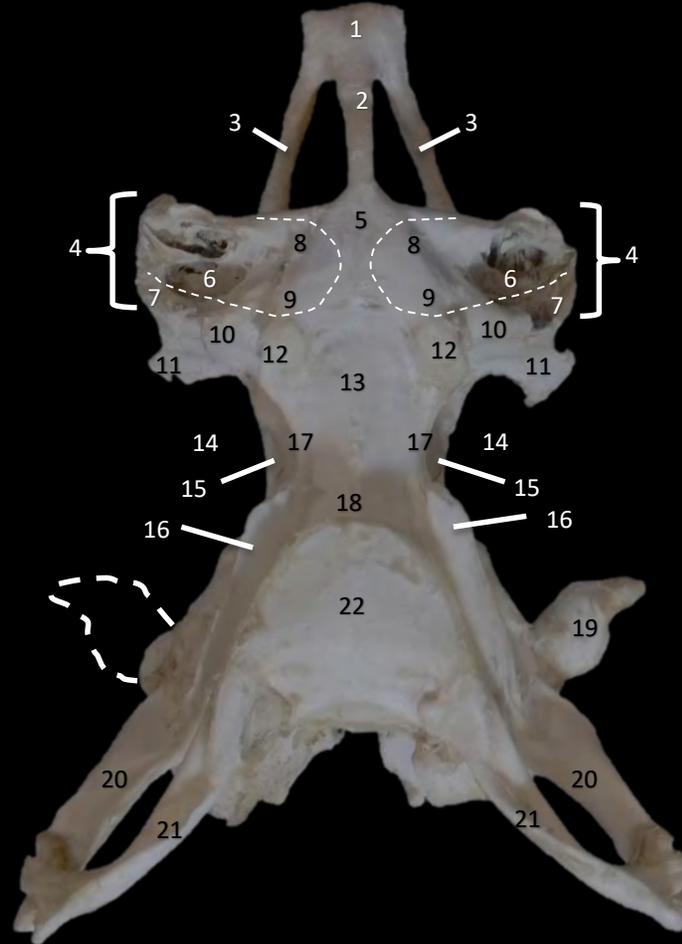
En la parte occipital el condrocráneo se articula con el arco hioideo, en primer término, con el hiomandibular (20), que esta su vez en su parte más baja se articula con el ceratohial (21) y converge en el basihial (22) formando la lengua, la cual cubre parte de la placa basal (18) (Lámina 7).



Vista ventral de condrocraqueo y esplanocraqueo



*Rhizoprionodon longurio*



1. Nodo rostral
2. Cartílago rostral medio
3. Cartílago rostral lateral
4. Apertura nasal
5. Septo internasal
6. Parte lateral de la placa subnasal
7. Pared lateral de la cápsula nasal
8. Parte media de la placa subnasal
9. Parte posterior de la repisa de la placa subnasal
10. Pared preorbital
11. Proceso preorbital
12. Cóndilo ectetmoide
13. Fosa subetmoide
14. Cuenca orbitaria
15. Cresta supraorbital
16. Plataforma suborbital
17. Muesca orbital
18. Placa basal
19. Proceso postorbital
20. Hiomandibular
21. Ceratohial
22. Basihial

1 cm

Lámina 7. Cráneo de *R. longurio* en vista ventral. Diseño propio.



En la vista lateral de *R. longurio* se observa el rostrum calcificado, así como la morfología de la caja craneana (Lámina 8).

La fontanela frontal (7) aumenta en el borde superior y se afina hasta llegar a la base de conexión del cartílago rostral lateral con la fontanela anterior (6).

La cápsula nasal (4) presenta un declive hacia la parte frontal culminando en una protuberante apertura nasal (5), atribuido probablemente a un mayor tamaño del bulbo olfatorio de esta especie.

En el área óptica, el proceso preorbital (10) es pequeño y levantado hacia atrás; la cresta supraorbital (8) marca un ligero borde de angosto a ancho a los costados del techo craneal (11). La muesca orbital (12) realiza la hendidura en la parte inferior del condrocraqueo que también es la región donde se articula y ensambla con la mandíbula superior, específicamente el palatocadrado. Posterior a esta, se forma la plataforma suborbital (9) que crece hacia la región occipital hasta la faceta mandibular (19), zona de articulación con el esplanocráneo. La pared orbital (23) es amplia y a través de él pasan el foramen del nervio óptico (18) y la forámينا estapedial (16) en la parte inferior, mientras que en la parte superior se localiza el foramen del nervio oftálmico superficial (17) que conectan al globo ocular. El proceso postorbital (14) se proyecta hacia la porción anterior de manera calcificada desde su base hasta su término.

Entre el techo craneal (11) y el proceso postorbital (15) hay un pliegue muy notorio de separación entre un cartílago y otro, esto puede deberse a un mayor desarrollo acústico o de equilibrio permitiéndole mantenerse en distintos niveles de la columna de agua. Así como un pronunciamiento sutil de la cresta esfenopterótica (20) que probablemente ayude también en el sentido ótico y de orientación.

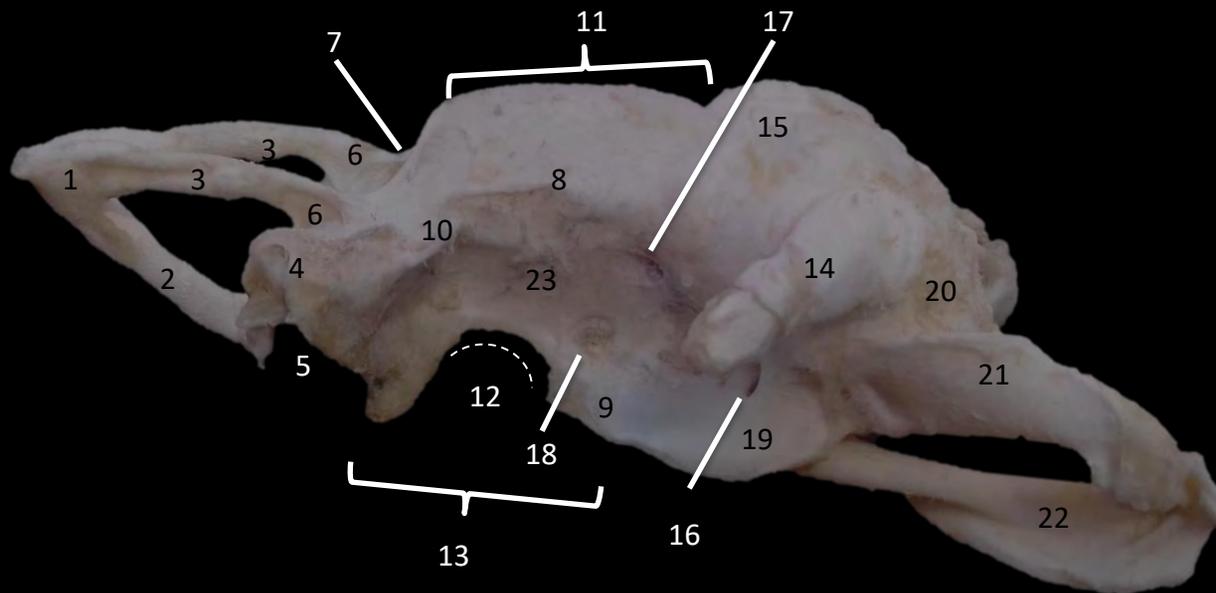
Los elementos del arco hioideo son en el hiomandibular (22) – en la parte superior - que articula con el ceratohial (22) – en la parte inferior-.





*Rhizoprionodon longurio*

Vista lateral de condrocraqueo y esplacnocráneo



1. Nudo rostral
2. Cartílago rostral medio
3. Cartílago rostral lateral
4. Cápsula nasal
5. Apertura nasal
6. Base de conexión del cartílago rostral lateral con la fontanela anterior
7. Fontanela anterior
8. Cresta supraorbital
9. Plataforma suborbital
10. Proceso preorbital
11. Techo craneal
12. Muesca orbital
13. Cuenca orbitaria
14. Proceso postorbital
15. Canal anterior semicircular
16. Forámينا estapedial
17. Foramen del nervio oftálmico superficial
18. Foramen del nervio óptico
19. Faceta hiomandibular
20. Cresta esfenopterótica
21. Hiomandibular
22. Ceratohial
23. Pared orbital

1 cm

Lámina 8. Cráneo de *R. longurio* en vista lateral. Diseño propio.



En la lámina 9 se observa la vista frontal de *R. longurio* que se limita al área del rostrum, cápsulas nasales y parte del área óptica.

El nodo rostral (1) se encuentra fuertemente calcificado formando un ápice cuadriforme, el cual se une en la parte central e inferior con el cartílago rostral medio (2) calcificado llegando a la amplia fontanela anterior (4). A los costados el nodo rostral une a los cartílagos rostrales laterales (3) largos y formando una ligera curvatura hacia la base de conexión del cartílago rostral lateral con la fontanela anterior (4), donde es ligeramente más delgado.

Las cápsulas nasales (6) de forma globosa y antecede al proceso preorbital (8) pequeño y de bordes redondeados.

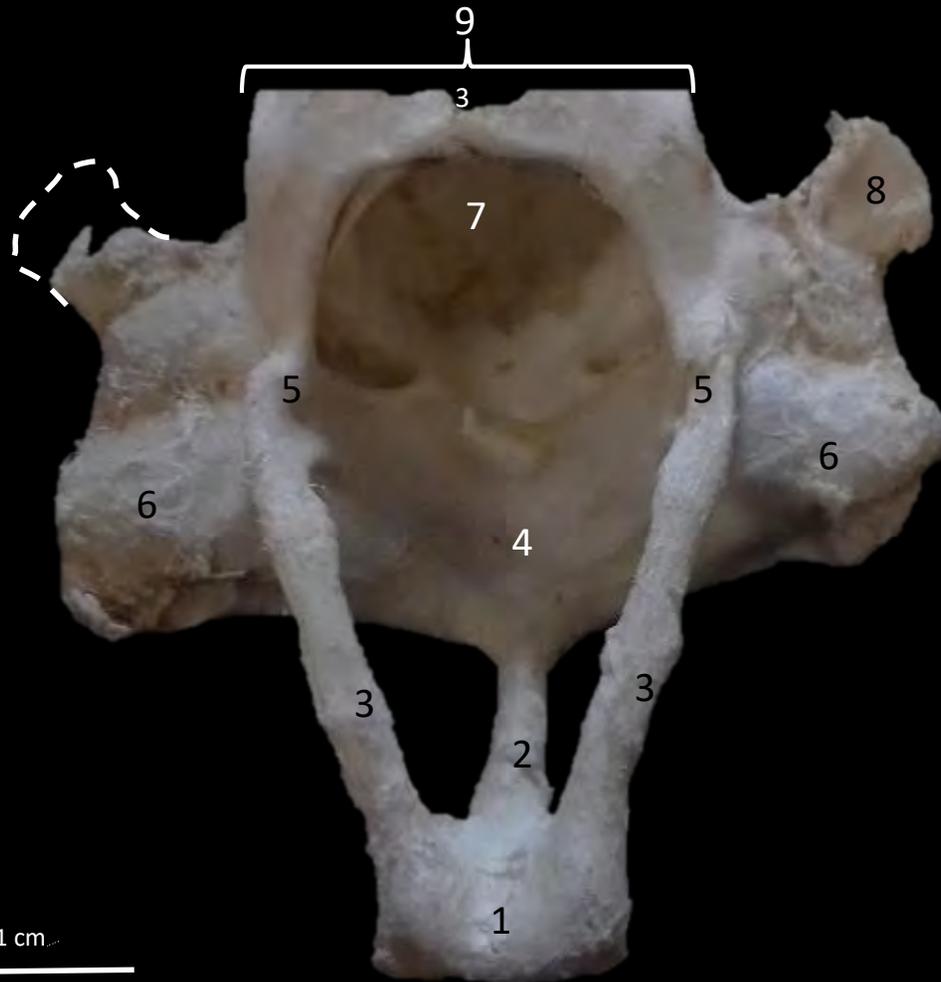
Se observa la amplitud de la fontanela anterior (4) con una entrada curva y con un ligero engrosamiento en su interior, dando lugar a la cavidad craneana (7) protegido por el techo craneal (9) de manera cóncava.



Vista frontal de condrocraqueo



*Rhizoprionodon longurio*



1. Nudo rostral
2. Cartílago rostral medio
3. Cartílago rostral lateral
4. Fontanela anterior
5. Base de conexión del cartílago rostral lateral con la fontanela anterior
6. Cápsula nasal
7. Cavidad craneana
8. Proceso preorbital
9. Techo craneal

Lámina 9. Cráneo de *R. longurio* en vista frontal. Diseño propio.



En esta vista se hace énfasis a las estructuras occipitales (región ótica y arco hioideo) de *R. longurio* (Lámina 10).

El proceso postorbital (1) se distingue al sobresalir a los costados del condrocáneo. En seguida se encuentra la cápsula ótica (4) alzada y en forma de globo entre los canales anteriores y posteriores semicirculares (2 y 5 respectivamente).

Tanto los canales anteriores y posteriores semicirculares (2 y 5), la cápsula ótica (4) y la cresta esfenopterótica (6) son las estructuras más voluminosas del condrocáneo, y en su conjunto descienden en la fosa parietal (3) al centro.

El centrum occipital (9) de forma ovalada y mayor que el cuerpo vertebral que es redondo, a sus costados se presentan los cóndilos occipitales (12) que descansan en la base del condrocáneo.

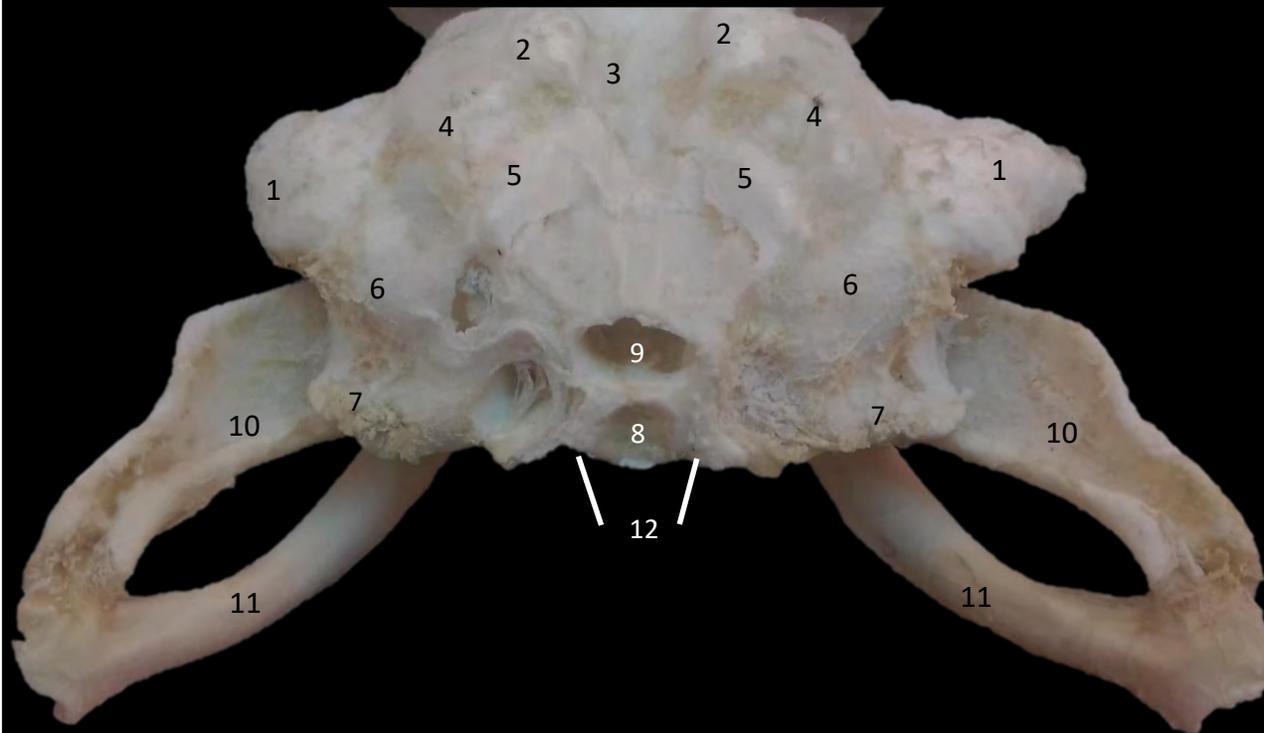
El arco hioideo compuesto por el hiomandibular (10) en la parte superior y articulado doblemente, una primera articulación el condrocáneo y la segunda articulación con el ceratohial (11) hacia su parte inferior.





*Rhizoprionodon longurio*

Vista occipital de condrocraqueo y esplanocraqueo



1. Proceso postorbital
2. Canal anterior semicircular
3. Fosa parietal
4. Cápsula ótica
5. Canal posterior semicircular
6. Cresta esfenopterótica
7. Cresta opistótica
8. Cuerpo vertebral
9. Centrum Occipital
10. Hiomandibular
11. Ceratohial
12. Cóndilo occipital

1 cm

Lámina 10. Cráneo de *R. longurio* en vista occipital. Diseño propio.





Familia Sphyrnidae

El condrocráneo de la familia Sphyrnidae se caracteriza por elongación de la cápsula nasal y óptica, lo que los hace tener una cabeza más ancha y comprimida dorsoventral en forma de un martillo y sus variantes.

### *Sphyrna lewini*

*Sphyrna lewini* o mejor conocida como cornuda o tiburón martillo, es considerado oportunista hasta su etapa juvenil al ser depredador de presas viables basándose su dieta en una mezcla de crustáceos y teleósteos, en cambio, en su etapa adulta su forrajeo se basa mayormente en peces y calamares mesopelágicos (Hailey, 2017b). Se le considera una especie costera y oceánica con tendencia a aguas cálidas y una profundidad no mayor de 270 m con hábitos semipelágicos (véase anexo I).

En la familia Sphyrnidae solo se midieron largo y ancho de condrocráneo, rostrum y cápsulas nasales (Tabla 4).

Tabla 4. Medidas máximas y mínimas de los datos base de *S. lewini*.

	Condrocráneo		Rostrum		Cápsula nasal	
	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)
<b>Intervalo de tallas</b>	25 – 27.5	9.5 - 12	4.4 – 5.5	3 – 4.1	9 - 10	1.7 – 2.5

El cráneo presentado a continuación de *S. lewini* es más ancho que largo con 25.5 cm y 10 cm respectivamente; el rostrum mide 4.6 cm mientras que el ancho 3.2 cm; y las cápsulas nasales son largas (9.5 cm) y delgadas (2 cm).

En la vista dorsal de *S. lewini* se observa que la porción del apéndice rostral del ala (1) es ancha y sobresaliente en los extremos inferiores, en la parte media de esta estructura presenta un declive que está cercano a la fenestra rostral (2). El apéndice rostral del ala mantiene unido en su parte central interna al cartílago rostral medio (3) aplanado y delgado, y desemboca a la fontanela anterior (5). A los lados conecta con



los cartílagos rostrales laterales (4) en forma de tubo, bien calcificados, pero más angostos en su base con el resto del condrocráneo. Destacando que es la única especie que presenta fenestra rostral (2) la cual es ovalada.

En la región olfativa, sobresalen las cápsulas nasales (7) largas y angostas con el desarrollo del proceso anterior de la cápsula nasal (6). El conjunto de ambas estructuras (6 y 7) confieren la forma anterior de las cinco hendiduras en la región apical de la cabeza.

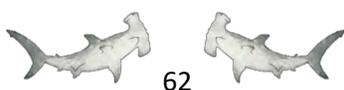
El proceso preorbital (8) nace en la mitad posterior de las cápsulas nasales (7) y corre en forma transversal hacia cada extremo donde conecta al lóbulo distal del proceso preorbital (10), que es delgado y es la estructura que protege y da soporte al globo ocular. El proceso postorbital (13) es delgado y con tenues curvaturas y se unifica junto el resto de las estructuras por medio de la línea de fusión (12) y la formación del ala distal fusionada (11) con forma rectangular.

En esta especie la cuenca orbitaria (14) conserva su nombre en el lugar señalado, sin embargo, el ojo no descansa en esta cavidad, sino anterior al ala distal fusionada (11).

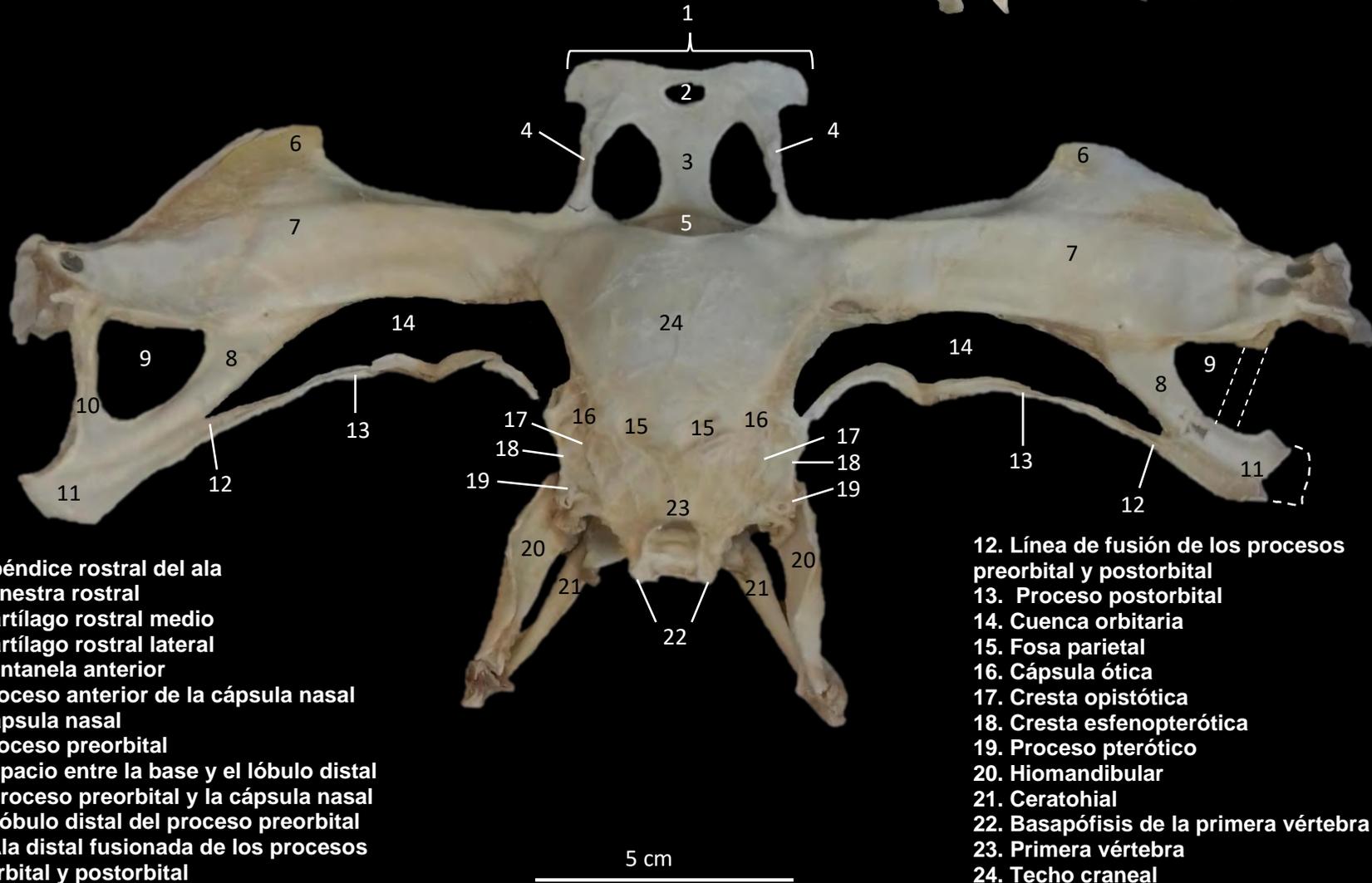
La fontanela anterior (5) de borde ligeramente alzado conecta con el techo craneal (24) liso, pero también corto y robusto. Sobre el techo craneal (24) se encuentran un par de fosas parietales (15) poco visibles a los costados de las cápsulas óticas (16).

En esta familia la región ótica poco anfractuosa y de área limitada pues la cresta opistótica (17), la cresta esfenopterótica (18) y el proceso pterótico (19) sobresalen ligeramente. En su parte central desciende y se expande hacia la primera vértebra (23) que se encuentra fusionada al condrocráneo con un arco neural grande y en forma de cúpula por encima de un pequeño centrum y reforzado a los costados de la basapófisis (22).

Del esplanocráneo, se observa el arco hioideo en la parte superior el hiomandibular (20) corto y menos ancho respecto a las dos especies anteriores, articulado hacia la porción inferior con el ceratohial (21) (Lámina 11).



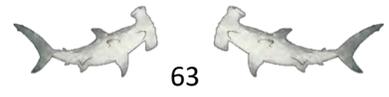
Vista dorsal de condrocraqueo y esplacnocráneo



- 1. Apéndice rostral del ala
- 2. Fenestra rostral
- 3. Cartílago rostral medio
- 4. Cartílago rostral lateral
- 5. Fontanela anterior
- 6. Proceso anterior de la cápsula nasal
- 7. Capsula nasal
- 8. Proceso preorbital
- 9. Espacio entre la base y el lóbulo distal del proceso preorbital y la cápsula nasal
- 10. Lóbulo distal del proceso preorbital
- 11. Ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital

- 12. Línea de fusión de los procesos preorbital y postorbital
- 13. Proceso postorbital
- 14. Cuenca orbitaria
- 15. Fosa parietal
- 16. Cápsula ótica
- 17. Cresta opistótica
- 18. Cresta esfenopterótica
- 19. Proceso pterótico
- 20. Hiomandibular
- 21. Ceratohial
- 22. Basapófisis de la primera vértebra
- 23. Primera vértebra
- 24. Techo craneal

Lámina 11. Cráneo de *S. lewini* en vista dorsal. Diseño propio.



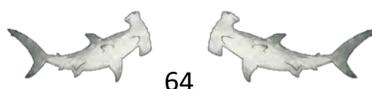
En la vista ventral *S. lewini* se exhibe en mayor proporción estructuras relacionadas con el olfato y el paladar, en cuanto al esplanocráneo se evidencia el arco hioideo (Lámina 12).

La placa subnasal en *S. lewini* está dividido en dos por medio de un septo internasal (10), independizando a cada lóbulo olfatorio. Externamente, se encuentra el proceso anterior de la cápsula nasal (5) que sobresale y la apertura nasal (6). De la región posterior, delimita la pared lateral de la cápsula nasal (7) y la pared preorbital (14). Internamente, se delimita por la parte media (9) en la parte anterior, la parte lateral (8), que es el área con menor cobertura, hasta llegar al septo internasal (10).

En el área óptica, encontramos que el proceso postorbital (20) es largo, delgado y con curvaturas que llega a la línea de fusión (19) al conectarse con el proceso preorbital (15) plano y bien calcificado, lateralmente se sigue desarrollando hasta formar el ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital (16). Con la que también el lóbulo distal (17) tiene cercanía y se mantiene delgado, por lo que es una estructura sensible que protege al ojo. La muesca orbital (22) está bien marcada a la altura del proceso postorbital (20) y posteriormente, la plataforma suborbital (24) se levanta hacia los extremos de manera escasa y con poca longitud hasta la faceta hiomandibular (25).

La placa subnasal culmina en los cóndilos ectetmoides (12) cuadriformes y sobresalientes, en su base y en un pequeño orificio se localiza el foramen medio ectetmoide (21). También se ve delimitada por la depresión de la fosa subetmoide (13) y se extiende hasta la placa basal (23) que es interrumpida por la quilla media (26), conformando el paladar del tiburón.

La faceta mandibular (25) aunque es pequeña y corta es el sitio de articulación con el arco hioideo conformado por el hiomandibular (27), ceratohial (28) y basihial (29), siendo estas articulaciones las que permiten la apertura del hocico del organismo.



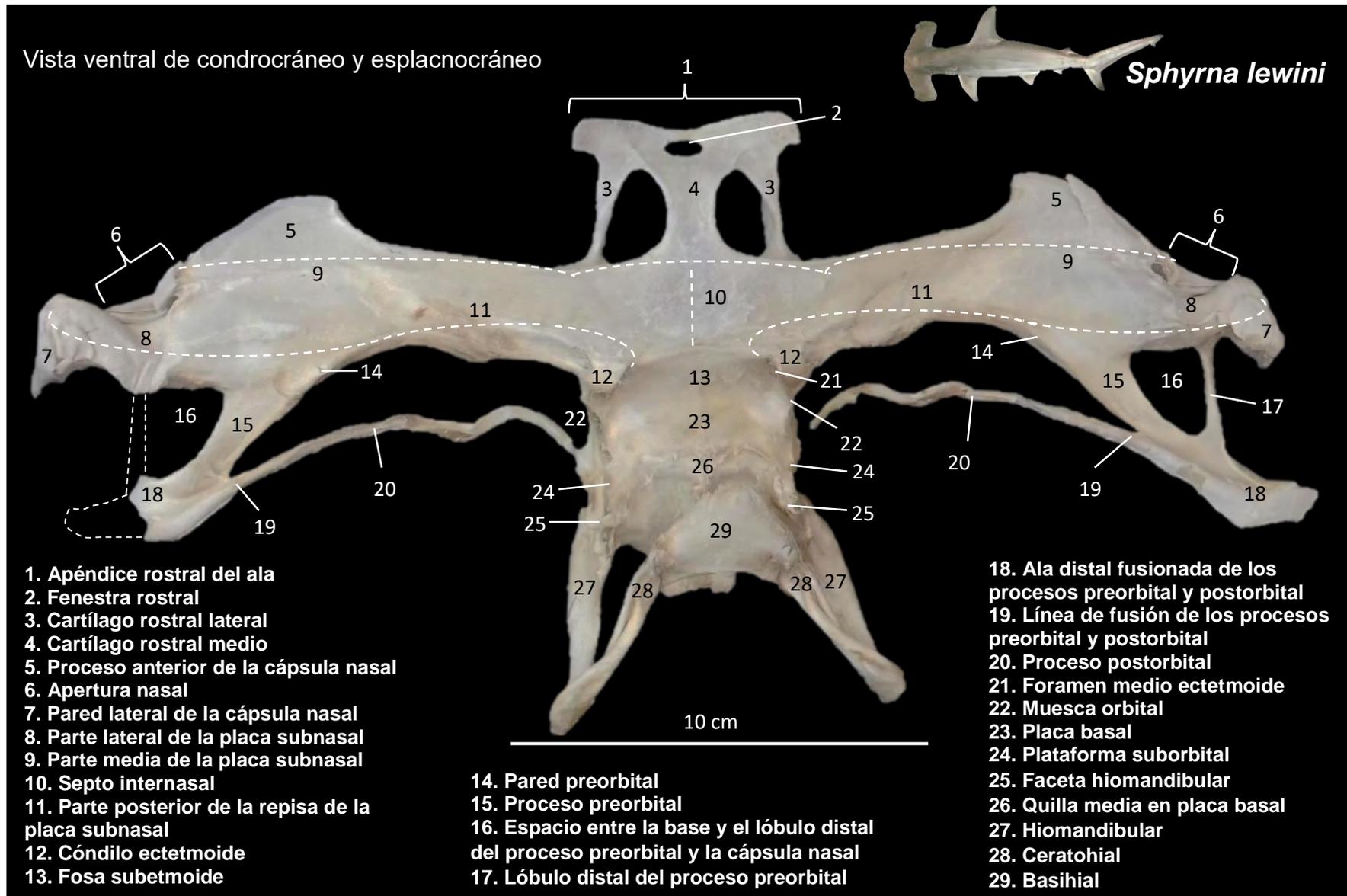


Lámina 12. Cráneo de *S. lewini* en vista ventral. Diseño propio.

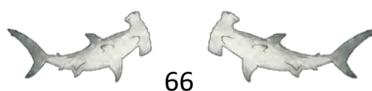


En la vista lateral de *S. lewini* se observa el apéndice rostral del ala (1) cóncava, así como presencia de fenestra rostral (2) en forma ovalada. El rostrum se fusiona con el resto del cráneo por la fontanela anterior (5). Esta fontanela (5) forma una hendidura en su porción media, la muesca epifiseal (23) que enmarca un tenue arco.

Las cápsulas nasales (6) son largas y presentan un proceso anterior (7) que se desarrolla a la mitad de la cápsula y se va reduciendo hacia los extremos del condrocráneo. La cápsula nasal (6) mantiene contacto con el proceso preorbitario (11) aplanado en gran parte de su configuración, así como la vecindad con el lóbulo distal (8). Estas estructuras se fusionan con el proceso postorbital (12) y se alarga hasta conformar el ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital (9).

También, se forman dos espacios posteriores a la cápsula nasal (6), el primero es la cuenca orbitaria (14) de forma alargada, casi rectangular y delimitada por el proceso postorbital (12) y el proceso preorbitario; el segundo, es el espacio entre la base y el lóbulo distal de los procesos preorbital y postorbital (10) que es de menor tamaño y triangular.

En la fontanela anterior (5) se establece el techo craneal (13), donde en su extremo posterior se desarrolla la cápsula ótica (16) que después se hunde discretamente en la fosa parietal (17). Posteriormente a estos, la cresta opistótica (18) sobresale conforme va descendiendo el condrocráneo se encuentra con la cresta esfenopterótica (19) y el proceso pterótico (20), cercano al origen de la primera vértebra (24) (Lámina 13).



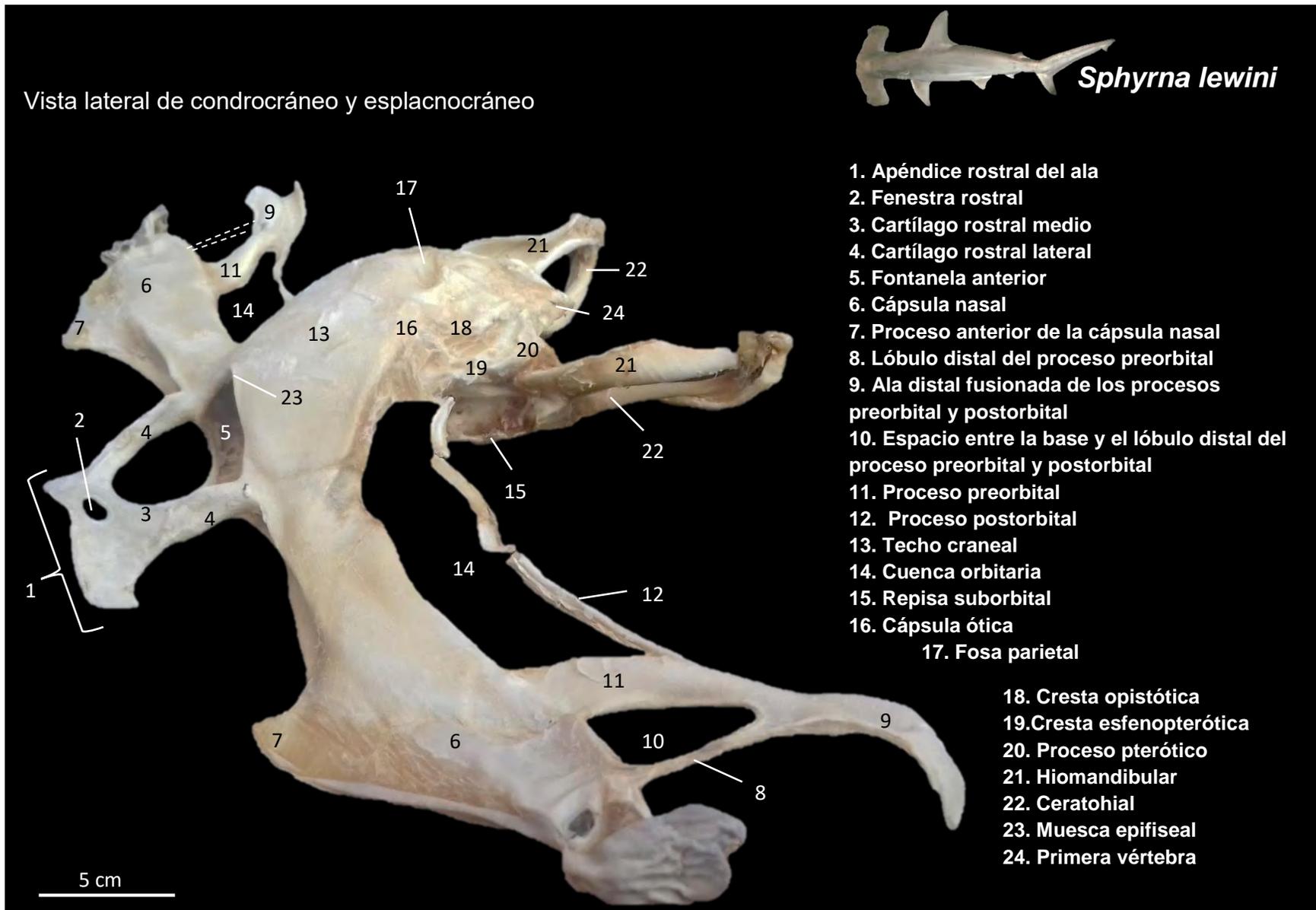
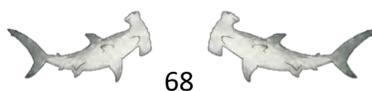


Lámina 13. Cráneo de *S. lewini* en vista lateral. Diseño propio.



En primer plano se observa la amplitud del apéndice rostral (1) del ala y su curvatura convexa; hacia la parte inferior se une con el cartílago rostral medio (2) plano; a los costados se conecta con los cartílagos rostrales laterales (3) con margen recto hacia cada extremo y que disminuyen su amplitud hasta llegar a la fontanela anterior (4).

La fontanela anterior (4) de base cóncava y un ápice curvado enmarca la cavidad craneana (8). La muesca epifiseal (7) apenas visible y en este caso con remanentes de la membrana que protege y mantiene aislado al cerebro protegido por el techo craneal (6) convexo (Lámina 14).





Vista frontal de condrocráneo

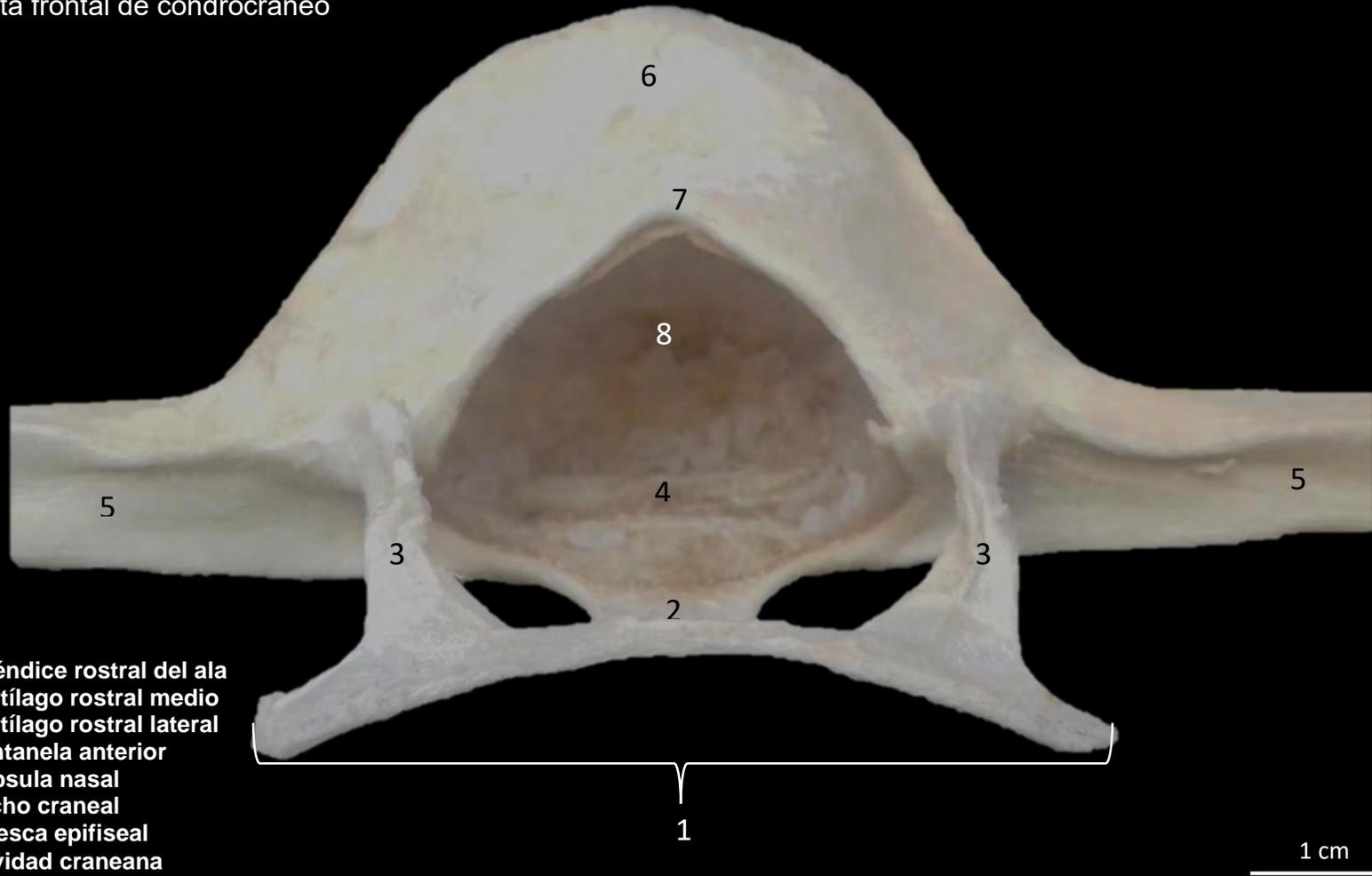


Lámina 14. Cráneo de *S. lewini* en vista frontal. Diseño propio.



En esta vista se otorga preferencia a la región ótica, arco hioideo de *S. lewini* (Lámina 15).

Las cápsulas nasales (5) se originan en el condrocraqueo de forma delgada y con un hundimiento en la porción posterior.

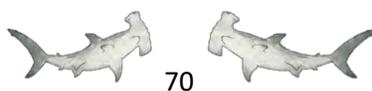
La región óptica es alargada y poco ancha, con un proceso postorbital (6) delgado formando la cuenca orbitaria (7) en su límite con la cápsula nasal (5) denominada así por Compagno (1988), aunque en esta familia este espacio no brinda soporte ni protección al globo ocular.

El techo craneal liso se ensancha sutilmente hacia la porción posterior, con una forma convexa; en su parte occipital superior se presentan dos fosas parietales (8).

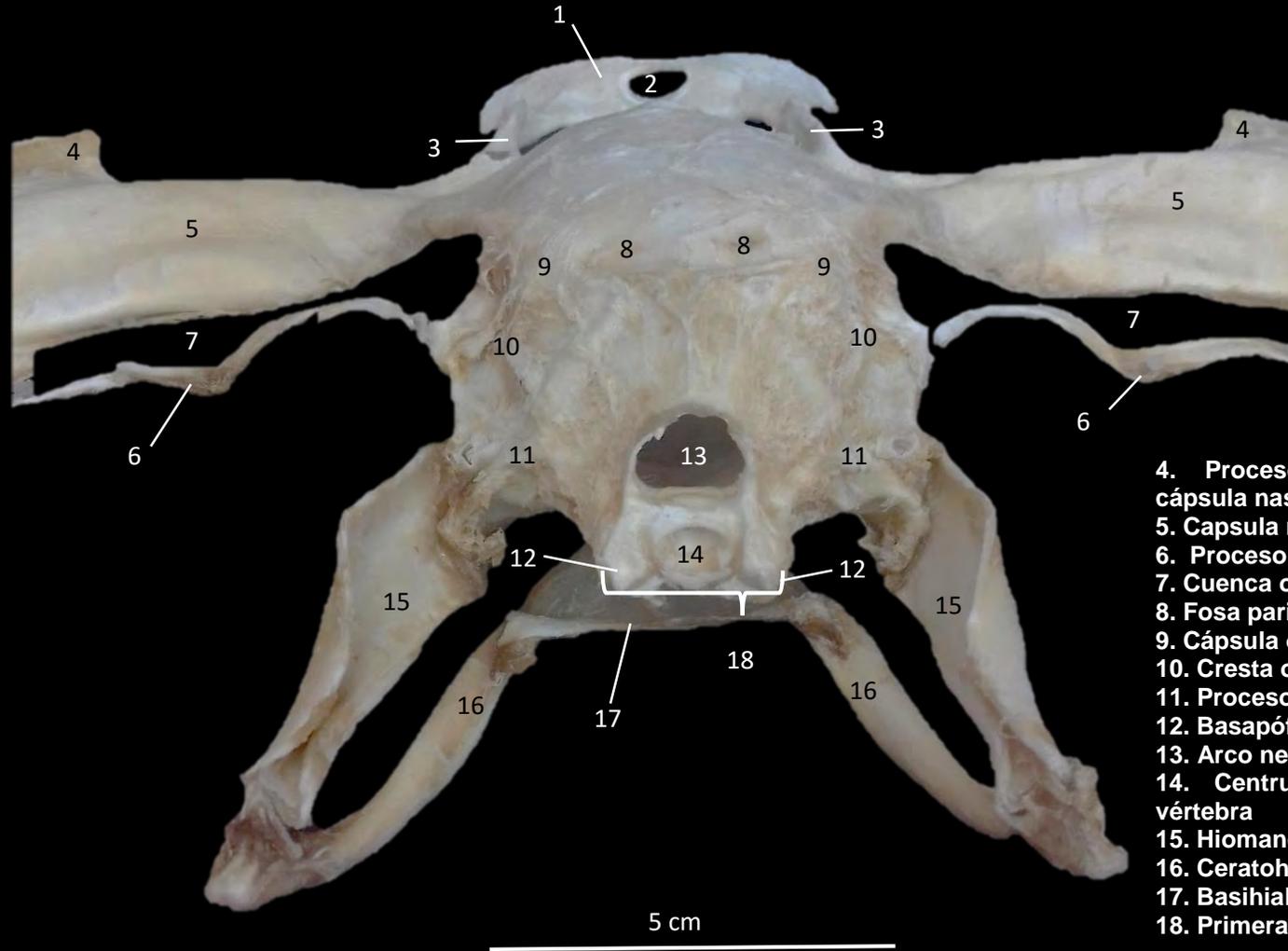
Las cápsulas óticas (9) sobresalen limitadamente y las crestas opistóticas (10) sobresalen y descienden hacia el centro del condrocraqueo, mientras que los procesos pteróticos (11) emergen limitada ascendentemente.

En la porción central el condrocraqueo se precipita y se fusiona la primera vértebra (18), con un amplio arco neural (13) que descansa sobre su centrum (14) circular y a sus costados la basapófisis (12).

El arco hioideo se muestra completo con el hiomandibular (15), ceratohial (16) y basihial (17).



Vista occipital de condrocraqueo y esplacnocraqueo



1. Apéndice rostral del ala
2. Fenestra rostral
3. Cartílago rostral lateral
4. Proceso anterior de la cápsula nasal
5. Capsula nasal
6. Proceso postorbital
7. Cuenca orbitaria
8. Fosa parietal
9. Cápsula ótica
10. Cresta opistótica
11. Proceso pterótico
12. Basapófisis
13. Arco neural
14. Centrum de la primera vértebra
15. Hiomandibular
16. Ceratohial
17. Basihial
18. Primera vértebra

5 cm

Lámina 15. Cráneo de *S. lewini* en vista occipital. Diseño propio.



## *Sphyrna tiburo*

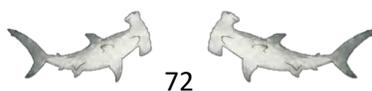
*Sphyrna tiburo*, comúnmente conocida como cabeza de pala o tiburón pala habita en bahías poco profundas, estuarios, plataformas continentales y arrecifes de coral. Su preferencia por aguas poco profundas y cálidas limita su gama de hábitats, por lo que en general habitan en aguas perturbadas por actividades humanas. Pasan la mayor parte de sus actividades compitiendo por presas (patrullaje y caza), evitando a los depredadores. Las poblaciones de *S. tiburo* tienen una fuerte relación predador-presa con el crustáceo *Callinectes sapidus* (cangrejo azul) como presa primaria, mientras que las subsecuentes presas incluyen moluscos, pequeños peces y camarones (Hailey, 2017c). Es una especie considerada costera y de hábitos bentopelágicos por los organismos ingeridos en su tipo de dieta (véase anexo I).

Se tomaron las medidas base del ancho y largo del condrocraáneo, rostrum y cápsulas nasales, los cuales tuvieron poca variación (Tabla 5).

Tabla 5. Medidas máximas y mínimas de los datos base de *S. tiburo*.

	<b>Condrocraáneo</b>		<b>Rostrum</b>		<b>Cápsula nasal</b>	
	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)
<b>Intervalo</b>	13.5 –	9.1 - 10	4 - 5	2.7 – 3.2	4.4 – 5.5	2.5 – 2.6
<b>de tallas</b>	16.2					

El condrocraáneo que se muestra de *S. tiburo* mide 15.4 cm largo y 10 cm de ancho, el rostrum es más largo (5 cm) que ancho (2.9 cm) de ancho y las cápsulas nasales igualmente son más largas (5.5 cm) que anchas (2.6 cm), ya que el condrocraáneo anteriormente forma una curvatura entre el rostrum y los extremos de las cápsulas nasales.



En la vista dorsal se observa que el apéndice rostral del ala (1) aplanado y convexo apicalmente conectando el cartílago rostral medio (2) bicóncavo con la fontanela anterior (4). El apéndice rostral (1) también da origen a los extremos a un par de cartílagos rostrales laterales (3) tubulares y rectos que llegan hacia los márgenes de la fontanela anterior (4). La fontanela anterior (4) cuadriforme, con la muesca epifiseal (23) poco notable.

En el área olfatoria, se presenta las cápsulas nasales (6) alargados, en su último tercio se localiza el proceso anterior de la cápsula nasal (5).

La cápsula nasal (6) da origen al proceso preorbital (7), así como al lóbulo distal del proceso preorbital (9) ambos cortos. El condrocraqueo da lugar al proceso postorbital (12) que desciende y por medio de la línea de la fusión (11) se une al proceso preorbital, formando el ala distal fusionada (10) que se alarga hasta la altura del término de las cápsulas nasales (6), siendo más desarrollada que en *S. lewini*.

En la parte media y a los costados del techo craneal, se observan sobresalientes los cóndilos ectetmoides (13) seguidos de la muesca orbital (14) cóncava. Se presentan dos espacios en cada hemisferio, la cavidad orbital (15) que es la de mayor dimensión y la segunda, el espacio entre la base y el lóbulo distal del proceso preorbital y postorbital (8), con forma triangular y la más externa. Sin embargo, el ojo se alberga entre el lóbulo distal (9) y el ala distal (10).

La superficie del techo craneal es lisa y de forma rectangular con un sutil ensanchamiento en la parte anterior. Conforme se avanza occipitalmente en el condrocraqueo se localiza el área ótica; como las dos fosas parietales (16) circulares poco marcadas, y en un sutil descenso las cápsulas óticas (17). La cresta opistótica (18) y la cresta esfenopterótica (19) son poco voluminosas de bordes anfractuosos. Por otro lado, los procesos pteróticos (20) se mantienen cercana al esplacnocráneo. También es perceptible la fusión de la primera vértebra (24).

Como elementos del esplacnocráneo en la lámina 16 se señala al hiomandibular (21) largo y delgado, el cual se articula en dirección inferior con el ceratohial (22) (Lámina 16).





## *Sphyrna tiburo*

Vista dorsal de condrocraqueo y esplacnocráneo



1. Apéndice rostral del ala
2. Cartílago rostral medio
3. Cartílago rostral lateral
4. Fontanela anterior
5. Proceso anterior de la cápsula nasal
6. Cápsula nasal
7. Proceso preorbital
8. Espacio entre la base y el lóbulo distal del proceso preorbital y la cápsula nasal
9. Lóbulo distal del proceso preorbital
10. Ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital
11. Línea de fusión de los procesos preorbital y postorbital
12. Proceso postorbital
13. Cóndilo ectetmoide
14. Muesca orbital
15. Cuenca orbitaria
16. Fosa parietal
17. Cápsula ótica
18. Cresta opistótica
19. Cresta esfenopterótica
20. Proceso pterótico
21. Hiomandibular
22. Ceratohial
23. Muesca epifiseal
24. Primera vértebra

Lámina 16. Cráneo de *S. tiburo* en vista dorsal. Diseño propio.



En la vista ventral del condrocraqueo de *S. tiburo* se enfatiza la región olfativa y el paladar (Lámina 17).

Se observa al apéndice rostral del ala (1) convexo y sobresaliente respecto a la fusión con los cartílagos rostrales (2 y 3 respectivamente). El cartílago rostral medio (3) en su parte media es ancha y bicóncava hasta la base de la placa subnasal. Los cartílagos rostrales laterales (2) también fusionados con el apéndice rostral (1), formando estructuras delgadas y tubulares.

La región olfativa es protegida frontalmente por el proceso anterior de la cápsula nasal (4) que nace de manera precipitada en el último tercio de la cápsula nasal, que se seguida por la apertura nasal (5) oval en cada hemisferio.

La placa subnasal está dividida en lóbulos: dos laterales y un lóbulo medio dividido internamente por el septo internasal (9). Dentro de cada lóbulo lateral, en la parte anterior se encuentra la parte media de la placa subnasal (8), posteriormente, la parte lateral de la placa subnasal (7) y su costado anterior se localiza la parte posterior de la repisa de la placa subnasal (10). Externamente de la placa subnasal delimita con la pared lateral de la cápsula nasal (6), así como por la pared preorbital (13) que define la zona de la cápsula nasal en su parte media posterior.

Posterior a la placa subnasal, el condrocraqueo desciende precipitadamente en una estrecha fosa subetmoide (12) que es enmarcada por los cuadrados y protuberantes cóndilos ectetmoides (11), que en su parte interior se encuentra el foramen medio ectetmoide (20) y anteriormente, el foramen lateral ectetmoide (21). Posterior a los cóndilos ectetmoides (11) se localiza la muesca orbital (22) cóncava al condrocraqueo, lugar donde se articula y acopla el palatocuadrado.

La cápsula nasal es el origen del proceso preorbital (14) en dirección transversal y hacia la extremidad del condrocraqueo, donde se encuentra el lóbulo distal del proceso preorbital (16) menos calcificado. Entre estas dos estructuras, se forma el espacio entre la base y el lóbulo distal del proceso preorbital y la cápsula nasal (15). El proceso postorbital (19) saliente de la parte dorso-lateral al condrocraqueo, se extiende de forma delgada y poco sinuosa hasta la línea de fusión de los procesos preorbital y



postorbital (18), donde fortifica la estructura para dar lugar al ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital (17) que se mantiene pocos centímetros delgada y se ensancha de manera alargada y de borde curvada hacia la parte posterior. Específicamente entre la porción posterior de la cápsula nasal, el lóbulo distal del proceso preorbital (16) y el ala distal (17) es el espacio donde se aloja el globo ocular el cual es de mayor tamaño y alargado que en *S. lewini*.

Posterior a la fosa subetmoide (12) comienza la placa basal (23) en la cual emerge la quilla media (26) que divide en dos depresiones el paladar.

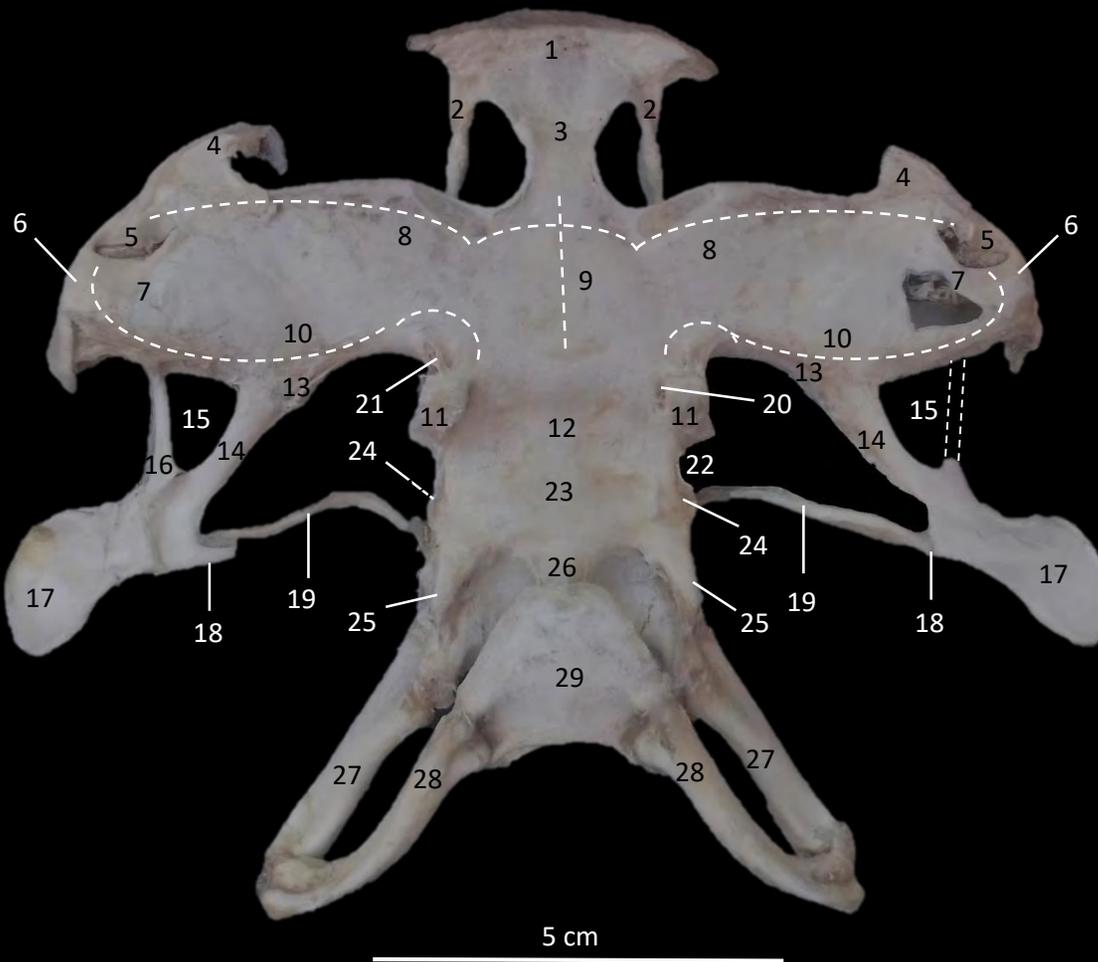
Delimitándolos la faceta hiomandibular (25) a los costados donde sobresale y se vuelve delgada, la cual es el área donde se articula con el hiomandibular (27), este a su vez realiza lo mismo con el ceratohial (28) y posteriormente con el basihial (29).





## *Sphyrna tiburo*

Vista ventral de condrocraqueo y esplacnocráneo



1. Apéndice rostral del ala
2. Cartílago rostral lateral
3. Cartílago rostral medio
4. Proceso anterior de la cápsula nasal
5. Apertura nasal
6. Pared lateral de la cápsula nasal
7. Parte lateral de la placa subnasal
8. Parte media de la placa subnasal
9. Septo internasal
10. Parte posterior de la repisa de la placa subnasal
11. Cóndilo ectetmoide
12. Fosa subetmoide
13. Pared preorbital
14. Proceso preorbital
15. Espacio entre la base y el lóbulo distal del proceso preorbital y la cápsula nasal
16. Lóbulo distal del proceso preorbital
17. Ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital
18. Línea de fusión de los procesos preorbital y postorbital
19. Proceso postorbital
20. Foramen medio ectetmoide
21. Foramen lateral ectetmoide
22. Muesca orbital
23. Placa basal
24. Plataforma suborbital
25. Faceta hiomandibular
26. Quilla media en placa basal
27. Hiomandíbula
28. Ceratohial
29. Basihial

Lámina 17. Cráneo de *S. tiburo* en vista ventral. Diseño propio.



En la vista lateral del condrocraqueo de *S. tiburo* se observa lo ancho del apéndice rostral del ala (1). Se nota un ancho cartílago rostral medio (2) saliente del apéndice rostral (1), así como los cartílagos rostrales laterales (3) que arqueados llegan a los costados de la fontanela anterior (4) y la muesca epifiseal (22) en la parte media.

El alargamiento de la cápsula nasal (5) siendo más ancha en la parte media, mientras que en los extremos se muestra ligeramente levantada y adelgazada. En el último cuarto de la cápsula nasal (5) se desarrolla el proceso anterior de la cápsula nasal (6).

El techo craneal (22) es ligeramente curvo y en ascenso hacia la porción occipital, a los costados desciende de forma sinuosa hasta parte del cóndilo ectetmoide (10) que sobresale del condrocraqueo, posteriormente de la muesca orbital (13) de la remanente área de la cuenca orbitaria, que posteriormente se encuentra la plataforma suborbital (14) poco sobresaliente pero bien calcificada hasta llega a la faceta mandibular (23).

Las cápsulas nasales (5) da origen al proceso preorbital (12) y al lóbulo distal del proceso preorbital (7) que se fusionan con el proceso postorbital (9) que desciende para formar el ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital (8) siendo delgada y ligeramente curvada hacia la parte inferior.

La región occipital del techo craneal (22) se encuentran las fosas parietales (16) poco hundidas, seguida de la cápsula ótica (15) en el borde del techo craneal (22) y desciende a la cresta opistótica (17) y la cresta esfenopterótica (19) que sobresale más. En la faceta hiomandibular (23) se articula el hiomandibular (20) acompañado del ceratohial (21).

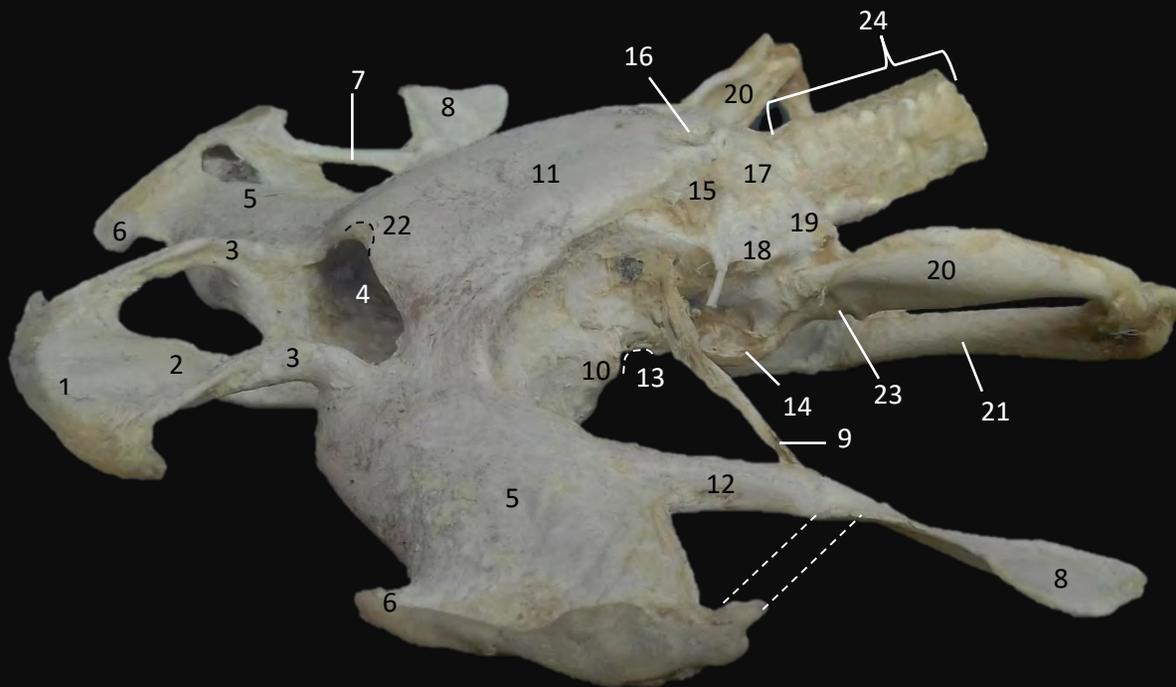
Finalmente, se muestra las primeras cinco vértebras (24) adheridas al condrocraqueo, sin embargo, de estas solo las primeras dos vértebras están fusionadas con el condrocraqueo (L3ámina 18).





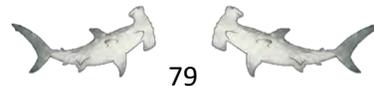
## *Sphyrna tiburo*

Vista lateral de condrocraqueo y esplacnocraqueo



1. Apéndice rostral del ala
2. Cartílago rostral medio
3. Cartílago rostral lateral
4. Fontanela anterior
5. Cápsula nasal
6. Proceso anterior de la cápsula nasal
7. Lóbulo distal del proceso preorbital
8. Ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital
9. Proceso postorbital
10. Cóndilo ectetmoide
11. Techo craneal
12. Cuenca orbitaria
13. Muesca orbital
14. Plataforma suborbital
15. Cápsula ótica
16. Fosa parietal
17. Cresta opistótica
18. Cresta esfenopterótica
19. Proceso pterótico
20. Hiomandibular
21. Ceratohial
22. Muesca epifiseal
23. Faceta hiomandibular
24. Primeras cinco vértebras

Lámina 18. Cráneo de *S. tiburo* en vista lateral. Diseño propio.

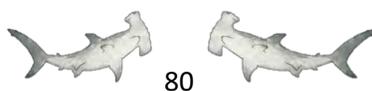


En la vista frontal del condrocráneo de *S. tiburo* se aprecia al apéndice rostral del ala (1) convexo en dirección ventral emerge el cartílago rostral medio (2) hacia la base de la fontanela anterior (4) cuadriforme con bordes redondeados, en la parte superior y el pronunciado alzado de la muesca epifiseal (15). La fontanela anterior (4) da lugar a la cavidad craneana (16) protegida por el techo craneal (14).

Para la región olfativa, se aprecia la longitud de las cápsulas nasales (6) y sutilmente abultadas en la parte media. El proceso anterior de la cápsula nasal (5) se desarrolla en la última fracción de la cápsula nasal (6).

La cápsula nasal (6) da origen al proceso preorbital (8) y al lóbulo distal del proceso preorbital (9) medianamente calcificados y cortos. A los costados posteriores del techo craneal (14) se originan los procesos postorbitales (12) alargados y arqueados hacia el ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital (19) delgada en principio, pero se ensancha y curva en su parte más externa.

Los cóndilos ectetmoides (13) de *S. tiburo* son los más protuberantes de las cuatro especies, importante por ser zona de articulación con el palatocadrado (mandíbula superior) (Lámina 19).



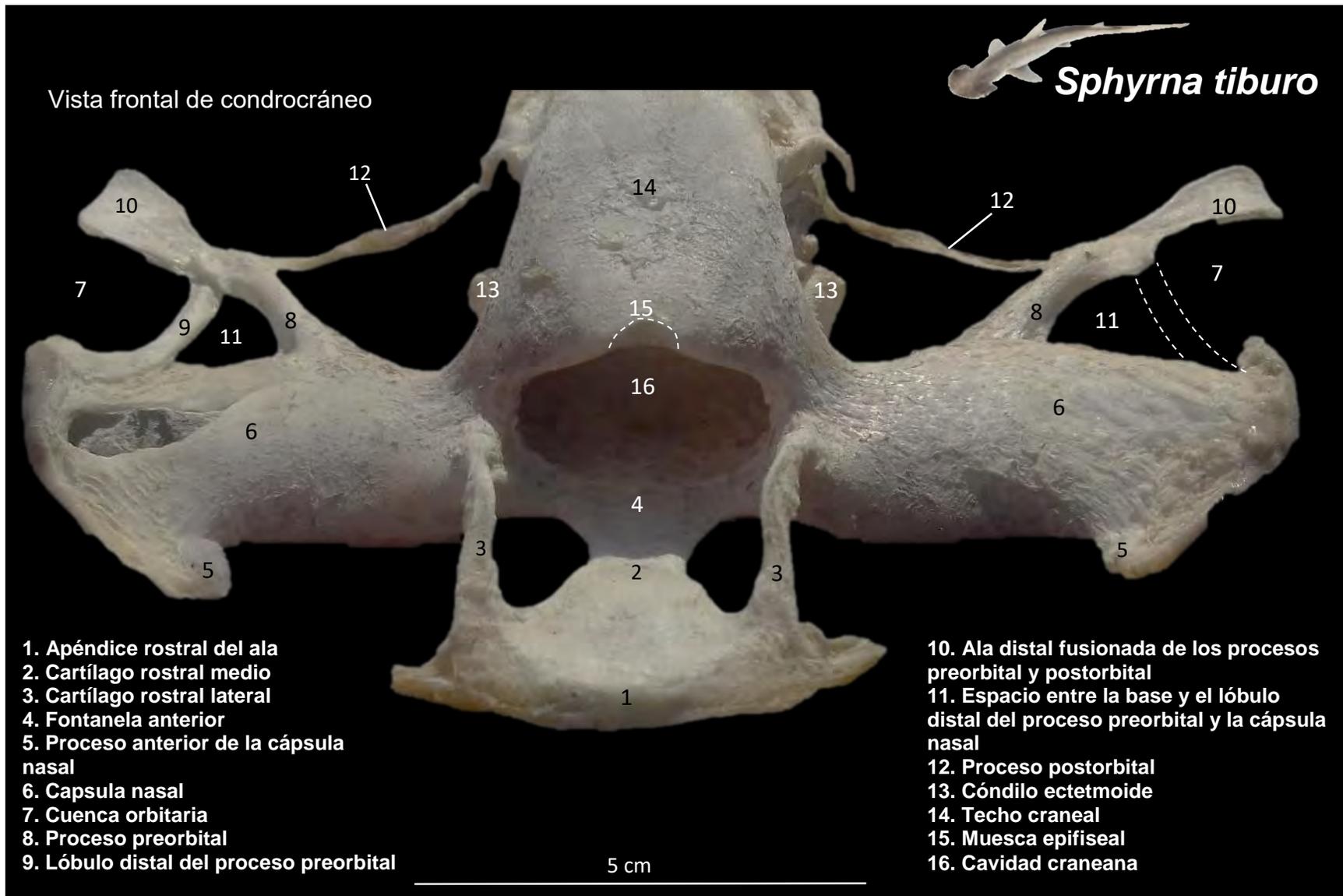
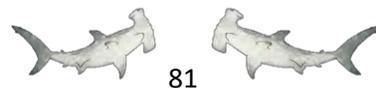


Lámina 19. Cráneo de *S. tiburo* en vista frontal. Diseño propio.

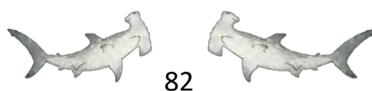


En esta vista se enfatiza las estructuras occipitales de *S. tiburo* (Lámina 20).

Desde esta perspectiva algunas estructuras de la región óptica son visibles, como el proceso preorbital (5) y el lóbulo distal del proceso preorbital (7) medianamente calcificados y dispuestos hacia el extremo de cada hemisferio donde se extiende el ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital (8) que en su término se ensancha formando dos ángulos.

En el condrocráneo de *S. tiburo* la región ótica, se observan las dos fosas parietales (10) circulares y poco marcadas; a cada costado la cápsula ótica (11) en una pequeña laguna que asciende para formar la cresta opistótica (12) con una cúspide poco alzada pues hacia los extremos inferiores la cresta esfenopterótica (13) de forma amplia y protuberante respecto a los anteriores (11 y 12).

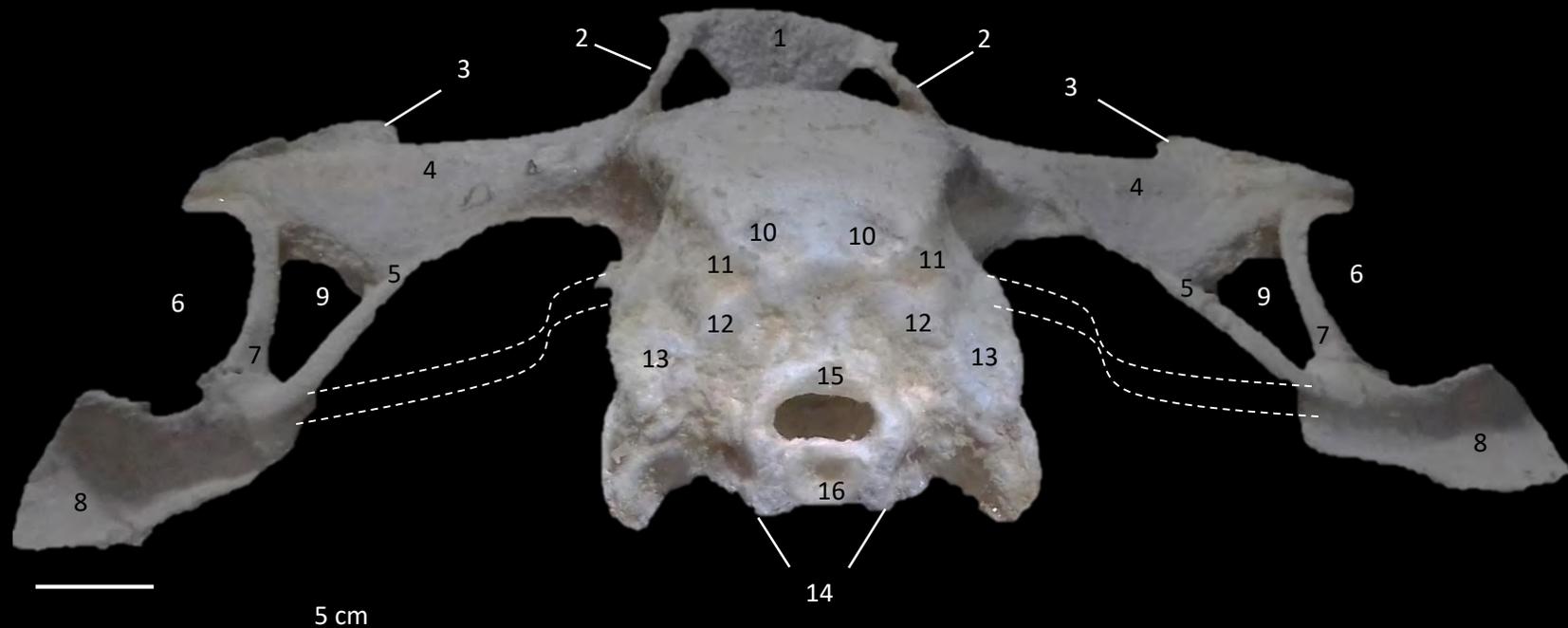
En la parte central se localizan las primeras dos vértebras fusionadas al condrocráneo, por lo que el arco neural (15) se encuentra sobre el centrum de la primera vértebra (16) acompañado lateralmente por las basapófisis (14) (Lámina 20).



Vista occipital de condrocraqueo



*Sphyrna tiburo*



1. Apéndice rostral del ala
2. Cartílago rostral lateral
3. Proceso anterior de la cápsula nasal
4. Capsula nasal
5. Proceso preorbital
6. Cuenca orbitaria
7. Lóbulo distal del proceso preorbital
8. Ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital

9. Espacio entre la base y el lóbulo distal del proceso preorbital y la cápsula nasal
10. Fosa parietal
11. Cápsula ótica
12. Cresta opistótica
13. Cresta esfenopterótica
14. Basapósis
15. Arco neural
16. Centrum

Lámina 20. Cráneo de *S. tiburo* en vista occipital. Diseño propio.



## *Comparación morfológica de cráneo*

En esta sección se procederá primero a la comparación entre miembros de la misma familia; posteriormente, la comparación se realizará entre familias (Carcharhinidae y Sphyrnidae), en ambos casos se mostrarán en tres diferentes vistas (dorsal, ventral y occipital).

Por lo que a continuación se hará énfasis a las diferencias morfológicas señaladas en color naranja.

### Familia Carcharhinidae

*N. brevirostris* y *R. longurio* pertenecen a la familia Carcharhinidae Entre se encontraron once diferencias notables en la vista dorsal (Lámina 21).

La primera diferencia se encuentra en la calcificación del rostrum (1), pues en *N. brevirostris* presenta poca calcificación a comparación de *R. longurio*. Que en ambos casos esta zona es ocupada por las cápsulas de gel de las ampollas de Lorenzini proporcionando mayor rigidez a esta área.

Una segunda diferencia, pero en la región olfativa son las cápsulas nasales (2) que en *N. brevirostris* son delgadas pero elongadas hacia la porción anterior mostrando un área mayor por lo que se le considera con mejor olfato que a *R. longurio* con cápsulas nasales (2) cortas pero rígidas.

En la fontanela anterior hay dos diferencias morfológicas. La primera, la propia fontanela anterior (3) más amplia y retrocedida en *N. brevirostris*, en cambio en *R. longurio* la fontanela es pequeña. La segunda, la presencia de la muesca epifiseal en *N. brevirostris*.

La región orbital muestra tres diferencias: en el proceso preorbital (5), la cresta supraorbital (6) y el proceso postorbital (9). Mostrando que *N. brevirostris* mantiene



mayor protección en un mayor desarrollo en el proceso preorbital (5), mientras que en *R. longurio* el apoyo lo dan las estructuras posteriores (crestas supraorbitales -6- y el proceso postorbital -9-) con un mayor desarrollo y calcificación.

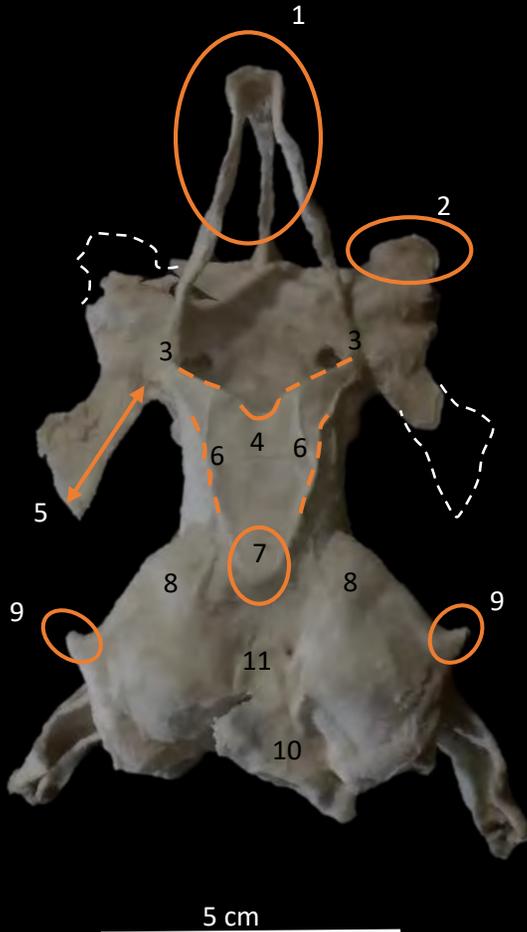
La función del techo craneal (7) es la de custodiar y resguardar el encéfalo en su interior. Aunque ambas especies presentan una forma distinta, en *N. brevirostris* se forma una cúpula central y en *R. longurio* es lisa y convexa hacia cada uno de sus extremos.

En la región ótica también presenta tres diferencias: los procesos anteriores y posteriores semicirculares (8 y 10 respectivamente) y la fosa parietal (11). En *R. longurio* el proceso anterior semicircular (8) es prominente y ensancha la porción posterior del condrocráneo, así como su continuación en el cráneo resaltando la forma tubular de los procesos posteriores semicirculares (10) que en consecuencia forma una fosa parietal (11) bien delimitada y angosta. En *N. brevirostris* la fosa parietal (11) es abierta y con menor limitación respecto a los procesos anteriores y posteriores semicirculares (8 y 10).

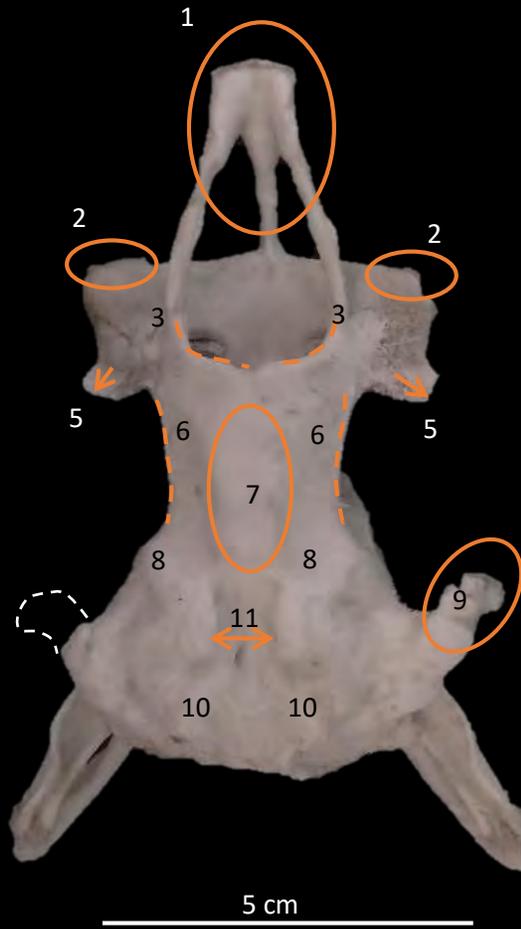


# Familia Carcharhinidae

a) *Negaprion brevirostris*



b) *Rhizoprionodon longurio*



- 1. Región del rostrum
- 2. Cápsula nasal
- 3. Fontanela anterior
- 4. Muesca epifiseal
- 5. Proceso preorbital
- 6. Cresta supraorbital
- 7. Techo craneal
- 8. Proceso anterior semicircular
- 9. Proceso postorbital
- 10. Proceso posterior semicircular
- 11. Fosa parietal

Lámina 21. Comparación craneal de la familia Carcharhinidae en vista dorsal. Diseño propio



En la vista ventral se muestran once diferencias morfológicas: una en la región del rostrum, cuatro en la región olfativa, cinco en la región óptica y una en la región del paladar (placa basal) (Lámina 22).

Sigue siendo evidente la diferencia en el grado de calcificación del rostrum (1) en las dos especies, aunque en conformación siguen el mismo patrón.

Las diferencias en la región olfativa son características opuestas entre ambas especies, pues mientras que *N. brevirostris* presenta unas aperturas nasales (2) redondas, una placa subnasal (3) anfractuosa con una depresión en donde internamente se localiza el septo internasal (4); *R. longurio* presenta una placa subnasal (3) lisa, pero con depresión en diagonal hacia las aperturas nasales (2) ovaladas y pequeñas.

Los cóndilos ectetmoides (5) en *N. brevirostris* son muy pequeños y alargados, pero en *R. longurio* son prominentes y redondeados en su porción frontal, por lo que probablemente la protusión de la mandíbula en esta especie sea mayor.

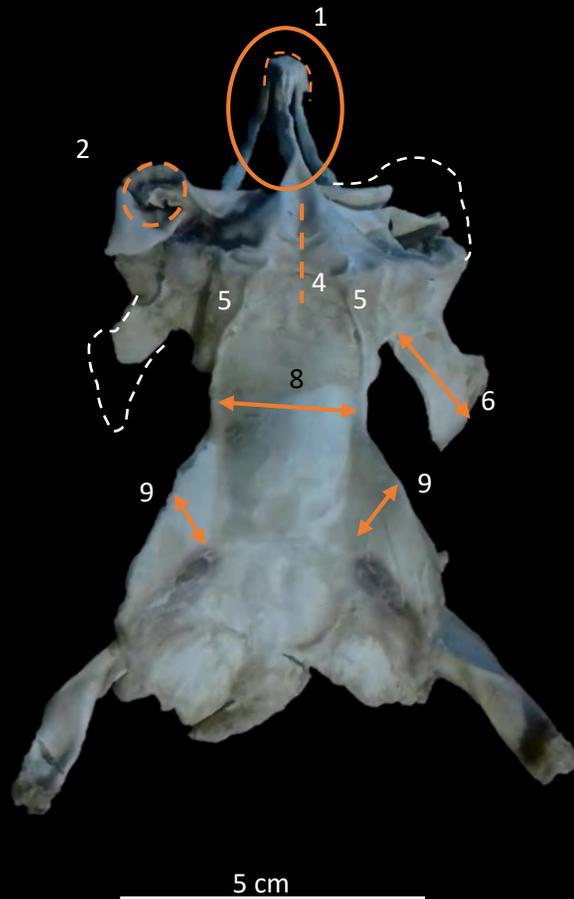
La placa basal (8) es ancha en *N. brevirostris*, mientras que en *R. longurio* es angosta y por ende se moldea la muesca orbital (7).

En la región óptica, *N. brevirostris* tiene un mayor desarrollo en la plataforma suborbital (9) comparándola con *R. longurio* donde el escaso crecimiento de esta estructura lo compensan la proyección de la cresta supraorbital (11) y el proceso postorbital (10).

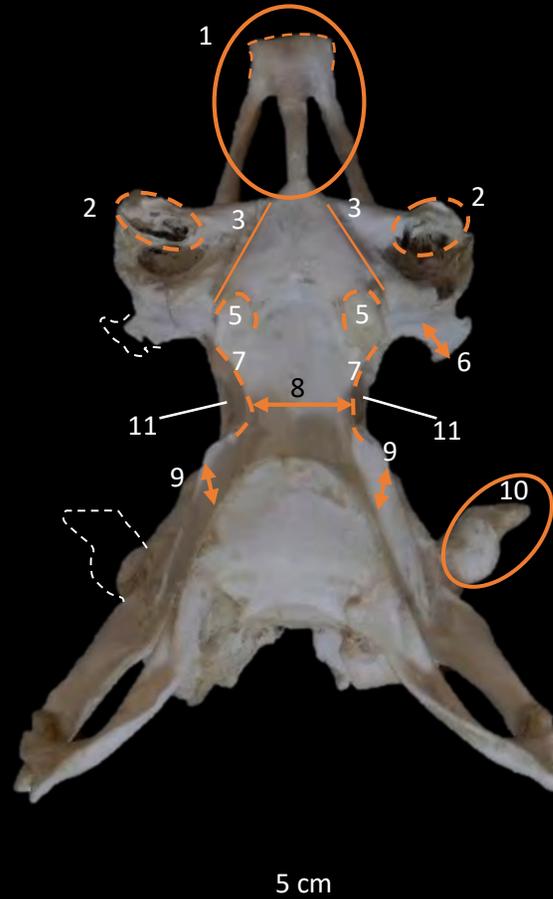


## Familia Carcharhinidae

a) *Negaprion brevirostris*



b) *Rhizoprionodon longurio*



1. Región del rostrum
2. Apertura nasal
3. Placa subnasal
4. Septo internasal
5. Cóndilos ectetmoides
6. Proceso preorbital
7. Muesca orbital
8. Placa basal
9. Plataforma suborbital
10. Proceso postorbital
11. Cresta supraorbital

Lámina 22. Comparación craneal de la familia Carcharhinidae en vista ventral. Diseño propio



En La región occipital del condrocáneo se observaron doce diferencias entre especies (Lámina 23).

De la región óptica como anteriormente se había especificado el proceso postorbital (1) es angosto y corto, mientras en *R. longurio* es calcificado y se proyecta hacia la porción anterior.

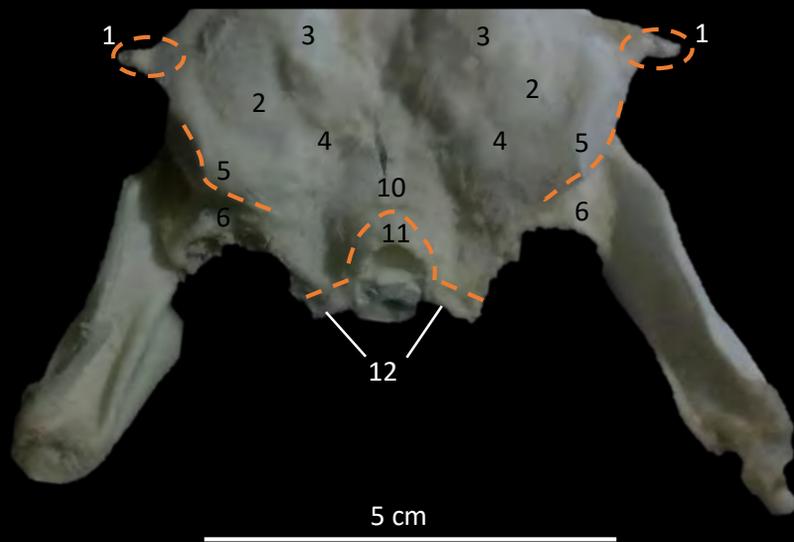
La región ótica es compleja y anfractuosa. En *R. longurio* los procesos anteriores y posteriores semicirculares (3 y 4 respectivamente), la cápsula ótica (2) y la cresta opistótica (6) son prominentes en el condrocáneo. En cambio, en *N. brevirostris* la cresta esfenopterótica (5) y la cápsula ótica (2) ocupan mayor área.

Debido a que *N. brevirostris* presenta las dos primeras vértebras postcraneales fusionadas (10 y 11) al condrocáneo son acompañadas de su basapófisis (12). Por otro lado, *R. longurio* muestra el foramen magnum (7) ovalado sobre el centrum occipital (9) donde articulará con la primera vertebra, así como los cóndilos occipitales (8) en la base del cráneo que son amplios.



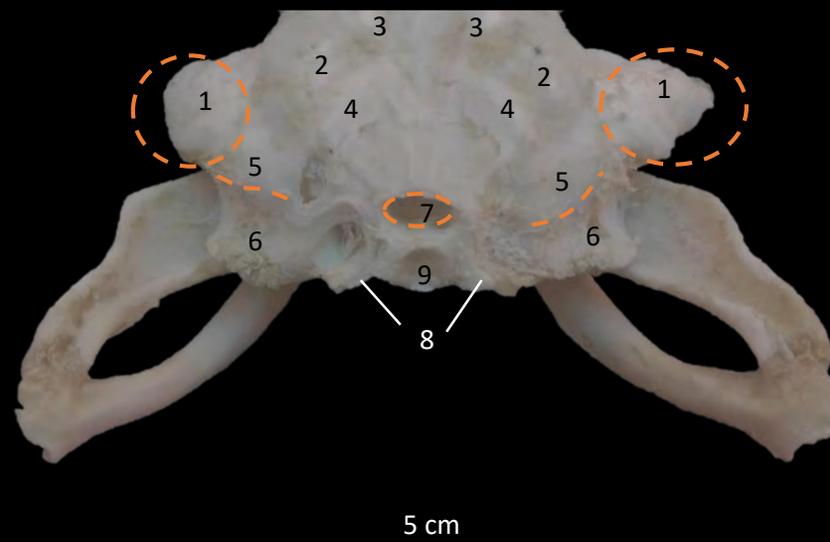
## Familia Carcharhinidae

a) *Negaprion brevirostris*



1. Proceso postorbital
2. Cápsula ótica
3. Proceso anterior semicircular
4. Proceso posterior semicircular
5. Cresta esfenopterótica
6. Cresta opistótica

b) *Rhizoprionodon longurio*



7. Foramen magnum
8. Cóndilo occipital
9. Centrum occipital
10. Primera vértebra
11. Segunda vértebra
12. Basapófisis

Lámina 23. Comparación craneal de la familia Carcharhinidae en vista occipital. Diseño propio



## Familia Sphyrnidae

En la vista dorsal entre ambos cráneos se observan diez diferencias: dos en el área del rostrum, dos en la región olfativa, dos en la fontanela anterior, dos en la región óptica, una en la región ótica y una diferencia en los cóndilos ectetmoides que son importantes más para la articulación con la mandíbula (Lámina 24).

En el área del rostrum, el apéndice rostral del ala (1) es cóncava en el centro y con presencia de fenestra rostral (2) en *S. lewini*, mientras que el apéndice rostral del ala en *S. tiburo* (1) es convexo.

En la región olfativa, la conformación del proceso anterior de la cápsula nasal (3) en *S. lewini* comienza su desarrollo a la mitad de la cápsula nasal (4) que es larga. En *S. tiburo*, el proceso anterior de la cápsula nasal (3) crece en el último tercio de la cápsula nasal que es más corta pero más ancha respecto a la especie anterior.

La fontanela anterior (6) es más cerrada y en forma oval en *S. lewini*, mientras en *S. tiburo* es cuadriforme, con mayor apertura y con presencia de la muesca epifiseal (5) cóncava en la parte central.

El proceso postorbital (7) en ambas especies es delgado, aunque en *S. lewini* es largo y sinuoso, y en *S. tiburo* es más corto. De igual manera el ala distal (8) es anguloso en *S. lewini*, pero en *S. tiburo* mantiene bordes redondeados.

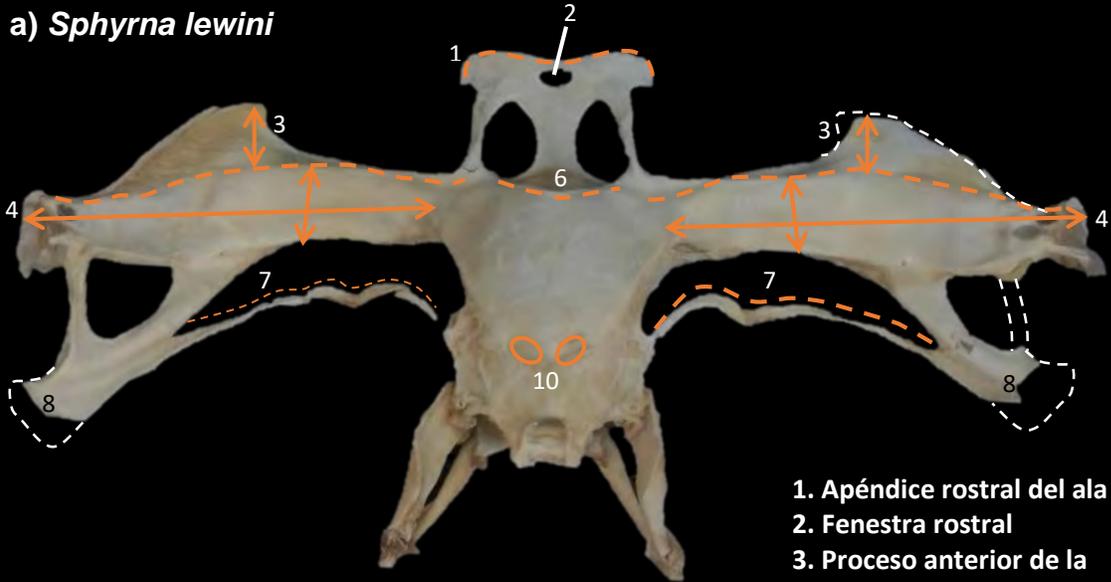
Los cóndilos ectetmoides (9) son prominentes y de forma cuadrada en *S. tiburo*, importantes para la articulación etmopalatino con el palatoc cuadrado.

Las fosas parietales, estructura presente pareada en esta familia son ovaladas, pero en *S. lewini* son más pequeñas y cercanas respecto a *S. tiburo*.



## Familia Sphyrnidae

### a) *Sphyrna lewini*



1. Apéndice rostral del ala
2. Fenestra rostral
3. Proceso anterior de la cápsula nasal
4. Cápsula nasal
5. Muesca epifiseal
6. Fontanela anterior
7. Proceso postorbital
8. Ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital
9. Cóndilo ectetmoide
10. Fosa parietal

### b) *Sphyrna tiburo*

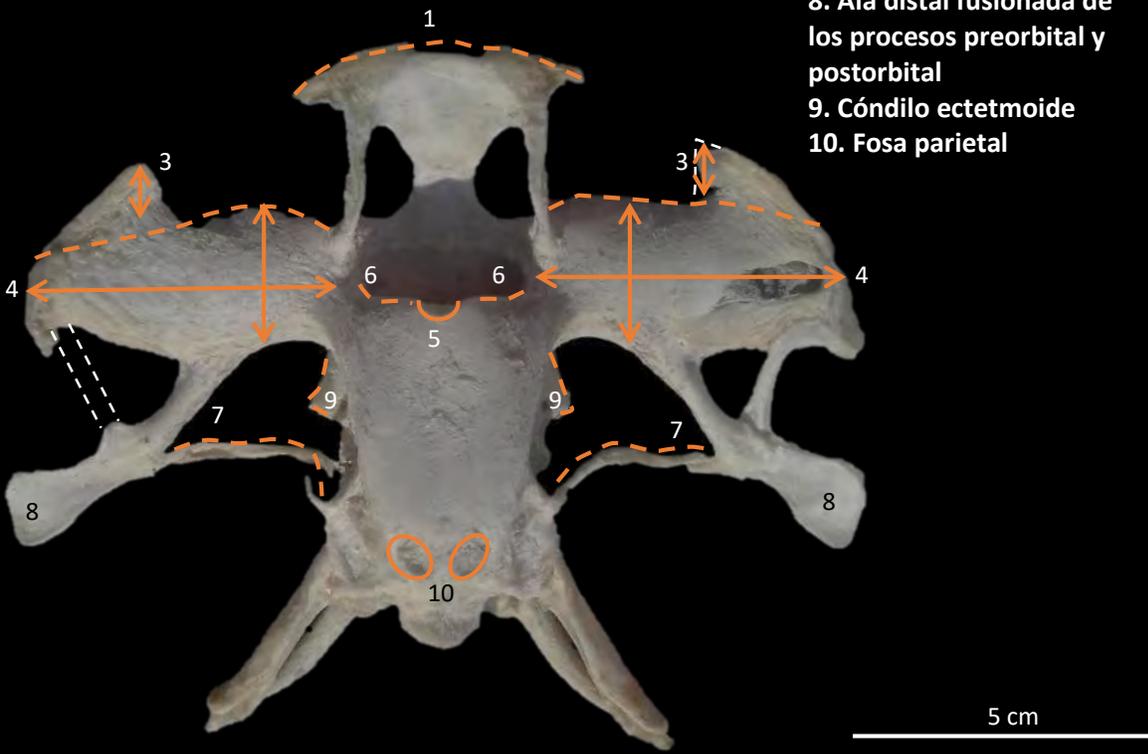


Lámina 24. Comparación craneal de familia Sphyrnidae en vista dorsal. Diseño propio



En la vista ventral de los organismos de la familia Sphyrnidae se observan 10 diferencias: tres en la región del rostrum, tres en la región olfativa, dos en la región óptica y dos diferencias más pertenecientes a la placa basal (Lámina 25).

En el área del rostrum el margen del apéndice rostral del ala (1) de *S. lewini* es cóncavo y con la presencia de la fenestra rostral (2) oval; en cambio, *S. tiburo* con un apéndice rostral convexo, así como la presencia de la fenestra basirostral (3) ovaladas y alargadas en el margen anterior de la cápsula nasal (5).

En la región olfativa, el proceso anterior de la cápsula nasal (4) es amplio, así como la apertura nasal (6) ovaladas en cada extremo de las largas y delgadas cápsulas nasales (5) de *S. lewini*, las cuales en su margen posterior presenta dos curvaturas. En *S. tiburo*, las aperturas nasales (6) son más redondeadas y ventrales sobre las cápsulas nasales (5) más cortas y anchas.

Los cóndilos ectetmoides (7) de *S. tiburo* son pronunciados y cuadriformes a diferencia de *S. lewini*.

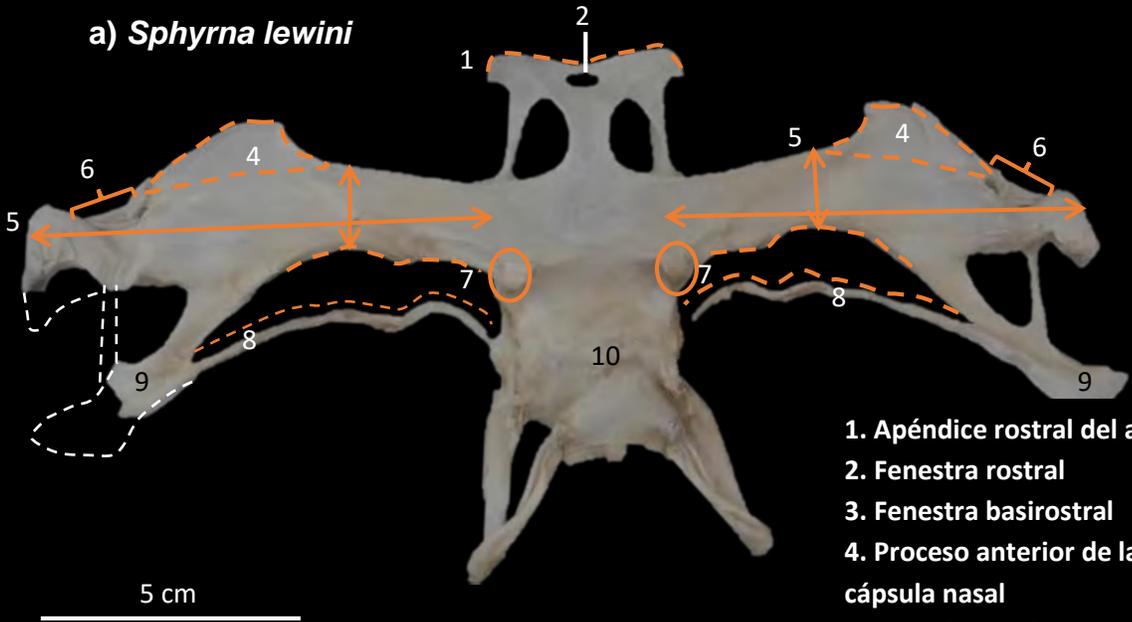
En *S. lewini* el proceso postorbital (8) es estrecho, largo y sinuoso el cual se fusiona con el ala distal (9) terminando en bordes rectos. En esta región, *S. tiburo* con un proceso postorbital (8) más corto y recto también se fusiona al ala distal (9) pero con terminación en forma de paleta.

La quilla media (10) que interrumpe la placa basal es profunda en *S. tiburo* mostrando la formación de dos lóbulos en la depresión que produce.



## Familia Sphyrnidae

### a) *Sphyrna lewini*



1. Apéndice rostral del ala
2. Fenestra rostral
3. Fenestra basirostral
4. Proceso anterior de la cápsula nasal
5. Cápsula nasal
6. Apertura nasal
7. Cóndilo ectetmoide
8. Proceso postorbital
9. Ala distal fusionada
10. Quilla media

### b) *Sphyrna tiburo*

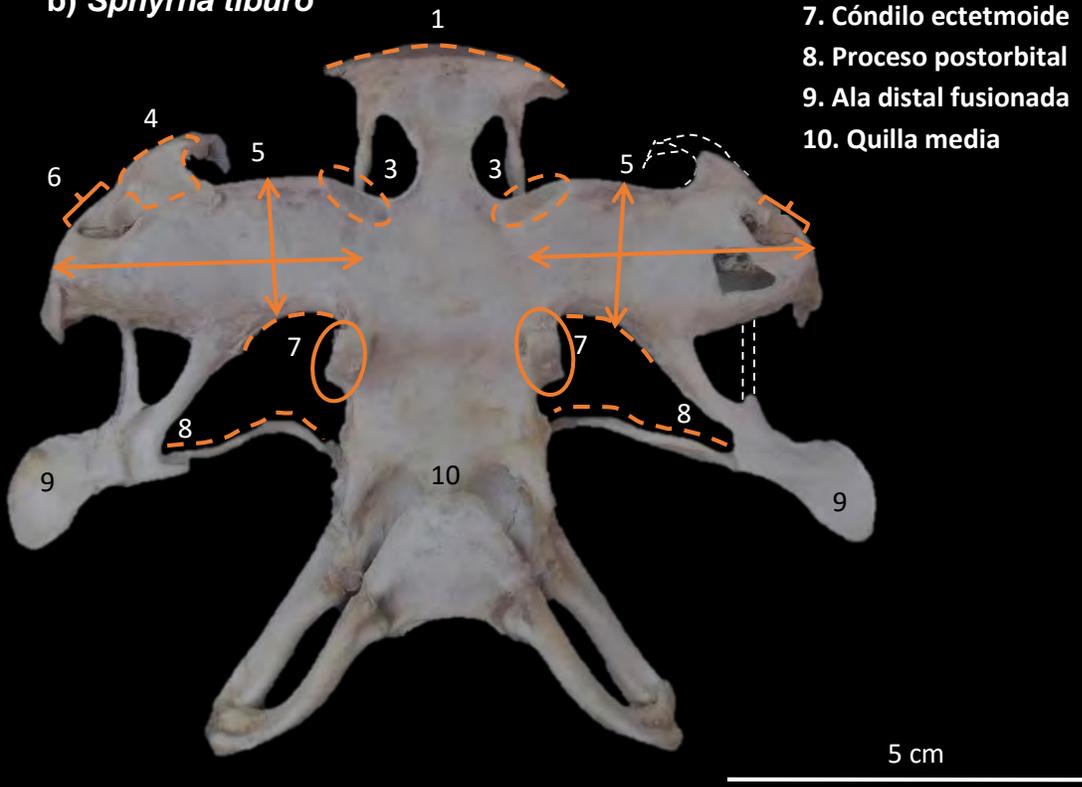


Lámina 25. Comparación craneal de familia Sphyrnidae en vista ventral. Diseño propio



En la vista occipital de esta familia se identificaron ocho diferencias: una en el techo craneal, cinco en la región ótica y dos correspondientes a estructuras relacionadas a vértebras (Lámina 26).

El techo craneal (1) de *S. lewini* es tenuemente convexo y en su parte posterior desciende hacia la región ótica notablemente, mientras que el techo de craneal (1) de *S. tiburo* es recto con un ligero margen que corre hasta la región ótica para bajar sutilmente.

Las fosas parietales (3) en *S. lewini* son pequeñas y redondas. Mientras que en *S. tiburo* las cápsulas óticas (3) y las crestas opistóticas (4) son las estructuras óticas más prominentes, mientras que en *S. lewini* el proceso pterótico (5) es de mayor volumen.

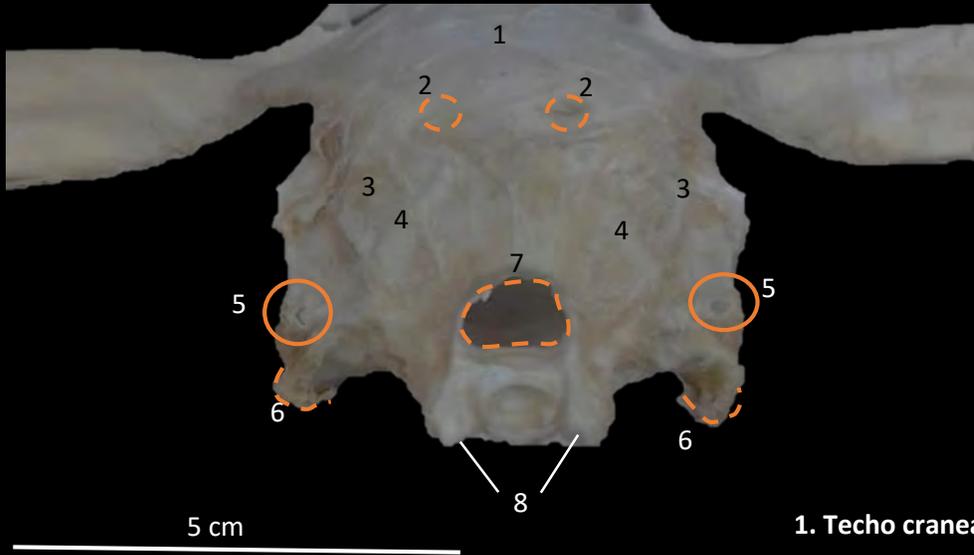
La faceta hiomandibular (6) abarca mayor área en *S. tiburo* respecto a *S. lewini*.

Ya que ambas especies presentan las primeras dos vértebras fusionadas al condrocráneo, el arco neural (7) en ambas especies son amplios, pero en *S. lewini* está en forma de cúpula acompañado de las basapófisis (8) prominentes. En cuanto a *S. tiburo*, el arco neural (7) es ovalado en horizontal y las basapófisis (8) son mas redondeadas en la base de la vértebra.



## Familia Sphyrnidae

### a) *Sphyrna lewini*



1. Techo craneal
2. Fosa parietal
3. Cápsula ótica
4. Cresta opistótica
5. Proceso pterótico
6. Faceta hiomandibular
7. Arco neural
8. Basapófisis

### b) *Sphyrna tiburo*

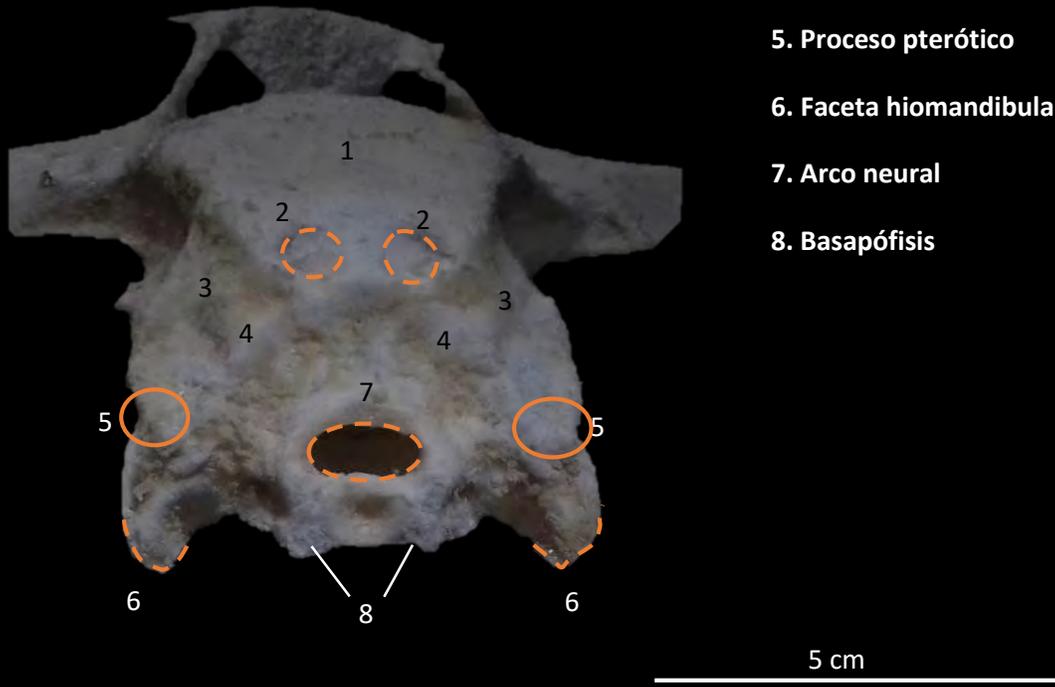


Lámina 26 Comparación craneal de familia Sphyrnidae en vista occipital. Diseño propio.



## Comparación de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae

En la lámina 27 se observan los cráneos de estas especies en vista dorsal, identificando diecisiete diferencias: dos en la región del rostrum, dos con respecto a la fontanela anterior, dos de la región olfativa, una en el techo craneal, cinco en la región óptica, cuatro en la región ótica y una última en la señalización de las dos vértebras fusionadas al condrocraqueo.

A pesar de que en las cuatro especies presenten la misma triada de cartílagos rostrales, la forma del rostrum (1) en la familia Carcharhinidae es triangular, alargada y con cartílagos más tubulares; mientras que en la familia Sphyrnidae el nodo rostral lo sustituye un apéndice rostral de ala más amplio y con estructuras aplanada. Cabe destacar, que *S. lewini* es la única especie que presenta fenestra rostral (2) de las especies estudiadas.

La fontanela anterior (3) es más abierta en la familia Carcharhinidae al observarse los canales olfatorios, ya que la familia Sphyrnidae es más cerrada esta abertura, sobre todo *S. lewini*. Sin embargo *N. brevirostris* y *S. tiburo* presentan la muesca epifiseal (4) en la parte media superior.

En la región olfativa es evidente la diferencia las dimensiones de las cápsulas nasales (6) entre la familia Carcharhinidae al ser pequeñas, a diferencia de la familia Sphyrnidae que son alargadas y proyectadas a los costados del condrocraqueo, lo que se puede deducir que en esta familia el sentido del olfato es más desarrollado. Como elemento de la familia Sphyrnidae se muestra el proceso anterior de la cápsula nasal (5) que se proyecta de diferente forma en cada especie.

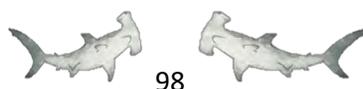
El techo craneal (7) de los carcarínidos es más irregular y convexo en su parte media respecto a la familia Sphyrnidae, el cual es plano y disminuye poco hacia la zona occipital.



Las estructuras de la región óptica han sufrido cambios a través de la filogenia entre familias de los condriktios. En ambas familias la existencia del proceso preorbital (8) está presente, sin embargo, solo en la familia Carcharhinidae cumple su función de protección, pues en los esfírnidos se elonga posteriormente con el desarrollo del lóbulo distal y el ala distal (9) cuyas estructuras en estos organismos protegen y soportan el globo ocular. Por lo tanto, en los carcarínidos la cuenca orbitaria (11) se aloja en áreas más grandes y son aseguradas por el desarrollo de la cresta supraorbital (10) y el proceso postorbital (12).

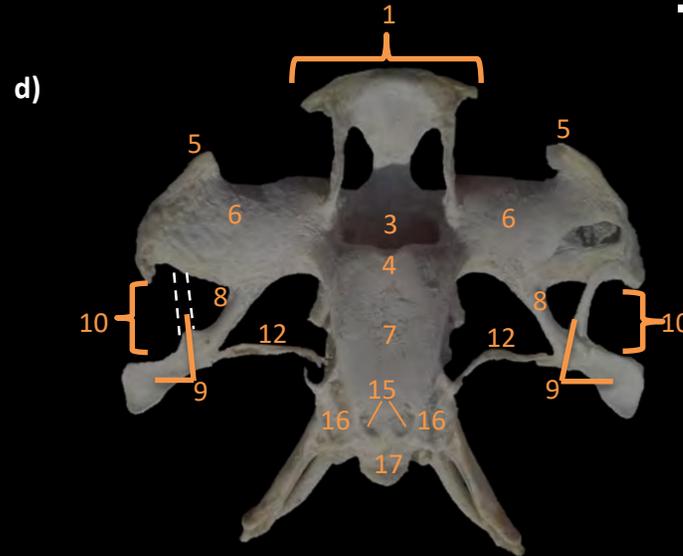
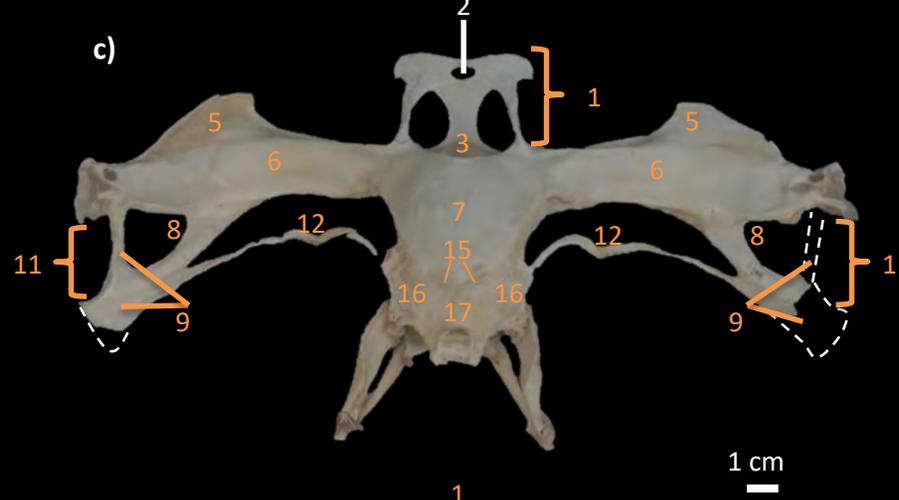
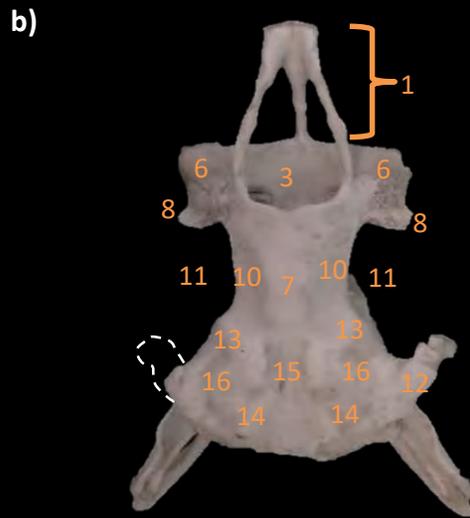
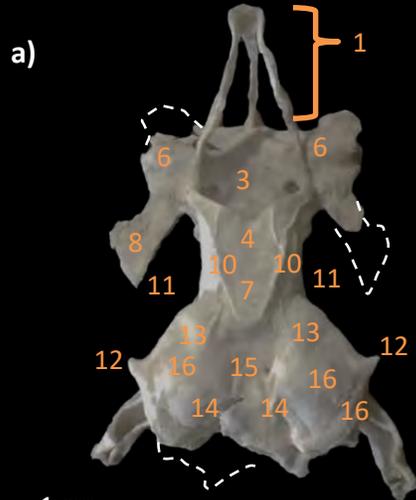
En la región ótica el proceso preorbital (8) es anfractuosa en los carcarínidos respecto a los esfírnidos, consecuencia de un mayor desarrollo de los procesos anterior y posterior semicircular (13 y 14 respectivamente) en la familia Carcharhinidae. Otra característica, es la presencia de una fosa parietal (15) irregular y poco delimitada, a comparación de la familia Sphyrnidae donde esta estructura se encuentra pareada y delimitada en forma oval. La cápsula ótica (16) conservada en las cuatro especies en la familia Carcharhinidae es más abultada, sugiriendo que son organismos con mejor audición.

Finalmente, en la familia Sphyrnidae se observa la fusión de las primeras dos vértebras al condrocráneo (17), así como *N. brevirostris*, aunque no es perceptible en esta vista.



## Familia Carcharhinidae

## Familia Sphyrnidae



1. Rostrum
2. Fenestra rostral
3. Fontanela anterior
4. Muesca epifiseal
5. Proceso anterior de la cápsula nasal
6. Cápsula nasal
7. Techo craneal
8. Proceso preorbital
9. Lóbulo distal y ala distal
10. Cresta supraorbital
11. Cuenca orbitaria
12. Proceso postorbital
13. Proceso anterior semicircular
14. Proceso posterior semicircular
15. Fosa parietal
16. Cápsula ótica
17. Fusión de dos vértebras

Lámina 27. Comparación morfológica de cráneo de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae en vista dorsal. Diseño propio

a) *N. Brevirostris*

b) *R. longurio*

c) *S. lewini*

d) *S. tiburo*



En la vista ventral de las cuatro especies se señalan quince diferencias: tres relacionadas al rostrum, tres con la región olfativa, seis con la región óptica, dos con estructuras relacionadas con la articulación del palatoc cuadrado y una última en la región del paladar (Lámina 28).

El rostrum (1) es tripoide en las cuatro especies con el nodo rostral comprimido lateralmente en la familia Carcharhinidae, pero ancho y aplanado del apéndice rostral del ala en la familia Sphyrnidae. Destacando la presencia de la fenestra rostral (2) en *S. lewini* y la fenestra basirostral (3) en *S. tiburo*.

En la región olfativa las aperturas nasales (5) son grandes y frontales en la familia Carcharhinidae compensando un menor tamaño de la cápsula nasal, contrario a la familia Sphyrnidae que las aperturas nasales (5) se ubican a los extremos de las largas cápsulas nasales, aunque hundidas, en forma de cuña. La placa subnasal (6) irregular y bien definido en el septo internasal en *N. brevirostris* y lisa en la familia Sphyrnidae. También la familia Sphyrnidae posee el proceso anterior de la cápsula nasal (4) proyectado anteriormente y que funge como soporte extra para el desarrollo de las cápsulas de gel pertenecientes a las ampollas de Lorenzini.

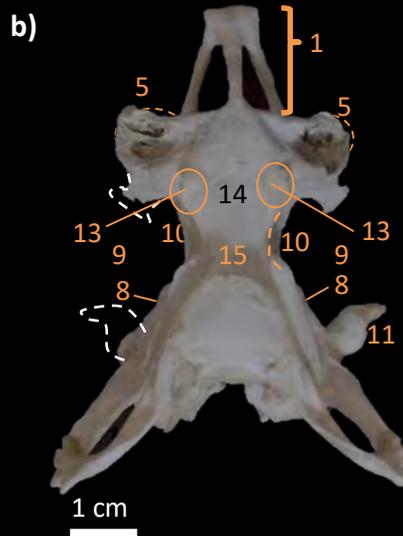
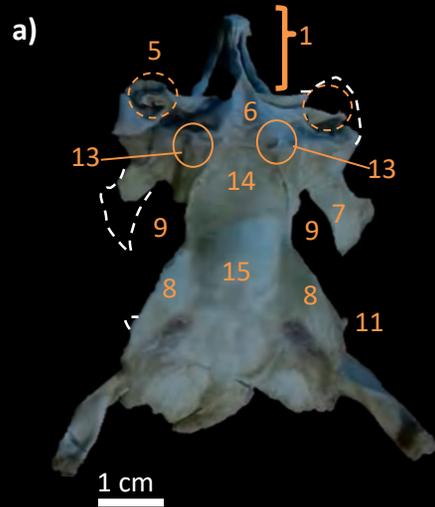
Los procesos preorbital y postorbital (7 y 11 respectivamente) de igual manera que en la lámina anterior, se observa que en la familia Carcharhinidae esta estructura si soporta y apoya al globo ocular a diferencia de la familia Sphyrnidae que quien protege al ojo es el ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital (12), por lo que la cuenca orbitaria (9) en esta familia es más reducida.

La placa basal (15) es ancha y plana en la familia Sphyrnidae, mientras que en la familia Carcharhinidae es ligeramente convexa, específicamente en *N. brevirostris* es ancha y en *R. longurio* es angosta. En cuanto a la muesca orbital (10) la presentan *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo*.

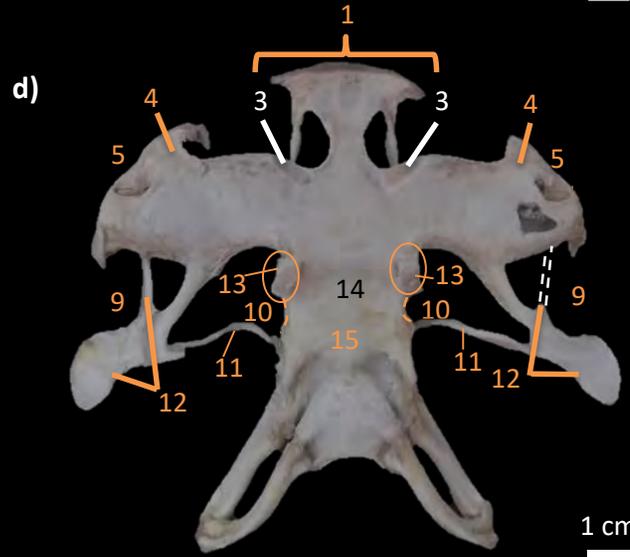
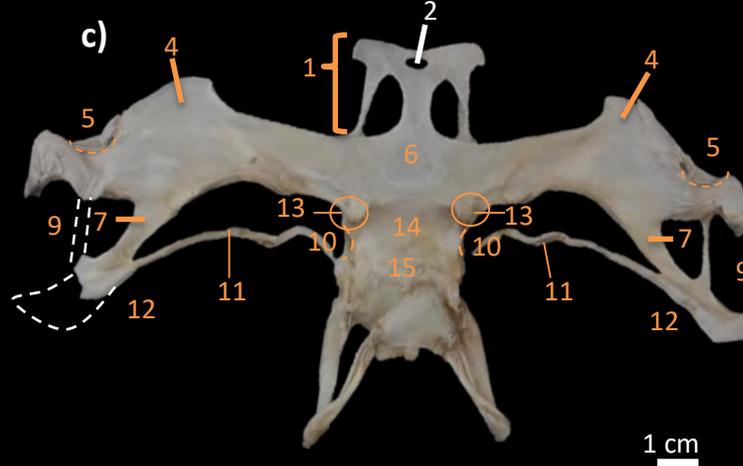
Los cóndilos ectetmoides (13) son más prominentes y cuadriformes en la familia Sphyrnidae, así como una fosa subetmoide (14) más marcada al término de la placa subnasal respecto a la familia Carcharhinidae.



## Familia Carcharhinidae



## Familia Sphyrnidae



1. Rostrum
2. Fenestra rostral
3. Fenestra basirostral
4. Proceso anterior de la cápsula nasal
5. Apertura nasal
6. Placa subnasal
7. Proceso preorbital
8. Plataforma suborbital
9. Cuenca orbitaria
10. Muesca orbital
11. Proceso postorbital
12. Ala distal fusionada de los procesos preorbital y postorbital
13. Cóndilos ectetmoides
14. Fosa subetmoide
15. Placa basal

Lámina 28. Comparación morfológica de cráneo de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae en vista ventral. Diseño propio

a) *N. Brevirostris*

b) *R. longurio*

c) *S. lewini*

d) *S. tiburo*



En la vista occipital se registraron quince diferencias: una en la región óptica, siete relacionadas al proceso auditivo, una involucrada en la articulación del arco hioideo y seis diferencias respecto a la articulación con la columna vertebral o la fusión de la primera vértebra con el condrocráneo (Lámina 29).

El proceso postorbital (1) en los miembros de la familia Carcharhinidae su base es robusta, mientras que en la familia Sphyrnidae es delgada debido a que esta estructura ya no protege principalmente al ojo.

El área ótica comprende siete diferencias en las estructuras y algunas son únicas de cierta familia. Como los procesos anteriores y posteriores semicirculares (2 y 3 respectivamente) y la cresta esfenopterótica (7) que solo presenta la familia Carcharhinidae, que se elevan sobre el condrocráneo. Una estructura exclusiva de la familia Sphyrnidae es el proceso pterótico (6) que es alargada y ensancha la porción posterior del condrocráneo. La cápsula ótica (5) en la familia Carcharhinidae es voluminosa y con mayor espacio que en los esfírnidos.

La faceta hiomandibular (9) es más extensa en los esfírnidos que los carcarínidos, por lo que el arco hioideo mantiene mayor área de articulación con el condrocráneo.

*R. longurio* es la única especie que presenta un foramen magnum (10) de forma oval horizontal que descansa sobre un centrum occipital (11) totalmente redondo y un par de cóndilos occipitales (12) reducidos, debido a sus hábitos alimenticios pelágicos con una dieta basada principalmente en peces.

En cambio, las otras tres especies presentan un alargamiento en la zona central que apunta hacia la fusión de la primera vértebra. *N. brevirostris* con un arco neural (13) estrecho en forma de cúpula y del mismo ancho que su centrum (14); en *S. lewini* el arco neural (13) es grande y en forma de cúpula, su base es mayor que la de su centrum (14); finalmente, *S. tiburo* presenta un arco neural (13) ovalado, alargado y en horizontal con un tamaño ligeramente mayor que el de su centrum (14). La basapófisis (15) es alargada en todas las especies, pero es más ancha en la familia Sphyrnidae.



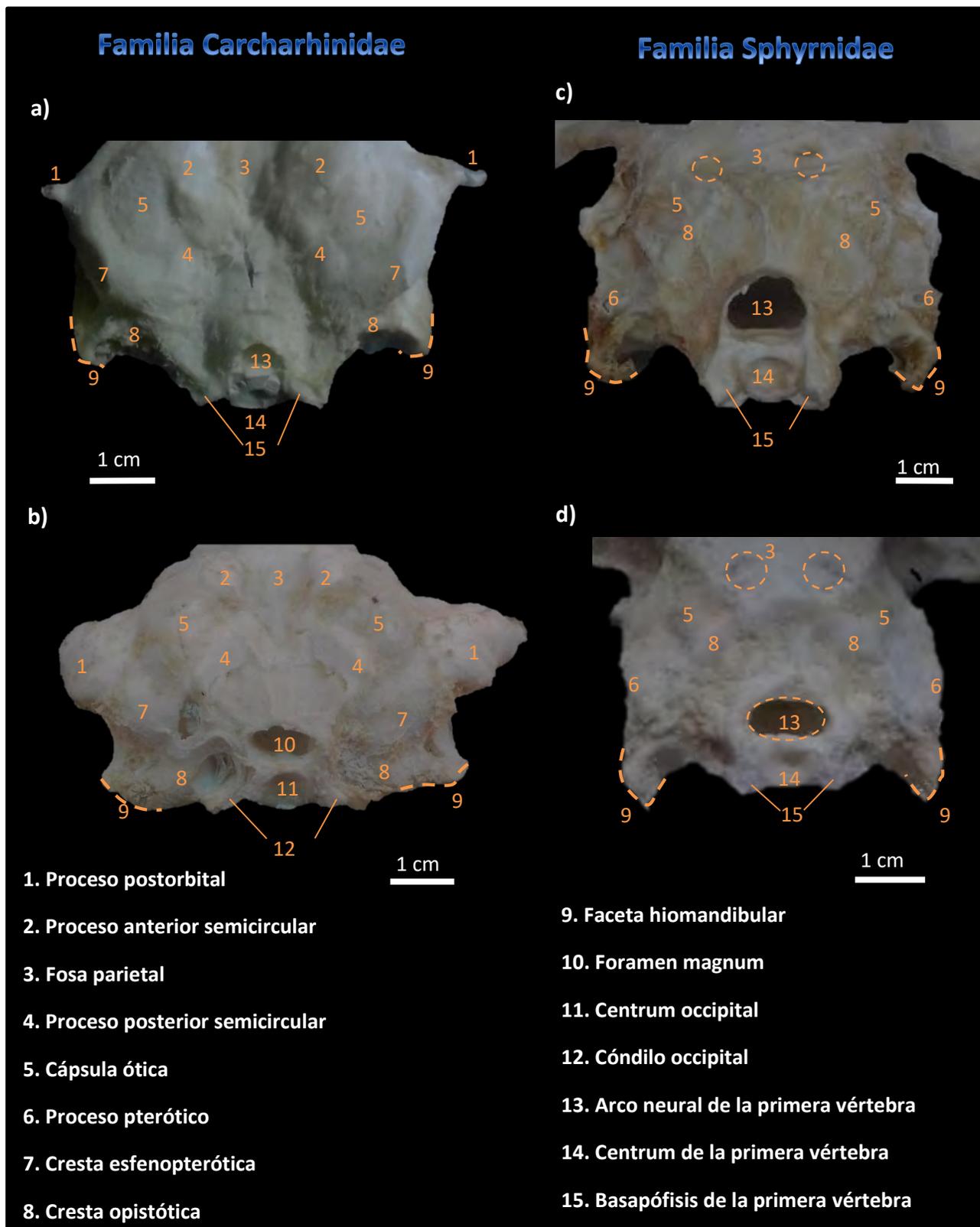


Lámina 29. Comparación morfológica de cráneo de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae en vista occipital. Diseño propio. a) *N. Brevirostris* b) *R. longurio* c) *S. lewini* d) *S. tiburo*



## Síntesis

Para finalizar, se muestran el resumen de las estructuras que posee cada especie y por las cuales podemos caracterizar cada una de estas (Tabla 6).

Por lo que el cráneo de la familia Carcharhinidae se define por la presencia de un nodo rostral; en la región olfativa, las cápsulas nasales en posición vertical y una fontanela considerada como abierta observándose los canales olfatorios; en la región óptica, los procesos preorbitales y postorbitales, así como con la cresta supraorbital y la plataforma suborbital; en la región ótica la existencia de los canales anteriores y posteriores semicirculares junto la cápsula ótica y una sola fosa parietal alargada e irregular.

La familia Sphyrnidae se caracteriza por un apéndice rostral del ala aplanado; una fontanela cerrada protegiendo más al cerebro; el proceso anterior de la cápsula nasal proyectado anteriormente y un par de cápsulas nasales desarrolladas horizontalmente y alargadas; la existencia del lóbulo distal fusionado y el ala distal que son las estructuras de dar protección al ojo en esta familia; en la región ótica, la cresta opistótica es más sobresaliente (señaladas con paloma color azul), el proceso pterótico, dos fosas parietales poco hundidas pero de forma circular en el techo craneal y en ambos casos las primeras dos vértebras fusionadas con un arco neural de forma variable pero más amplio que el centrum.



Tabla 6. Estructuras presentes en cráneo en *N. brevirostris*, *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo*.

Especies	Rostrum			Cápsula nasal		Fontanela anterior		Estructuras asociadas a la región óptica					Estructuras asociadas a la región ótica					FM	COC	FPV		
	ND	FR	APA	PACN	P	F	ME	PP	CS	PS	PPO	LDF	ADF	CAS	CPS	CO	COT				PPT	FP
<i>N. brevirostris</i>	✓				V	A	✓	✓	✓	✓	✓			✓	✓	✓	✓		1			✓
<i>R. longurio</i>	✓				V	A		✓	✓	✓	✓			✓	✓	✓	✓		1	✓	✓	
<i>S. lewini</i>		✓	✓	✓	H	C		✓*			✓*	✓	✓			✓	✓	✓	2			✓
<i>S. tiburo</i>			✓	✓	H	C	✓	✓*			✓*	✓	✓			✓	✓	✓	2			✓

ABREVIATURAS: ND, nodo rostral; FR, Fenestra rostral; APA, Apéndice rostral del ala; PACN, Proceso anterior de la cápsula nasal; P, Posición; F, Forma; ME, Muesca epifiseal; PP, Proceso preorbital; CS, Cresta supraorbital; PS, Plataforma suborbital; PPO, Proceso postorbital; LDF, Lóbulo distal fusionado; ADF, ala distal fusionada CAS, Canal anterior semicircular; CPS, Canal posterior semicircular; CO, Cápsula ótica; COT, Cresta opistótica; PPT, Proceso pterótico; FP, Fosa parietal; FM, Foramen magnum; COC, Cóndilo occipital; FPV, Fusión de la primera vértebra.

SEÑALIZACIONES. A, abierta; C, Cerrada; H, Horizontal; V, vertical.

SIMBOLOGÍA: ✓ Estructura presente    ✓ Estructura muy marcada    \* Ya no cumple su principal función.



## Columna vertebral

A continuación, se presentan los datos generales de la columna vertebral por especie en número de vértebras y su longitud, también se muestra el promedio del ancho de vértebras para dimensionar el tamaño de éstas y entender el mayor o menor número que presenta la columna vertebral (Tabla 7).

Tabla 7. Aspectos generales de la columna vertebral de las cuatro especies de tiburones.

	No. de vértebras contabilizadas en total	Longitud total de columna vertebral (cm)	No. de vértebras anteriores a la aleta caudal	Longitud de vértebras precaudales (cm)	Ancho promedio de las vértebras (cm)
<b><i>N. brevirostris</i></b>	190**	54.7 – 60.5	98	41.9 – 46.6	0.5
<b><i>R. longurio</i></b>	135	71 - 81.5	44	50 – 67.5	0.9
<b><i>S. lewini</i></b>	65 *	64 – 85 **	65	64 - 85	0.6
<b><i>S. tiburo</i></b>	135	74.2 – 81.2	79	63 – 66.5	0.7

Nota: \* Falta de registro. \*\* Se contabilizaron hasta 190 vértebras, sin embargo, puede haber un máximo de 10 vértebras más pero difícil de discernir entre ellas.

Debido a las diferencias morfológicas que se identificaron en la columna vertebral por especie, se zonificaron tres zonas: las **vértebras postcraneales**, aquella con la presencia de la basapófisis; las **vértebras troncales**, aquellas que presentan un engrosamiento y sin presencia del arco hemal; y las **vértebras caudales**, aquellas que presenten el arco y canal hemal completamente formado resultando una clasificación como se mostró en la figura 19. Por lo que se determinó el intervalo de vértebras correspondientes a cada sección (Tabla 9).



Tabla 8. Regionalización de la columna vertebral de las cuatro especies de tiburones.

	<b>Vértebras postcraneales</b>	<b>Vértebras troncales</b>	<b>Vértebras caudales</b>
<b><i>N. brevirostris</i></b>	1 – 5*	6 - 56	57 - 98
<b><i>R. longurio</i></b>	1-5	6-27	28-44
<b><i>S. lewini</i></b>	1-7*	8-50	50-78
<b><i>S. tiburo</i></b>	1-6*	7-37	38-64

Nota: \* Dos vértebras fusionadas al condrocráneo.

Para corroborar la fusión en las especies ya especificadas en la tabla 9 a continuación se muestra la vista ventral de la región occipital del cráneo de la familia Carcharhinidae, destacando que en *N. brevirostris* resalta una fusión de las dos primeras vértebras postcraneales (5 y 6 respectivamente) inmersas en la placa basal (1) que las envuelve y culminan en el mismo límite occipitalmente, así como la ausencia de la quilla media (2). Por otro lado *R. longurio* presenta una placa basal (1) que se elonga y proyecta la porción posterior dando lugar a los cóndilos ectetmoides (4) y la proyección de la placa basal (1) y a una curvatura marcada entre ellos dando lugar al foramen magnum (Lámina 30).



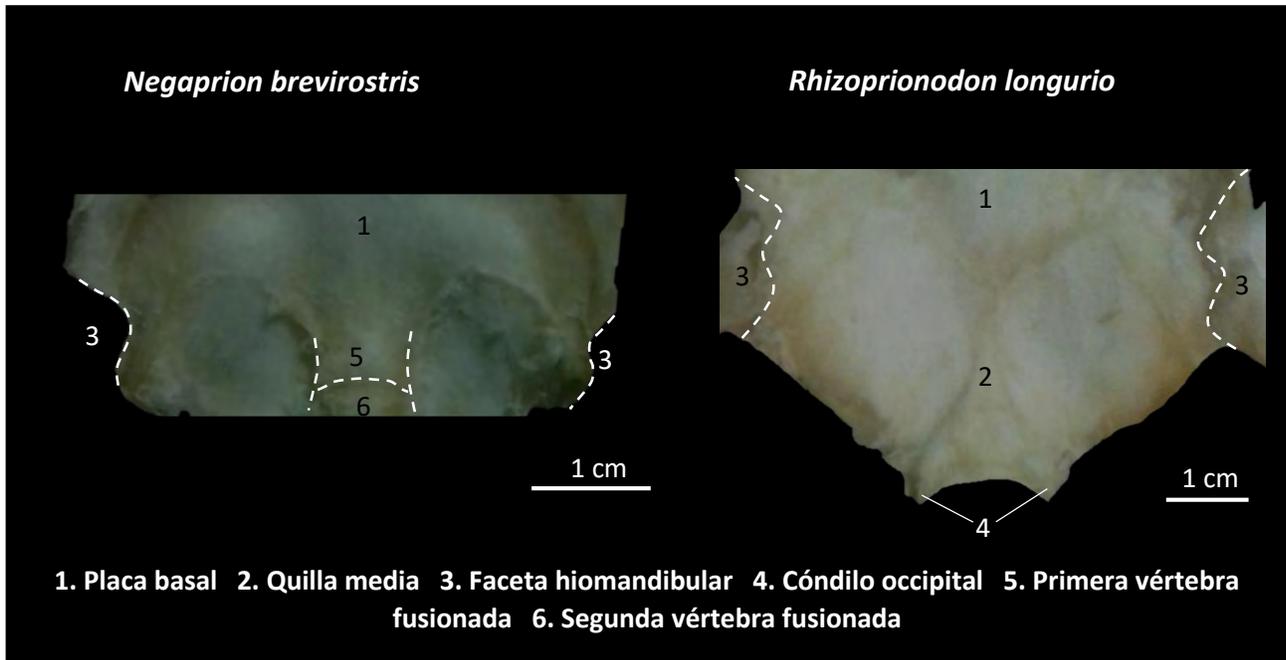


Lámina 30. Vista ventral de la región occipital de *N. brevirostris* y *R. longurio*. Diseño propio.

Aunque la familia Sphyrnidae presentan también dos vértebras postcraneales fusionadas, esta fusión se observa en *S. lewini* en vista occipital (a), mientras que *S. tiburo* la vista ventral (b) es la más la apropiada (Lámina 31).

*S. lewini* en la vista occipital (a) se percata de la doble fusión de las vértebras en la parte interna del amplio arco neural (3) por la separación de los dos centrum (5 y 6), sin haber en la región dorsal alguna separación, así como el par de basapófisis (4) a los costados de la segunda vértebra. En la vista ventral (b) se observa el elongamiento occipital del condrocráneo la cual incluye la primera vértebra (5) y la fusión con la segunda vértebra (6) es muy difusa.

*S. tiburo* en la vista occipital (a) muestra un amplio arco neural (3). Sin embargo, en la vista ventral (b) se percibe de la fusión con la primera vértebra postcranial (5) y una articulación incompleta de la primera con la segunda vértebra postcranial (5 y 6 respectivamente) que se puede diferenciar claramente con la zona sombreada donde la articulación es completa con la tercera vértebra (7).



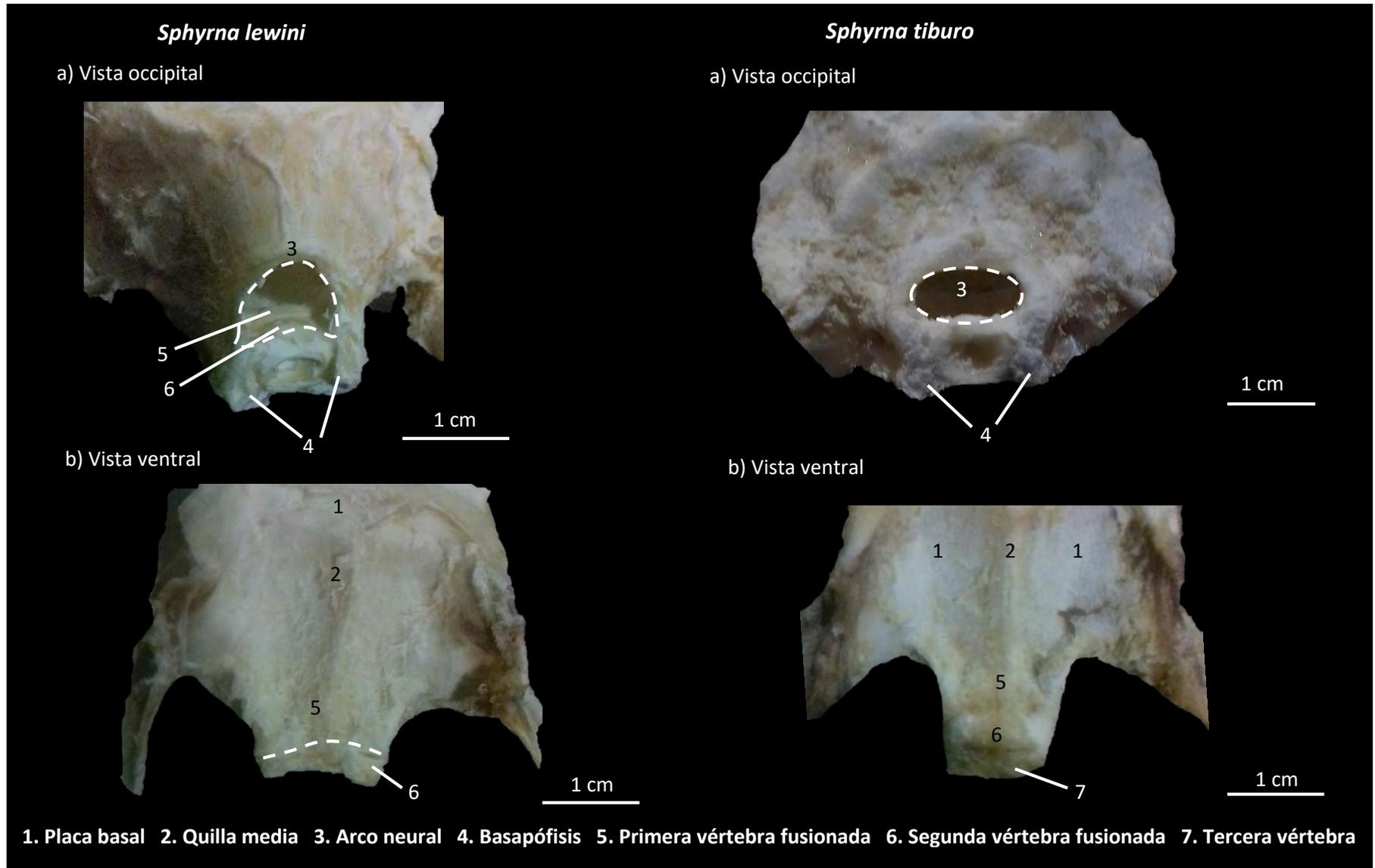
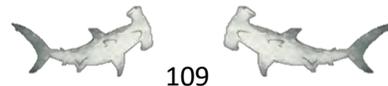


Lámina 31. Fusión de las dos vértebras postcraneales con el condrocráneo de *S. lewini* y *S. tiburo*. Diseño propio.



Para continuar con la morfología de la columna vertebral, se muestran tres secciones las vértebras postcraneales (extremo izquierdo), las vértebras troncales (vértebras centrales) y las vértebras caudales (extremo derecho) examinadas en vistas frontal, lateral y basal.

Las estructuras de la vértebra aquí presentada acompañadas de la numeración, misma que se respetará en esta sección para la descripción de la columna vertebral de estas cuatro especies. en cada descripción de las cuatro especies.

- |                  |                         |                      |
|------------------|-------------------------|----------------------|
| 1. Espina neural | 5. Interior del centrum | 9. Basapófisis       |
| 2. Arco neural   | 6. Canal hemal          | 10. Cuerpo vertebral |
| 3. Canal neural  | 7. Arco hemal           |                      |
| 4. Centrum       | 8. Espina hemal         |                      |



## *Negaprion brevirostris*

La columna de *N. brevirostris* está conformada por 98 vértebras angostas (anteriores a la aleta caudal) de las 190 vértebras totales, con un promedio de 0.5 cm de ancho, razón por la cual es la especie con mayor número de vértebras totales.

Las vértebras postcraneales comprenden de la vértebra número 1 a la número 5 pero dos de estas vértebras se encuentran fusionadas al condrocráneo en la región occipital. Las tres siguientes, caracterizadas por la presencia de la basapófisis (9) a altura media del cuerpo vertebral (10).

Las vértebras troncales comprenden desde la vértebra 6 hasta la 56, las cuales tiene dos tipos de morfologías. La primera, con un arco neural (2) angosto y en forma triangular, el centrum (4) con márgenes diferenciados respecto al interior de éste (5) y es ligeramente cuadrado, las basapófisis (9) pobremente desarrolladas a los costados en la parte baja y en la vista basal se pueden identificar unas hendiduras lineales en forma rectangular en el origen de estas basapófisis (9).

La segunda tipología, son las vértebras que poseen un arco neural (2) igualmente angosto, pero con un canal neural (3) bien triangulado y un centrum (4) en forma circular; en la vista basal las hendiduras son menos notables, pero las basapófisis (9), se vuelven alargadas y más cerradas paulatinamente conforme se sigue en la columna vertebral. Dentro de esta sección se hayan las vértebras con mayor grosor (0.8 cm).

Las vértebras caudales en esta especie van desde la vértebra número 57 hasta la 98 las cuales presentan un arco neural (2) y canal hemal (3) bien diferenciado, y que se vuelve más angosto hacia la porción posterior. En las vistas lateral y basal se puede observar la temprana formación de la espina neural (1) que también se alarga, pero de manera menos prominente que la espina hemal (8) que es prolongada y angosta. El centrum (4) ligeramente oval (Lámina 32).

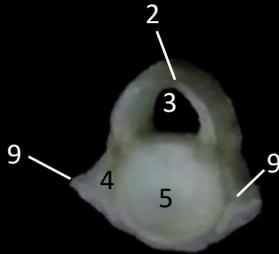


# *Negaprion brevirostris*



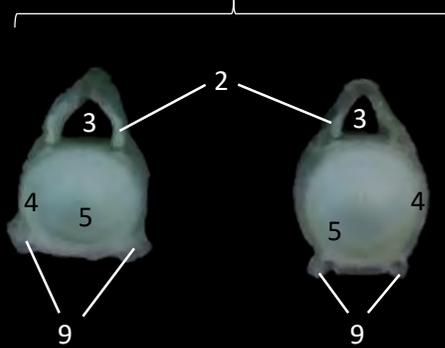
## a) Vista frontal

Vértebra postcraneal

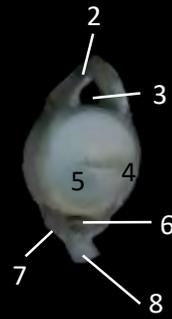


1 cm

Vértebras troncales



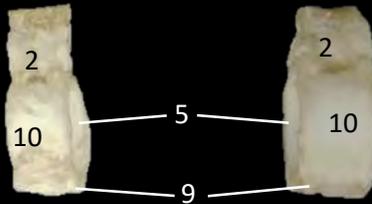
Vértebra caudal



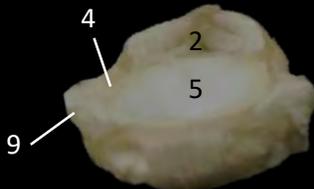
## b) Vista lateral



1 cm



## c) Vista basal



1 cm

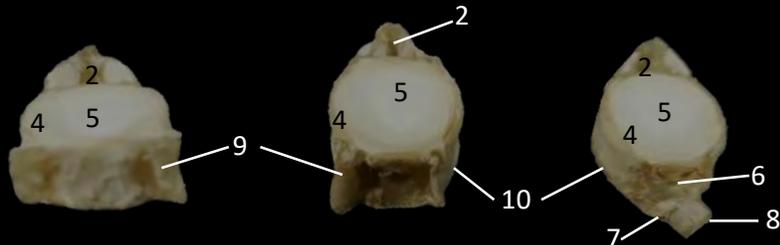


Lámina 32. Vértebras características de la regionalización de columna vertebral de *N. brevirostris*.  
Diseño propio.



## *Rhizoprionodon longurio*

Las 44 vértebras anteriores a la aleta caudal de *R. longurio* son de tamaño variable con un promedio de 0.9 cm de grosor; sin embargo, la columna vertebral está compuesta por 135 vértebras totales.

Las vértebras postcraneales comprenden desde la primera hasta la quinta vértebra posterior al condrocráneo, presentan en el ápice una pequeña espina neural (1) que une al arco neural (2) que se calcifica mayormente en su base con el centrum (4). El arco neural (2) forma una cavidad, el canal neural (3) de forma circular con sinuosos bordes irregulares en su interior. El centrum (4) es redondo; en su base, la basapófisis (9) está presente en todo el cuerpo vertebral sobresaliendo ligeramente.

Las vértebras troncales corresponden desde la vértebra 6 hasta la vértebra 27, en esta región localizan las vértebras más anchas y que en vista lateral es apreciable la presencia de conos en forma bicóncava, típico de una vértebra de tiburón.

El primer morfotipo vértebra troncal presenta la espina neural (1) en el ápice poco sobresaliente (vista lateral), seguido del arco neural (2) que se vuelve uniforme, triangular en su margen externo y en su interior el canal neural (3) en forma triangular con bordes suaves. El centrum (4) es redondo de borde liso descendiendo de forma cóncava (5). La basapófisis (9) delinea lateralmente la vértebra y en su porción media se engrosa hacia cada extremo notándose una fisura de la basapófisis (9) a la base de la vértebra.

La segunda morfología de vértebra troncal, las cuales son más largas y anchas que el resto de la columna y presentan la forma característica de reloj de arena lateralmente que recorren el cuerpo vertebral (10), siendo el cono anterior de mayor tamaño que el posterior. La basapófisis (9) se encuentra en posición ventral y desciende sutilmente para la creación temprana del canal hemal (6).

Las vértebras caudales son aquellas desde la número 28 y hasta la número 44, además de caracterizarse por la presencia del canal hemal (6) y el arco hemal (7) son las de



vértebras de menor tamaño. En estas vértebras vuelve a desarrollarse la espina neural (1) de manera reducida pero que se alarga conforme se examinen vértebras más posteriores a esta. El arco neural (2) está bien calcificado y en forma triangular así mismo el canal neural (3), para descansar en el centrum (4) redondeado y desciende en forma cóncava (5). El arco hemal (7) definido y triangulado con una proyección hacia la espina hemal (8) angosta y corta (Lámina 33).



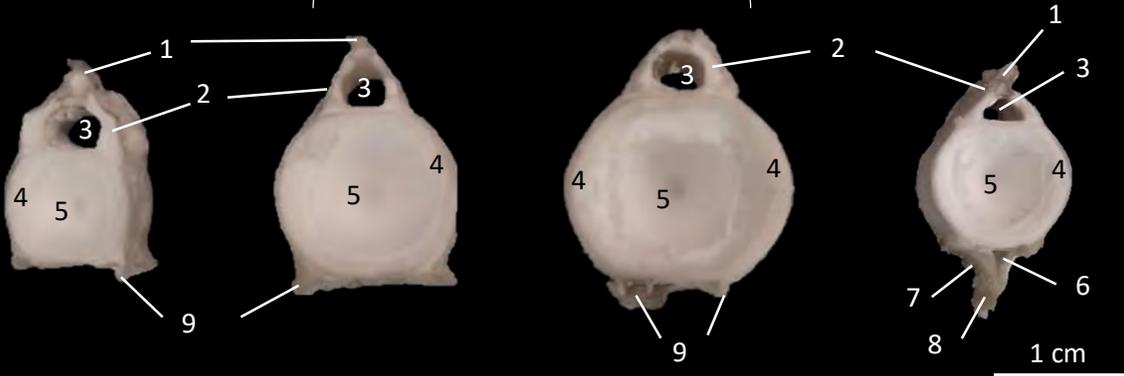
## *Rhizoprionodon longurio*

### a) Vista frontal

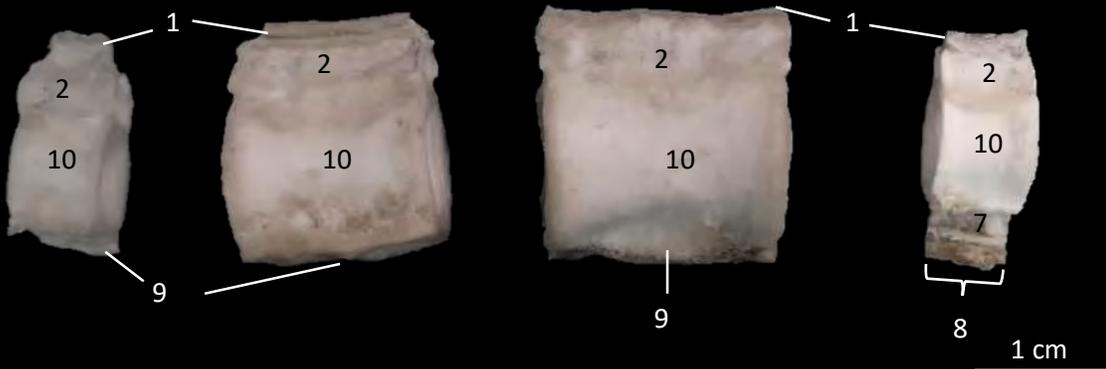
Vértebra postcraneal

Vértebras troncales

Vértebra caudal



### b) Vista lateral



### c) Vista basal

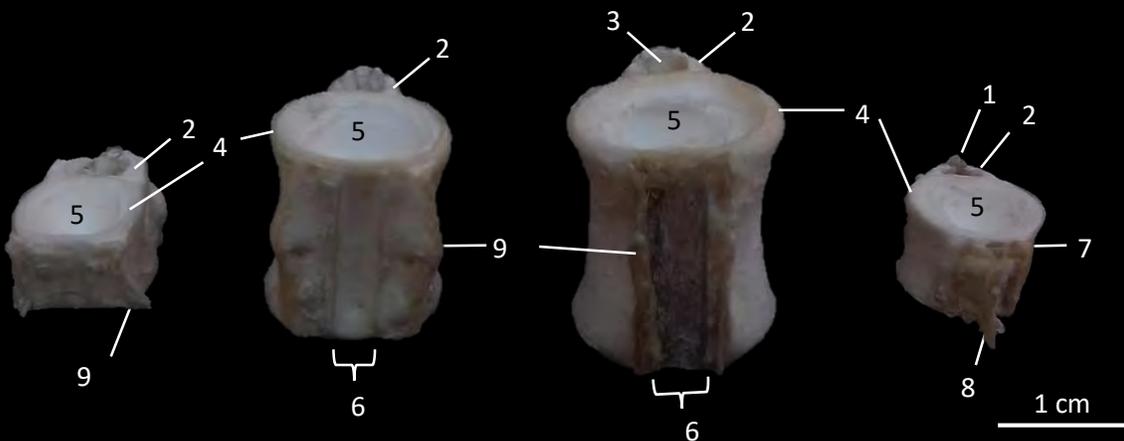


Lámina 33. Vértebras características de la regionalización de columna vertebral de *R. longurio*  
Diseño propio.



## *Sphyrna lewini*

En *Sphyrna lewini* se contabilizaron 65 vértebras anteriores a la aleta caudal de con un promedio de 0.6 cm de grosor, en general son vértebras de tamaño similar y de poco grosor, aunque las vértebras troncales llegan a medir un centímetro de ancho, identificándose tres morfotipos (Lámina 34).

Las vértebras postcraneales son las primeras cinco vértebras, aunque las primeras dos vértebras se encuentran fusionadas al condrocráneo. Las vértebras postcraneales son pequeñas y con un arco neural (3) amplio, medianamente calcificado y anfractuoso en la parte externa, en su interior corre el canal neural (3) en forma de cúpula con base recta, el centrum (4) es totalmente circular sin presentar una basapófisis (9).

Las vértebras troncales se encuentran de la vértebra número 8 a la vértebra número 50. La primera vértebra troncal muestra una apariencia parecida a las vértebras postcraneales, pero el arco neural (2) más angosto y un canal neural (3) que, aunque presenta la misma forma de cúpula está más alargada, la diferencia es el surgimiento de la basapófisis (9) que surge del cuerpo vertebral (10).

La segunda morfología de vértebra troncal es aquella con el arco neural (2) bien curvado y con poca calcificación uniforme, así como un espacioso canal neural (3) en forma de cúpula. El centrum (4) es angosto y desciende de forma bicóncava (5). En el inferior del centrum se observa un ligero arrastre de esta estructura. La basapófisis (9) se proyecta ventralmente y hacia los costados.

La tercera tipología de vértebra troncal en el ápice presenta una pequeña espina neural (1) que alarga al arco neural (2) en forma triangular y de calcificación mediana. El canal neural (3) conserva también la forma del arco neural (2). El centrum (4) es bien definido y poco profundo (5). La basapófisis (9) se vuelve elongado inferiormente.

Las vértebras caudales son aquellas que con la presencia de un arco y canal hemal desde la vértebra 50 hasta la vértebra 78. La vértebra caudal de tamaño muy parecido a las vértebras anteriores desarrolló en su parte apical el prolongamiento angosto de la espina neural (1) y que desciende en el arco neural (2) de forma triangular pero más



comprimido dorsoventralmente, así como el canal neural (3) disminuyó su área al correr dentro del arco neural (2). El centrum (4) es totalmente redondo y de margen angosto. El arco hemal (6) pequeño y triangular, con un espacio diminuto, el canal hemal (6) en su interior. La espina hemal (8) desciende del arco hemal (7) en forma fina y se aprecia que tiene un crecimiento longitudinal en dirección posterior.



# *Sphyrna lewini*

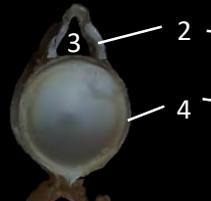


## a) Vista frontal

Vértebra postcraneal

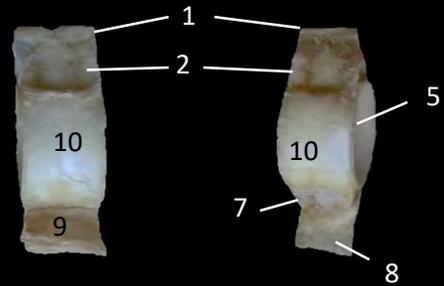
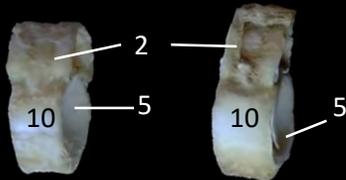
Vértebras troncales

Vértebra caudal



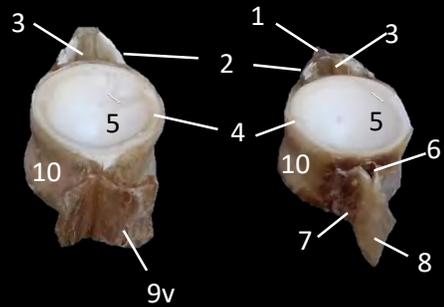
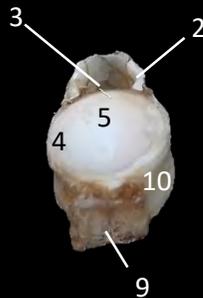
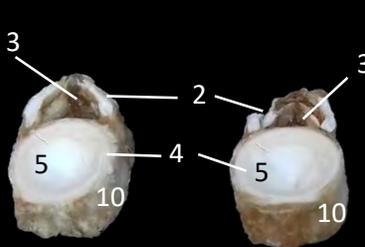
1 cm

## b) Vista lateral



1 cm

## c) Vista basal



1 cm

Lámina 34. Vértebras características de la regionalización de columna vertebral de *S. lewini*. Diseño propio.



## *Sphyrna tiburo*

La columna vertebral de *Sphyrna tiburo* está compuesta por 135 vértebras, de las cuales hasta la vértebra número 84 son antecesoras a la aleta caudal, son vértebras que se diferencian entre sí por el tamaño, la forma del arco neural, centrum y el prolongamiento o no del arco hemal (Lámina 35).

Las primeras cinco vértebras son consideradas como vértebras postcraneales, sin embargo, dos se encuentran fusionadas al condrocraqueo. Este tipo de vértebras presentan un amplio arco neural (2) calcificado uniformemente, en forma de cúpula y la misma forma conserva el canal hemal (3). El centrum (4) es cuadrado, achatado en la parte superior y en la inferior con una ligera curvatura que en la vista basal se observan unas ligeras muescas que se dirigen al centro del cuerpo vertebral (10) dejando un canal en medio.

Las vértebras troncales comprenden desde la sexta hasta la trigésimo séptima vértebra, esta sección cuenta con el cuerpo vertebral más robusto, pero con poca diferenciación entre los conos cóncavos de la vértebra. El primer morfotipo presenta una naciente espina neural (1) que termina en pico. El centrum (4) es ligeramente comprimido dorsoventral con un margen definido. En la vista basal se puede notar la formación temprana del canal hemal (6) en el cambio de coloración y el relieve que produce.

La segunda vértebra troncal es ancha lateralmente y el cuerpo vertebral (10) le confiere una forma elipsoide horizontal una un arco neural (2) pequeño y triangulado como el canal neural (3). En la vista basal se aprecia la reducción del cuerpo vertebral (10) en la porción media, así como el desarrollo temprano de la basapófisis (9).

Las vértebras caudales comprenden desde la número 36 hasta la número 84. Presentan un centrum (4) ligeramente comprimido dorsoventral y con una espina neural (1) dando lugar al arco neural (2) calcificado y en forma de una pequeña cúpula. Un arco hemal (7) triangulado de tamaño pequeño albergando en él el canal hemal (6) y la espina hemal (8) en dirección posterior. Cabe resaltar que en la vista basal se distingue una curvatura hacia el interior a la mitad del cuerpo vertebral (10).



# *Sphyrna tiburo*

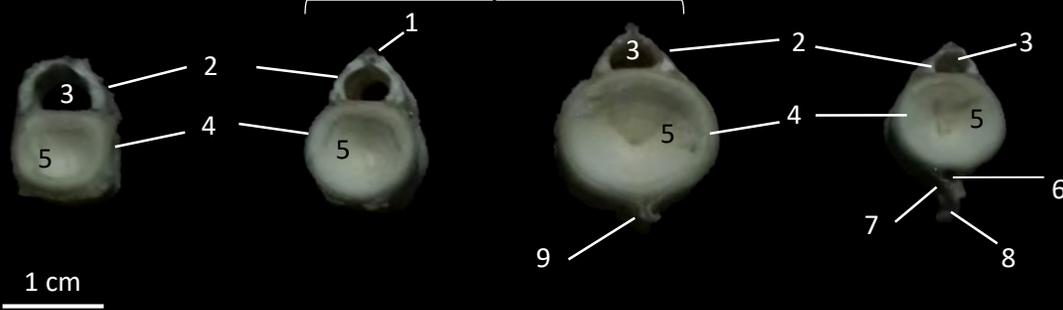


## a) Vista frontal

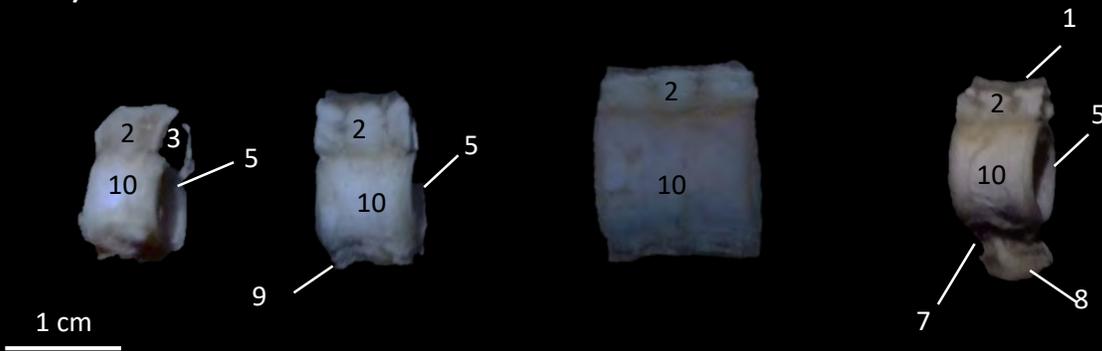
Vértebra postcraneal

Vértebras troncales

Vértebra caudal



## b) Vista lateral



## c) Vista basal

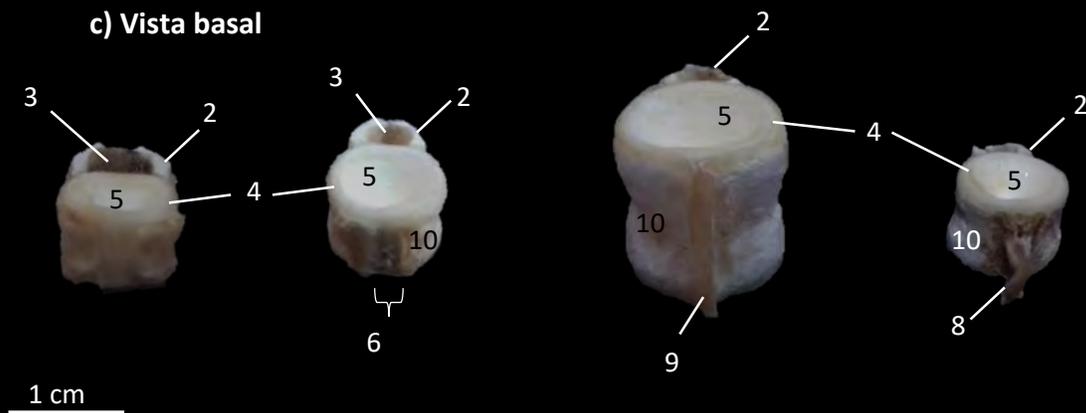


Lámina 35. Vértebras características de la regionalización de columna vertebral de *S. tiburo*. Diseño propio.



## Comparación de columna vertebral de *N. brevirostris*, *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo*

En esta sección examinaremos las diferencias y las características de las vértebras de cada región (postcraneal, troncal y caudal) que constituyen la columna vertebral por especie. Recordando la numeración que será utilizada:

- |                  |                         |                      |
|------------------|-------------------------|----------------------|
| 1. Espina neural | 5. Interior del centrum | 9. Basapófisis       |
| 2. Arco neural   | 6. Canal hemal          | 10. Cuerpo vertebral |
| 3. Canal neural  | 7. Arco hemal           |                      |
| 4. Centrum       | 8. Espina hemal         |                      |

A continuación se expondrán las diferencias de las vértebras postcraneales, para proseguir con las vértebras troncales y finalizar de con las vértebras caudales de *Negaprion brevirostris*, *Rhizopriondon longurio*, *Sphyrna lewini* y *Sphyrna tiburo*.



## Vértebras postcraneales

La morfología de las vértebras postcraneales es diferente de acuerdo a la especie, así como la prevalencia o ausencia de ciertas estructuras.

Por ejemplo, la espina neural (1) bien marcada solo la presenta *R. longurio* que marca una pequeña cúspide y que es observable tanto en vista frontral como lateral.

El arco neural (2) varía de tamaño y calcificación, como en *N. brevirostris* es amplio con una calcificación uniforme, en *R. longurio* el arco neural (2) es más angosto y en su base con mayor anchura, y tanto en *S. lewini* como en *S. tiburo* el arco neural (2) es notablemente calcificado y curvo en su parte externa.

El centrum (4) en la familia Carcharhinidae tiende a la forma circular pero con menor diámetro en *N. brevirostris*; en la familia Sphyrnidae tiende a una forma más cuadrada y alargada en los costados, siendo *S. tiburo* la especie con el centrum totalmente cuadrado. El interior del centrum (5) es más acentuado su forma cóncava en *R. longurio*, seguido de *S. tiburo*, *S. lewini* y *N. brevirostris* donde es muy tenue este hundimiento.

La basapófisis (9) se encuentra desarrollada en diferentes niveles, siendo ausente en *S. lewini*, presenta un delicado crecimiento en *S. tiburo*, un desarrollo mayor aunque aún corto en *R. longurio* en su parte basal, *N. brevirostris* presenta unas basapófisis (9) notables de forma triangular a mitad del centrum (4).

Finalmente el cuerpo vertebral (10) el de menor ancho es *N. brevirostris* seguida de *S. lewini*, *S. tiburo* y *R. longurio* (Lámina 36).



## Vértebras postcraneales

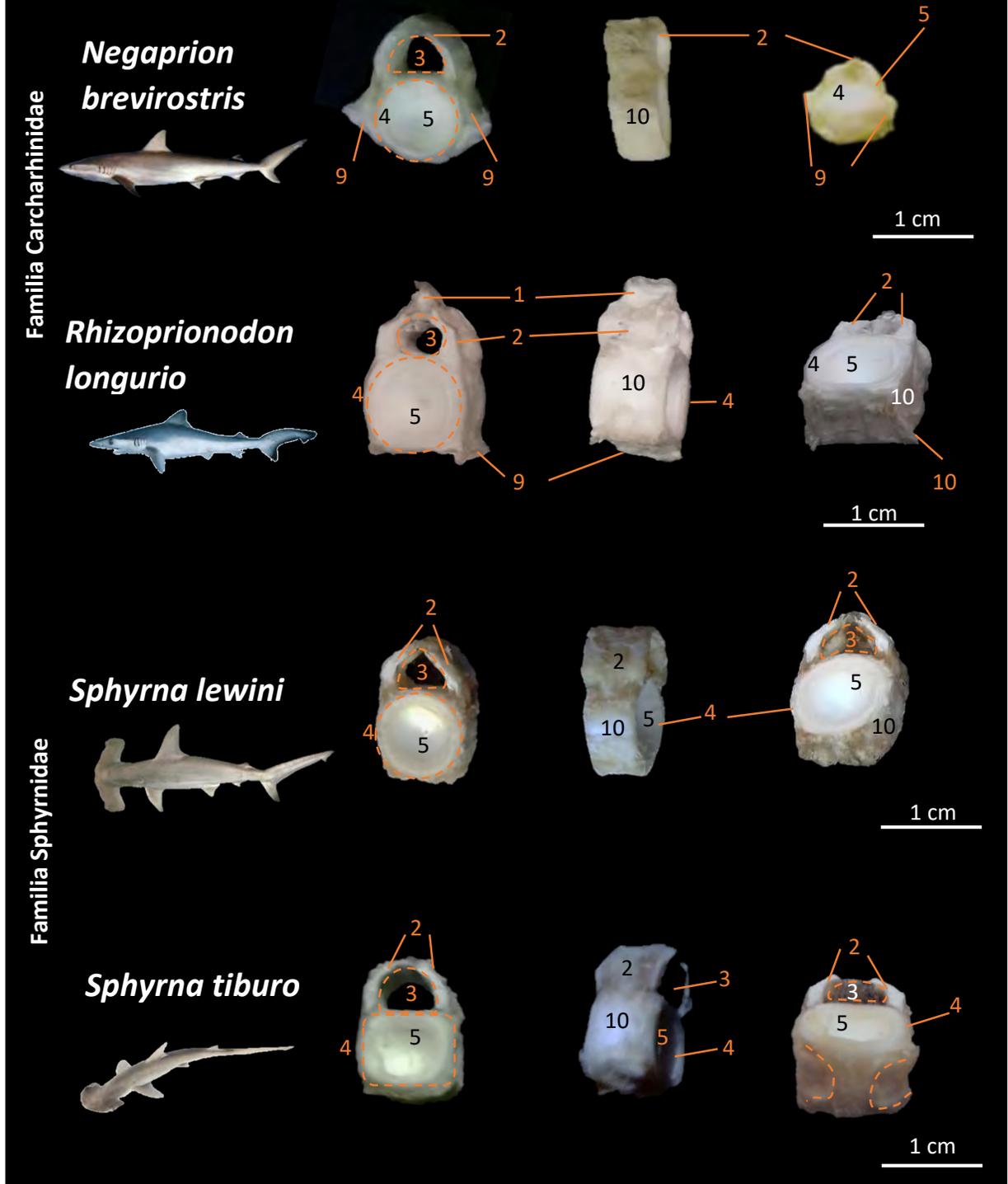


Lámina 36. Comparación morfológica de vértebras postcraneales de la familia Carcharhinidae y Sphyrnidae. Diseño propio

## Vértebras troncales

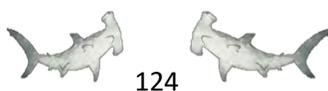
La morfología de las vértebras troncales son cambiantes a lo largo de la columna vertebral, por lo que se exhiben dos morfologías. Estas vértebras se caracterizan por exhibir un mayor grosor y longitud, y en algunos casos la presencia de basapófisis que en clados más evolucionados darán lugar a las costillas.

En el caso de la espina neural (1) la presentan *R. longurio* (en el primer arquetipo) y *S. tiburo* en ambos morfotipos, sin embargo es en el segundo donde es más sobresaliente terminando en cúspide.

El arco neural (2) en general sigue el mismo patrón de calcificación pero disminuye su proporción en la base con el centrum (4); por ejemplo en *S. lewini* es amplio y con una calcificación definida y regular, siendo del mismo ancho que el centrum (4); *N. brevirostris* y *S. tiburo* mantienen un arco neural (2) amplio pero de menor tamaño que el centrum (4), específicamente en *N. brevirostris* el arco neural (2) se adelgaza conforme asciende hacia la espina neural (1). En *R. longurio* el arco neural (2) es minúsculo y uniforme en su calcificación, terminando en punta con la espina neural (1).

El canal neural (3) cambia en forma y tamaño a lo largo de las vértebras troncales y va disminuyendo el área conforme se acerque a las vértebras caudales. Por ejemplo, el canal neural (3) de *N. brevirostris* y de *S. lewini* de ser amplio y en forma de cúpula (morfotipo 1) pasa a tener una forma triangular (morfotipo 2); *R. longurio* al principio de forma circular (morfotipo 1) secundariamente es un canal oval (morfotipo 2), en *S. tiburo* el canal neural (3) es mediano y una forma de cúpula poco notoria (morfotipo 1) pero cambia a una forma triangular y acortada (morfotipo 2).

El centrum (4) en *N. brevirostris* y *S. lewini* son muy similares en los dos morfotipos: pues de ser redondos, en el morfotipo 2 se vuelven ligeramente alargado, en *R. longurio* y *S. tiburo* mantienen en un principio (morfotipo 1) un centrum (4) circular y en el morfotipo 2 es ovalado horizontalmente.



*N. brevirostris* es el que presenta menor área cóncava (5) por el poco ancho del cuerpo vertebral (10), seguido de *S. lewini*, *S. tiburo* y *R. longurio* en donde se vuelve muy marcado el hundimiento de esta estructura, formando la silueta de reloj de arena en el morfotipo 2.

En *R. longurio* y *S. tiburo* son las únicas especies que en su región basal se observa por donde posteriormente pasará el canal hemal (6). En *R. longurio* en el morfotipo 1 quien delimita el canal hemal (6) es el desarrollo de la basapófisis (9), mientras que en el morfotipo 2 quien lo delimita es el escaso crecimiento del arco hemal (7). En cambio, con *S. tiburo* solo se puede observar el canal hemal (6) en el morfotipo 1 donde es confinado por el limitado crecimiento de la basapófisis (9).

La basapófisis (9) a lo largo de la columna vertebral cambia de un crecimiento a los costados a un crecimiento hacia el inferior del cuerpo vertebral (10). La basapófisis (9) en la familia Carcharhinidae se halla completa y a los costados del cuerpo vertebral (10). En *N. brevirostris* es continua y con el mismo ancho a lo largo del cuerpo vertebral (10) (morfotipo 1) y en *R. longurio* que cuenta con un cuerpo vertebral (10) largo la basapófisis (9) se desarrolla con un crecimiento máximo en la porción central disminuyendo su área hacia los límites anteriores y posteriores del cuerpo vertebral (morfotipo 1). En cuanto a la familia Sphyrnidae, el crecimiento de la basapófisis (9) es casi nula, siendo dos ligeros bordes hacia la porción media de la región basal de la vértebra en ambas especies (morfotipo 1).

Fue identificado el temprano desarrollo del arco hemal (7) en el morfotipo 2 de las cuatro especies ya que son vértebras más cercanas a las vértebras caudales.

El hundimiento del centrum (5) es relacionado a la longitud del cuerpo vertebral (10). Por lo que *R. longurio* con el cuerpo vertebral (10) más largo que las demás especies representa mejor la forma de reloj de arena, seguida de *S. tiburo*, *S. lewini* y *N. brevirostris*, donde el acortamiento del cuerpo vertebral (10) hace menos cóncava a la vértebra (Lámina 37).



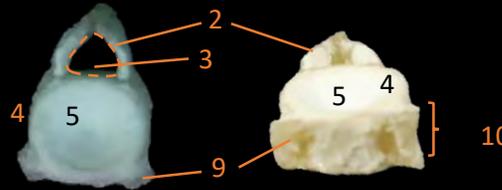
# Vértebras troncales

Familia Carcharhinidae

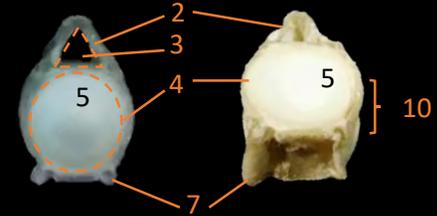
*Negaprion brevirostris*



Morfotipo 1

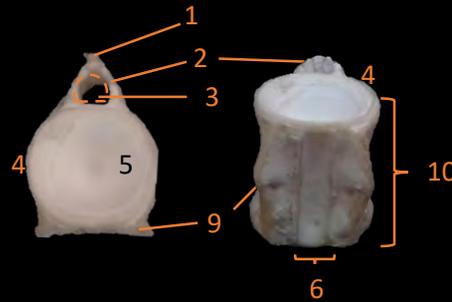


Morfotipo 2

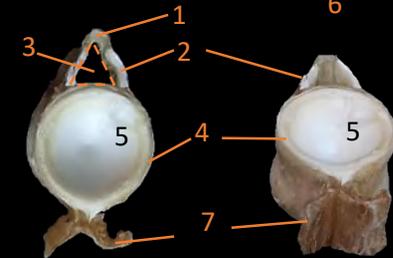


Familia Sphyrnidae

*Rhizoprionodon longurio*



*Sphyrna lewini*



*Sphyrna tiburo*

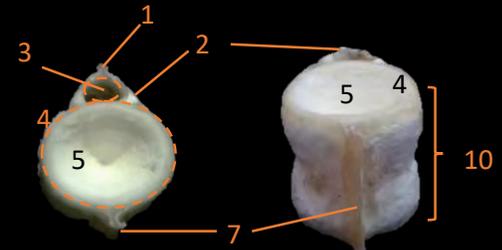
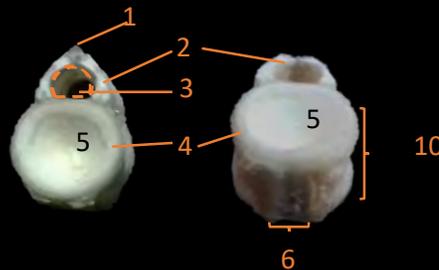


Lámina 37. Comparación morfológica de vértebras troncales de la familia Carcharhinidae y Sphyrnidae. Diseño propio.



## Vértebras caudales

Las vértebras caudales consideradas como aquellas que presentan el arco hemal (7) y el canal hemal (6) completamente formado, son las vértebras de menor tamaño en longitud y grosor. Además, las especies descritas exhiben la espina neural (1) y la espina hemal (8) (Lámina 38).

La espina neural (1) se encuentra sobresaliente en mayor grosor y altura en *R. longurio*, seguida de *S. lewini* que sobresale un pequeño pico en la cúspide del arco neural (2) y después en *N. brevirostris* y *S. tiburo*.

El arco neural (2) es pequeño y ocupa un área menor sobre el centrum (4). En *R. longurio* esta bien calcificado en todos sus márgenes, mientras que en *N. brevirostris*, *S. lewini* y *S. tiburo* es más angosto en su porción apical y es más ancho en su porción basal.

El canal neural (3) ocupa menor área respecto a las vértebras troncales. *S. tiburo* mantiene un canal neural (3) en forma oval; *N. brevirostris* conserva la forma triangular y alargada relacionada a la vértebra troncal (morfotipo 2); mientras que *R. longurio* y *S. lewini* el canal neural (3) permanece triangular pero con menor altura.

El centrum (4) en *S. lewini* es totalmente circular, en *N. brevirostris* se encuentran ligeramente alargado verticalmente, mientras que en *R. longurio* y *S. tiburo* son de tipo ovoide siendo *S. tiburo* la especie en la que es más notoria esta forma. Además, lo cóncavo del interior del centrum (5) disminuye conforme las vértebras están más cercanas a la aleta caudal.

El canal hemal (6) es minúsculo comparado al canal hemal (3) y con forma triangular y visible a simple vista en las cuatro especies y es *N. brevirostris* el más pequeño.

El arco hemal (7) más largo lo presenta *R. longurio* seguido de *S. tiburo*, *S. lewini* y *N. brevirostris* donde se halla más corto y menos calcificado que el arco neural



(1) pero continuado por la espina neural (8) le concede una apariencia más alargada y robustece esta sección.

La espina neural (8) es alargada, angosta y con una inclinación hacia la porción posterior de la vértebra pues es la continuación para el resto de la columna en la aleta caudal siendo mayor que el arco hemal (7) sucediendo esto en las cuatro especies.



## Vértebras caudales

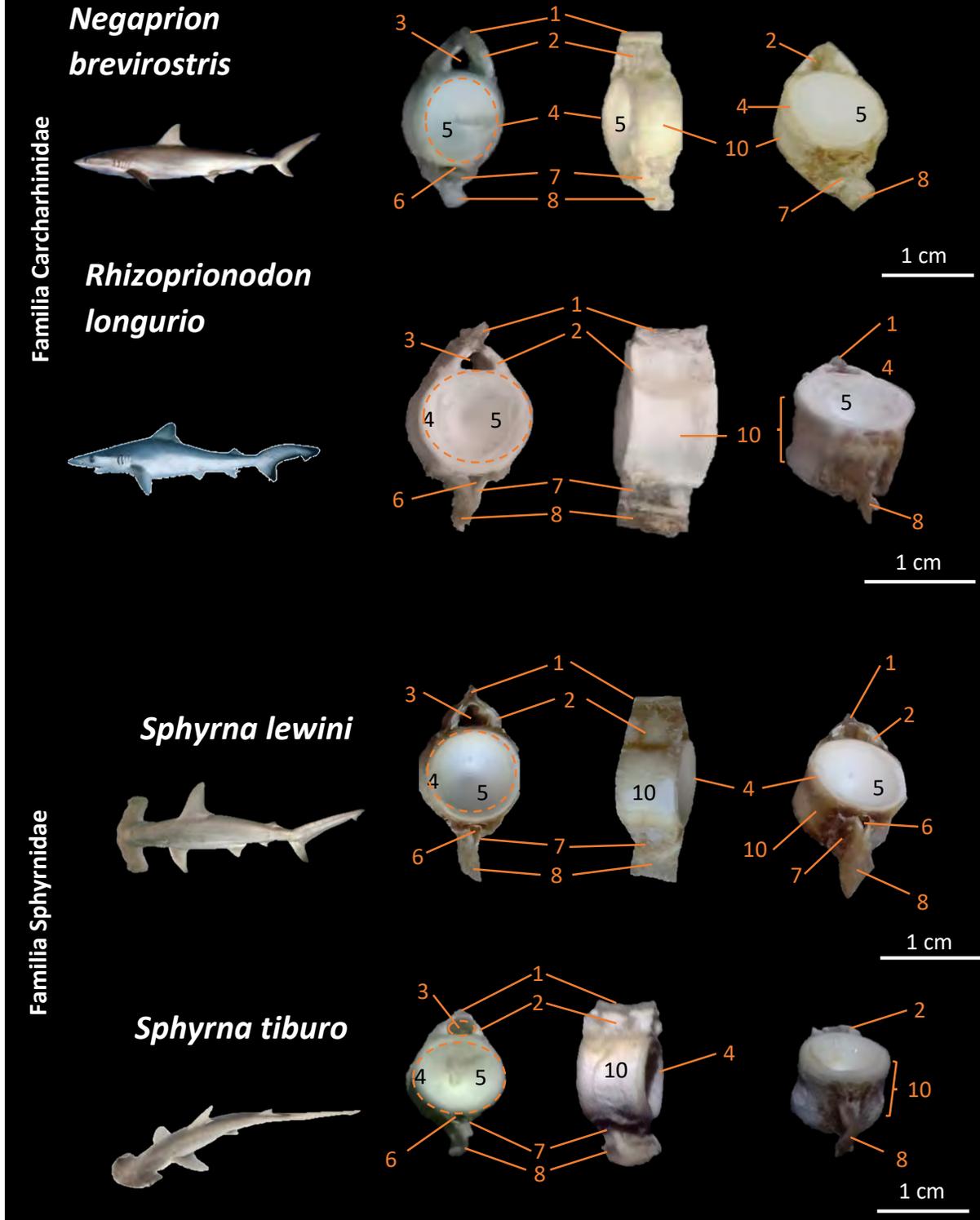


Lámina 38. Comparación morfológica de vértebras caudales de la familia Carcharhinidae y Sphyrnidae. Diseño propio



## Síntesis

Resumiendo la información anterior, se elaboraron las siguientes tablas de las características en cada región, tomando en cuenta gráficamente la forma y posición de cada una de ellas.

En la tabla 9 se muestran las estructuras que presentan las vértebras postcraneales. Identificando a *N. brevirostris* por las basapófisis triangulares a mitad del centrum redondeado, a *R. longurio* por la presencia de la espina neural y la basapófisis que corre longitudinalmente en la base del cuerpo vertebra. En *S. tiburo* el arco neural presenta menor calcificación respecto a las tres especies anteriores y el centrum con forma cuadrada, y en *S. lewini* que en la región basal de la vértebra se presenta un ligero canal en la parte media.

Tabla 9. Estructuras características de vértebras postcraneales de *N. brevirostris*, *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo*.

Vértebras postcraneales							
	EN	AN	CN	C	CH	B	CV
<i>Negaprion brevirostris</i>		↑C					
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	✓	↑C					
<i>Sphyrna lewini</i>		↑C			*	-	
<i>Sphyrna tiburo</i>		↓C				-	

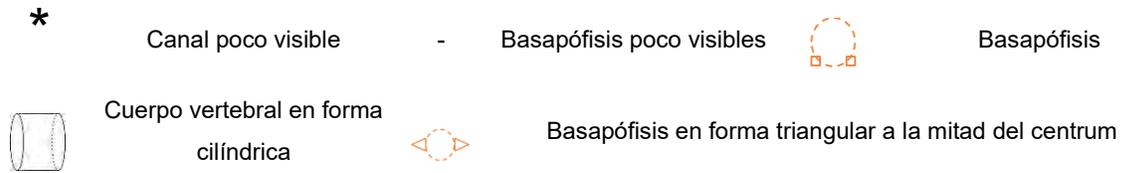
ABREVIATURAS: EN, Espina neural; AN, Arco neural; CN, Canal neural; C, Centrum; CH, Canal hemal; B, Basapófisis; CV, Cuerpo vertebral (vista lateral).

SIMBOLOGÍA:

Estructura presente     
 Mayor calcificación     
 Menor calcificación  
 Forma de cupula     
 Forma circular     
 Forma cuadrada



Descripción y comparación morfológica de cráneo y columna vertebral de cuatro especies de tiburones mexicanos



Las vértebras troncales son las vértebras intermedias del cuerpo del animal las cuales le otorgan potencia. Se diferenciaron dos morfotipos, donde el morfotipo 2 se encuentra un crecimiento temprano del arco hemal para las vértebras caudales.

En la tabla 10 se muestran los dos morfotipos de las vértebras troncales de las cuales se puede decir que en el morfotipo 1 son vértebras con un arco neural amplio sobre el centrum totalmente circular, con un canal neural en forma de cúpula y el cuerpo vertebral en forma de cilindro. En particularidades, *R. longurio* posee una espina neural, sostenida por el arco neural reducido sobre el centrum redondo, tiene forma de reloj de arena y en su zona basal se observan un par de basapófisis que desarrollan un mayor desarrollo en la zona más delgada de la vértebra y decrece hacia los extremos anterior y posterior. En *S. tiburo* en el morfotipo 1 en su región basal se puede percatar de la formación de un canal hemal en medio de dos muescas.

Ahora, considerando a las vértebras troncales del morfotipo 2 son las vértebras con mayor longitud y grosor con tendencia a la forma de reloj de arena, lo que nos da a entender que son las vértebras que realizarían el mayor esfuerzo mecánico para la locomoción.

Finalmente, las vértebras caudales presentan todas las estructuras pero en menor dimensión, siendo el arco y canal hemal de menor tamaño que el arco y canal neural, con una espina hemal larga y sobresaliente de la región basal de la vértebra, mientras que el centrum tiende a alargarse en vertical y volverse aún más delgadas y pequeñas en las vértebras que integran la aleta caudal (Tabla 11).

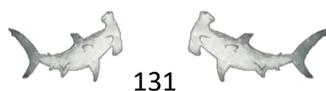


Tabla 10. Estructuras características de vértebras troncales en morfotipo 1 y 2 de *N. brevisrostris*, *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo*.

	Morfotipo 1										Morfotipo 2				
	EN	AN	CN	C	CH	B	CV	EN	AN	CN	C	CH	AH	CV	
<i>Negaprion brevirostris</i>															
<i>Rhizoprionodon longurio</i>															
<i>Sphyrna lewini</i>															
<i>Sphyrna tiburo</i>															

ABREVIATURAS: EN, Espina neural; AN, Arco neural; CN, Canal neural; C, Centrum; CH, Canal hemal; AH, Arco hemal; B, Basapófisis; CV, Cuerpo vertebral.

SIMBOLOGÍA:

	Cuerpo vertebral en forma cilíndrica		Cuerpo vertebral medianamente estrecho en la región media
	Canal hemal delimitado por el crecimiento del arco hemal		Arco hemal presente con un mayor desarrollo
	Canal hemal diferenciado		Canal hemal delimitado por la basapófisis
	Forma oval		Forma elipsoide
	Forma de cúpula		Forma circular
	Estructura presenta		Arco neural con menor área sobre el centrum
			Arco neural con mayor área sobre el centrum
			Forma triangular
			Basapófisis poco visibles
			Basapófisis con mayor desarrollo en la región media del cuerpo vertebral
			Basapófisis a lo largo del cuerpo vertebral
			Cuerpo vertebral en forma de reloj



132

Las diferencia entre las especies son que en *R. longurio* y *S. tiburo* presentan un centrum elipsoide y el cuerpo vertebral con una mediana constricción, sin embargo en pocas vértebras posteriores empiezan a mantener la forma oval y el cuerpo vertebral cilíndrico en las vértebras de la aleta caudal.

Tabla 11. Estructuras características de vértebras caudales de *N. brevirostris*, *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo*

**Vértebras caudales**

	EN	AN	CN	C	CH	AH	CV
<i>Negaprion brevirostris</i>	✓	↔ ↓C	△	○	✓ △	✓	
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	✓	↔ ↓C	△	○	✓ △	✓	
<i>Sphyrna lewini</i>	✓	↔ ↓C	△	○	✓ △	✓	
<i>Sphyrna tiburo</i>	✓	↔ ↓C	○	○	✓ △	✓	

ABREVIATURAS: EN, Espina neural; AN, Arco neural; CN, Canal neural; C, Centrum; CH, Canal hemal; AH, Arco hemal; CV, Cuerpo vertebral.

SIMBOLOGÍA:

✓	Estructura presenta	↔	Arco neural con menor área sobre el centrum	↓C	Poca calcificación
△	Forma triangular	○	Forma circular		Forma elipsoide
○	Forma oval		Cuerpo vertebral en forma cilíndrica (vista lateral)		Cuerpo vertebral medianamente estrecho en la región media (Vista lateral)



# DISCUSIÓN

---

De acuerdo con los resultados obtenidos *N. brevirostris*, *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo* son morfológicamente diferentes en la región craneal (zonificando la parte olfativa, óptica y ótica) y en la columna vertebral (vértebras postcraneales, troncales y caudales) por sus características morfológicas.

## Condrocráneo

### a) Familia Carcharhinidae

En *N. brevirostris* se corroboró con lo mostrado por Compagno (1988) que presenta una hipercalcificación en el nodo rostral, formando una especie de bulbo en esta parte.

De igual manera se confirmó que en la región ótica de la familia Carcharhinidae la expansión de las cápsulas óticas de manera dorsal, lateral y anteriormente lo que les da una apariencia “inflada” (Compagno, 1988). Sin embargo, la ubicación de la fosa parietal discierne en las especies estudiadas al ser una depresión irregular y alargada formado por los canales anteriores y posteriores semicirculares y sin contacto con la cápsula ótica (Compagno, 1988).

### b) Familia Sphyrnidae

El bajo grado de calcificación del proceso postorbital en *S. lewini* y *S. tiburo* se debe a que el alojamiento del globo ocular en esta familia cambió de posición, hacia cada extremo del cráneo. Razón por la cual en estas especies se hayan desarrollado el lóbulo distal y el ala distal fusionadas de los procesos preorbital y postorbital que soportan y protegen al ojo, así como la ausencia de la plataforma suborbital (Compagno, 1988).

Los organismos de esta familia son beneficiados no solo en el sentido olfativo con la longitud de la cápsula nasal al alojarse en su interior el lóbulo olfatorio, sino que



la región etmoide también sufre una ampliación que se relaciona con la placa basal, el septo internasal la cavidad cerebral, la fontanela anterior y las cavidades nasales (Compagno, 1988). Constatando que *S. lewini* y *S. tiburo* poseen unas cápsulas nasales notoriamente alargadas y con la protuberancia del rostrum las ampollas de Lorenzini tiene mayor área donde reciben estímulos. Pues debido a esta área del sistema electrosensitivo y el alto grado de maniobrabilidad habilita a los tiburones martillo para detectar y orientar hacia presas pelágicas o bentónicas (Kajiura et al., 2003).

También Kajiura y colaboradores (2003) señalaron que la morfología peculiar de esta familia ha tenido lugar a varias hipótesis para explicar la significancia adaptativa de esta característica donde incluyen un amplio campo visual, gran área de electroreceptores, direccionalidad de la agudeza olfatoria y el levantamiento hidrodinámico y la maniobrabilidad, y que en este estudio también tiene la hipótesis de que son organismos con un sentido de electrorecepción mejor desarrollado que la familia Carcharhinidae así como la agudeza olfativa por lo amplio de las cápsulas nasales. Sin embargo, aunque la forma del condrocráneo pueda ayudar a la maniobrabilidad es necesario además tener un buen soporte con el resto del cuerpo y esto se logra con una prolongación en la región occipital con la fusión íntegra de la primera vértebra y una segunda con cierta modificación como se mostró en la lámina 31.

En *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo* se identificó una probable relación inversa entre la longitud y prominencia de los cóndilos ectetmoides y la profundidad de la fosa subetmoide, importantes para la suspensión del palatocadrado por medio del ligamento etmopalatino. De manera complementaria, Compagno (1988) también determinó una relación, pero entre el palatocadrado y la muesca orbital en carcarínidos, determinando el grado de protusión del palatocadrado (Wilga et al., 2001).



## Columna vertebral

*N. brevirostris*, *R. longurio* y *S. lewini* son organismos en estadio juvenil, pero *S. tiburo* ya es un organismo maduro (talla de madurez a partir de 69 cm LT) (Kajiura *et al.* 2005).

En *N. brevirostris*, *S. lewini* y *S. tiburo* se identificó una fusión de las primeras dos vértebras, contrario a lo mostrado por Compagno (1988) donde esquematizaba cráneos presentando el foramen magnum. Debido a que *N. brevirostris* pertenece a la familia Carcharhinidae y también presenta esta doble fusión de las vértebras al condrocraqueo se puede teorizar que esta fusión ayuda a mantener estabilizado el resto del cuerpo, a pesar de en los carcarínidos se tiene registro de que sus giros son más lentos que los esfírnidos (Kajiura y Holland, 2002).

Respecto al número de vértebras determinadas por especie son más bajas que el promedio de vértebras totales definidas por Compagno (1984) probablemente porque los organismos estudiados son juveniles y la talla puede influir en este caso.

A diferencia de Compagno (1988) que clasificó toda la columna vertebral en tres regiones (monospóndilo, centrum diplospóndilo precaudal y diplospóndilo caudal), en este estudio se clasificaron también en tres regiones, pero no se tomó en cuenta las vértebras de la aleta caudal donde la morfología de éstas son similares. Por lo que, al observar las diferencias de la presencia y/o ausencia de ciertas estructuras en las vértebras anteriores a la aleta caudal, se focalizó en estas y en sus características para regionalizar en vértebras postcraneales, troncales y caudales, reconociendo así dos morfotipos en las vértebras troncales en las cuatro especies, profundizando así el conocimiento de su anatomía.

Sin embargo, en este método es importante señalar en el momento de la disección la zona donde comienza la aleta caudal ya que no en todas las especies hay un crecimiento precipitado (diplospóndilo caudal) o cambio morfológico notorio (Compagno, 1988).



Teniendo en cuenta que el cambio filogenético en la forma de la columna vertebral direcciona nuevas funciones y reflejan las diferentes demandas mecánicas dentro de las partes de la columna (Kardong, 2012).

En las vértebras troncales de morfotipo 2, son las vértebras de mayor tamaño en la columna vertebral y con forma de reloj de arena que se localizan entra las aletas dorsales, entendiendo que estas vértebras son las que potencializan el movimiento ya que el empuje viene desde la aleta caudal y también siendo esta zona de mayor inflexión para repartir este esfuerzo con la porción anterior del cuerpo logrando el movimiento ondulatorio de los tiburones (Kardong, 2012). Estas vertebras de morfotipo 2 son más notorias en *Rhizoprionodon longurio*.

Al pensarse a *S. lewini* como especie migratorio se podría creer que la columna vertebral sería parecida a *R. longurio*. Sin embargo, no son así, probablemente a que los organismos revisados son juveniles y aún no se concreta su desarrollo por lo que sería conveniente contrastar con otros organismos en diferente estadio y así verificar si hay un cambio en la conformación de estas vértebras (Compagno, 1988).



## CONCLUSIONES

---

Se encontraron diferencias morfológicas en el condrocraáneo y columna vertebral de *Negaprion brevirostris*, *Rhizoprionodon longurio*, *Sphyrna lewini* y *Sphyrna tiburo*.

Se identificaron estructuras morfológicas clave en las diferentes regiones del condrocraáneo (olfativa, óptica y ótica) para la identificación de *N. brevirostris*, *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo*.

Se describieron e ilustraron las estructuras externas de los cráneos de *N. brevirostris*, *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo* en vistas dorsal, ventral, lateral, frontal y occipital.

*N. brevirostris*, *S. lewini* y *S. tiburo* presentan la fusión de las primeras dos vértebras postcraneales al condrocraáneo.

Se determinaron el número de vértebras totales y el número de vértebras anteriores a la aleta caudal de *N. brevirostris*, *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo*.

Se establecieron los intervalos de las tres regiones de la columna vertebral y se describieron las vértebras de cada zonificación (vértebras postcraneales, vértebras troncales y vértebras caudales).

*R. longurio* presenta una mayor diferencia morfológica en las vértebras troncales respecto a las demás especies, mientras que *N. brevirostris* es la especie que presenta vértebras de similar tamaño y morfología a lo largo de la columna vertebral.

Se elaboró un compendio fotográfico de 1,043 fotografías de cráneo y columna vertebral de *N. brevirostris*, *R. longurio*, *S. lewini* y *S. tiburo*.



## SUGERENCIAS

---

Realizar estudios con mayor profundidad sobre la ontogenia y alometría de estructuras del crondrocráneo de una especie junto a la determinación de edad para identificar si hay cambios en crecimiento, patrones de calcificación y forma de las diferentes estructuras con una repetición de 30 tiburones como lo señala Compagno (1988) para mayor confiabilidad.

Realización de estudios posteriores sobre alometría y correlación de la longitud de los cóndilos ectetmoides, la fosa subetmoide y la muesca orbital, así como de la protuberancia superior del palatoc cuadrado para demostrar si existe o no alguna relación entre dichas estructuras.





# ANEXO I

---

Fichas sobre la biología de los tiburones estudiados y la familia a la cual corresponden estos.

## **Familia Carcharhinidae**

Tiburones, tintoreras, cazones picudos, jaquetones. Requiem sharks

Tiburones de talla pequeña a grande, ojos con párpados nictitantes internos; la quinta hendidura branquial sobre o detrás del origen de la aleta pectoral, la primera aleta dorsal se origina delante de la aletas pélvicas, foseta precaudal bien desarrollada, la aleta caudal mide menos que un tercio de la longitud total, el lóbulo superior dos veces más largo el inferior. Sin espiráculos; dientes mandibulares habitualmente diferentes, afilados, desde pequeños a grandes, con puntas aguzadas, angostos o anchos, a veces con cúspides laterales accesorias pero sin relieves o surcos basales, los de la mandíbula inferior menos comprimidos y de cúspides pronunciadas. Primera aleta dorsal de tala mediana a grande, más corta que la caudal, su base situada por delante de las aletas pélvicas; segunda aleta dorsal destacadamente más pequeña que la primera; aleta caudal con los lóbulos bien desarrollados, el superior con el borde dorsal rizado. Foseta precaudal presente. Intestino con una válvula de tipo “voluta enrollable”. La mayoría son vivíparos. Voraces depredadores, consumen moluscos, crustáceos, pequeños tiburones, rayas y numerosos peces óseos. Regularmente los de talla pequeña son costeros, mientras que los adultos son pelágicos. Nadadores activos y muy resistentes, pueden formar de pequeños a grandes cardúmenes, o bien solitarios, normalmente de hábitos nocturnos y crepusculares, en algunos dirunos. Es la familia más diversa y dominante de aguas tropicales; neríticas y oceánicas con alta biomasa y amplia distribución; muy importantes en la economía, se aprovecha la carne, aletas y piel, se fabrica aceite y harina. Incluye 12 géneros de los cuales siete son del Pacífico y están representados por 18 especies, la gran mayoría del género *Carcharhinus* (Amezcuca, 2009).



## ***Negaprion brevirostris* (Poey, 1860)**

Cazón bironche, picudo del Pacífico, Platanillo, tolo hocicón. Pacific sharpnose shark.



(Tomado de Fishbase, 2017).

<b>Talla máxima:</b>	2.4 m LT	<b>Profundidad:</b>	0 – 92 m.
<b>Talla de madurez:</b>	-	<b>Talla al nacer:</b>	60 - 65 cm LT
<b>Hábitat:</b>	Marino, de agua salobre y asociado a arrecifes. Subtropical preferentemente 27° C. Frecuenta manglares, fondos de barro de arena o coral, bocas de ríos		
<b>Dieta:</b>	Principalmente peces, pero también crustáceos y moluscos. Alimentación asincrónica e intermitente		
<b>Hábitos:</b>	Bento-pelágico. Se mueve en océano abiertos cerca o en la superficie. Algunas otras ocasiones cerca del suelo marino. Puede permanecer inmóvil		
<b>Pesquería:</b>	Pesca industrial con redes de deriva. Se captura con palangre, enmalle y arrastre		
<b>Comercialización:</b>	Carne utilizada para consumo humano, pieles para cuero, aletas para base de sopa de aleta de tiburón, aceite de hígado para vitaminas y canales para harina de pescado. Comercializados frescos, salados y secos.		

Tomado de Luna, 2017.



***Rhizorionodon longurio*** (Jordan y Gilbert, 1882)

Cazón bironche, Picudo del Pacífico, Platanillo, Tollo hocicón. Pacific sharpnose shark.



(Tomado de Fishbase, 2017).

<b>Talla máxima:</b>	1.4 m LT	<b>Profundidad:</b>	0 – 30 m.
<b>Talla de madurez:</b>	-	<b>Talla al nacer:</b>	33 cm LT
<b>Hábitat:</b>	Tropical costera, generalmente se localiza en áreas someras, aunque llega hasta los 97 m de profundidad. Penetra en aguas salobres con notable influencia marina		
<b>Dieta:</b>	Peces y ocasionalmente camarones y cangrejos.		
<b>Hábitos:</b>	Pelágicos. Los juveniles habitan en aguas bajas, usualmente sobre fondos blandos.		
<b>Pesquería:</b>	Pesca industrial con redes de deriva. Se captura con palangre, enmalle y arrastre		
<b>Comercialización:</b>	Se comercializa en fresco y congelado para carne		

Tomado de Amezcua, 2009.



## Familia Sphyrnidae

Tiburones martillo. Hammerhead sharks

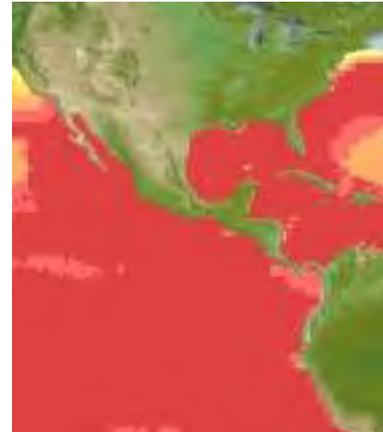
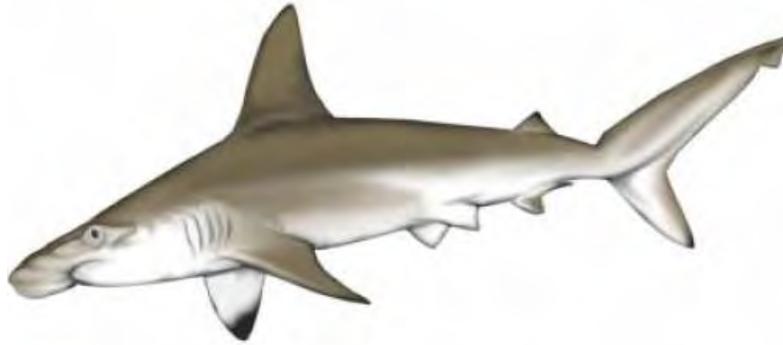
Cuerpo largo y esbelto, de tallas mediana a grandes, entre 140 a 600 cm; muy parecido a la familia Carcharhinidae, aunque con la cabeza con forma de martillo y los ojos situados en los extremos, con membrana nictitante bien desarrollada; dientes laminares, con una sola cúspide generalmente curvada. Dos aletas dorsales, la primera alta, de base corta, situada por delante de las pélvicas, la segunda pequeña e insertada por detrás del origen de la anal. La forma de la cabeza le da mayor estabilidad en el nado, aumenta la superficie sensitiva tanto química como electromagnética para detectar presas y obtiene una visión casi estereoscópica. Marinos, de hábitos migratorios y amplia distribución en aguas tropicales y templadas, tanto en el hemisferio norte como en el sur, desde zonas someras hasta 300 m, algunas especies penetran estuarios. Vivíparos, los juveniles generalmente viven cerca de la costa, mientras que los adultos habitan mar adentro. Depredadores voraces, su dieta es muy variada, incluye otros tiburones, rayas y diversos teleósteos, también incluye tortugas, cefalópodos y macrocrustáceos; no ataca mamíferos marinos (Amezcu, 2009).

Importancia económica notable tanto en la pesca comercial como en la deportiva, por lo que las poblaciones, sobre todo las costeras, se encuentran diezmadas. En ocasiones considerados peligrosos para buzos y bañistas, aunque regularmente no son agresivos (Amezcu, 2009).



***Sphyrna lewini*** (Griffith y Smith, 1834)

Cornuda común, pez martillo, tiburón martillo, tiburón cornudo, cornuda cachona, Scalloped hammerhead.



(Tomado de Fishbase, 2017).

<b>Talla máxima:</b>	4.2 m LT	<b>Profundidad:</b>	Usualmente 0 – 25 m
<b>Talla de madurez:</b>	2.25 m LT	<b>Talla al nacer:</b>	45 -50 cm LT
<b>Hábitat:</b>	Costera y oceánica, de aguas cálidas hasta 270 m de profundidad, penetra lagunas costeras y estuarios.		
<b>Dieta:</b>	Calamares, camarones, cangrejos, peces óseos, rayas y tiburones		
<b>Hábitos:</b>	Costera-pelágica. Adultos semipelágicos, solitario o en pequeños y grandes cardúmenes. Son migratorios		
<b>Pesquería:</b>	artesanal con mallas y anzuelos Pesca industrial de camarón de aguas someras Pesca industrial con redes de deriva Pesca industrial con palangre oceánico		
<b>Comercialización:</b>	Se comercializa fresco, congelado, salpreso y ahumado, es apto para el aleteo y su piel suele curtirse para fabricar diversos objetos, también se utiliza para elaborar aceites.		

Tomado de Valdestamon, 2017 y Amezcua, 2009





## LITERATURA CITADA

---

- Álvarez-Arellano, A. D. y J. Gaitán M. (1994). Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano: Geología. En: De la Lanza-Espino, G. y G. Cáceres-Martínez. (Eds.). *Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano*. Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). México, pp. 13 – 74.
- Amezcuca, F. (2009). *Peces demersales del Pacífico de México*. Instituto de Ciencia del Mar y Limnología. Distrito Federal, México: UNAM, pp. 33 – 42.
- Animal Welfare Institute. (2017). *Shark Finning*. Recuperado de: <https://awionline.org/content/shark-finning> (Consultado el 2 de enero de 2017).
- Anislado, V. y Robinson, M. C. (2001). Edad y crecimiento del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1984) en el Pacífico central de México. *Ciencias marinas*, 27 (4): 501 - 520.
- Anislado-Tolentino, V., Gallardo, C. M., Amezcuca, L. F. y Robinson, M. C. (2008). Age growth of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) from the Southern coast of Sinaloa, Mexico. *Hidrobiológica* 18 (1): 31 - 40.
- Ashley, L. M. y Chiasson, R. B. (1988). *Laboratory Anatomy of the Shark*. 5° ed. Iowa, USA: Wm. C. Brown Publishers, pp. 9 - 15.
- Blanco, A., Stinnesbeck, W., López-Oliva, J. G., Frey, E., Adatte, T. y González, A. H. (2001). Vallecillo, Nuevo León: una nueva localidad fosilífera del Cretácico Tardío en el noreste de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 18 (2): 186 – 199.
- Blanco-Piñón, A., Shimada, K. y González-Barba, G. (2005). Lamnoid vertebrae from the Agua Nueva Formation (Upper Cretaceous: lower Turonian), northeastern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 22, (1): 19 – 23.
- Bonfil, R. (1997). Status of shark resources in the Southern Gulf of Mexico and Caribbean: implications for management. *Fisheries Research* 29: 101 - 117.
- Brown, C. A. y Gruber, S. H. (1986). Age validation of tetracycline labeled vertebral centra in a tropical marine predator, the lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Poey). En: *Abstract of unpublished paper from the Age and Growth of Fish*



- conference*, Des Moines, Iowa. Available from junior author, RSMAS, University of Miami (Vol. 4600).
- Cantú, J. C. (2013). Tiburones de México y Centro América del Océano Pacífico. Organización de los Estados Americanos.
- Castellanos, J. C. (2012). *Catálogo de aletas, tronchos y cabezas de tiburones en el Pacífico Mexicano*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Castellanos, J. C., Ramírez, C. E. y Castillo, J. L. (2013). *Catálogo de aletas, tronchos y cabezas de tiburones en el Pacífico Mexicano*. D. F., México: Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA).
- Castillo-Géniz, J. L. (2016). Introducción. En: Castillo, J. L. y Tovar, J. *Tiburones mexicanos de importancia pesquera en la CITES*. D.F., México: Instituto Nacional de Pesca. México, pp. 11 - 16.
- Compagno, L. J. V. (1984). FAO species catalogue. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*. Rome, Italy. Vol 4. Part 2: 251 – 665.
- Compagno, L. J. V. (1988). *Sharks of the Order Carcharhiniformes*. USA: Princeton University Press, pp. 44 - 78.
- Compagno, L., Dando, M. y Fowler, S. (2006). *Guía de Campo de Tiburones del Mundo*. Barcelona, España: Ediciones Omega, p. 326.
- Corro-Espinosa, D., Márquez-Farías, J. F. y Muhlia-Melo, A. (2011). Size at maturity of the Pacific sharpnose shark *Rhizoprionodon longurio* in the Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas* 37 (2): 201 – 214.
- De la Lanza, G., García, J. L., Tovilla, C. y Arredondo, J. L. (1993). *Ambientes y pesquerías en el litoral Pacífico mexicano*. Aguascalientes, México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Del Moral-Flores, L. F., Morrone, J. J., Alcocer, J., Espinosa-Pérez, H. y Pérez-Ponce, G. (2015). Lista patrón de los tiburones, rayas y quimeras (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Holocephali) de México. *Arxius de Miscelania Zoologica* 13: 47-163.



- Del Moral-Flores, L. F. y Pérez Ponce de León, G. (2013). Tiburones, rayas y quimeras de México. *Biodiversitas*, 111: 1-6.
- Departamento de pesca de la FAO. (1994). Examen de la situación mundial de las especies altamente migratorias y las poblaciones transzonales. Roma: FAO Documento Técnico de Pesca. No. 337. FAO, p. 39.
- DOF. (30 de diciembre de 2010). NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Distrito Federal, México.
- Espinosa, H., Castro-Aguirre, J. L. y Huidibro, L. (2004). *Listado Faunístico de México: IX. Catálogo Sistemático de Tiburones (Elasmobranchii: Selachimorpha)*. D. F., México: Instituto de Biología, UNAM. pp. 137.
- FishBase. (2017). *FishBase*. Recuperado de <http://www.fishbase.org> (Consultado el 15 de julio de 2017).
- Gilbert, S. G. (1973). *Pictorial anatomy of the Dogfish*. 7° ed. USA: University of Washington Press, pp. 2 – 7
- Gruber, S. H., & Stout, R. G. (1983). Biological materials for the study of age and growth in a tropical marine elasmobranch, the lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Poey). In: Proceedings of the international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, and sharks. *NOAA Technical Report NMFS 8*: 193 – 205.
- Hailey, A. (Ed). (2017a). *Negaprion brevirostris*. En: OGATT: *The Online Guide to the Animals of Trinidad and Tobago*. St. Augustine, Trinidad: The University of the West Indies. Recuperado de: [https://sta.uwi.edu/fst/lifesciences/documents/Negaprion\\_brevirostris.pdf](https://sta.uwi.edu/fst/lifesciences/documents/Negaprion_brevirostris.pdf) (Consultado 25 junio 2017).
- Hailey, A. (Ed). (2017b). *Negaprion brevirostris*. En: OGATT: *The Online Guide to the Animals of Trinidad and Tobago*. St. Augustine, Trinidad: The University of the West Indies. Recuperado de: [https://sta.uwi.edu/fst/lifesciences/documents/Sphyrna\\_lewini.pdf](https://sta.uwi.edu/fst/lifesciences/documents/Sphyrna_lewini.pdf) (Consultado el 25 de junio de 2017).
- Hailey, A. (Ed). (2017c). *Negaprion brevirostris*. En: OGATT: *The Online Guide to the Animals of Trinidad and Tobago*. St. Augustine, Trinidad: The University of the



West Indies. Recuperado de: [https://sta.uwi.edu/fst/lifesciences/documents/Sphyrna\\_tiburo.pdf](https://sta.uwi.edu/fst/lifesciences/documents/Sphyrna_tiburo.pdf) (Consultado el 26 de junio de 2017).

- Hareide, N. R., Carlson, J., Clarke, M., Clarke, S., Ellis, J., Fordham, S., Fowler, S., Pinho, M., Raymakers, C., Serena, F., Seret, B. y Polti, S. (2007). European Shark Fisheries: a preliminary investigation into fisheries, conversion factors, trade products, markets and management measures. *European Elasmobranch Association*, pp. 23 – 34.
- Huber, D. R., Neveu, D. E., Stinson, C. M., Anderson, P. A. y Berzins, I. K. (2013). Mechanical properties of sand tiger shark (*Carcharias taurus*) vertebrae in relation to spinal deformity. *The Journal of Experimental Biology* 216, 4256 – 4263.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). (2017-1). The IUCN Red List of Threatened Species. International Union for Conservation of Nature (IUCN). Recuperado de <http://www.iucnredlist.org/search>
- Kajiura, S. M., Forni, J. B. & Summers, A. P. (2003). Maneuvering in juveniles carcharhinid and sphyrnid sharks: the role of the hammerhead shark cephalofoil. *Zoology* 106: 19 – 28.
- Kajiura, S. M. & Holland, K. N. (2002). Electroreception in juvenile scalloped hammerhead and sandbar sharks. *Journal Experimental Biology* 205: 3609 – 3621.
- Kajiura, S. M., Tyminski, J. P., Forni, J. B. & Summers, A. P. (2005). The Sexually Dimorphic Cephalofoil of Bonnethead Sharks, *Sphyrna tiburo*. *Biological Bulletin* 209: 1-5.
- Kardong, K. (1999). *Vertebrados. Anatomía comparada, función y evolución*. 2ª ed. España: Mc Graw Hill, pp. 218-225.
- Kardong, K. (2012). *Vertebrates: Comparative anatomy, Function, Evolution*. 6<sup>th</sup> ed. NY, USA: Mc Graw Hill, pp. 48-127.
- Lack, M. y Sant, G. (2006). *World shark catch, production & trade 1990-2003*. Cambridge, UK: TRAFFIC Oceania. Department of the Environment and Heritage. Pp. 4 -20



- Lack, M. y Sant, G. (2011). *The future of Sharks: A Review of Action and Inaction*. Cambridge, UK: TRAFFIC International and the Pew Environment Group.
- Long Jr. J. H., Koob-Emunds, M. y Koob, T. J. (2004). The mechanical consequences of vertebral centra. *Bulletin of the Mount Desert Island Biological Laboratory* 43: 99 - 101.
- Luna, S. M. (2017). *Negaprion brevirostris*. En: FishBase. Froese R. and Pauly, D. (Eds). *FishBase. World Wide Web electronic publication*. Recuperado de: <http://www.fishbase.org/summary/Negaprion-brevirostris.html> (Consultado el 15 de julio de 2017).
- Márquez-Farías, J. F., Corro-Espinosa, D. y Castillo-Géniz, J. L. (2005). Observations on the Biology of the Pacific Sharpnose Shark (*Rhizoprionodon longurio*, Jordan and Gilbert, 1882), Captured in Southern Sinaloa, Mexico. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 35: 107 - 114.
- Nadal, J. (2001). *Vertebrados. Origen, organización, diversidad y biología*. Barcelona, España: Publicacions de la Universitat de Barcelona, pp.142 - 150
- Olivares, R. y M. Rojas. 2013. Esqueleto Axial y Apendicular de Vertebrados. *International Journal of Morphology* 31 (2): 378-387.
- Parker, T. J. y W. A. Haswell. 1991. *Zoología: Cordados*. Vol. 2. 7ª ed. Reverté. Barcelona.
- Parsons, G. R. (1993). Age determination and growth of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo*: a comparison of two populations. *Marine Biology* 117: 23 - 31.
- Pérez, V. (2003). Origen y evolución de los vertebrados pisciformes. En: E. Jiménez y J. Civis (Eds.), *Los vertebrados fósiles en la historia de la vida: excavación, estudio y patrimonio*. España: Universidad de Salamanca y los autores, pp. 39-62.
- Randell, R. y Balmbra, C. (2017). British chalk fossils. Recuperado de <http://www.chalk.discoveringfossils.co.uk/5%20SHARK%20TERMINOLOGY.htm>
- Rey, A. y Álvarez, R. (1984). Primer registro de anomalías en la columna vertebral de un tiburón capturado en el Caribe colombiano. *Anales del Instituto de Investigación Marina Punta de Bestia* 14: 105 – 108.
- Romer, A. S. y Parsons, T. (1981). *Anatomía comparada*. 5º ed. México: Nueva editorial Interamericana, pp. 128 y 133.



- Shimada, K. (2007). Skeletal and dental anatomy of lamniforme shark, *Cretalamna appendiculata*, for upper cretaceous Niobrara Chalk of Kansas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (3): 584 - 602.
- Thompson, H. (23 de enero de 2014). The true inner beauty of fishes. *Smithsonian*. Recuperado de <http://www.smithsonianmag.com/science-nature/true-inner-beauty-fishes-180949391/>
- Tiburónpedia. (s.f.). *Tipos de tiburones*. Tiburonpedia. Recuperado de: <http://www.tiburonpedia.com/tipos-tiburones/> (Consultado el 14 de noviembre de 2016).
- Trinajstic, K., Boisvert, C., Long, J., Maksimenko, A. y Johanson, Z. (2014). Pelvic and reproductive structures in placoderms (stem gnathostomes). *Biological Review*, 90: 467-501.
- Valdestamon, R. R. (2017). *Sphyrna lewini*. En: FishBase. Froese R. and Pauly, D. (Eds). *FishBase. World Wide Web electronic publication*. Recuperado de: <http://www.fishbase.org/summary/Sphyrna-lewini.html> (Consultado el 15 de julio de 2017).
- Weichert, C. K y Presch, W. (1986). *Elementos de anatomía de los cordados*. 4ª ed. México: Mc Graw-Hill México, pp. 140 - 141.
- Wilga, C. D. (2002). A functional analysis of jaw suspension in elasmobranchs. *Biological Journal of the Linnean Society* 75 (4): 483 - 502.
- Wilga, C. D. (2005). Morphology and evolution of the jaw suspension in lamniform shark. *Journal of Morphology* 265: 102 – 119.
- Wilga, C. D., Hueter, R. E., Wainwright, P. C. y Motta, P. J. (2001). Evolution of upper jaw protrusion mechanisms in elasmobranchs. *American Zoologist* 41 (6): 1248 - 1257.
- Wilga, C. D., Motta., P. J. y Sanford, C. P. (2007). Evolution and ecology of feeding in elasmobranchs. *Integrative and Comparative Biology* 47 (1): 55 - 69.

