



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**MORFOLOGÍA FUNCIONAL DE LOS MODOS
REPRODUCTIVOS EN ELASMOBRANQUIOS
DEL PACÍFICO MEXICANO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA

OLGA MARCELA BEJARANO ALVAREZ

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DEL 2011



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S. siendo las 12:00 horas del día 14 del mes de Noviembre del 2011 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**"MORFOLOGÍA FUNCIONAL DE LOS MODOS REPRODUCTIVOS
EN ELASMOBRANQUIOS DEL PACÍFICO MEXICANO"**

Presentada por el alumno:

BEJARANO

Apellido paterno

ÁLVAREZ

materno

OLGA MARCELA

nombre(s)

Con registro:

A	0	8	0	0	7	5
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

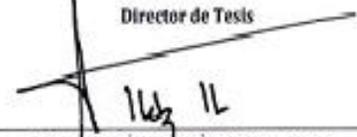
Directores de Tesis



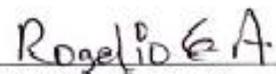
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Director de Tesis



DRA. ROCÍO ISABEL OCHOA BÁEZ
2ª. Directora de Tesis



DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA



DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS



DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



I.P.N.



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 18 del mes Noviembre del año 2011
el (la) que suscribe MC. OLGA MARCELA BEJARANO ÁLVAREZ alumno(a) del
Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS
con número de registro A080075 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA y DRA. ROSA ISABEL OCHOA BÁEZ
y cede los derechos del trabajo titulado:

*MORFOLOGÍA FUNCIONAL DE LOS MODOS REPRODUCTIVOS
EN ELASMOBRANQUIOS DEL PACÍFICO MEXICANO*

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: galvan.felipe@gmail.com - rochoa@ipn.mx - marcelabej@gmail.com

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Olga Marcela Bejarano A.

MC. OLGA MARCELA BEJARANO ÁLVAREZ

nombre y firma

DEDICATORIA

A mis padres por el apoyo incondicional, comprensión, paciencia, amor y por creer siempre en mí!!! Esta tesis, así como cada uno de los logros que he obtenido en mi vida, y los que vendrán, son para ustedes mis cuchitos!! Los amo.

A mis hermanos: César, Ernesto y Angela, que siempre me han acompañado y apoyado en todos mis sueños, celebrando conmigo cada logro!

A mis sobrinitos: Camila, Tatiana, Santiago, Nicolás y mi angelito Daniel porque siempre me han alegrado la vida y han estado orgullosos de su “tía pescao”.

A mi amor, Ricardo Rodríguez Paz Rubio por estar junto a mí durante este proceso y apoyarme en las buenas y en las malas, por amarme tanto y estar conmigo siempre.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) por el apoyo académico e infraestructura para la realización de esta tesis, así como al Programa Institucional de Formación de investigadores (PIFI) por el apoyo económico y académico brindado el cuál fue complemento en mi formación en el Instituto Politécnico Nacional (IPN) del cual me siento orgullosa de formar parte.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada la cual me ayudó a llevar a cabo mi formación académica.

Al Dr. Felipe Galván Magaña por su apoyo incondicional, paciencia, amistad, en fin, son tantas cosas que tengo que agradecerle que no hay palabras para describirlo. Gracias.

A la Dra. Rosa Isabel Ochoa Báez por sus enseñanzas, recomendaciones, amistad y confianza que a lo largo de estos años se fue cimentando. Simplemente gracias!

A los miembros del comité revisor, Dr. Agustín Hernández Herrera, Dr. Rogelio González Armas y Dr. Marcial Arellano Martínez por la aportación realizada a este trabajo, por su dedicación, tiempo y por sus conocimientos tan certeros.

Al Laboratorio de Morfofisiología del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas por facilitar la utilización de sus equipos e instalaciones.

Al Dr. René Torres Villegas por facilitarme el equipo para tomar las fotos así como por la paciencia que tuvo para las mismas. También por el apoyo y confianza que depositó en mi durante la realización de la tesis.

A Humberto Ceseña por su gran ayuda durante toda la Maestría y Doctorado, por su paciencia y colaboración incondicional en los trámites y porque me brindó su amistad.

A César Casas que también me colaboró muchísimo en todo lo que necesité, gracias!

Un agradecimiento especial al Dr. Rogelio González Armas que aparte de participar en mi comité, siempre me brindó una amistad, confianza y creyó en mí siempre.

Al Dr. René Funes Rodríguez que participó como suplente en mi predoctoral pero que siempre estuvo pendiente de mi trabajo brindándome buenos comentarios.

A Antonio (Toño) por los consejos, colaboración y paciencia en el procesamiento histológico de las muestras.

A los pescadores de los diferentes campos pesqueros por su inmensa colaboración y que sin su ayuda no habría podido realizar esta investigación: Paty, don Manuel, Cosme y todos los pescadores de San Lázaro; don Tacho de las Barrancas; Jesús y Enrique Lucero León de la Ventana y demás pescadores que formaron parte de esta investigación.

A todas las personas que me colaboraron en la recolección de muestras en distintos lugares y tiempos, gracias: Yassir Torres, Eduardo Méndez, Vanesa Alatorre, Ruth Ochoa, Sergio Ramírez, José Miguel Rangel; Diego Juaristi; el equipo de Iemanya Oceánica A.C., Suri y Rodrigo; y todos aquellos que participaron de forma desinteresada en cada una de las salidas de campo.

A toda la comunidad de CICIMAR, a Rubén García (burro), a todos los de la biblioteca: Tere, Juanito, etc.; administración: Rita, Benjamin, Marisela, Susy, Manuel Pacheco, Mario, Indra, Sulema, Magda, en fin a todos; departamentos de Pesquerías

y Biología Marina; Oceanología; Plancton y Ecología Marina; Desarrollo de Tecnologías, Tecnología Educativa; y a todos que en algún momento me colaboraron con aportes a este trabajo, gracias.

A todos los del Laboratorio de Morfofisiología y de Ecología de peces: Dr. René Torres, Dra. Rosa Isabel Ochoa, M.C. Marcial Villalejo, Nancy, Triny, Uriel Valdes, Ilinova, Ofelia Escobar, Xchel Moreno, Don Pancheiro, Daniela Trasviña, Rosario Simental, Eduardo Méndez, Carlos Polo, Pilar Blanco, Maribel Carrera y a todos aquellos que olvide nombrar.

A Diego Juaristi, mi primer alumno, mi amigo, gracias por creer en mí y crecer juntos en este proceso académico.

En general a todos los compañeros de CICIMAR que estuvieron y crecieron conmigo en estos años, muchas gracias.

A mi familia por su constante apoyo moral ya que no fue tan fácil realizar esto sin su cercanía ni chicanacas!! Mis papitos César Bejarano y Gilma Álvarez, a mis hermanos César, Tico y Angela, que siempre me apoyaron en todo momento. Mis bebés hermosos: Camiloca, Tati, Nico, Santi y mi Dani... mis loquitos los amo!! Dani, fuiste parte importante en esta tesis, tu desafortunada partida me dio mucho valor e inspiración, siempre me guiaste mi bebe, eres mi angelito!!!

A Ricardo, mi amor, por hacerme tan feliz y por compartir todo lo que tengo! El apoyo incondicional en este trabajo fue fundamental. Gracias por creer en mí. Espero que sigamos forjando este camino juntos porque vienen más cosas positivas en nuestra vida! Te amo y lo sabes!

A mi otro amor, Mezcal, mi perrito hermoso, mi bebé que siempre me ha dado motivos para sonreír, sobre todo en momentos difíciles. Te amo mi chun!!!

A mi familia mexicana: mi suegra Luz María y mi suegro Adolfo. Gracias por compartir conmigo todo este proceso y quererme como si fuera su hija! Nunca los defraudaré y, ahora que “mi viejo” está en el cielo cuidándome, se que nunca me dejará sola y me seguirá guiando. Los quiero muchísimo!!

A más familia mexicana: Alejandro (cuñisss), José Luis y mami Lucy, Soraya, Natalia (loca), Lucy (cuñis), mi comadre Lety, Aída, Fer, Dani, Polita, mi Pao, Jessie, J.J., John, Lilia, Lourdes, Caico, LuzMa, en fin... no terminaré la lista, a todos gracias por hacerme parte de esa maravillosa familia, por apoyarme y quererme.

A mi familia colombiana, mis cuñadas hermosas Ingrid y Yadi; mis tías, primos, amigos, en fin, a todos aquellos que han seguido mis logros paso por paso. Gracias, los quiero a todos.

A mis amigos: Lucy, Archi, mis güeros Yassir y Vanesa; Ana amiguiss; mis chunkis Edith (seño) y Juan Pablo (Yoni); Lalo (Cota), Leiito, Rodri; mi morro Kenji; Anita Bricia; gracias por dejarme compartir tantos momentos tan maravillosos, por ser los mejores amigos que alguien pueda tener y por apoyarme siempre, los quiero mucho.

A la familia Galván Magaña: Felipe, Cristy, Laura, Omar y Jorgito por la amistad y colaboración que me han brindado durante estos años.

A los perritos que me han hecho feliz: Mezcal, Duma, Burbuja, Grape, Cucuuu, Gnowee, Spike, Mancha, Lola, Mia, Cuca, Daisy, y mis colombianitos hermosos: Ron, Miller, Baco, Tequila, Pola y a mi amada Minerva que estuvo conmigo los últimos quince años!!

A todas aquellas personas que me apoyaron y estuvieron conmigo en las buenas y malas: Luce, Marie, Mark, Joe, Angie, Bernardo, Robin, Mel, Brithney, Justin, Sarah, Shannon, Johnny, Jessica; Luis Héctor Avena y Nancy; Muñe y Martica; Ulises

Avena, Carlos Rodríguez; Hiram Gastelum y Blanca y demás personas que siempre me apoyaron.

A México porque me adoptó y me dio la oportunidad de estudiar, vivir y conocer tanta gente tan maravillosa!! Gracias.

ÍNDICE

Lista de Tablas y Figuras	X
Glosario	XVII
RESUMEN	XXII
ABSTRACT	XXIII
1. INTRODUCCIÓN	1
a. OVIPARIDAD	1
b. VIVIPARIDAD	3
i). Viviparidad Aplacentaria	3
ii). Viviparidad Placentaria	5
2. ANTECEDENTES	9
3. OBJETIVOS	13
a. Objetivo General	13
b. Objetivos Específicos	13
4. MATERIALES Y MÉTODOS	14
a. Área de Estudio	14
b. Trabajo de Campo	16
c. Descripción del Aparato Reproductor	16
d. Histología	17
5. RESULTADOS	19
a. Adaptaciones del Aparato Reproductor en Hembras de Elasmobranquios	21
i). El Ovario en Elasmobranquios	20
ii). La Glándula Oviducal en Elasmobranquios	36
iii). Útero y embriones en Elasmobranquios	56

b. Modos reproductivos como indicadores para el manejo de la pesquería.	90
6. DISCUSIÓN	97
a. El Ovario en Elasmobranquios	99
b. La Glándula Oviducal en Elasmobranquios	103
c. El Útero en Elasmobranquios	107
7. CONCLUSIONES	116
8. BIBLIOGRAFÍA	120
9. ANEXOS	131
a. Anexo A. Descripción de las especies estudiadas	132
b. Anexo B. Situación de las pesquerías de Elasmobranquios en México	144
c. Literatura citada	154
d. Anexo C. Artículos derivados del Estudio	160

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Especies de tiburones con diferentes modos de reproducción analizadas en el estudio.	19
Tabla 2.	Especies de rayas con diferentes modos reproductivos analizados en el estudio.	20
Tabla 3.	Almacenamiento de esperma en tiburones de acuerdo a Pratt (1993).	106

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Área de estudio. Localización de los campos pesqueros en la costa occidental de B.C.S. De norte a sur: Bahía Tortugas, Punta Abreojos, Las Barrancas, Bahía Magdalena, San Lázaro, Punta Lobos y en el Golfo de California, Isla Cerralvo.	14
Figura 2.	Aparato reproductor de tiburón indicando las estructuras a estudiar (O: ovario; Go: glándula oviducal; Ov: oviducto; U: útero; E: embrión).	17
Figura 3.	Corte transversal del órgano epigonal (tc: tejido conjuntivo; e: eritrocitos aplanados). Tinción H-E. 100X. 400X.	21
Figura 4.	Ovario del tiburón inflado, <i>Cephaloscyllium ventriosum</i> mostrando (A) oocitos vitelogénicos en desarrollo y (B) oocitos pre-ovulatorios.	22
Figura 5.	Corte transversal de ovario de tiburón ovíparo <i>Cephaloscyllium ventriosum</i> (vi: vitelo; cg: capa granulosa; zr: zona radiata ó pelúcida; vs: vaso sanguíneo; tc: tejido conjuntivo; ti: teca interna; ac: alvéolos corticales). Tinción H-E 100X. 400X.	23
Figura 6.	Ovarios de la raya chillona, <i>Raja velezi</i> (Oo: oocitos; Oe: órgano epigonal).	24

Figura 7.	Corte transversal de ovario de la raya ovípara <i>Raja velezi</i> (vi: vitelo; cg: capa granulosa; zr: zona radiata ó pelúcida; ac: alvéolos corticales; c: corion; egc: epitelio germinativo ciliado; cs: células sanguíneas). Tinción H-E 100X. 400X.	25
Figura 8.	Ovarios con oocitos del tiburón espinoso, <i>Squalus acanthias</i> .	26
Figura 9.	Corte transversal de ovario de tiburón aplacentado con dependencia de vitelo <i>Squalus acanthias</i> . Tinción H-E 100X.	27
Figura 10.	Ovarios y oocitos de rayas aplacentadas con dependencia de vitelo: (A) raya guitarra pinta, <i>Zapteryx exasperata</i> , (B) raya guitarra, <i>Rhinobatos glaucostigma</i> (Oo: oocitos; Oe: órgano epigonal).	27
Figura 11.	Estructura del ovario de la raya guitarra <i>Rhinobatos glaucostigma</i> (vi: vitelo; oo: ooplasma; e: epitelio folicular con células planas). Tinción H-E. 100X. 400X.	28
Figura 12.	Ovario simple del tiburón zorro <i>Alopias superciliosus</i> (Oo: oocitos; Oe: órgano epigonal).	29
Figura 13.	Ovario izquierdo funcional de rayas con trofonemata (A) raya mariposa <i>Gymnura marmorata</i> , se observa el ovario derecho casi vestigial; (B) raya látigo <i>Dasyatis longa</i> (Oo: oocitos; Oe: órgano epigonal; Od: ovario derecho).	30
Figura 14.	Estructura del ovario de las rayas que presentan trofonemata. A). Raya guitarra de California <i>Gymnura marmorata</i> y B). Raya látigo <i>Dasyatis longa</i> (vi: vitelo; ccs: células caliciformes secretoras; e: eritrocitos). Tinción H-E. Tinción Azul Alciano. 100X. 400X.	31
Figura 15.	Ovario derecho funcional de vivíparos placentados: A) Cornuda prieta, <i>Sphyrna zygaena</i> ; B) Cornuda barrota, <i>Sphyrna lewini</i> ; C) Tiburón azul, <i>Prionace glauca</i> .	33
Figura 16.	Estructura del ovario del tiburón vivíparo placentado <i>Sphyrna zygaena</i> . Tinción Azul Alciano. 100X. 400X. (il: inclusiones lipídicas; zg: zona granulosa; zp: zona pelúcida; ti: teca interna; te: teca externa; tc: tejido conjuntivo).	35

Figura 17.	Glándulas oviducales en las especies ovíparas (A) tiburón espinoso <i>Cephaloscyllium ventriosum</i> (B) raya chillona <i>Raja velezi</i> .	36
Figura 18.	Corte longitudinal de la glándula oviducal del tiburón ovíparo <i>Cephaloscyllium ventriosum</i> (Go: glándula oviducal; Ov: oviducto; t: tendrilos).	37
Figura 19.	Corte transversal de la glándula oviducal del tiburón ovíparo <i>Cephaloscyllium ventriosum</i> (g: células granulosas secretoras; c: cilios; ccc: células columnares ciliadas) (A) Tinción H-E. 400X. (B) Tinción Azul Alciano 100X.	38
Figura 20.	Glándulas oviducales y oviductos de tiburones vivíparos aplacentados con dependencia de vitelo: A). <i>Squalus acanthias</i> , B) <i>Galeorhinus galeus</i> (Ov: oviducto; Go: glándula oviducal; Oe: órgano epigonal; U: útero).	40
Figura 21.	Estructura de la glándula oviducal del tiburón espinoso <i>Squalus acanthias</i> (am: adenómeros mucosos; ccc: células columnares ciliadas; c: conducto excretor o lumen; g: gránulos). A). Tinción H-E. B). Tinción Azul Alciano. 100X. 400X.	41
Figura 22.	Estructura de la glándula oviducal del tiburón soupfin <i>Galeorhinus galeus</i> (ccc: células columnares ciliadas; vs: vasos sanguíneos; tc: tejido conjuntivo). A). Tinción H-E. B). Tinción Azul Alciano. 100X. 400X.	43
Figura 23.	Glándulas oviducales y oviductos de rayas vivíparas aplacentadas con dependencia de vitelo: A). <i>Zapteryx exasperata</i> , B) <i>Rhinobatos glaucostigma</i> (Ov: oviducto; Go: glándula oviducal; U: útero).	45
Figura 24.	Estructura de la glándula oviducal de la raya vivípara aplacentada <i>Rhinobatos glaucostigma</i> . A). Tinción H-E. B). Tinción Azul Alciano. 100X.	46

Figura 25.	Glándula oviducal y oviductos del tiburón zorro <i>Alopias superciliosus</i> (Go: glándula oviducal; Ov: oviducto).	47
Figura 26.	Glándulas oviducal de especies con trofonemata (A) <i>Dasyatis longa</i> y (B) <i>Gymnura marmorata</i> (go: glándula oviducal; U: útero).	47
Figura 27.	Estructura de la glándula oviducal de la raya vivípara aplacentada con trofonemata <i>Dasyatis longa</i> . A). Tinción Azul Alciano. B). Tinción H-E. 100X. 400X.	48
Figura 28.	Estructura de la glándula oviducal de la raya vivípara aplacentada con trofonemata <i>Gymnura marmorata</i> (tm: tejido muscular; am: adenómeros mucosos; c: cilios). Tinción H-E. Tinción Azul Alciano. 100X. 400X.	50
Figura 29.	Glándulas oviducal de elasmobranquios vivíparos placentados A). <i>Prionace glauca</i> , B). <i>Sphyrna zygaena</i> y C). <i>Sphyrna lewini</i> .	51
Figura 30.	Estructura de la glándula oviducal de tiburones vivíparos placentados, A). <i>Sphyrna lewini</i> y B). <i>Sphyrna zygaena</i> . Tinción H-E. 100X.	52
Figura 31.	Corte transversal de glándula oviducal de la cornuda barrosa <i>Sphyrna lewini</i> con almacén de esperma (tc: tejido conjuntivo, es: esperma) 100X. 400X. Tinción H-E.	53
Figura 32.	Almacen de esperma en la cornuda prieta <i>Sphyrna zygaena</i> . Tinción H-E. 400X. 1000X.	54
Figura 33.	Almacen de esperma en la glándula oviducal del tiburón espinoso <i>Cephaloscyllium ventriosum</i> (es: esperma; c: cilios; gs: gránulos de secreción; un: núcleos). Tinción H-E. 1000X.	55
Figura 34.	Úteros de tiburón ovíparo, <i>Cephaloscyllium ventriosum</i> : A). Úteros; B). Cápsulas del huevo mostrando formación de tendrilos; C). Cápsulas del huevo; D). Vitelo rodeado de liquido viscoso; E). Cápsulas a punto de ser expulsadas (U: úteros; Ch: cápsulas del huevo; V: vitelo; T: tendrilos; Cl: cloaca).	57
Figura 35.	Microestructura de los úteros del tiburón ovíparo <i>Cephaloscyllium ventriosum</i> (A) Tinción H-E; (B) Tinción Azul Alciano (cec: células	58

	epiteliales cilíndricas; c: tejido conectivo; fc: fibras colágenas; cs: células sanguíneas; c: cilios; cse: células secretoras). 100X. 400X.	
Figura 36.	Útero de la raya chillona <i>Raja velezi</i> (U: útero; Go: glándula oviducal).	59
Figura 37.	Microestructura de los úteros de la raya ovípara <i>Raja velezi</i> (eec: epitelio estratificado cilíndrico; tc: tejido conectivo; cm: células mucosas; vi: vitelo). (A) Tinción H-E. (B). Tinción Azul Alciano. 100X. 400X.	60
Figura 38.	Úteros del tiburón espinoso <i>Squalus acanthias</i> (A) úteros de hembra grávida en estado inicial del desarrollo; (B) úteros de hembra grávida en estadio final del desarrollo de los embriones (Ov: oviducto; U: útero; Pli: pliegues; Clo: cloaca).	61
Figura 39.	Corte transversal del útero del tiburón espinoso <i>Squalus acanthias</i> (A) Tinción con H-E; (B) Tinción con Azul Alciano (tc: tejido conjuntivo; ar: arteria; eri: eritrocitos; ecec: epitelio cúbico estratificado ciliado; vi: gránulos de vitelo). 100X. 400X.	62
Figura 40.	Embriones en diferentes estadios de desarrollo del tiburón espinoso <i>Squalus acanthias</i> .	63
Figura 41.	Embriones de de tiburón espinoso <i>Squalus acanthias</i> en su estado inicial de desarrollo.	64
Figura 42.	Embrión de de tiburón espinoso <i>Squalus acanthias</i> en fase inicial de desarrollo.	64
Figura 43.	Embriones de de tiburón espinoso <i>Squalus acanthias</i> en fase intermedia de desarrollo.	65
Figura 44.	Embriones de de tiburón espinoso <i>Squalus acanthias</i> en desarrollo.	66
Figura 45.	Embriones de de tiburón espinoso <i>Squalus acanthias</i> en etapa final desarrollo.	66
Figura 46.	Úteros, paredes del útero y cápsulas de rayas aplacentadas con dependencia de vitelo (A) <i>Zapteryx exasperata</i> ; (B) <i>Rhinobatos glaucostigma</i> .	67
Figura 47.	Estructura del útero de la raya guitarra <i>R. glaucostigma</i> exhibiendo la	68

	parte anterior de la pared del útero (oviducto). A). Tinción Azul Alciano. B). Tinción H-E 100X. 400X.	
Figura 48.	Estructura del útero de la raya guitarra <i>R. glaucostigma</i> exhibiendo la parte media y posterior de la pared del útero. A). Tinción H-E; B). Tinción Azul Alciano. 100X.	70
Figura 49.	Desarrollo en la raya guitarra pinta <i>Zapteryx exasperata</i> .	71
Figura 50.	Embriones de la raya guitarra pinta <i>Zapteryx exasperata</i> en fases iniciales de desarrollo.	72
Figura 51.	Vista dorsal y ventral de embriones de <i>Zapteryx exasperata</i> en desarrollo (fb: filamentos branquiales; cv: cordón vitelino).	73
Figura 52.	Embriones de la raya guitarra pinta <i>Zapteryx exasperata</i> . A). Estado intermedio de desarrollo; B). Estado final de desarrollo.	74
Figura 53.	Úteros, cápsulas ováricas y embriones de <i>A. superciliosus</i> (U: úteros; Pu: pliegues uterinos; Co: cápsulas ováricas; E: embriones).	75
Figura 54.	Úteros de la raya mariposa de California <i>G. marmorata</i> . A) Proyecciones de trofonemata; B) embriones y úteros con vitelo (U. útero; Tro: trofonemata; cl: cloaca; ov: ovario).	76
Figura 55.	Estructura de la pared uterina de la raya mariposa de California <i>Gymnura marmorata</i> (cc: células cilíndricas; fc: fibras colágenas). Tinción H-E. 100X.	77
Figura 56.	Útero y trofonemata de la raya látigo <i>Dasyatis longa</i> (ova: ovario; U: útero; Clo: cloaca; Pu: pared del útero; Tro: trofonemata).	78
Figura 57.	Estructura de la pared uterina de la raya látigo <i>Dasyatis longa</i> . A). Tinción H-E. B). Tinción Azul Alciano. 100X. 400X.	79
Figura 58.	A). Compartimentos uterinos de la cornuda prieta <i>S. zygaena</i> ; B). Tercera membrana ; C) y D). Embriones con su cordón umbilical.	81
Figura 59.	Embriones en etapa final del desarrollo de la cornuda barrosa, <i>Sphyrna lewini</i> .	82
Figura 60.	Corte transversal del útero de la cornuda prieta <i>Sphyrna zygaena</i> (eet: epitelio estratificado de transición; eri: eritrocitos; n: núcleo; tclax: tejido conjuntivo laxo; vi: gránulos de vitelo; cs: células	83

	secretoras). Tinción H-E. 400X.	
Figura 61.	Corte transversal del compartimento intrauterino de la cornuda prieta <i>Sphyrna zygaena</i> (a: arteria; c: capilares; tm: tejido muscular; mi: miocitos; tc: tejido conectivo). Tinción H-E. 100X.	84
Figura 62.	A). Corte transversal del cordón vitelino del tiburón aplacentado con dependencia de vitelo <i>Squalus acanthias</i> (cs: células sanguíneas; fi: fibroblastos; vi: vitelo; ec: epitelio cúbico). B). Corte transversal del cordón umbilical del tiburón placentado <i>Sphyrna zygaena</i> (vs: vasos sanguíneos; fi: fibroblastos; a: arteria; d: ductus vitellointestinalis). Tinción H-E. 100X. 400X.	85 85
Figura 63.	Úteros y embriones del tiburón azul <i>Prionace glauca</i> .	87
Figura 64.	Embrión de tiburón azul <i>Prionace glauca</i> con bicefalia. A). Vista dorsal y B). Vista ventral mostrando sus órganos internos.	88
Figura 65.	Vista dorsal y ventral de fetos de tiburón azul <i>Prionace glauca</i> mostrando deformidades cefálicas (H: hembra; M: macho).	89

GLOSARIO

Almacén de esperma: estrategia que presentan algunos elasmobranquios donde el esperma es retenido o almacenado en la glándula oviducal de la hembra hasta que la ovulación tiene lugar.

Áreas de crianza: Son zonas discretas geográficamente del rango de las especies en donde las hembras grávidas paren a sus crías o depositan sus huevos, y donde las crías pasan sus primeras semanas, meses ó años de vida.

Células foliculares: Células que se adhieren a la periferia de los oocitos formando el folículo y nutriéndolo.

Ciclo ovárico: Serie de estadios de desarrollo por los que pasa la gónada femenina desde el reposo hasta el desove.

Ciclo reproductivo: Eventos repetitivos dentro de las gónadas que conducen a la producción de gametos.

Cimbra: también llamada palangre; arte de pesca formada por un cabo principal del cual cuelgan cordeles con anzuelos.

Embriogénesis: proceso del desarrollo embrionario intralumenal, es decir, dentro del ovario (especies vivíparas). La duración de la embriogénesis intralumenal es muy variable entre especies, desde aquellas en las que los embriones permanecen por poco tiempo en el ovario y salen al exterior en un estado temprano de desarrollo, hasta especies en las que el embrión se desarrolla notablemente, más allá de la fase larvaria, naciendo un individuo juvenil (típico de vivíparos matrotrofos, con desarrollo de placenta como diversos elasmobranquios).

Embrión: es el estadio de pre-eclosión en el caso de los tiburones ovíparos, en el caso de los vivíparos es el estadio de pre-parto.

Estrategia reproductiva: Cada individuo tiene un conjunto de rasgos reproductivos los cuales están determinados por su genotipo y de aquí por la historia evolutiva del conjunto de genes de los cuales el individuo es miembro. La combinación de los rasgos reproductivos de los individuos pertenecientes al mismo conjunto genético puede ser considerada como la estrategia reproductiva de esos individuos. Algunos rasgos pueden ser plásticos, mostrando variación, pero otros pueden ser inflexibles, mostrando poca variación. El medio ambiente que un individuo experimenta determinará la expresión del rasgo.

Fecundidad: Capacidad máxima reproductiva; es el eslabón principal entre las estimaciones cuantitativas de huevos y larvas y la estimación del tamaño del stock reproductor.

Folículo: Tejido somático que rodea al oocito, compuesto principalmente por las células de la granulosa y de la teca.

Gameto: Cada una de las dos células que, en la reproducción sexual, se fusionan originando el cigoto.

Gametogénesis: Proceso mediante el cual se forman los gametos en la reproducción sexual. Puede ser difusa o localizada, siendo la última cuando los gametos son producidos en un órgano especial (ovario y testículo) formado por un estroma y una cápsula.

Glándula oviducal: es una estructura compleja localizada justo debajo del oviducto anterior y arriba del útero en todos los condriictios. Es donde ocurre la fertilización, se forma la cáscara y envoltura del huevo y ocurre el almacenamiento de esperma en algunas especies.

Gónada: Órgano en el que tiene lugar el desarrollo de las células reproductoras.

Granulosa: Células de origen mesenquimal o epitelial, con posible función esteroideogénica.

Lumen: En los cortes histológicos, el espacio iluminado que se encuentra entre las estructuras o células que se presentan.

Meiosis: Proceso en la formación de los gametos por el que el número diploide de cromosomas se reduce a la mitad.

Mesovarium: porción del ligamento del útero que cubre los ovarios.

Mitosis: División celular característica de las células somáticas que produce dos células hijas con el mismo número de cromosomas y de la misma clase de la célula madre.

Morfométrico. Relativo a medidas de la forma de un individuo. Las proporciones del cuerpo. Relaciones de talla de varios caracteres morfológicos de un animal.

Neonato: es el posterior a la eclosión o al parto, en tiburones, probablemente dura de un mes a seis semanas, son individuos libres nadadores sin ó con una cicatriz umbilical en el caso de las especies placentadas, o los que tienen una longitud cerca del tamaño de nacimiento en el caso de las especies aplacentadas u ovovivíparas. Para las especies placentadas el estadio de neonato termina cuando se cierra la cicatriz umbilical.

Oocito: Célula sexual femenina en fase de crecimiento y que experimenta la meiosis.

Ooplasma. Citoplasma del oocito. Matriz donde se encuentran todas las inclusiones que se desarrollan durante el proceso de maduración del oocito.

Ovario: Glándula genital femenina en la que tiene lugar la ovogénesis.

Ovario externo: Se caracteriza porque tiene los oocitos expuestos sobre el estroma. Este ovario es característico de la familia Carcharhinidae y Sphyrnidae.

Oviducto: Tubo por el cual se conducen los óvulos del ovario al útero. En los vertebrados es un remanente del conducto o canal de Muller.

Palangre. Arte de pesca conformado por una línea reina de la que cuelgan pequeñas líneas con anzuelo y carnada.

Pelágicos: Son los organismos que viven en la columna de agua propiamente dicha, sin que sea necesaria su interacción con el fondo marino, pudiéndose separar entre nectónicos, con capacidad de auto locomoción y planctónicos que son aquellos con una capacidad de movimiento muy limitada o incluso nula, por lo que resultan transportados por las corrientes y las olas.

Saco vitelino: bolsa embrionaria que contiene sustancias alimenticias de las que se nutre el embrión o la larva.

Tercer membrana: Es la cubierta que protege al huevo fecundado; en especies vivíparas placentarias esta membrana es muy delgada y transparente.

Vitelo: Conjunto de sustancias almacenadas en el interior de un huevo para la nutrición del embrión. Material nutritivo en forma de gránulos, presente en el citoplasma de un óvulo.

Viviparidad aplacentaria: El desarrollo embrionario se realiza dentro del cuerpo de la madre; el embrión se alimenta de vitelo del ovocito y también puede recibir alimento por parte de la madre, pero sin que exista una conexión directa con ella.

Viviparidad Placentaria: El desarrollo embrionario se realiza en el cuerpo de la madre y existe una conexión entre el embrión y la madre a través de una pseudoplacenta por la cual le transmite alimento y a su vez el embrión expulsa sus desechos metabólicos.

Zona radiata. Zona pelucida. Membrana del oocito de apariencia estriada, compuesta de una capa interna y otra externa y que se forma cuando las primeras inclusiones lipídicas aparecen en el oocito.

RESÚMEN

Los peces cartilaginosos incluyen diversas especializaciones reproductivas, entre las cuales se pueden distinguir dos modos reproductivos: la oviparidad y la viviparidad con sus tipos aplacentados y placentados. Entre las especies ovíparas y vivíparas se presentan ciertas adaptaciones morfológicas en las estructuras reproductivas, principalmente en los ovarios, glándulas oviducuales y úteros. El objetivo del presente estudio es analizar y comparar la morfología externa y celular de las estructuras reproductivas en hembras de tiburones y rayas con diferentes modos reproductivos. Las muestras fueron obtenidas de la pesquería artesanal en diferentes campos pesqueros de B.C.S. Se analizó el aparato reproductor, tanto macroscópica como microscópicamente, de hembras grávidas pertenecientes a siete especies de tiburones y cinco de rayas. Los ovarios presentaron diferencias entre modos reproductivos, encontrándose unas especies con ovarios pareados y otras con un solo ovario funcional. Se observó una glándula oviducal altamente diferenciada, principalmente en las especies ovíparas. Para el tiburón placentado *Sphyrna zygaena* y el tiburón ovíparo *Cephaloscyllium ventriosum*, se encontró esperma almacenado en las glándulas oviducuales, siendo este resultado un primer registro para estas especies. Los úteros presentaron adaptaciones morfológicas principalmente en especies vivíparas placentadas, donde la formación de compartimentos uterinos indicó adaptaciones que facilitan el transporte de nutrientes de la madre al embrión. Histológicamente se observaron cambios a nivel celular, principalmente en la glándula oviducal y el útero según los diferentes modos de reproducción. Existen diferencias estructurales en úteros de tiburones aplacentados con tiburones placentados ya que en aplacentados, los epitelios que poseen permiten transporte de sustancias al embrión, mientras que en placentados el intercambio se hace por el cordón umbilical. La anatomía y microscopía del aparato reproductor en elasmobranquios marcan una tendencia a la alta adaptación y especialización que los hacen únicos entre los vertebrados.

Palabras clave: elasmobranquios; modos reproductivos; aparato reproductor; adaptaciones morfológicas.

ABSTRACT

Cartilaginous fishes have several reproductive strategies, among which can be distinguished two reproductive modes: oviparity and viviparity, which can be divided into placental and aplacental. Among oviparous and viviparous species certain morphological adaptations in reproductive structures can be seen, principally in the ovaries, oviducal glands and uteri. The objective of the present study was to analyze and compare the external and internal morphology of reproductive structures in female sharks with different reproductive modes. Samples were obtained from the artisanal fisheries in different fishery camps in B.C.S. We analyzed the reproductive tract of pregnant females belonging to seven species of sharks and five species of rays. Ovaries presented differences among the reproductive modes; some species had paired ovaries while others had only one functional ovary. A highly differentiated oviducal gland was observed, especially among oviparous species. For the placental shark *Sphyrna zygaena* and the oviparous shark *Cephaloscyllium ventriosum*, we found sperm stored in the oviducal glands, this results are a first record for these species. Uteri presented morphological adaptations, principally among viviparous placental species, among which the formation of uterine compartments indicated adaptations that facilitate the transport of nutrients from the mother to the embryo. Histological changes were observed in the oviducal glands and uteri according to the different reproduction modes. There were structural differences in the uteri in the aplacental and placental sharks. In aplacental, the epithelia allowed the transport of substances to the embryo, where as in placental species the exchange is through the umbilical cord. The macroscopic and microscopic anatomy in the reproductive tract in elasmobranchs marks a trend towards adaptation that makes them unique among vertebrates.

Key words: Sharks, reproductive modes, reproductive tract, morphological adaptations.

1. INTRODUCCIÓN

La Clase Chondrichthyes (peces cartilagosos) es el grupo más antiguo de vertebrados acuáticos mandibulados vivos; es un grupo diverso que incluye aproximadamente de 900 a 1100 especies de tiburones, rayas y quimeras (Wourms & Demski, 1993). Existen alrededor de 375 a 500 especies de tiburones que son asignados en ocho órdenes: Carcharhiniformes (56% de especies), Squaliformes (22%), Orectolobiformes (8%), Lamniformes (4%); el 8% restante lo conforman los órdenes Hexanchiformes, Pristiophoriformes, Squatiniformes y Heterodontiformes (Compagno, 1990). Las rayas o batoideos están conformadas por cinco órdenes que incluyen cerca de 494 a 572 especies. Se encuentran las pertenecientes a Rajiformes (44%), Myliobatiformes (35%), Rhinobatiformes (11%) y Pristiformes (1%) (Compagno, 1990).

Los peces cartilagosos son un grupo con una amplia variedad de historias de vida, la cual está relacionada con la diversidad de estrategias reproductivas que exhiben (Daly & Wilson, 1983). Entre los elasmobranquios se presentan dos modos reproductivos: la oviparidad y la viviparidad donde se pueden distinguir formas aplacentadas y placentadas (Otake, 1990; Hamlett & Koob, 1999).

a. OVÍPARIDAD

La oviparidad es la condición más primitiva presente en los elasmobranquios. Aproximadamente el 40% de las especies de tiburones y todas las rayas espinosas son ovíparos (Hamlett & Koob, 1999), entre estos los pertenecientes a las familias de tiburones Heterodontidae, Scyliorhinidae y Orectolobidae, y en las rayas, las del orden Rajiformes (Carrier *et al.*, 2004).

Las especies ovíparas depositan huevos grandes que contienen suficiente vitelo para alimentar al embrión en su desarrollo y permitirle emerger como un organismo completamente formado. En dichas especies, los huevos están cubiertos por

envolturas fuertes y de consistencia coriácea que se depositan en el sustrato. Esencialmente todos los nutrientes necesarios para el desarrollo embrionario hasta la eclosión están contenidos dentro del huevo, aunque posiblemente el agua, minerales y otros solutos pueden ser obtenidos del medio externo (Hamlett & Koob, 1999). Una vez finalizado el periodo de gestación, las crías emergen rompiendo la cápsula, la cual es producida en la glándula oviducal localizada en la región anterior del tracto reproductivo (Hamlett & Koob, 1999). De acuerdo con Koob *et al.* (1986), la formación de las cápsulas requiere de 12 a 24 horas en especies ovíparas y una vez formadas entran en la porción uterina del tracto reproductivo, donde permanecen por algunos días antes de ser depositadas en el medio externo. En algunas especies las cápsulas del huevo son rectangulares; éstas generalmente tienen tendrilos y filamentos pegajosos que hacen que el huevo se adhiera a una estructura o sustrato cuando son incubados.

Existen dos tipos de oviparidad: oviparidad extendida y oviparidad retenida. Casi todas las especies ovíparas presentan oviparidad extendida en la cual grandes huevos son fertilizados, encapsulados, depositados y después de un periodo de aproximadamente 15 meses eclosionan. En este modo reproductivo casi todo el desarrollo embrionario ocurre dentro del huevo. La oviparidad retenida es menos frecuente, en ésta los huevos son retenidos en el oviducto y el desarrollo procede por largo tiempo antes que sean liberados en el ambiente (Compagno, 1988, Compagno, 1990). Géneros como *Galeus* y *Halaaelurus*, son ejemplos de este tipo de oviparismo. Otake (1990) indica que posiblemente este modo de oviparidad haga parte de la transición del oviparismo al viviparismo.

Existen evidencias que indican que, en algunos grupos de condriictios, el oviparismo es secundario y derivado de un ancestro vivíparo (Dulvy & Reynolds, 1997). Esto indica que, en determinadas circunstancias, las ventajas evolutivas comúnmente atribuidas al viviparismo (protección de las crías, control del medio de desarrollo embrionario) entre los elasmobranquios son superadas por las brindadas por el oviparismo (Lucifora, 2003).

b. VIVÍPARIDAD

Las formas vivíparas retienen los embriones en el útero durante todo el periodo de desarrollo; así los embriones nacen completamente desarrollados. La mayoría de los tiburones son vivíparos (60%) y casi la mitad de las especies de rayas (Compagno, 1990). Entre las familias de tiburones que presentan alguna forma de viviparidad se encuentran la Carcharhinidae, Sphyrnidae, Squalidae, Triakidae y Lamnidae (Compagno, 1999). En los batoideos, las familias Pristidae, Rhinobatidae, Platyrrhinidae, Narcinidae, Torpedinidae, Narkidae, Hypnidae, Urolophidae, Potamotrygonidae, Dasyatidae Gymnuridae, Myliobatidae, Plesiobatidae, Hexatrygonidae, Rhinopteridae y Mobulidae son vivíparas (Compagno, 1999). En los tiburones y rayas existentes, se observan diversos modos de viviparismo. Existen aquellos en que el embrión se nutre exclusivamente de sus propias reservas de vitelo (formas aplacentadas) y los que reciben alimento directamente de la madre (formas placentadas).

i). Viviparidad aplacentaria

La viviparidad aplacentaria es la forma más común de reproducción de los tiburones. No se forma una conexión placentaria entre la madre y el embrión. Anteriormente era conocido como ovoviviparidad. Los huevos, ricos en vitelo, eclosionan en el útero antes de que los embriones estén totalmente desarrollados. Así, los embriones continúan entonces su desarrollo en el útero sin formar una conexión placentaria con la madre y nacen después de que su desarrollo se ha completado. Los embriones son alimentados con vitelo almacenado en un saco vitelino el cual está unido al embrión por un cordón vitelino, ambas estructuras son totalmente absorbidas antes del nacimiento. Amplias formas de desarrollo ocurren dentro de este modo reproductivo y Wourms (1977) separó tres grupos: viviparidad aplacentaria con dependencia de vitelo, con oofagia y/o canibalismo intrauterino y con trofonemata.

- **Viviparidad aplacentaria con dependencia de vitelo.**

Esta forma está representada por los grupos Squaliformes, Hexanchiformes, Squatiniformes, algunos Orectolobiformes, algunos Carcharhiniformes y grupos de batoideos primitivos. Los embriones dependen del vitelo depositado en el huevo al momento de la ovulación mientras que son retenidos en el útero pero no reciben cuidado adicional por parte de la madre durante la gestación (Carrier *et al.*, 1994). A medida que van creciendo, el vitelo va siendo consumido. En el momento del nacimiento, el vitelo ha sido absorbido completamente y es cuando la madre expulsa las crías.

- **Viviparidad aplacentaria con oofagia.**

En elasmobranquios oófagos, el ovario crece de forma considerable, frecuentemente supera los 5kg (Gilmore *et al.*, 1983; Gilmore, 1993). Los oocitos de los tiburones oófagos son pequeños, generalmente de 5 a 7 mm de diámetro; el embrión depende del vitelo por corto tiempo, quizá solo por un par de semanas. Cuando los embriones tienen cerca de 5cm de longitud, comienzan a ingerir los otros oocitos dentro del útero; estos pequeños embriones tienen dientes precoces que les permite romper los oocitos e ingerir su contenido. Los embriones se alimentan en un principio del saco vitelino y después de oocitos sin fertilizar y los almacenan en la porción cardiaca del estómago. La oofagia ocurre en todos los tiburones del orden Lamniformes (Compagno, 1990; Gilmore, 1993), ejemplos de éstos incluyen al tiburón zorro *Alopias superciliosus*, *Alopias pelagicus*, *Alopias vulpinus*; tiburón mako *Isurus oxyrinchus* y el sarda *Lamna nasus* (Moreno & Moron, 1992; Francis & Stevens, 2000).

- **Viviparidad aplacentaria con canibalismo intrauterino.**

Los tiburones representativos de este modo de reproducción son *Odontaspis taurus* y *Odontaspis ferox* (tigre arenero), en el cual el primer embrión desarrollado en cada útero se alimenta de los demás embriones y de los oocitos fertilizados (Gimore *et al.*, 1983). Este tipo de desarrollo puede facilitar el desarrollo de embriones grandes y así prepararlo para su estilo de vida depredadora (Wourms, 1977).

- **Viviparidad aplacentaria con Villi uterinos ó trofonemata.**

En algunas rayas es común esta forma de viviparismo donde los embriones reciben alimento de la madre pero no a través de la placenta. En el interior del útero los huevos están protegidos por una membrana fina dentro de la cual cada embrión experimenta su desarrollo; existe una sustancia nutritiva al que hace referencia el término trofonemata. Éstas son unas extensiones filamentosas del epitelio uterino que secreta una sustancia llamada “leche uterina”, la cual puede ser ingerida y absorbida por el embrión por filamentos branquiales externos (Conrath, 2004).

ii). Viviparidad placentaria.

La viviparidad placentaria es el modo más avanzado de reproducción en los elasmobranquios. En algunas especies, el desarrollo embrionario se lleva a cabo en compartimentos uterinos en los cuales el embrión depende inicialmente del vitelo almacenado y posteriormente son alimentados por la madre a través de una conexión placentaria y es orientado gradualmente y preparado para su nacimiento. Poco tiempo antes del nacimiento el embrión tiene la forma y la coloración de un neonato con las mismas características morfológicas de los adultos (Márquez-Farías, 2002). El embrión posee un cordón umbilical que crece hasta formarse un tubo de unos 20 cm de largo, el cual contiene tres vasos: la arteria umbilical, la vena umbilical y en medio de las dos últimas, el canal vitelino. En algunas especies es completamente liso (*Carcharhinus spp.*). El cordón umbilical también puede presentar ornamentaciones con apéndices arborescentes o *appendiculata* (*Sphyrna*) (Hamlett *et al.*, 1985).

Las estrategias reproductivas en elasmobranquios vivíparos también han sido clasificadas de acuerdo a las relaciones tróficas (material nutritivo) entre la madre y el embrión (Hamlett & Koob, 1999).

Las especies **lecitotróficas** son aquéllas en las cuales los embriones se alimentan exclusivamente a partir de las reservas de vitelo existentes en el oocito (formas aplacentadas con dependencia de vitelo). Por el contrario, en las especies **matrotróficas** los embriones reciben aportes de nutrientes adicionales por parte de la madre. Se pueden distinguir varios tipos de matrotrofismo: el histotrofismo (aplacentados con trofonemata), la oofagia, la adelfofagia o canibalismo intrauterino y la placentación (Hamlett & Koob, 1999). En las especies histotróficas, la nutrición embrionaria se realiza mediante la elaboración de una sustancia nutritiva, llamada "histótrofo", por parte de estructuras especializadas del epitelio uterino llamadas trofonemata. Los embriones oófagos se alimentan de oocitos no fecundados que la madre continua produciendo y transportando a los úteros hasta la finalización del periodo de gestación. Al menos en una especie, la oofagia está precedida por la adelfofagia, en la que el embrión más grande se alimenta de los embriones en desarrollo más pequeños para después alimentarse de oocitos no fecundados (oofagia). En las especies placentarias se forma una verdadera conexión entre el saco vitelino embrionario y el epitelio del útero materno, a través de la cual la madre pasa nutrientes al embrión (Lucifora, 2003).

Anatómicamente, el aparato reproductor de elasmobranquios corre antero-posteriormente y se sitúa en la porción dorsal de la cavidad abdominal pegado a la columna vertebral. El órgano epigonal es pareado y hacia la porción anterior de la cavidad abdominal se encuentran las gónadas. Entre especies ovíparas y vivíparas se presentan ciertas adaptaciones morfológicas las cuales las hacen características, entre ellas el desarrollo de los ovarios en general son pareados y simétricos, pero en algunas especies vivíparas sólo el ovario derecho es funcional. La morfología del ovario se relaciona con el modo de reproducción de las especies y del grado a la cual las crías dependerán de los nutrientes de la hembra (Dodd, 1983). En la mayoría de

elasmobranquios se desarrollan dos oviductos funcionales. El oviducto superior es corto y lleva a una glándula oviducal altamente diferenciada; en este órgano se llevará a cabo la fecundación y el encapsulamiento del huevo y el almacén de esperma en algunas especies (Wourms, 1977). La parte posterior del oviducto se divide en una región larga de pared delgada, el útero, donde ocurre la gestación del embrión hasta que esté listo para ser expulsado a través de la cloaca (Hoyos, 2003; Soria, 2003). En especies ovíparas, el útero cubre la cápsula del huevo y su estructura consta de pequeños pliegues. En vivíparos placentados, el estado de diferenciación de la placenta y la formación de compartimentos uterinos puede indicar adaptaciones morfológicas las cuales facilitan el transporte de nutrientes y productos de desecho (Hamlett & Hysell, 1998). El éxito evolutivo de los elasmobranquios se debe en gran parte a estas adaptaciones reproductivas. Las más significativas son la fertilización interna y la producción de pequeñas cantidades de crías grandes, las cuales eclosionan o nacen como tiburones o rayas miniatura activos y totalmente formados, aumentando así su oportunidad de sobrevivir (Castro, 1983).

Los elasmobranquios constituyen el principal grupo de peces cartilaginosos que se explotan en aguas de México (Castillo - Géniz *et al.*, 1998); sin embargo, en la última década la producción de tiburones ha ido disminuyendo en abundancia mientras que las capturas de rayas se ha incrementando sistemáticamente. La susceptibilidad de los elasmobranquios a la explotación pesquera hace indispensable para los administradores pesqueros, el conocimiento de los periodos reproductivos de las especies sujetas a explotación comercial, y de aquellas que se consideran recursos potenciales (Walker, 2004). Es importante resaltar que todavía se desconoce la situación actual de numerosas especies, incluso en aguas donde las pesquerías comerciales operan regularmente y, aunque no se conoce su biología, ya se encuentran clasificadas como vulnerables (IUCN, 2010). Existen pocos estudios relacionados a los modos reproductivos en elasmobranquios. La mayoría se basan en descripciones de la morfología externa del aparato reproductor de las hembras;

sin embargo no se ha estudiado con mayor detalle las estructuras a nivel celular y en menor medida la comparación entre ovíparos y vivíparos.

Dado lo limitado de los estudios realizados en este ámbito, es necesario conjugar toda esta información con el fin de conocer los aspectos anatómicos y estructurales que presentan los elasmobranquios para determinar, qué especies podrían ser explotadas comercialmente de acuerdo a sus características biológicas como son: la baja fecundidad, la madurez sexual tardía, el crecimiento somático lento, entre otras; y así aportar las bases para la realización de planes de manejo sustentable de este tipo de pesquería.

2. ANTECEDENTES

Los modos reproductivos en los elasmobranquios han sido revisados por diversos autores y categorizados en varias vías. Schlernitzauer & Gilbert (1966) describieron aspectos de la placentación y gestación del tiburón martillo *Sphyrna tiburo*. Realizaron observaciones del sistema reproductor de once especímenes colectados en las Bahamas, junto con un análisis histológico del cordón vitelino y útero e indicaron que aunque el saco vitelino es la única membrana extraembrionaria encontrada en tiburones vivíparos, la relación estructural y funcional entre el saco vitelino y la pared uterina varía ampliamente entre los miembros de este grupo.

Wourms (1977), divide la caracterización de la reproducción de Condrictios en ovíparos y vivíparos. Además, hace la división de los vivíparos en aplacentados y placentados. La viviparidad aplacentaria incluye especies cuyos embriones son:

- 1) Dependientes de reservas de vitelo
- 2) Oófagos
- 3). Análogos de placenta.

En 1981 este mismo autor, clasificó la reproducción de condrictios por relaciones tróficas entre la madre y el embrión. Estos grupos están compuestos por 1). Viviparidad facultativa y, 2). Viviparidad obligatoria. La viviparidad obligatoria está dividida en lecitotróficos (los embriones se alimentan exclusivamente a partir de las reservas de vitelo) y matrotrotróficos (los embriones reciben aportes de nutrientes adicionales por parte de la madre: el histotrofismo, la oofagia, la adelfofagia y la placentación) (Wourms, 1981).

Teshima (1981) utilizó un sistema de clasificación similar de no placentados y placentados. Dividió las formas no placentadas en dos categorías, de acuerdo con la presencia o ausencia de compartimentos uterinos. Asimismo, indicó que la placentación es temporal y morfológicamente se divide en dos tipos: una se establece durante la mitad de la gestación y el segundo tipo, se establece después de la implantación.

Otake (1990) hizo una clasificación de los modos reproductivos en tiburones, mencionó la función de los tejidos y estructuras reproductivas en hembras y utilizó un sistema de clasificación similar de no placentados y placentados, dividiéndolos en dos categorías basadas en la presencia o ausencia de compartimentos uterinos.

Se han realizado estudios más específicos en cuanto a la descripción de determinadas estructuras en una especie en particular. Entre estos se destacan los realizados por Gilmore *et al.* (1983) quienes estudiaron la reproducción y desarrollo embriológico de *Odontaspis taurus*, describieron el canibalismo intrauterino en la especie. Así mismo, Capapé *et al.* (1990), realizaron observaciones acerca del desarrollo embrionario de *Squatina squatina* y *Squatina oculata*. Pratt (1988) describió la estructura de la gónada entre carcharhínidos, sphyrnidos, lamnidos y encontró que existen por lo menos tres tipos diferentes de testículos (radial, diamétrico y compuesto) y dos tipos de ovarios.

Pratt (1993) estudió el almacén de espermatozoides en las glándulas oviducuales en once especies de tiburones de la costa oeste del Atlántico Norte y encontró tres patrones distintos de inseminación de acuerdo al tiempo de residencia: sin almacenamiento, almacenamiento breve (semanas a meses) y almacenamiento prolongado (meses a años).

En 1998, Hamlett & Hysell realizaron una descripción detallada de las especializaciones del útero en elasmobranchios demostrando una variedad de adaptaciones estructurales y fisiológicas asociadas con el modo reproductivo utilizado en las especies que estudiaron, donde incluyeron especies ovíparas (*Raja erinacea* y *Raja eglanteria*); vivíparos aplacentados con dependencia de vitelo (*Squalus acanthias*); con oofagia y canibalismo intrauterino (*Carcharias taurus*); con trofonemata (*Urolophus jamaicensis*) y, vivíparos placentados (*Rhizoprionodon terraenovae* y *Carcharhinus plumbeus*).

Entre los estudios más recientes destaca una descripción morfológica de la estrategia reproductiva en Lamniformes: Oofagia y Canibalismo Intrauterino y revisaron los patrones reproductivos de las especies y las relaciones filogenéticas entre lamniformes, realizada por Gilmore *et al.* (2005).

Hamlett *et al.* (2005) hicieron una descripción acerca de los Condriictios lecitotróficos y matrotroóficos, indicando modificaciones morfológicas en el útero de los mismos. De la misma manera, Hamlett *et al.* (2005) realizaron otra investigación acerca de la placentación en tiburones, describiendo las características de los compartimentos uterinos, la diversidad de la morfología de la placenta y cómo se desarrollan los embriones. En el mismo año, Hamlett, junto con otros autores, realizaron una revisión acerca de las glándulas oviducuales en Condriictios, describiendo cada zona que la compone y sus características tanto en algunas formas ovíparas como vivíparas. Concluyeron acerca de la existencia de la diversidad en la morfología de la envoltura del huevo dependiente del modo de reproducirse: las especies ovíparas producen la cáscara del huevo, las especies vivíparas con dependencia de vitelo producen una cápsula transitoria y las especies placentadas producen la envoltura del huevo.

Lutton *et al.* (2005) realizaron una revisión y descripción acerca del ovario de los elasmobranquios ovíparos y vivíparos y observaron algunas especies que presentan uno o dos ovarios funcionales, ovulación, ciclos ováricos y algunas recomendaciones para el manejo de las pesquerías.

Snelson Jr. *et al.* (2008) estudiaron la biología reproductiva de 13 especies de elasmobranquios pelágicos, entre ellos algunos miembros de las familias Alopiidae, Lamnidae, Carcharhinidae y Dasyatidae. Para cada especie registró información de la talla de nacimiento, periodo de gestación, talla y edad de madurez.

En México, gran parte de los estudios que se han realizado se basan principalmente en la biología reproductiva de determinadas especies tanto de tiburones como de rayas, así como su pesquería. Entre ellos se destacan el de Torres – Huerta (1999), quien describió la biología reproductiva del tiburón martillo *Sphyrna lewini*, a partir de

datos morfométricos, determinando la madurez sexual tanto en machos como en hembras. De la misma manera, Soria-Quiroz (2003), realizó una descripción anatómica e histológica del sistema reproductor de juveniles de la misma especie, contribuyendo así al conocimiento de la dinámica del ciclo reproductivo de la especie desde el punto de vista de los cambios morfológicos a nivel microscópico, siendo esta investigación la única que se ha enfocado más hacia la parte celular de las estructuras reproductivas.

Existen otros trabajos en relación a la biología reproductiva de algunas especies, aunque es evidente que la anatomía microscópica y células del aparato reproductor se describen de manera somera. Entre estos se destacan el trabajo de Hoyos-Padilla (2003) en el tiburón piloto *Carcharhinus falciformis*; Carrera-Fernández *et al.* (2010) con tiburón azul *Prionace glauca* y Bejarano-Álvarez *et al.* (2011a) cuya investigación se realizó con el tiburón martillo *Sphyrna lewini* en Oaxaca, y en la que se describe de forma detallada la estructura celular en las gónadas de machos y hembras.

Como se mencionó anteriormente, todavía se desconoce la situación actual de numerosas especies, incluso en aguas donde las pesquerías comerciales operan regularmente y, aunque no se conoce su biología, ya se encuentran clasificadas como vulnerables (IUCN, 2010).

Por lo que la información generada en este trabajo, permitirá llenar los huecos que existen en varias especies respecto a la reproducción, como ha sido indicado por la IUCN, que a largo plazo permitirá un manejo adecuado de la pesquería de estas especies pesqueras tan importantes para la pesca ribereña.

3. OBJETIVOS

a. OBJETIVO GENERAL

Caracterizar y comparar la anatomía macroscópica y microscópica de las principales estructuras reproductivas en algunas especies de hembras de elasmobranquios, capturadas en la pesca comercial y que presentan diferentes modos de reproducción. Aporta e incrementa nuevos conocimientos de las especies estudiadas, como referencia científica para el manejo sustentable de estos recursos.

b. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❏ Describir la anatomía y organografía del aparato reproductor de las hembras en cada modo de reproducción.
- ❏ Describir a nivel histológico cada uno de los órganos del aparato reproductor en los diferentes modos de reproducción en elasmobranquios.
- ❏ Comparar tanto macroscópica como microscópicamente, cada una de las estructuras reproductivas descritas entre modos reproductivos y entre tiburones y rayas.
- ❏ Analizar los modos reproductivos en elasmobranquios desde el punto de vista pesquero y de conservación.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

a. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se ubicó de los $27^{\circ}41'17.85''\text{N}$ – $110^{\circ}14'14.54''\text{W}$ a los $23^{\circ}26'18.06''\text{N}$ – $114^{\circ}53'35.08''\text{W}$ frente a la costa occidental de Baja California Sur, cubriendo desde Bahía Tortugas hasta Punta Lobos (Todos Santos) y, la punta norte de la Isla Cerralvo (Bahía de La Ventana) ($24^{\circ} 22'24.04''\text{N}$ - $109^{\circ} 55'53.44''\text{W}$) (Fig.1). Los muestreos se realizaron durante 2007 a 2011, mediante la captura proveniente de la pesca artesanal de tiburones.



Figura 1. Área de estudio. Localización de los campos pesqueros en la costa occidental de B.C.S. De norte a sur: Bahía Tortugas, Punta Abreojos, Las Barrancas, Bahía Magdalena, San Lázaro, Punta Lobos y en el Golfo de California, Isla Cerralvo.

La costa occidental de la Península de Baja California Sur es un área muy dinámica, influenciada por la Corriente de California, de origen templado-frío, la Contracorriente Sub-superficial de California y la corriente Nor-ecuatorial con características tropicales (Rodríguez-Romero *et al.*, 2008). Estas condiciones favorecen la presencia de especies de peces de afinidad tropical, templada y especies transicionales templado-cálidas (Castro-Aguirre & Torres-Orozco, 1993). La región costera occidental de la península de Baja California se caracteriza por presentar un clima templado a templado frío tanto por su latitud como por el efecto de la Corriente de California, que se mueve en dirección sur a lo largo de la costa. La Corriente de California es una rama del giro anticiclónico del Pacífico Norte y fluye superficialmente hacia el ecuador (Lavaniegos & Hereu, 2009). En la costa occidental de la península de Baja California ocurren surgencias costeras durante casi todo el año. Estos procesos se intensifican en el periodo de febrero a junio cuando predominan los vientos del noroeste. La extensión de una surgencia costera puede alcanzar hasta 50 km fuera de la costa (Simpson, 1987). Estos procesos altamente fluctuantes son efectos importantes para el ecosistema ya que acarrear nutrientes a la capa superficial quedando estos disponibles para la producción orgánica primaria (Gómez & Vélez, 1982). En los ecosistemas de surgencias costeras se producen condiciones óptimas para el abastecimiento de nutrientes a través de un transporte vertical de agua subsuperficial a la zona eufótica, favoreciendo a especies herbívoras de la comunidad zooplanctónica que representan los primeros eslabones para una cadena trófica (Lavaniegos *et al.*, 2002).

Los elasmobranquios distribuidos ampliamente en la zona de estudio se reproducen y la aprovechan como refugio para neonatos durante una parte del año (áreas de crianza). De acuerdo con Villavicencio-Garayzar (1993 a, b, c; 1995; 1996; Downton-Hoffmann, 1996), las especies más comunes en la zona de Bahía Magdalena son: *Narcine entemedor*, *R. productus*, *Gymnura marmorata*, *Z. exasperata*, *Carcharhinus obscurus* y *Dasyatis longa*.

b. TRABAJO DE CAMPO

Los organismos utilizados para la descripción y análisis de órganos reproductores se obtuvieron de diferentes campos pesqueros de Baja California Sur. Para la descripción anatómica del aparato reproductor de las hembras en cada modo reproductivo se tuvo en consideración lo siguiente:

i) **Identificación de la especie.** Realizada en el lugar de desembarque, donde se utilizaron las claves para la identificación de tiburones de Castro (1983) y Martínez-Ortiz (2010).

ii) **Sexo.** Se tuvieron en cuenta para este estudio solamente las hembras grávidas.

iii) **Medidas morfométricas.** Con una cinta métrica de plástico se obtuvo la longitud total (LT) en centímetros (distancia en línea recta entre la punta de la cabeza o morro del animal y la punta del lóbulo superior de la aleta caudal, colocando la cola en posición natural) y en el caso de las rayas, también se midió el ancho del disco. El tamaño y condición de los órganos internos se analizaron y midieron. Las estructuras reproductivas se fijaron en formol al 10% para su posterior análisis en el laboratorio.

c. DESCRIPCIÓN DEL APARATO REPRODUCTOR

En campo, se tuvieron en cuenta características externas e internas de las estructuras reproductivas, así como la condición, forma, irrigaciones (Fig. 2). Asimismo, se consideraron los siguientes parámetros morfológicos para el análisis:

i). **Ovario.**- Forma, largo, presencia de oocitos en desarrollo, diámetro promedio del oocito más grande, si presentó un ovario funcional o los dos, asociación con el órgano epigonal.

ii). **Útero.**-Forma, largo o extensión, presencia de embriones en desarrollo y/o cápsulas uterinas, vellosidades, vascularización, si hay o no compartimentos

intrauterinos. En los casos donde se encontraron huevos, cápsulas ó embriones, éstos también fueron descritos.

iii). **Glándula oviducal y oviducto.**- Ancho, forma, color e irrigaciones.

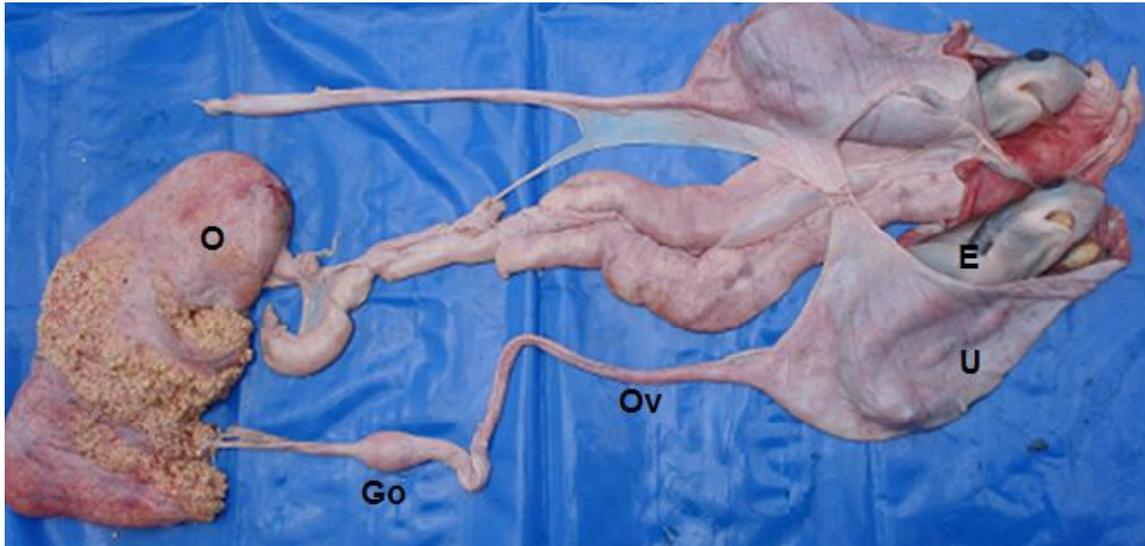


Figura 2. Aparato reproductor de tiburón indicando las estructuras a estudiar (O: ovario; Go: glándula oviducal; Ov: oviducto; U: útero; E: embrión).

d. HISTOLOGÍA

Una vez realizada la descripción anatómica del sistema reproductor, se procedió a realizar los cortes histológicos de las estructuras reproductivas descritas. Estos cortes fueron de 3 a 5 micras aproximadamente y se hicieron en la parte anterior, media y posterior de cada estructura (ovario, glándula oviducal, oviducto y útero). En el caso de los úteros que presentaban embriones, se realizaron cortes del cordón vitelino en el caso de los vivíparos aplacentados con dependencia de vitelo. Para los vivíparos placentados, se realizaron cortes del cordón umbilical de los embriones así como de los compartimentos intrauterinos y de la membrana que cubría los embriones.

El análisis de la anatomía basado en la descripción y función de los tejidos se realizó en el Laboratorio de Morfofisiología del CICIMAR y se utilizó la técnica descrita por Martoja & Martoja (1970). Para esto las muestras fueron lavadas para eliminar el exceso de formol y se colocaron en alcohol al 70% durante 2 o 3 días. Una vez transcurrido este tiempo, se deshidrataron mediante cambios sucesivos de alcohol a concentraciones crecientes en un procesador de tejidos e incluidas en Paraplast (marca). Los cortes transversales (de 3 a 5µm) se realizaron con un micrótopo para ser colocados en los portaobjetos; para la tinción se colocaron las muestras previamente en una estufa con el fin de fundir la parafina excedente para luego teñirlas para su posterior análisis en el microscopio óptico. Se utilizaron dos métodos de tinción: tinciones topográficas e histoquímicas. Las topográficas incluyen la tinción con Hematoxilina-Eosina, útiles para observar la estructura microscópica por efecto de contraste de los colorantes; mientras que para las histoquímicas se utilizó la técnica del Azul Alciano, la cual sirve para mostrar polisacáridos, particularmente glucógeno.

El análisis histológico consistió en determinar los tipos de tejidos y sus características como: distribución, abundancia, su organización, forma y tamaño. De la misma forma se realizó el análisis citológico. Se tuvo en cuenta tanto tipos celulares como su distribución, con el fin de comparar las diferencias o similitudes de cada una de las estructuras del aparato reproductor de las hembras en cada modo de reproducción, y para dar seguimiento a cambios morfológicos que se presenten para relacionarlo con aspectos de la fisiología de los órganos y tejidos.

5. RESULTADOS

Las muestras fueron obtenidas de la pesquería artesanal en diferentes campos pesqueros de Baja California Sur, por lo que se trata de especies de importancia comercial en las diferentes zonas. Se analizó el aparato reproductor de hembras que presentaron diferentes modos de reproducción pertenecientes a siete especies de tiburones agrupadas en seis familias (Tabla1) y cinco especies de rayas agrupadas en cuatro familias (Tabla 2). Asimismo, en la tabla se indica el estatus que tiene cada una de estas especies de acuerdo a la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, 2011).

Tabla 1. Especies de tiburones con diferentes modos de reproducción analizadas en este estudio.

FAMILIA	ESPECIE	MODO REPRODUCTIVO	UICN *
Scyliorhinidae	<i>Cephaloscyllium ventriosum</i> (tiburón inflado)	OVÍPARO	MP
Squalidae	<i>Squalus acanthias</i> (tiburón espinoso)	APLACENTADO CON DEPENDENCIA DE VITelo	VU
Triakidae	<i>Galeorhinus galeus</i>	APLACENTADO CON DEPENDENCIA DE VITelo	VU
Alopiidae	<i>Alopias superciliosus</i> (tiburón zorro)	APLACENTADO CON OOFAGIA	VU
Carcharhinidae	<i>Prionace glauca</i> (tiburón azul)	PLACENTADO	RB/CA
Sphyrnidae	<i>Sphyrna zygaena</i> (cornuda prieta)	PLACENTADO	VU
Sphyrnidae	<i>Sphyrna lewini</i> (cornuda barrosa)	PLACENTADO	EN

(*UICN: MP: menor preocupación; VU: vulnerable; CA: casi amenazado; EN: en peligro).

Tabla 2. Especies de rayas con diferentes modos **reproductivos** analizados en este estudio.

FAMILIA	ESPECIE	MODO REPRODUCTIVO	UICN *
Rajidae	<i>Raja velezi</i> (raya chillona)	OVÍPARO	DI
Rhinobatidae	<i>Rhinobatos glaucostigma</i> (raya guitarra)	APLACENTADO CON DEPENDENCIA DE VITELLO	DI
Rhinobatidae	<i>Zapteryx exasperata</i> (raya guitarra pinta)	APLACENTADO CON DEPENDENCIA DE VITELLO	DI
Gymnuridae	<i>Gymnura marmorata</i> (raya mariposa)	APLACENTADO CON TROFONEMATA	DI
Dasyatidae	<i>Dasyatis longa</i> (raya látigo)	APLACENTADO CON TROFONEMATA	DI

(*UICN: DI: datos insuficientes).

Las especies que se eligieron para este estudio son importantes componentes de las pesquerías del Pacífico mexicano. Como se observa en las tablas 1 y 2, las especies marcadas con letras rojas son aquellas en las que se tiene escasa información acerca de su biología y por ende, menos en lo que respecta a la biología reproductiva, en particular a las formas de reproducción, por esto se resaltó la importancia de estas especies en este estudio, dado el aporte biológico, pesquero y para la conservación de estos recursos.

En el caso de las rayas, la información acerca de su pesquería, biología y conservación es aún escasa, sin embargo la pesquería de estas especies ha aumentado considerablemente en la última década especialmente en las áreas de la costa occidental de la península de Baja California y en el Golfo de California dado la disminución en las poblaciones de tiburones (Castillo-Géniz, 2007). Las más representativas en la producción regional pertenecen a las familias *Myliobatidae*, *Rhinopteridae*, *Dasyatidae* y *Rajidae* de las cuales en este estudio se abarcaron las tres últimas familias.

a. ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS DEL APARATO REPRODUCTOR EN HEMBRAS DE ELASMOBRANQUIOS

En la gran diversidad de modos reproductivos en elasmobranquios existen variaciones morfológicas y fisiológicas. A continuación se explican cada una de las estructuras reproductivas que se analizaron tanto macroscópica como microscópicamente.

i). El Ovario en elasmobranquios

Como en otros vertebrados, el ovario de los elasmobranquios produce oocitos durante la oogénesis, adquiere y acumula nutrientes a través de la vitelogénesis, y sintetiza y secreta hormonas en sus ciclos. Sin embargo, el conocimiento de estos procesos en elasmobranquios es más escaso que en vertebrados mayores (Lutton *et al.*, 2005). En este estudio se observó que los ovarios estaban relacionados con el órgano epigonal, por lo que se realizó un corte transversal a éste y al parecer parte de su función es hematopoyética y sostén (Fig. 3).

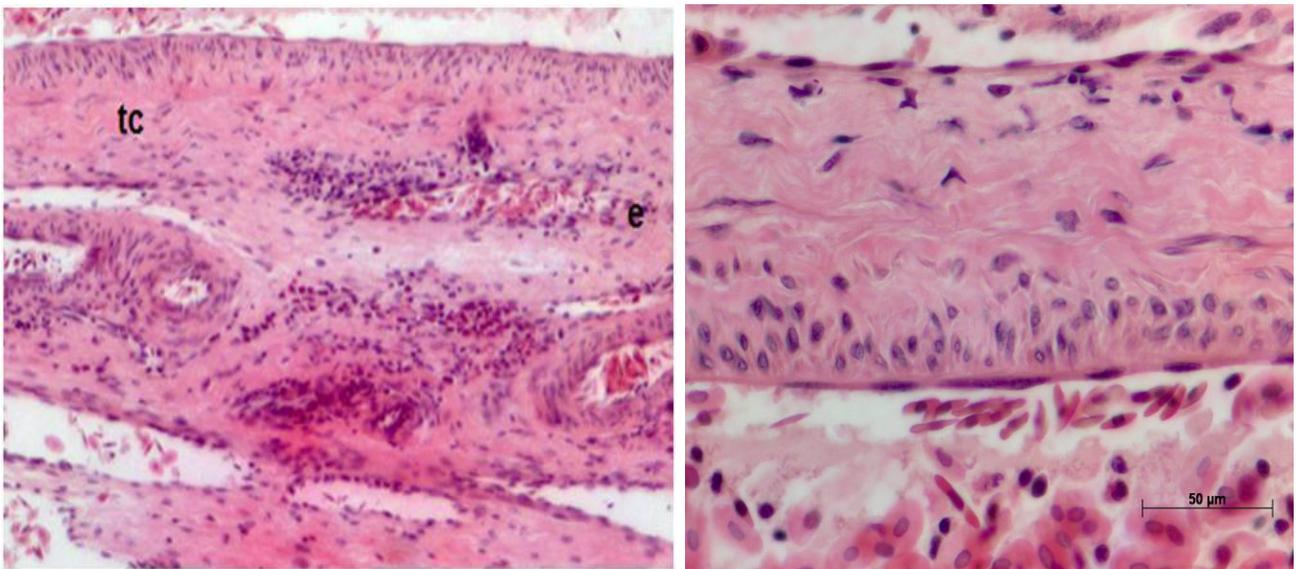


Figura 3. Corte transversal del órgano epigonal (tc: tejido conjuntivo; e: eritrocitos aplanados). Tinción H-E. 100X. 400X.

En el tiburón ovíparo *Cephaloscyllium ventriosum*, sólo el ovario derecho es el funcional y es de tipo externo. Está cubierto por el órgano epigonal que lo protege y a su vez está muy irrigado. El ovario presentó oocitos en diferentes estadios de desarrollo sin embargo estos son de gran tamaño (2 cm de diámetro el más grande) respecto a los oocitos que produce una especie vivípara (Fig. 4).



Figura 4. Ovario del tiburón inflado, *Cephaloscyllium ventriosum* mostrando (A) oocitos vitelogénicos en desarrollo y (B) oocitos pre-ovulatorios.

Histológicamente se observó en *Cephaloscyllium ventriosum* la presencia de la zona pelúcida, separa los oocitos de la pared del folículo, es como una lámina basal entre la zona granulosa y las tecas externa e interna. La teca externa está embebida en fibras de colágeno. Se observaron los alvéolos corticales, que son una acumulación de mucopolisacáridos que forman el corion hasta la fertilización. La capa granulosa presentó un epitelio cúbico simple que, según Estrada & Uribe (2002) sus células sintetizan estrógenos (Fig. 5).

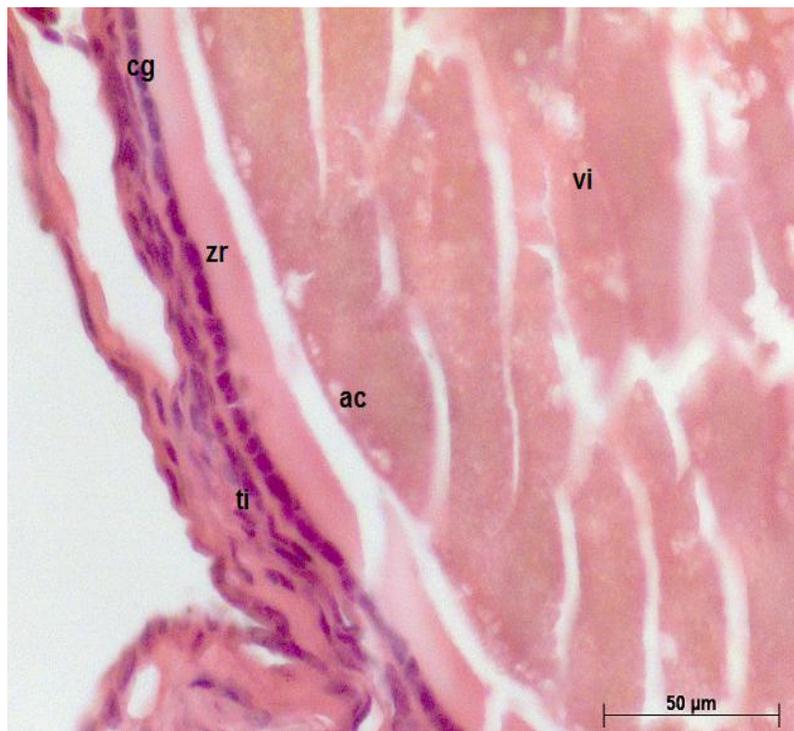
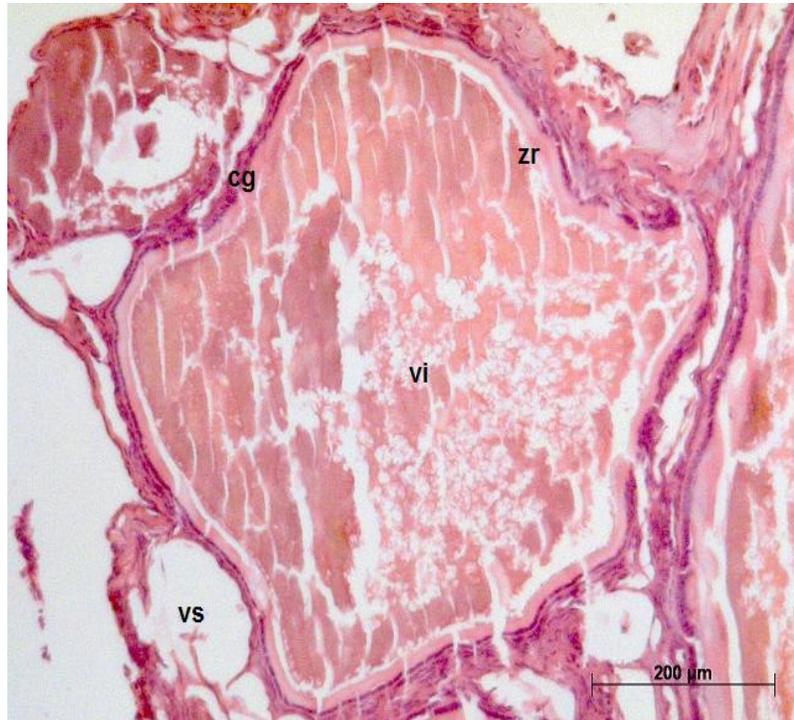


Figura 5. Corte transversal de ovario de tiburón ovíparo *Cephaloscyllium ventriosum* (vi: vitelo; cg: capa granulosa; zr: zona radiata ó pelúcida; vs: vaso sanguíneo; tc: tejido conjuntivo; ti: teca interna; ac: alvéolos corticales). Tinción H-E 100X. 400X.

En el caso de la raya ovípara *Raja velezi*, se observaron dos ovarios de tipo externo y funcionales, claramente distinguibles y ampliamente vascularizados. Cubiertos en su totalidad por el órgano epigonal, observándose oocitos en diferentes estadios, cuyo oocito más grande midió 3.3 cm de diámetro. El ovario derecho presentó oocitos de mayor tamaño respecto al ovario izquierdo (Fig. 6).

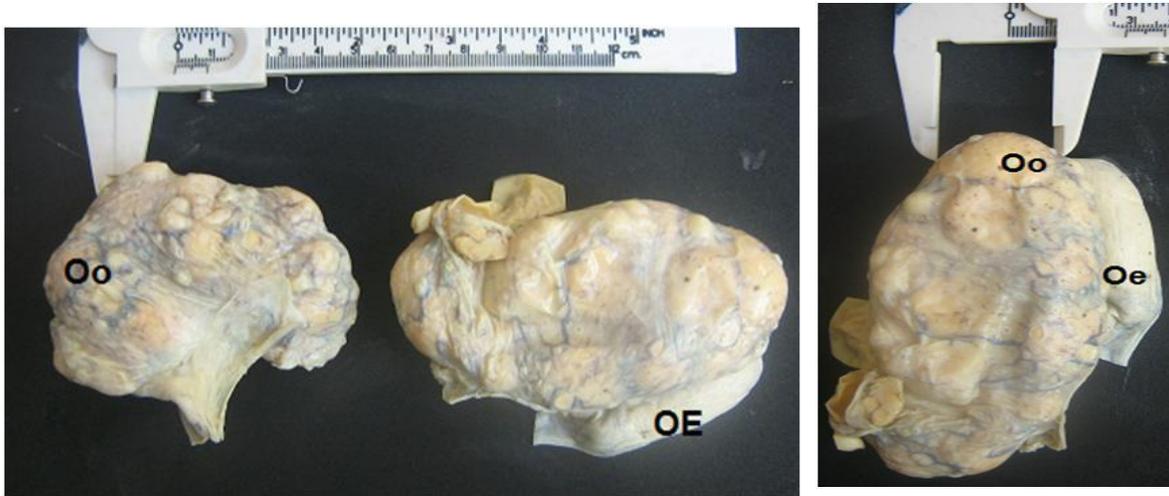


Figura 6. Ovarios de la raya chillona, *Raja velezi* (Oo: oocitos; Oe: órgano epigonal).

Estructuralmente *Raja velezi*, presentó en el ooplasma formación de vitelo en diferentes estadios, formas y tamaños, indicando de esta manera el inicio de desarrollo de estos gránulos de vitelo. Esto concuerda con las observaciones macroscópicas, donde los oocitos se encontraron en diferentes fases de desarrollo, siendo el más grande de 3.3 cm de diámetro. Asimismo, se observaron zonas donde se encontraron células sanguíneas correspondientes al órgano epigonal, ya que éste protegía el ovario. Los alveolos corticales se observaron claramente en la parte basal del corion (zona pelúcida). El ovario estuvo rodeado de epitelio germinativo ciliado con células redondeadas en la base del epitelio. Bajo el epitelio, se observó una densa capa de tejido conectivo con abundantes células sanguíneas (Fig. 7).

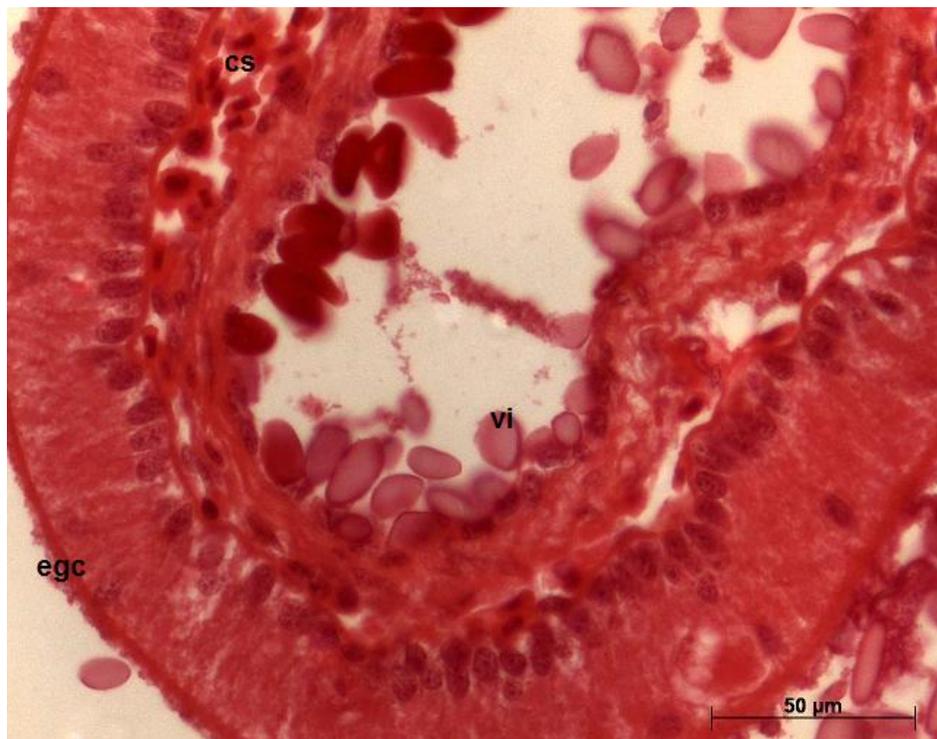
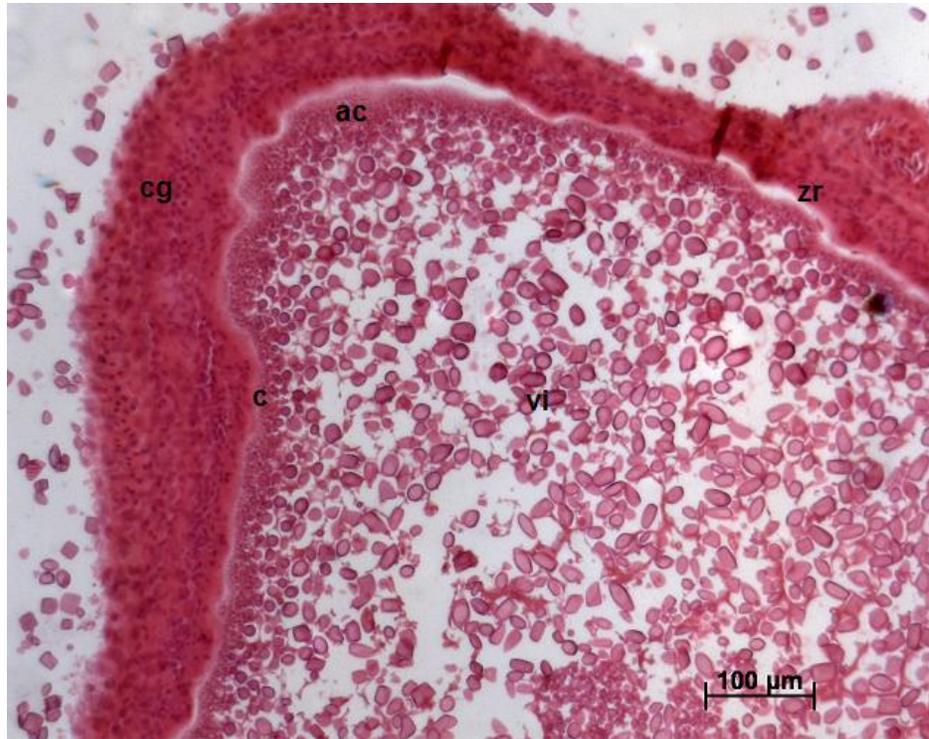


Figura 7. Corte transversal de ovario de la raya ovípara *Raja velezi* (vi: vitelo; cg: capa granulosa; zr: zona radiata ó pelúcida; ac: alvéolos corticales; c: corion; egc: epitelio germinativo ciliado; cs: células sanguíneas). Tinción H-E 100X. 400X.

El tiburón espinoso *Squalus acanthias*, cuyo modo de reproducción es vivíparo aplacentado con dependencia de vitelo, presentó dos ovarios funcionales cubiertos por tejido conectivo que protege a los oocitos que son de gran tamaño (2 a 3.5 cm de diámetro) (Fig. 8). De acuerdo con Pratt (1988), los ovarios de *Squalus acanthias* son de tipo externo y están suspendidos directamente en el mesovarium (porción del ligamento del útero que cubre los ovarios) donde el órgano epigonal está reducido o ausente.



Figura 8. Ovarios con oocitos del tiburón espinoso, *Squalus acanthias*.

Estructuralmente, se observaron abundantes células sanguíneas y tejido conjuntivo en el ovario de *Squalus acanthias*. No se diferenciaron las zonas que limitan al oocito por lo que se cree que el corte fue longitudinal y sólo abarcó el mesovarium y el tejido conectivo que rodeaba dichos ovarios (Fig. 9).

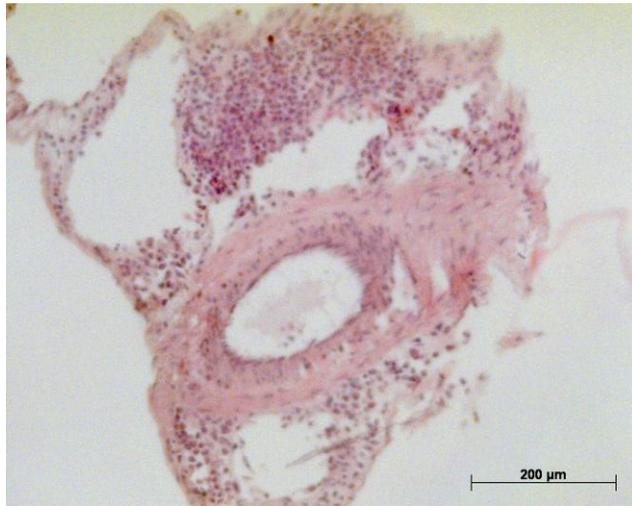


Figura 9. Corte longitudinal de ovario de tiburón aplacentado *Squalus acanthias* con dependencia de vitelo. Tinción H-E 100X.

Contrario al tiburón aplacentado, las rayas aplacentadas guitarra pinta *Zapteryx exasperata* y la guitarra *Rhinobatos glaucostigma*, presentaron ovarios y oocitos más pequeños respecto al tiburón espinoso (2.3 cm y 1.5 cm de diámetro respectivamente). Los ovarios también fueron de tipo externo y funcional, y se encontraron adheridos al extremo anterior del órgano epigonal que los cubría en su totalidad (Fig. 10).

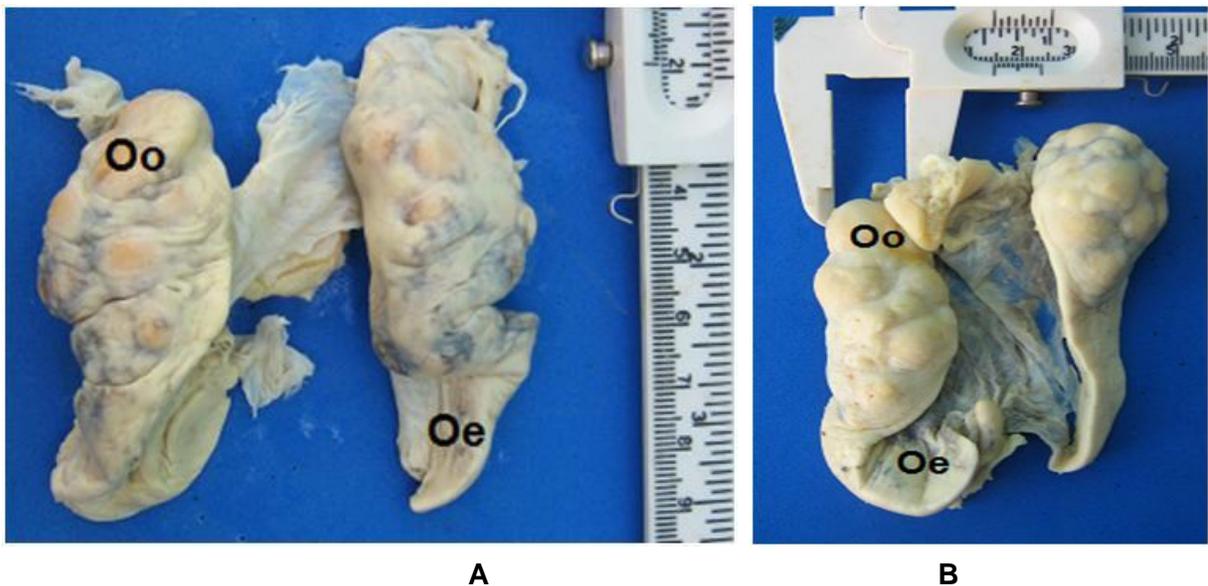


Figura 10. Ovarios y oocitos de rayas aplacentadas con dependencia de vitelo: (A) raya guitarra pinta, *Zapteryx exasperata*, (B) raya guitarra, *Rhinobatos glaucostigma* (Oo: oocitos; Oe: órgano epigonal).

En el caso de las rayas, en este estudio solo se realizó el análisis histológico de la raya guitarra *Rhinobatos glaucostigma*. Estructuralmente el ovario de la raya guitarra presentó un epitelio folicular formado por una capa de células planas o cúbicas, que pueden ser columnares o pseudoestratificadas durante la vitelogénesis y bordeado por tejido conjuntivo laxo. La cápsula conjuntiva y la zona albugínea estuvieron vascularizadas (vasos sanguíneos). También se observó actividad del vitelo en el ooplasma (Fig. 11), aunque con la técnica de Azul Alciano no se distinguió el tejido, debido a que no hubo afinidad al colorante.

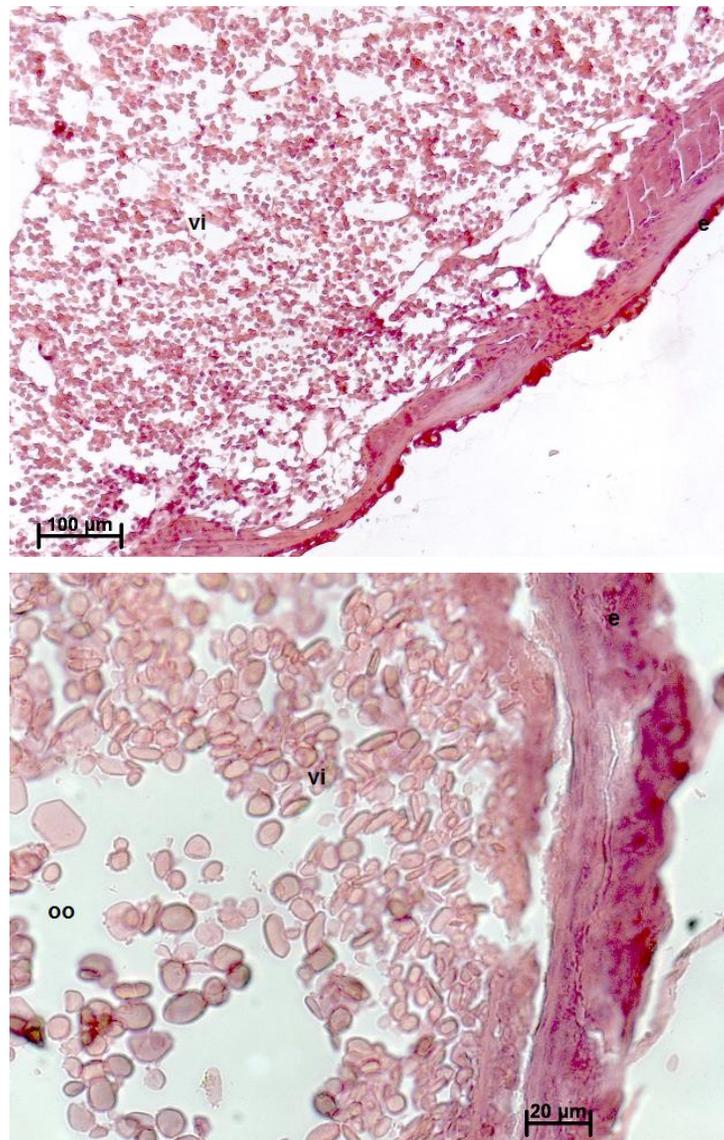


Figura 11. Estructura del ovario de la raya guitarra *Rhinobatos glaucostigma* (vi: vitelo; oo: ooplasma; e: epitelio folicular con células planas). Tinción H-E. 100X. 400X.

En contraste, el tiburón zorro, *Alopias superciliosus*, cuyo modo reproductivo es vivíparo aplacentado con oofagia, presentó un ovario característico, por su gran tamaño (40 cm de largo aproximadamente), con numerosos oocitos vitelogénicos de tamaños pequeños (4 mm de diámetro), a diferencia de los existentes en los demás modos reproductivos (Fig. 12).



Figura 12. Ovario simple del tiburón zorro *Alopias superciliosus* (Oo: oocitos; Oe: órgano epigonal).

Para el tiburón zorro no se realizó análisis histológico de ninguna de sus estructuras reproductivas debido a que sólo se contó con una muestra congelada, lo que impidió hacer la histología debido al daño estructural producido por la congelación.

Respecto a las rayas con trofonemata, la mayoría de las son vivíparas aplacentadas, y sólo el ovario izquierdo es funcional (*Urolophus*, *Dasyatis*) (Hamlett, 1999). Es así como se observó tanto en la raya mariposa de California, *Gymnura marmorata* como en la raya látigo *Dasyatis longa*, en ésta el ovario izquierdo es el funcional (9 cm de largo) mientras, el derecho es casi vestigial (4 cm largo aproximadamente), ambos cubiertos por el órgano epigonal. Sin embargo, se observaron diferencias entre las dos especies; en *Gymnura marmorata*, el ovario presentó oocitos de gran tamaño en diferentes estadios de desarrollo, mientras que en *Dasyatis longa*, el ovario está cubierto por tejido y es difícil diferenciar completamente los oocitos. Una posible explicación a esto es que los especímenes de la raya mariposa estaban grávidas, mientras que en la raya látigo no (Fig. 13).

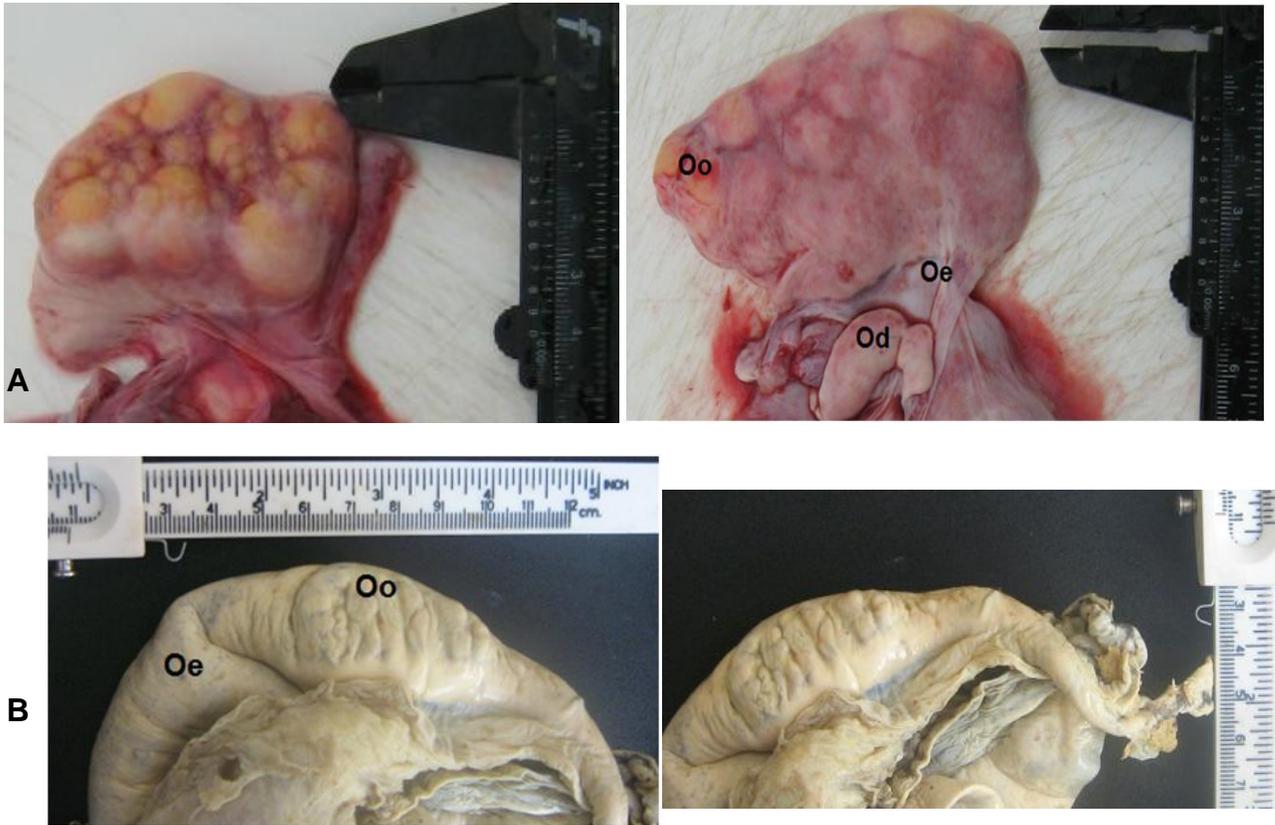


Figura 13. Ovario izquierdo funcional de rayas con trofonemata (A) raya mariposa *Gymnura marmorata*, se observa el ovario derecho casi vestigial; (B) raya látigo *Dasyatis longa* (Oo: oocitos; Oe: órgano epigonal; Od: ovario derecho).

Histológicamente, las dos especies de rayas estudiadas con trofonemata presentaron el mismo patrón en cuanto a las células encontradas en la zona granulosa. Tanto en *G. marmorata* como en *D. longa* la capa granulosa presentó células calciformes secretoras de diferentes tipos y tamaños, con grandes núcleos. En algunas zonas del epitelio se observó secreción de vitelo de diferente tamaño y forma, así como células sanguíneas (capilares) (Fig. 14). Estas rayas presentaron características particulares con respecto a otras especies, ya que no se había observado un ovario similar a las rayas estudiadas. En la técnica de azul alciano, dichas células calciformes secretoras tuvieron afinidad al colorante (Fig. 14B).

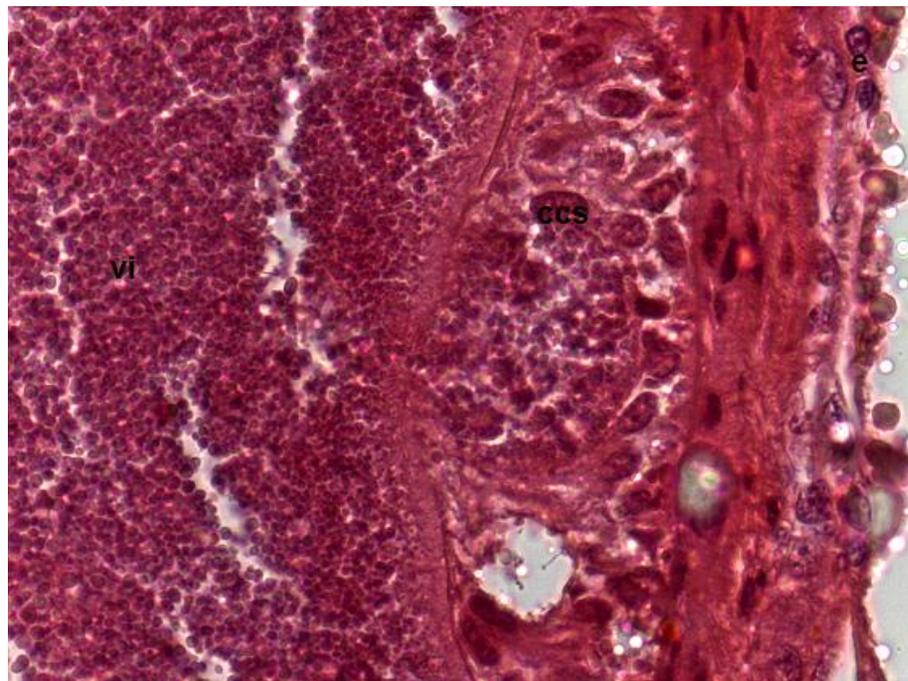
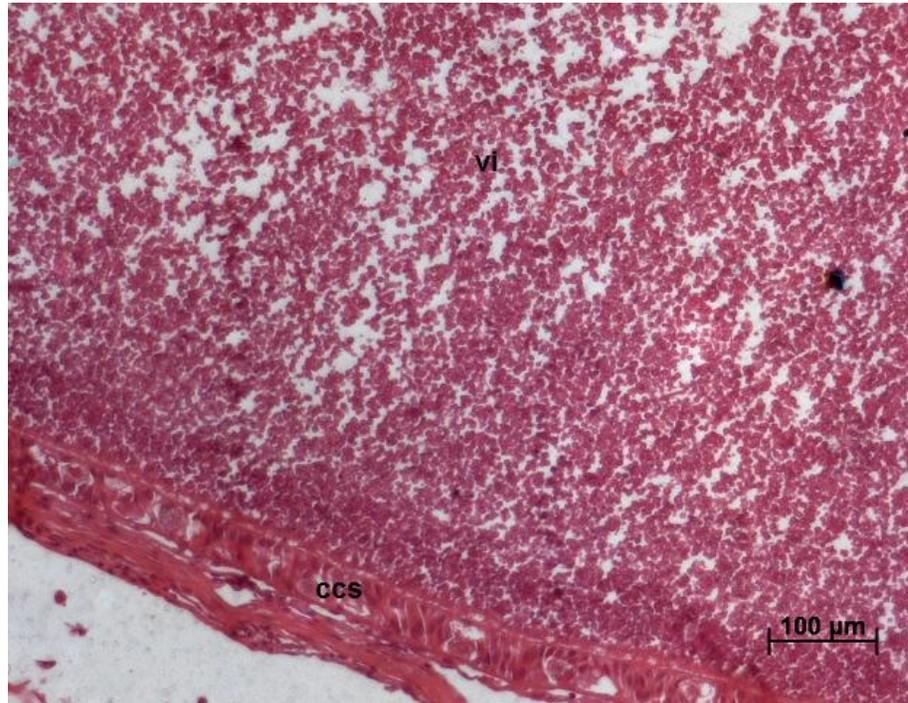


Figura 14 A. Estructura del ovario de las rayas que presentan trofonemata: raya guitarra de California *Gymnura marmorata*. Tinción H-E. 100X. 400X (vi: vitelo; ccs: células caliciformes secretoras; e: eritrocitos).

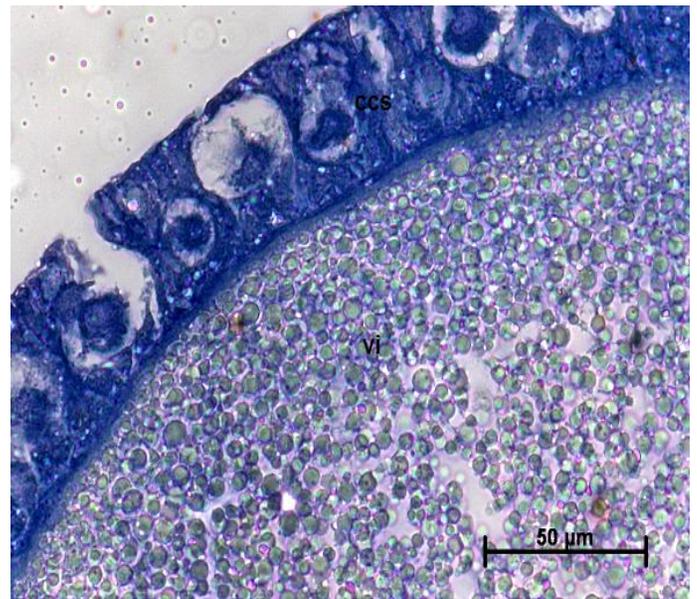
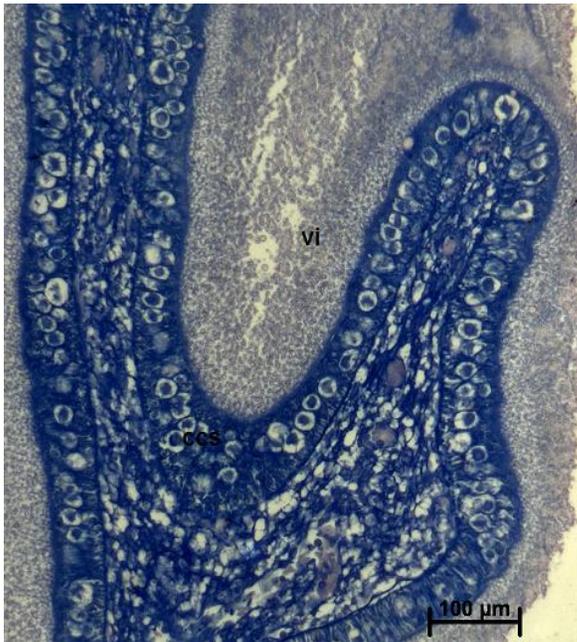
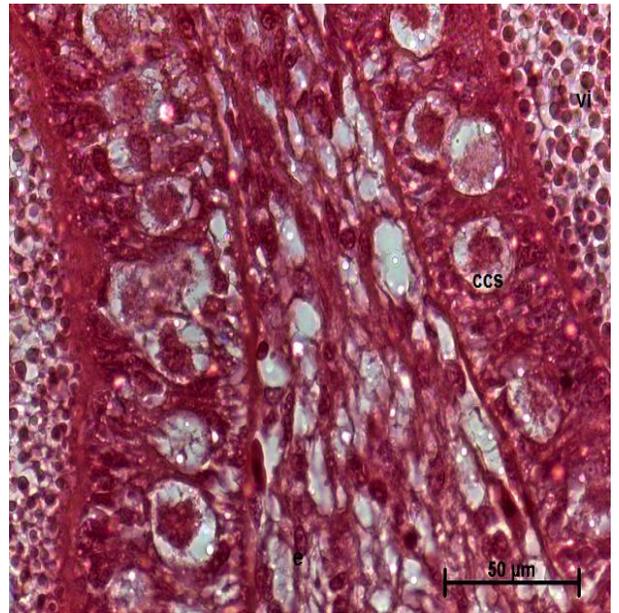
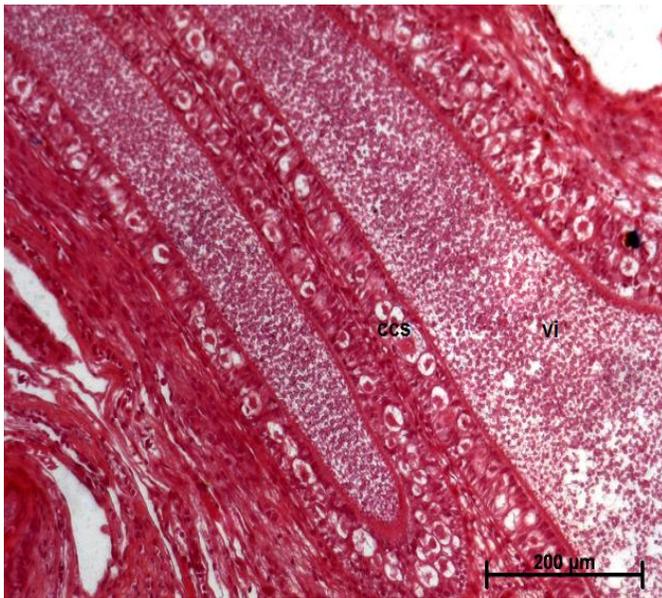


Figura 14 B. Estructura del ovario de las rayas que presentan trofonemata: raya látigo *Dasyatis longa*. Tinción H-E. Tinción azul alciano. 100X. 400X (vi: vitelo; ccs: células caliciformes secretoras; e: eritrocitos).

En cuanto a los vivíparos placentados se analizaron los aparatos reproductores del tiburón azul *Prionace glauca*, la cornuda prieta *Sphyrna zygaena* y la cornuda barrosa *Sphyrna lewini*, estas especies presentaron ovario simple de tipo externo funcional. En todos los casos el ovario derecho fue funcional y el izquierdo vestigial o ausente y embebido en el órgano epigonal que cubrió los oocitos mientras se desarrollaban (Fig. 15). Las tres especies presentaron tamaños de ovarios similares entre 17 y 20 cm de largo, y oocitos entre 20 y 30 mm de diámetro.

Entre las cornudas se observaron algunas diferencias, en general el ovario fue alargado y en su interior de color oscuro, con numerosos filamentos que rodeaban los oocitos. El tiburón azul también presentó un ovario alargado rodeado de tejido conjuntivo donde se encuentran embebidos numerosos folículos de diferentes cohortes. Observaciones similares fueron realizadas por Hamlett & Koob (1999) en carcharhinidos.



A



B



C

Figura 15. Ovario derecho funcional de tiburones vivíparos placentados: A) Cornuda prieta, *Sphyrna zygaena*; B) Cornuda barrosa, *Sphyrna lewini*; C) Tiburón azul, *Prionace glauca*.

Se analizó la estructura microscópica de la cornuda prieta *Sphyrna zygaena* donde se observaron las zonas que caracterizan al oocito. Se observaron inclusiones lipídicas, las cuales fueron relativamente homogéneas; también se distinguieron claramente las tecas interna y externa que precedían a la zona granulosa. Asimismo, se observó un núcleo de gran tamaño en el centro del ooplasma. El oocito se encontró suspendido en abundante tejido conjuntivo que tuvo gran afinidad a la técnica de azul alciano (Fig. 16).

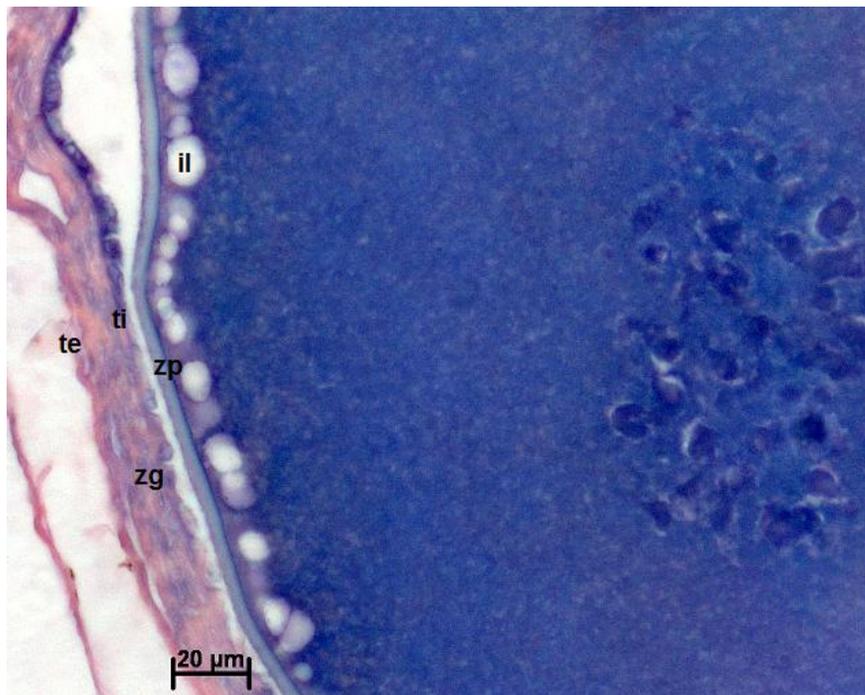


Figura 16. Estructura del ovario del tiburón vivíparo placentado *Sphyrna zygaena*. Tinción azul alciano. 100X. 400X (il: inclusiones lipídicas; zg: zona granulosa; zp: zona pelúcida; ti: teca interna; te: teca externa; tc: tejido conjuntivo).

ii). La glándula oviducal en elasmobranquios

Las glándulas oviducal en las especies ovíparas resultaron ser las de mayor tamaño en todas las hembras de los elasmobranquios revisados. En el tiburón inflado *Cephaloscyllium ventriosum*, las glándulas oviducal fueron de gran tamaño (4.5 cm de ancho), de forma redondeada y rodeadas por una membrana fibrosa delgada e irrigada (Fig. 17 A). Las glándulas oviducal en la raya chillona *Raja velezi* son de forma acorazonada, también eran de gran tamaño (6.5 cm de ancho) respecto al aparato reproductor (Fig. 17 B).

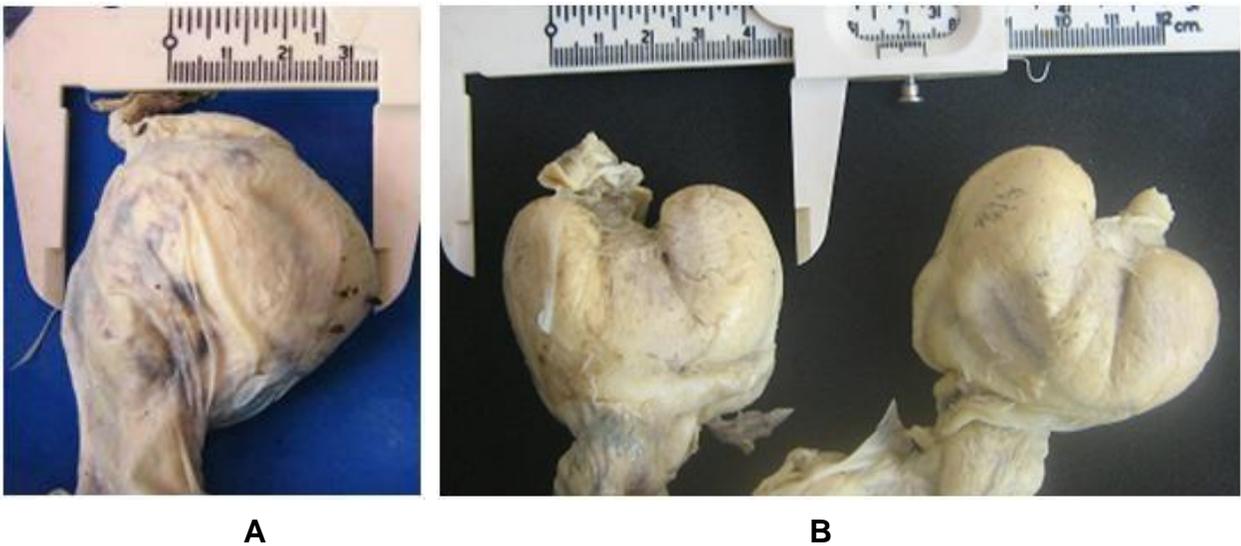


Figura 17. Glándulas oviducal en las especies ovíparas (A) tiburón espinoso *Cephaloscyllium ventriosum* (B) raya chillona *Raja velezi*.

En el tiburón inflado *C. ventriosum* se observó la presencia de los tendrilos (estructuras filamentosas que permiten que el huevo se sujete del sustrato) de la cápsula del huevo desde la parte posterior de la glándula oviducal hasta el útero donde se encontraron las cápsulas (Fig. 18).



Figura 18. Corte longitudinal de la glándula oviducal del tiburón ovíparo *Cephaloscyllium ventriosum* (Go: glándula oviducal; Ov: oviducto; t: tendrilos).

Estructuralmente, *C. ventriosum* (el tiburón espinoso) presentó adenómeros mixtos (tejido pluricelular glandular con una porción secretora y una conductora) de forma circular y alargada con vellosidades (cilios) hacia el lumen, hacia la parte posterior de la glándula oviducal, que es equivalente a las zonas de amortiguamiento y terminal, característica en elasmobranquios (Hamlett *et al.*, 2005) (Fig. 19 A). Con la técnica de azul alciano se observó una afinidad positiva, que marcó principalmente las células granulosas secretoras que se agruparon hacia el lumen del adenómero, sin embargo en la parte basal del mismo se observó producción de estos gránulos (Fig. 19 B). De acuerdo con Hamlett *et al.* (2005), en el tiburón ovíparo *S. canicula*, las células glandulares están distribuidas aleatoriamente entre las células columnares ciliadas, tal como ocurre en este caso con *C. ventriosum*.

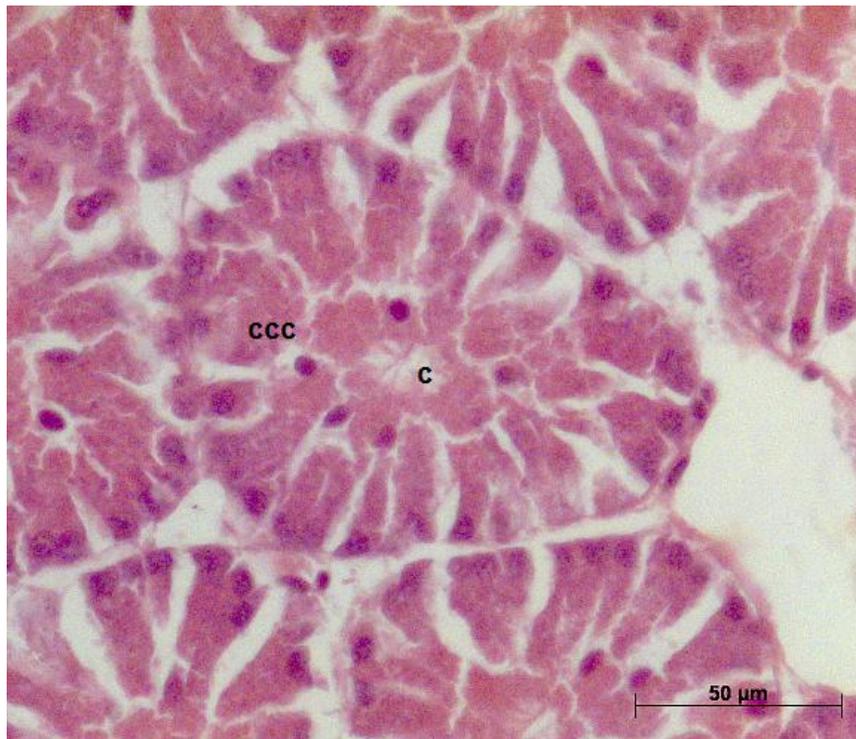
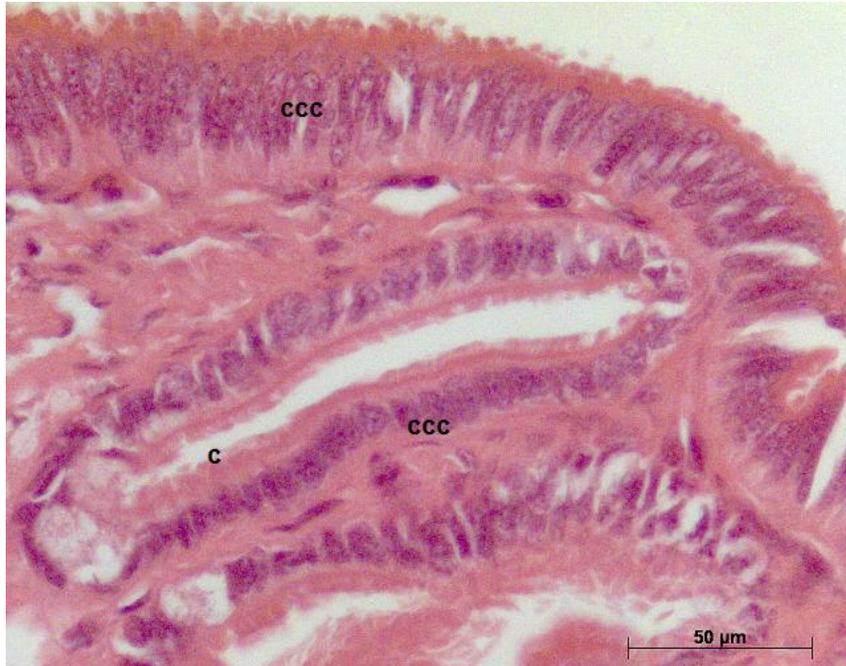


Figura 19 A. Corte transversal de la glándula oviducal del tiburón ovíparo *Cephaloscyllium ventriosum* (g: células granulosas secretoras; c: cilios; ccc: células columnares ciliadas) (A) Tinción H-E. 100X. 400X.

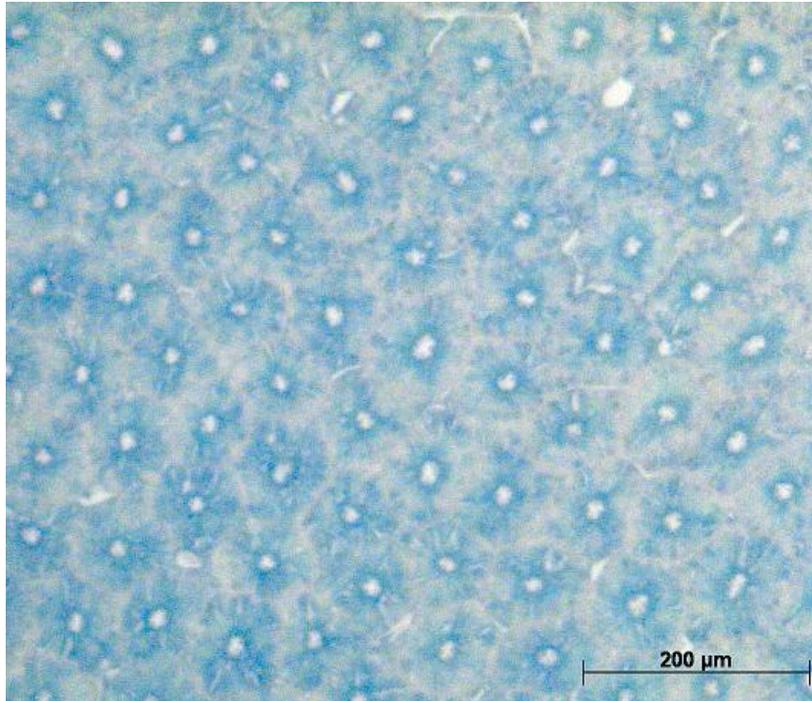


Figura 19 B. Corte transversal de la glándula oviducal del tiburón ovíparo *Cephaloscyllium ventriosum* (g: células granulosas secretoras; c: cilios; ccc: células columnares ciliadas) Tinción Azul Alciano.100X.

En especies aplacentadas con dependencia de vitelo, la glándula oviducal produce una cápsula del huevo delgada y transitoria. En el caso de los tiburones espinoso *Squalus acanthias* y soupfin *Galeorhinus galeus*, las glándulas oviducal fueron pequeñas (respecto a los ovíparos), en forma de corazón y se encontraban cubiertas, junto con los oviductos, por el abundante tejido conectivo (Fig. 20).

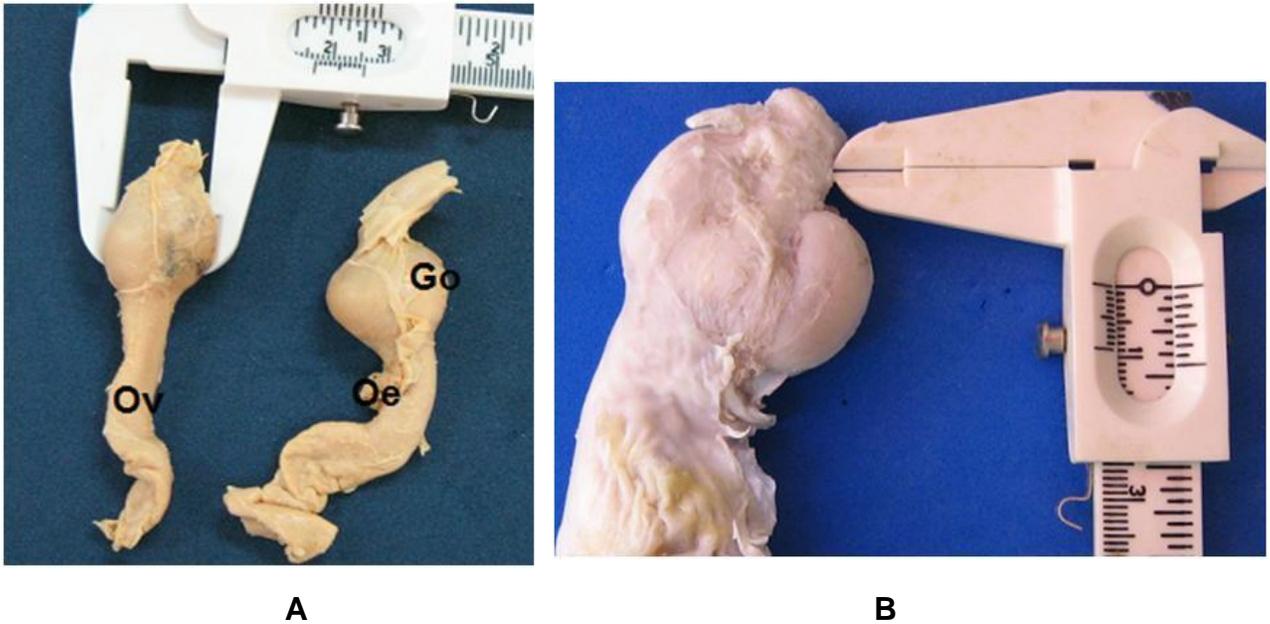


Figura 20. Glándulas oviducales y oviductos de tiburones vivíparos aplacentados con dependencia de vitelo: A). *Squalus acanthias*, B) *Galeorhinus galeus* (Ov: oviducto; Go: glándula oviducal; Oe: órgano epigonal; U: útero).

La estructura celular en las especies vivíparas aplacentadas con dependencia de vitelo es muy similar a la encontrada en las especies ovíparas. Al examinar los cortes transversales de los tiburones espinoso *Squalus acanthias* y soupfin *Galeorhinus galeus*, se encontró que poseen el mismo epitelio columnar mucoso y ciliado en su estructura, así como la cápsula conjuntiva con vasos sanguíneos. La estructura de la glándula oviducal del tiburón espinoso *S. acanthias* presentó un epitelio columnar ciliado que ayuda al movimiento del huevo y a desplazar la corriente mucosa dentro de la propia glándula oviducal. Este efecto se da por la acción de los dos tipos de células presentes (mucoso y ciliado). La cápsula conjuntiva presentó vasos sanguíneos al rededor de la glándula (Fig. 21 A). Se identificaron cuatro tipos de adenómeros: unos de forma casi circular, con afinidad a la coloración de hematoxilina-eosina; adenómeros alargados ubicados cerca de la cápsula conjuntiva; adenómeros circulares ubicados al borde del lumen ó conducto excretor de la glándula oviducal, y adenómeros alargados cerca de la cápsula conjuntiva con muchas células sanguíneas y afines al azul alciano indicando gran producción de secreciones mucosas (Fig. 21 B).

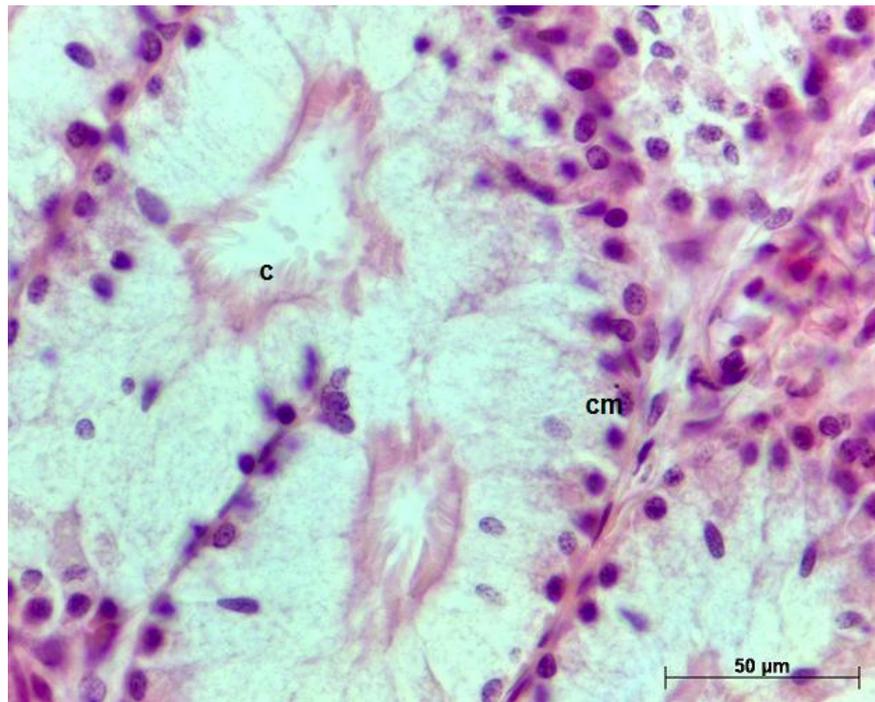
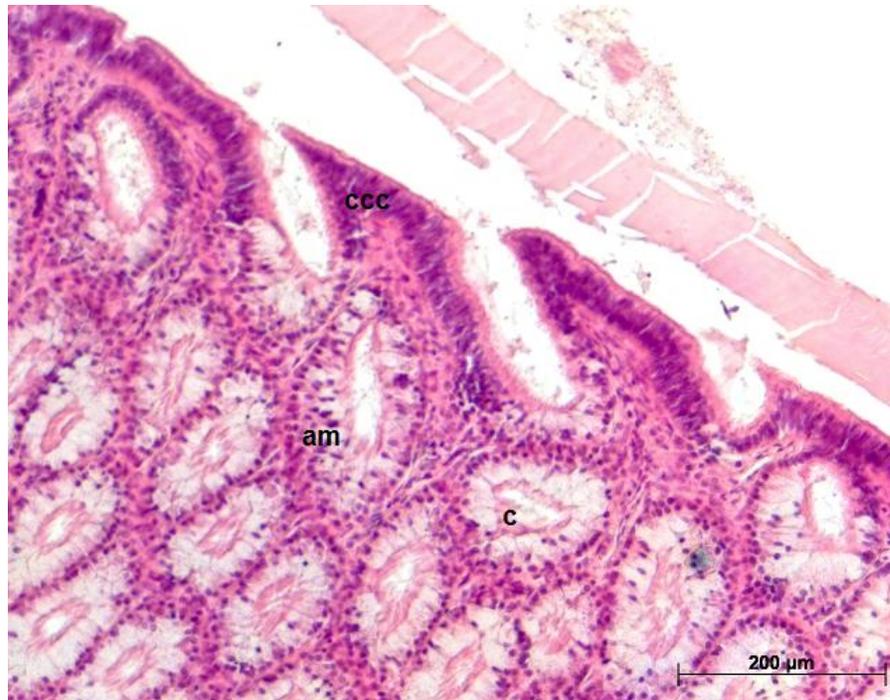


Figura 21 A. Estructura de la glándula oviducal del tiburón espinoso *Squalus acanthias* (am: adenómeros mucosos; ccc: células columnares ciliadas; c: cilios; cm: células mucosas). Tinción H-E. B). Tinción Azul Alciano. 100X. 400X.

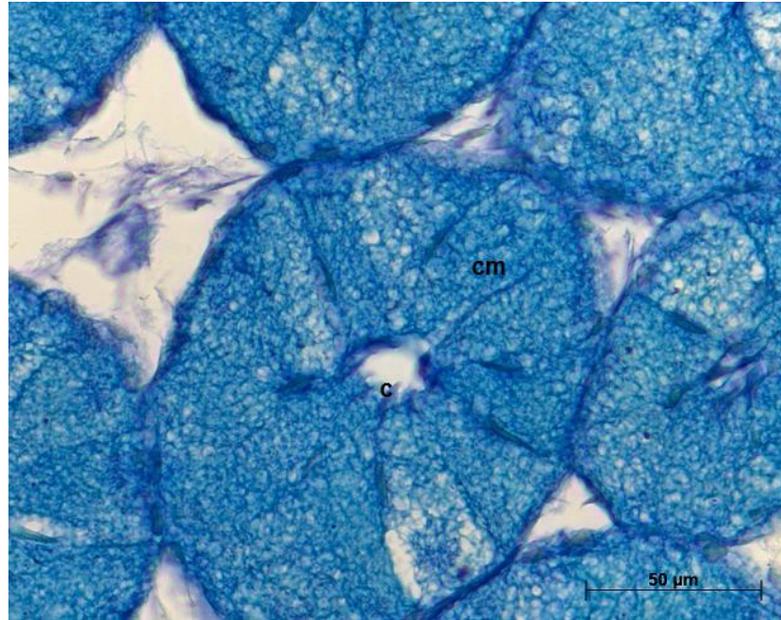


Figura 21 B. Estructura de la glándula oviducal del tiburón espinoso *Squalus acanthias* (am: adenómeros mucosos; ccc: células columnares ciliadas; c: conducto excretor o lumen; g: gránulos). Tinción Azul Alciano. 400X.

En el tiburón soupfin *Galeorhinus galeus*, la porción anterior de la glándula oviducal presentó gran parte de tejido conjuntivo con vasos sanguíneos. Asimismo, se observaron unos pliegues pronunciados constituidos por epitelio columnar simple con cilios con una capa de células más altas que anchas, núcleo ovoide colocado en la parte basal con función secretora (Fig. 22 A). Se observó otra zona donde se encontraron adenómeros cilíndricos unidos por tejido conjuntivo. El borde del lumen presentó vellosidades (cilios). Es una estructura similar a la observada en el tiburón espinoso *S. acanthias*. Respecto a la técnica con azul alciano, se marcaron notablemente los bordes del lumen, indicando una secreción importante de mucopolisacaridos. En el epitelio columnar simple se observó que los núcleos y los cilios se tiñeron, por lo que suponemos que debe haber un transporte o intercambio de sustancias (Fig. 22 B).

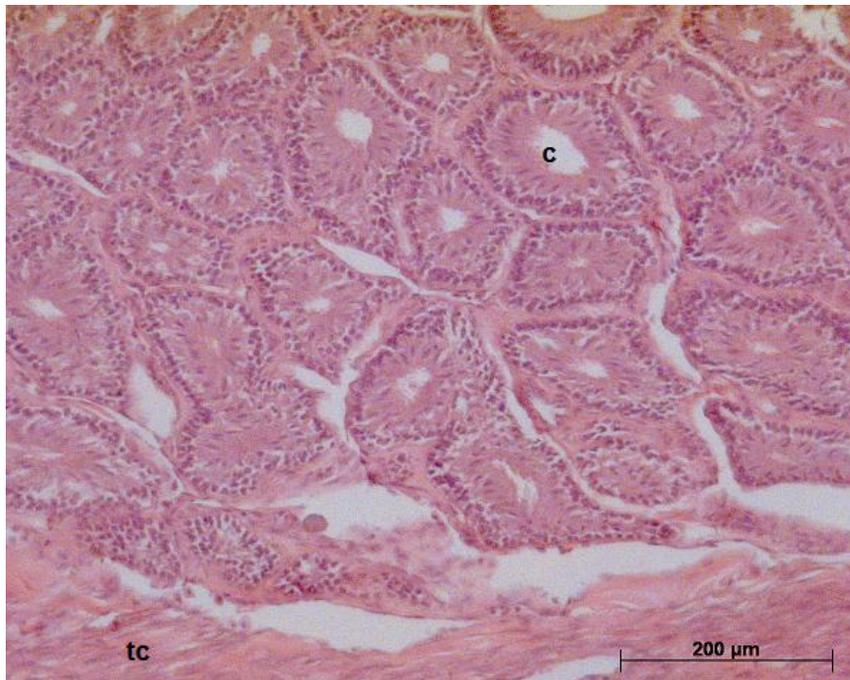


Figura 22 A. Estructura de la glándula oviducal del tiburón soupfin *Galeorhinus galeus* (am: adenómeros mucosos; ccc: células columnares ciliadas; vs: vasos sanguíneos; tc: tejido conjuntivo; c: cilios). Tinción H-E. 100X.

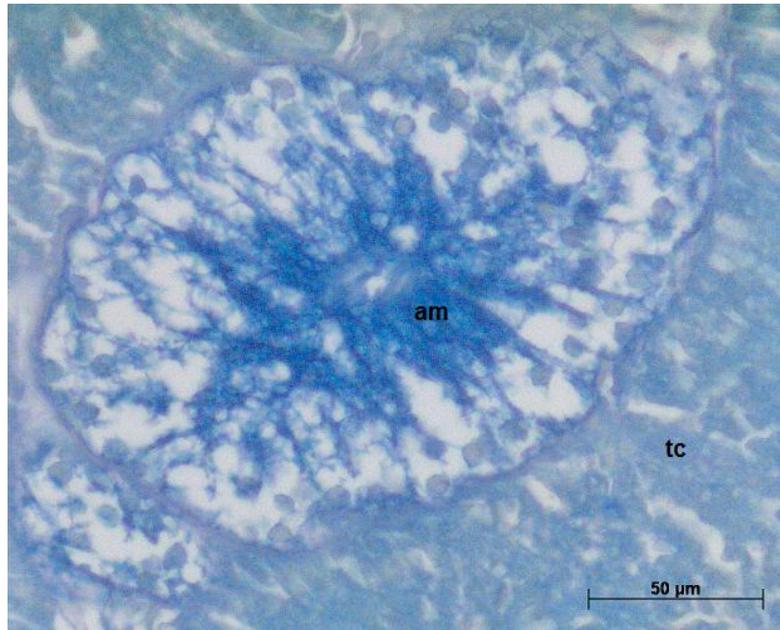
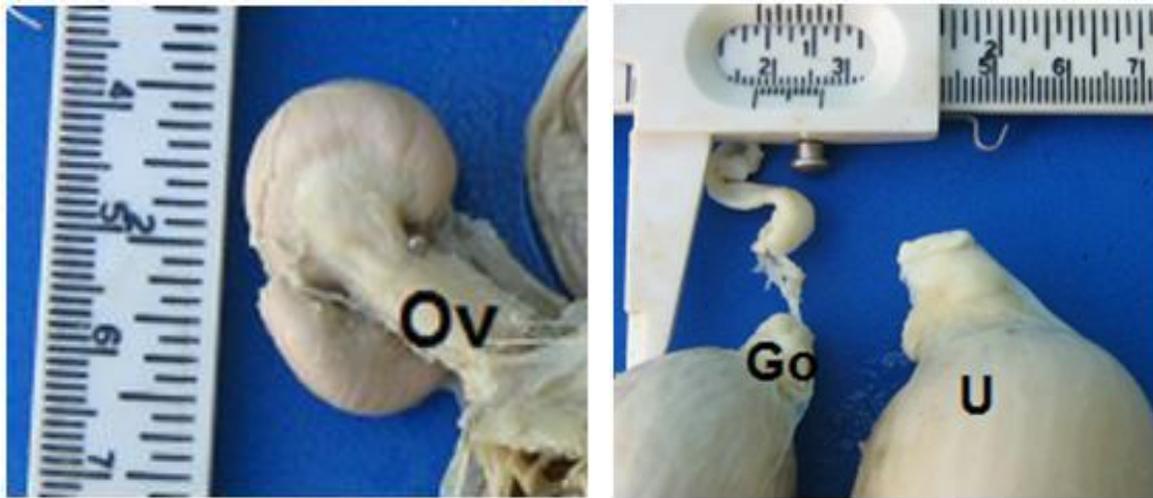


Figura 22 B. Estructura de la glándula oviducal del tiburón soupfin *Galeorhinus galeus* (am: adenómeros mucosos; tc: tejido conjuntivo). Tinción Azul alciano. 400X.

En el caso de las rayas aplacentadas con dependencia de vitelo, la raya guitarra pinta *Zapteryx exasperata* y la guitarra *Rhinobatos glaucostigma*, el órgano epigonal envolvió a casi toda la gónada haciendo necesario retirarlo para observar las estructuras. Las glándulas oviducal y los oviductos en las rayas (2.5 cm de ancho y 1 cm de largo, respectivamente), variaron notablemente respecto a las del tiburón espinoso (1.7 cm de ancho la glándula oviducal y 5 cm de largo el oviducto). Una posible explicación a esto es el espacio que hay en la cavidad abdominal ya que la raya por ser de forma aplanada alberga menos espacio y la proporción de la gónada es menor (Fig. 23).



A **B**

Figura 23. Glándulas oviducal y oviductos de rayas vivíparas aplacentadas con dependencia de vitelo: A) *Zapteryx exasperata*, B) *Rhinobatos glaucostigma* (Ov: oviducto; Go: glándula oviducal; U: útero).

En el análisis histológico de la glándula oviducal de *R. glaucostigma*, se observaron adenómeros mixtos, alargados, con células mucosas que se distinguen fácilmente y con afinidad a la técnica de hematoxilina-eosina (Fig. 24 A). En cuanto a la técnica de azul alciano, adquirió una coloración rojiza donde se apreciaron zonas afines al colorante, indicando la presencia de mucopolisacáridos. Asimismo, se observaron zonas de luz, como túbulos en su interior que se vieron teñidos de azul (Fig. 24 B). La glándula oviducal estuvo recubierta de músculo liso y conteniendo porciones glandulares circulares y alargadas, irrigadas por capilares.

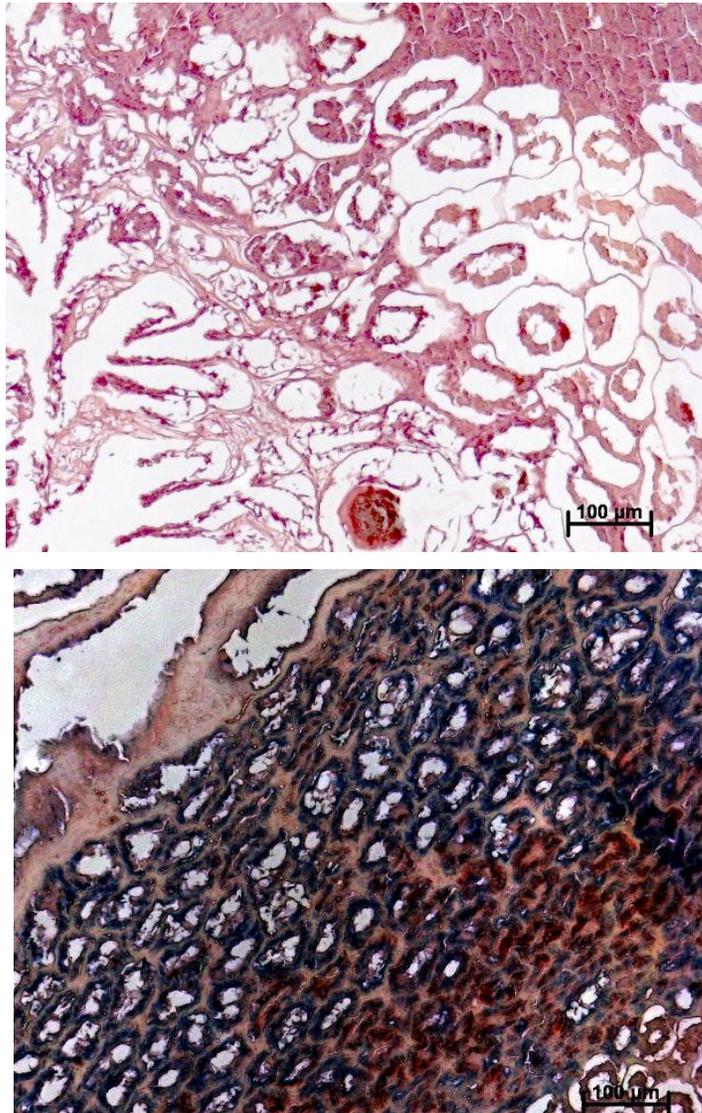


Figura 24. Estructura de la glándula oviducal de la raya vivípara aplacentada *Rhinobatos glaucostigma*. A). Tinción H-E. B). Tinción Azul Alciano. 100X.

El tiburón aplacentado con oofagia *A. superciliosus*, presentó glándulas oviducal pequeñas y de forma ovalada (3 cm de ancho) respecto a los oviductos (37 cm de largo) que fueron largos y tubulares, no estaban cubiertos por el órgano epigonal (Fig. 25). De acuerdo a las características del ovario (numerosos oocitos pequeños) y al largo de los oviductos, se infirió que estos últimos sirven como medio de transporte continuo de oocitos sin fertilizar a los embriones que se van a desarrollar en los úteros.



Figura 25. Glándula oviducal y oviductos del tiburón zorro *Alopias superciliosus* (Go: glándula oviducal; Ov: oviducto).

Las especies que presentaron viviparidad aplacentada con trofonemata son las rayas, principalmente las pertenecientes a las familias Myliobatidae, Mobulidae, Urolophidae, Dasyatidae, Gymnuridae, entre otras. Hasta ahora no se ha descrito la glándula oviducal de ninguna especie de tiburón que presente esta característica. Se describió el aparato reproductor de las rayas mariposa de California *Gymnura marmorata* y la raya látigo, *Dasyatis longa*. Estas especies presentaron glándulas oviducal redondeadas, pequeñas (1 cm aproximadamente) y cubiertas por tejido conectivo en su totalidad junto con el útero y oviducto (Fig. 26).

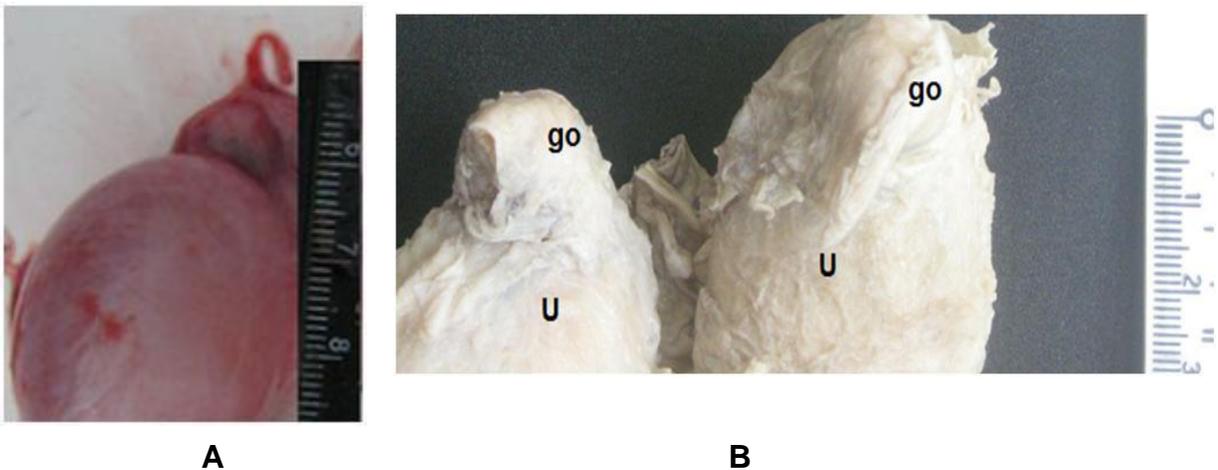


Figura 26. Glándulas oviducal de especies con trofonemata (A) *Dasyatis longa* y (B) *Gymnura marmorata* (go: glándula oviducal; U: útero).

Estructuralmente, en la raya látigo *Dasyatis longa* se observaron las cuatro zonas de la glándula oviducal. Se observó un adenómero con glándulas tubulares mucosas donde se vio actividad secretora; el tejido subyacente fue laxo. En cuanto a la técnica de coloración con el azul alciano, se observaron claramente los adenómeros mucosos y las células secretoras ciliadas que tuvieron afinidad con el colorante, indicando la producción de sustancias que favorecen al movimiento del huevo (Fig. 27 A). También presentó epitelio pseudoestratificado ciliado con secreción, ya que se observaron células ciliadas similares al aparato respiratorio de otros vertebrados (tráquea) (Fig. 27 B).

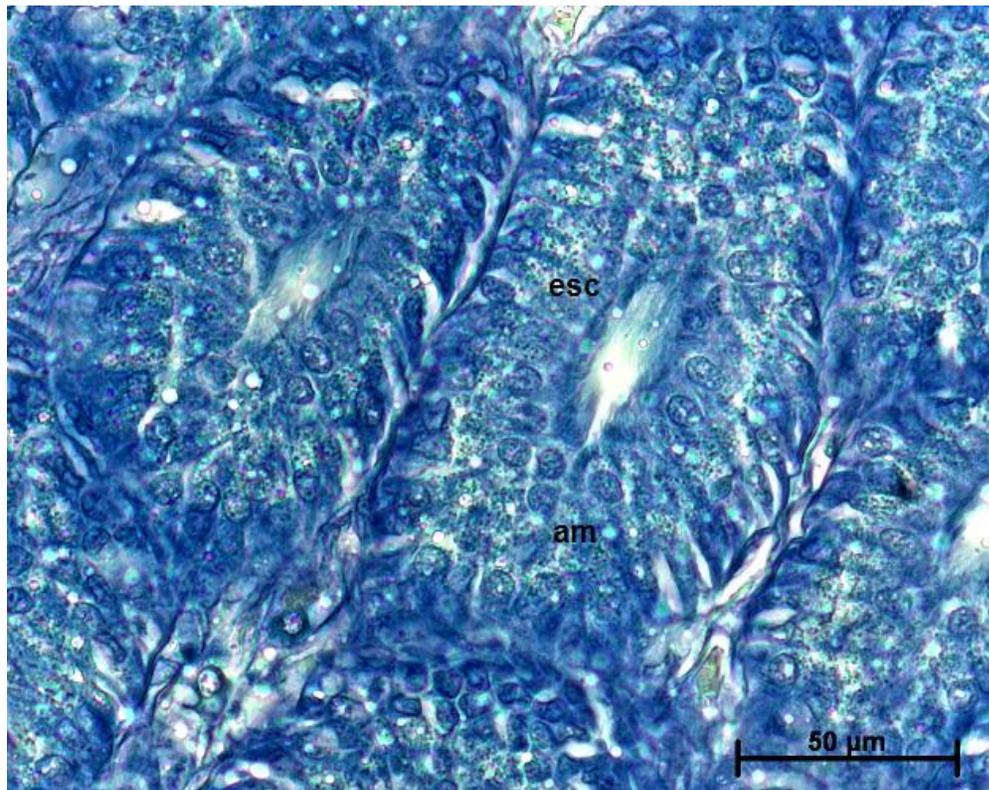


Figura 27 A. Estructura de la glándula oviducal de la raya vivípara aplacentada con trofonemata *Dasyatis longa* (am: adenómeros mucosos; esc: epitelio pseudoestratificado ciliado). Tinción Azul Alciano. 400X.

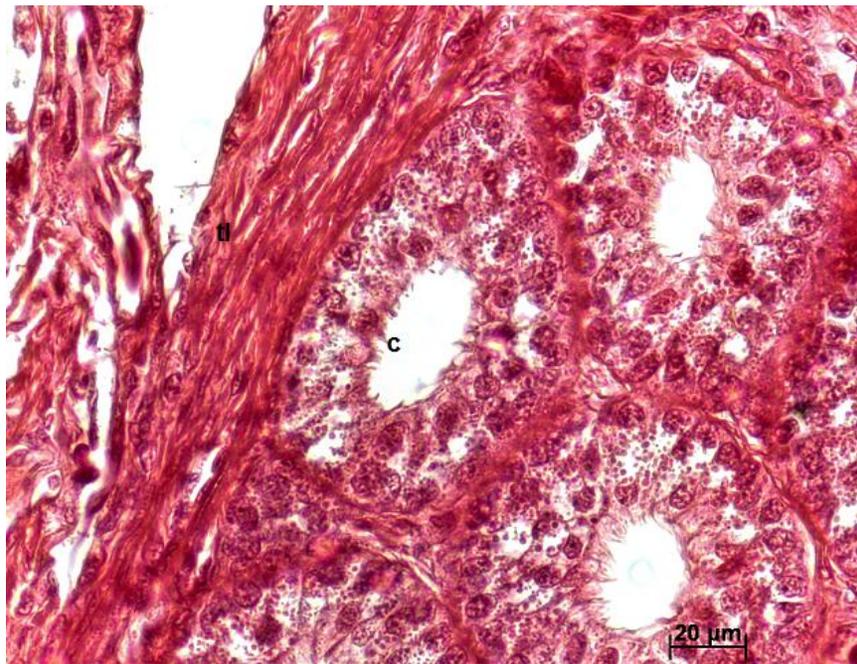
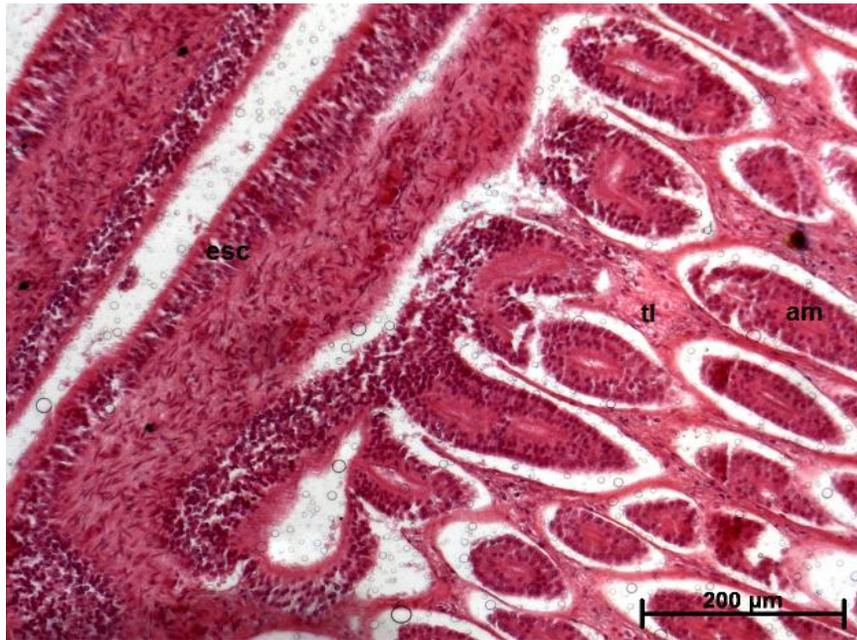


Figura 27 B. Estructura de la glándula oviducal de la raya vivípara aplacentada con trofonemata *Dasyatis longa* (esc: epitelio pseudoestratificado ciliado; tl: tejido laxo; c: cilios; am: adenómeros mucosos). Tinción H-E. 100X. 400X.

La raya mariposa de California *G. marmorata* presentó adenómeros mixtos, rodeados de tejido muscular con células sanguíneas. Presentó epitelio columnar ciliado con células mucosas (Fig. 28).

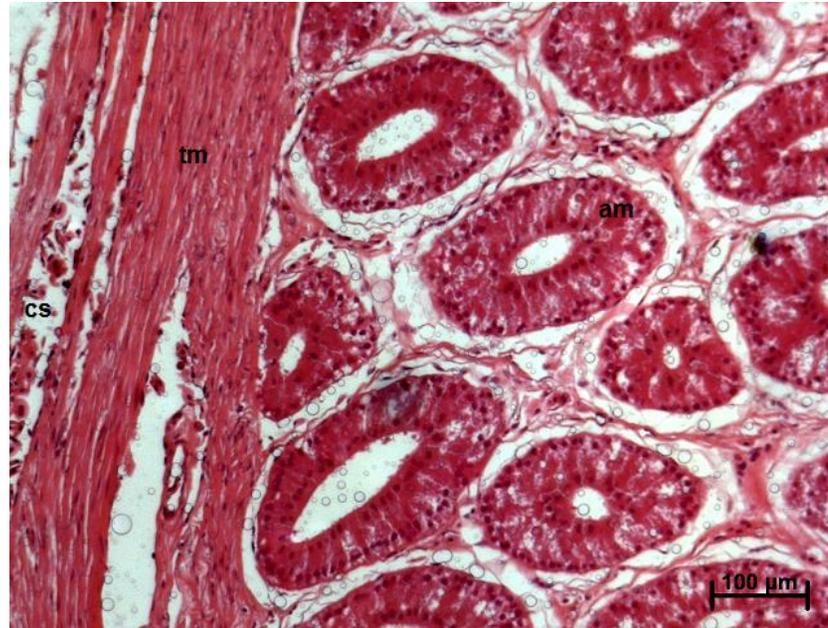


Figura 28. Estructura de la glándula oviducal de la raya vivípara aplacentada con trofonemata *Gymnura marmorata* (tm: tejido muscular; am: adenómeros mucosos; c: cilios). Tinción H-E. Tinción Azul Alciano. 100X. 400X.

En las especies vivíparas placentadas, la glándula oviducal produce una membrana delgada que envuelve y protege al huevo mientras el embrión crece (tercer membrana). En las tres especies estudiadas (*Prionace glauca*, *Sphyrna zygaena* y *Sphyrna lewini*), las glándulas oviducal presentaron forma de corazón, no se observó pigmentación alguna, y estaban bien irrigadas y cubiertas por una capa gruesa de tejido conectivo (Fig. 29). Observaciones similares fueron descritas en las investigaciones de Hoyos-Padilla (2003), Carrera-Fernández *et al.* (2010) y Bejarano-Álvarez *et al.* (2011a) en carcharhinidos y sphyrnidos respectivamente.

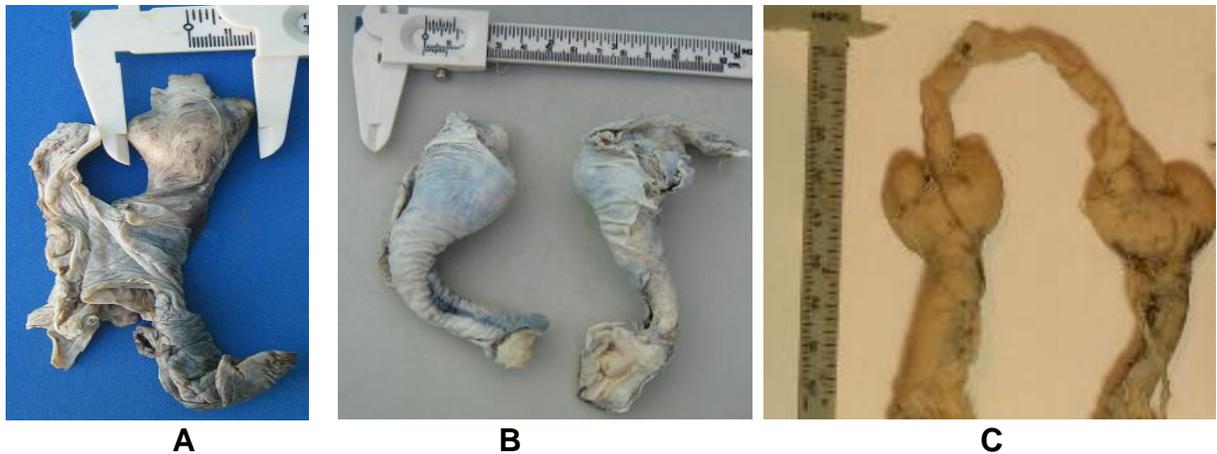
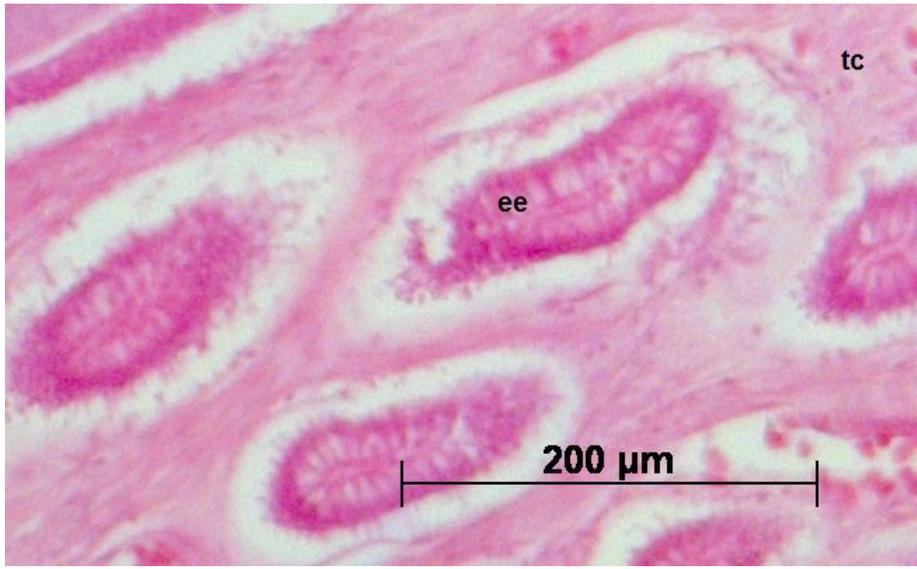
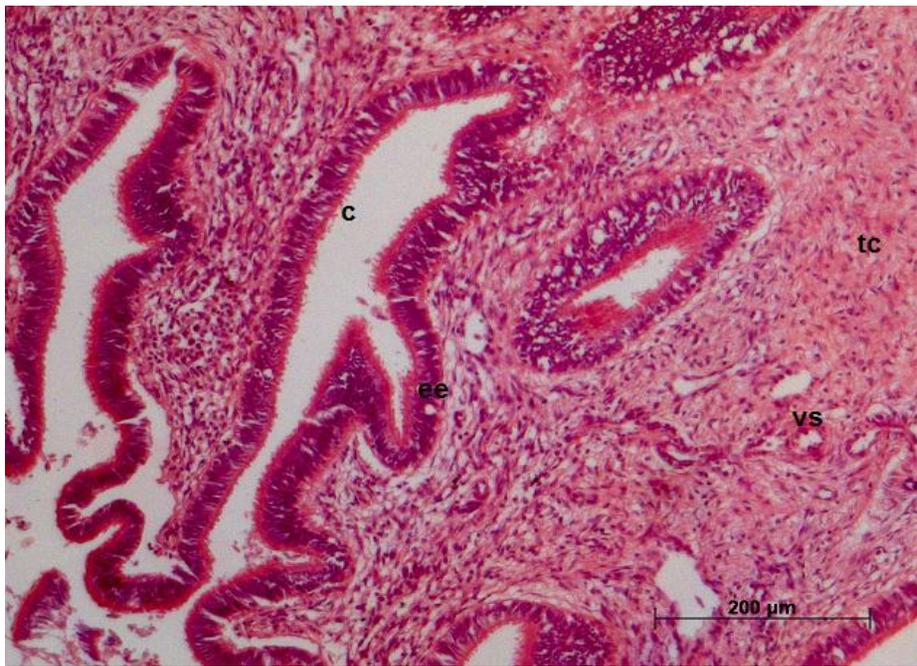


Figura 29. Glándulas oviducal de elasmobranquios vivíparos placentados A). *Prionace glauca*, B). *Sphyrna zygaena* y C). *Sphyrna lewini*.

Estructuralmente, las glándulas oviducal de los tiburones martillo *Sphyrna lewini* y *Sphyrna zygaena* presentaron adenómeros de gran tamaño con un lumen amplio y un epitelio estratificado ciliado y rodeados de abundante tejido conectivo y vasos sanguíneos (Fig. 30).



A



B

Figura 30. Estructura de la glándula oviducal de tiburones vivíparos placentados. A). *Sphyrna lewini* y B). *Sphyrna zygaena*. Tinción H-E. 100X.

La glándula oviducal provee la capacidad de almacenar esperma a ciertas especies de elasmobranquios; los espermatozoides son localizados más comúnmente en túbulos de paredes delgadas alrededor de las curvas del lumen inferior de la glándula en forma de “S” (Carrier *et al.*, 2004).

En este estudio se encontró esperma almacenado en las glándulas oviducal de *Sphyrna lewini*, *Sphyrna zygaena* y *Cephaloscyllium ventriosum*. En todos los casos, el esperma se concentró hacia la parte central del lumen del adenómero. En *Sphyrna lewini* se observaron densas masas de esperma en la parte central del adenómero. Este tipo de almacén ha sido reportado para esta especie, lo que indica que puede almacenar esperma en densas masas en túbulos durante varios meses a años (Pratt, 1993) (Fig. 31).

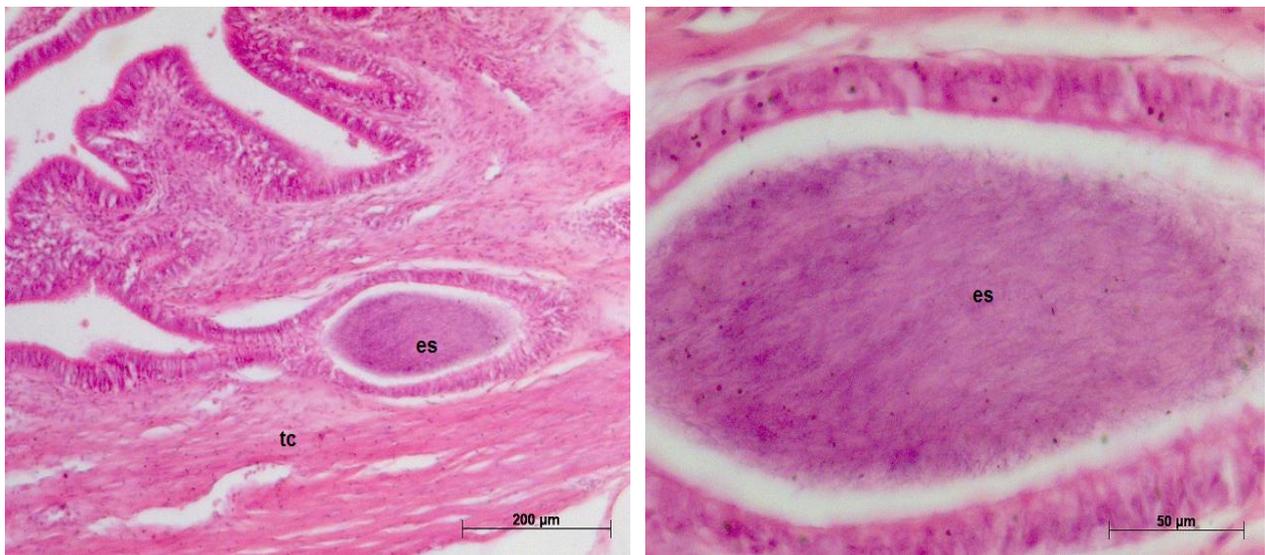


Figura 31. Corte transversal de glándula oviducal de la cornuda barrosa *Sphyrna lewini* con almacén de esperma (tc: tejido conjuntivo, es: esperma) 100X. 400X. Tinción H-E.

Para la cornuda prieta *Sphyrna zygaena* se observó almacén de esperma hacia la parte central del lumen del adenómero. Estas agrupaciones de esperma son almacenadas en túbulos separados, localizados en grandes masas de tejido conectivo (Fig. 32), tal como lo describió Pratt (1993) para *Sphyrna lewini*. Se observaron las cabezas del esperma bien formadas y tuvieron gran afinidad a la tinción de hematoxilina – eosina. Esta información generada en este estudio sobre el almacén de esperma en la cornuda prieta *S. zygaena* es un aporte a la biología la especie ya que se infería que lo almacenaba, tal como ha sido descrito para otras especies de la familia Sphyrnidae.

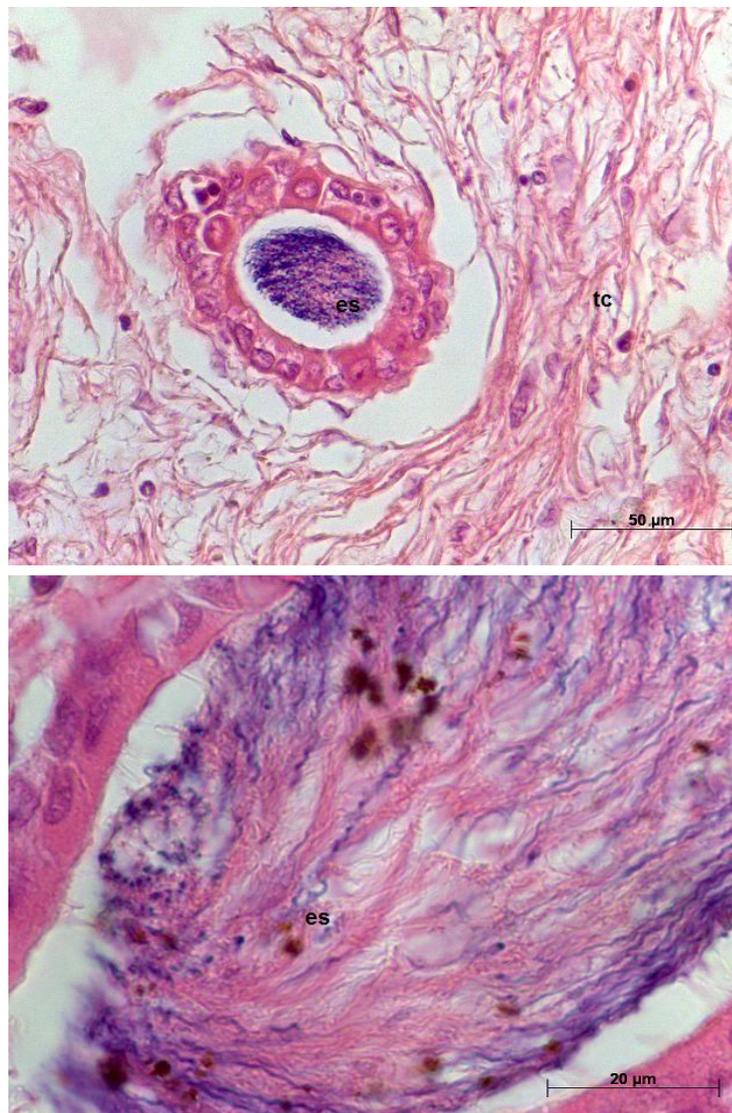


Figura 32. Almacén de esperma en la cornuda prieta *Sphyrna zygaena*. Tinción H-E. 400X. 1000X.

En este estudio se encontró esperma almacenado en las glándulas oviducal del tiburón espinoso *Cephaloscyllium ventriosum* (Fig. 33). Se encontraron diferencias notables respecto al almacén en las cornudas (vivíparas placentadas). En los adenómeros del tiburón espinoso se observaron gran cantidad de gránulos de secreción que rodearon al lumen. El esperma encontrado fue de menor cantidad respecto a las especies vivíparas placentadas (Fig. 33). De la misma manera que el tiburón martillo *Sphyrna zygaena*, la información proporcionada para este tiburón también es la primera ya que es una especie de la cual el conocimiento de su biología es escasa.

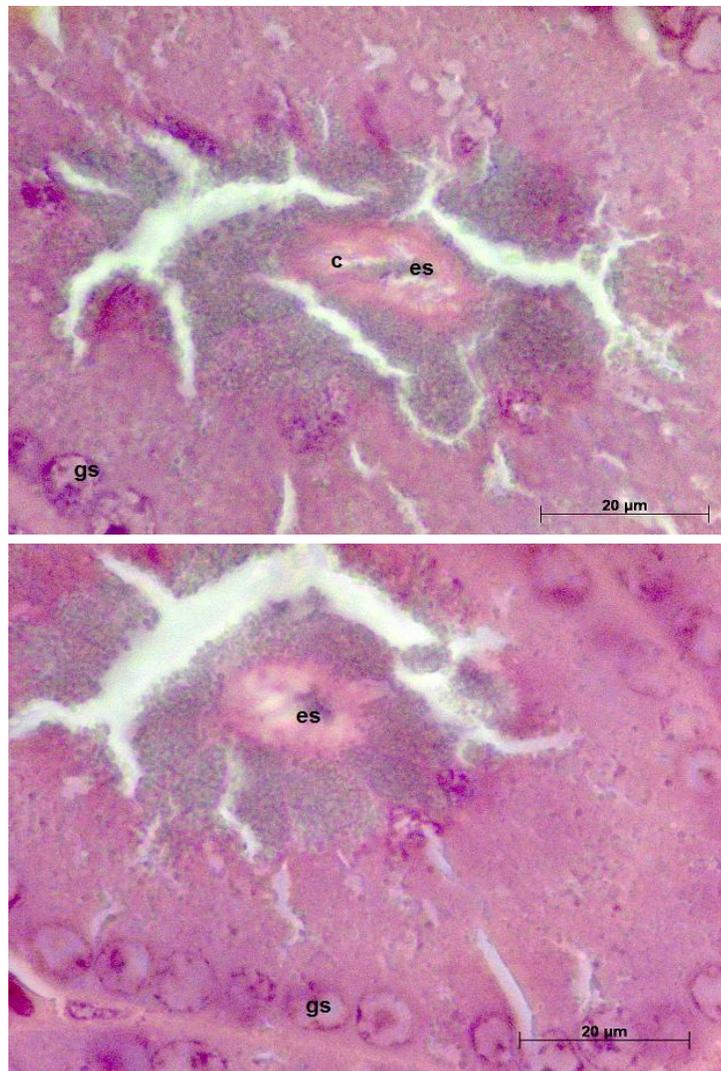


Figura 33. Almacén de esperma en la glándula oviducal del tiburón espinoso *Cephaloscyllium ventriosum* (es: esperma; c: cilios; gs: gránulos de secreción; un: núcleos). Tinción H-E. 1000X.

iii). Úteros y embriones en elasmobranquios

Los úteros en todos los elasmobranquios son una estructura compleja cuya función es proveer protección y soporte del desarrollo de los embriones, el acomodo estructural de los huevos y embriones, la biosíntesis y secreción de materiales nutricionales (Musick & Ellis, 2005). El tipo, diferenciación y desarrollo del útero depende del modo reproductivo.

En las especies ovíparas como el tiburón inflado *Cephaloscyllium ventriosum*, se presentaron úteros delgados y alargados, con cápsulas del huevo en su interior (2 en cada útero), las mismas se encontraron rodeadas por una membrana delgada, semitransparente con pequeñas irrigaciones (Fig. 34 A). Estas cápsulas se encontraron inmersas en un líquido viscoso que rodeaba el huevo; en cada uno de sus extremos presentaba tendrilos, rodeados de dicha sustancia viscosa. Ambas cápsulas se encontraron unidas por los tendrilos los cuales salían desde la parte anterior del oviducto, casi donde terminan las glándulas oviducales (Fig. 34 B). A través de la cápsula semi-transparente se observó claramente vitelo en su interior; sin embargo el embrión aún no se apreció, lo que indica que estaba iniciando su desarrollo (Fig. 34 C). Al abrir la cápsula, se mostró de consistencia dura; en su interior, rodeando el vitelo, se notó un líquido viscoso donde el vitelo estaba sumergido. Esta cápsula era de 4 cm aproximadamente y presentó una invaginación en la parte media; y al abrir el vitelo no se alcanzó a apreciar el embrión (Fig. 34 D). Al parecer las cápsulas ya estaban listas para ser expulsadas ya que los tendrilos de la cápsula más cercana a la cloaca ya estaban introduciéndose en ésta (Fig. 34 E).

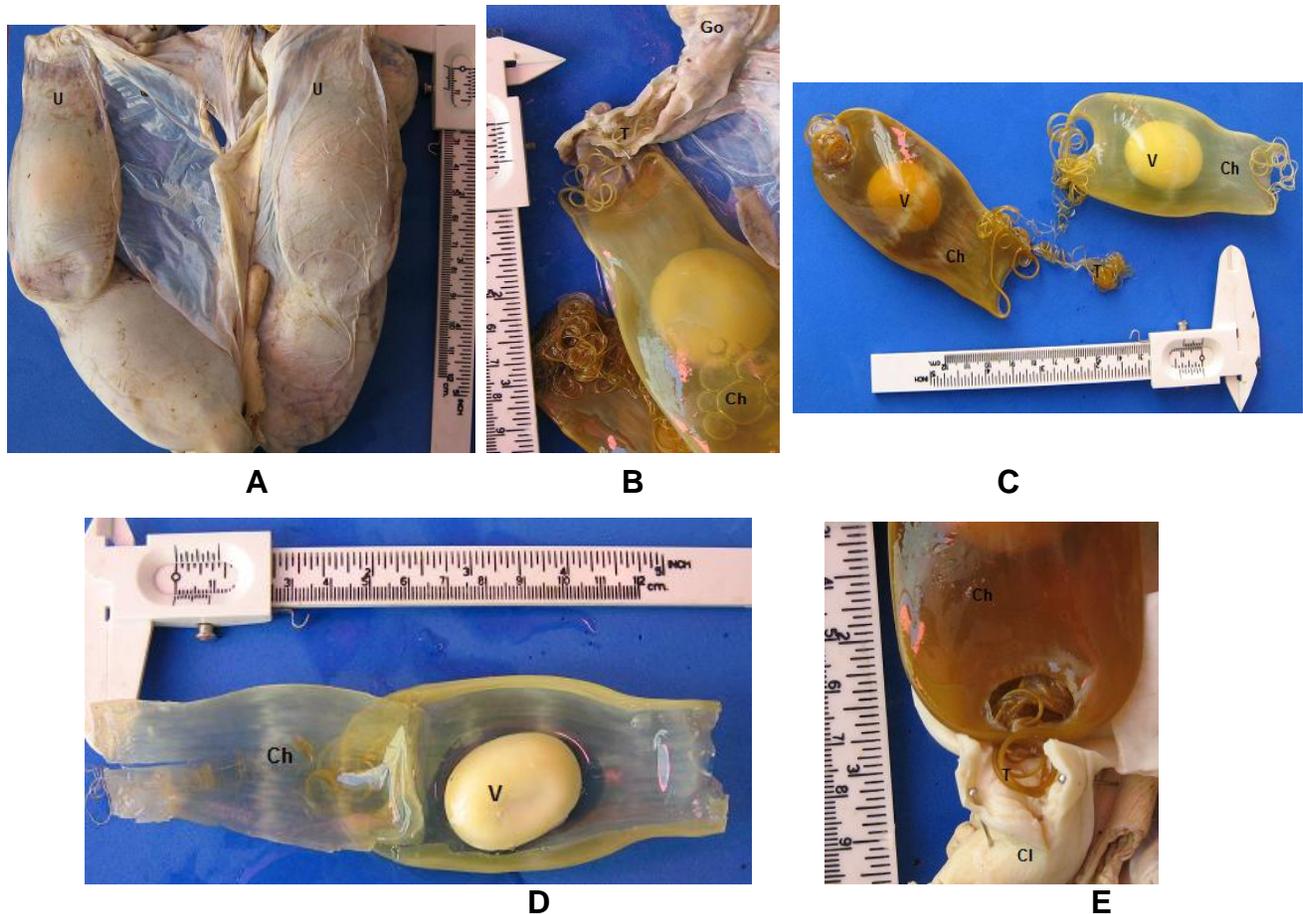


Figura 34. Úterus de tiburón ovíparo, *Cephaloscyllium ventriosum*: A). Úterus; B). Cápsulas del huevo mostrando formación de tendrilos; C). Cápsulas del huevo; D). Vitelo rodeado de líquido viscoso; E). Cápsulas a punto de ser expulsadas (U: úterus; Ch: cápsulas del huevo; V: vitelo; T: tendrilos; Cl: cloaca).

Estructuralmente, la pared del útero del tiburón inflado *C. ventriosum*, presentó una mucosa intrauterina compuesta por células epiteliales estratificadas cilíndricas; similar a la estructura uterina descrita por Otake (1990) para *Cephaloscyllium umbratile*. Se observaron mecanismos de unión correspondientes a especializaciones de la membrana, uniones yuxtaminales. Las células del epitelio yuxtaminal contenían gránulos en el citoplasma, lo que sugiere que la actividad secretora es alta (Fig. 35 A). Al observar el epitelio uterino con la técnica de Azul Alciano, se observó gran afinidad al colorante, lo que explica que las secreciones que producen estas células pueden ser mucopolisacáridos. Asimismo, se observaron

unas vellosidades intercaladas en la pared del epitelio uterino, lo que indica una relación con el movimiento del huevo o de las secreciones que se estaban produciendo (Fig. 35 B).

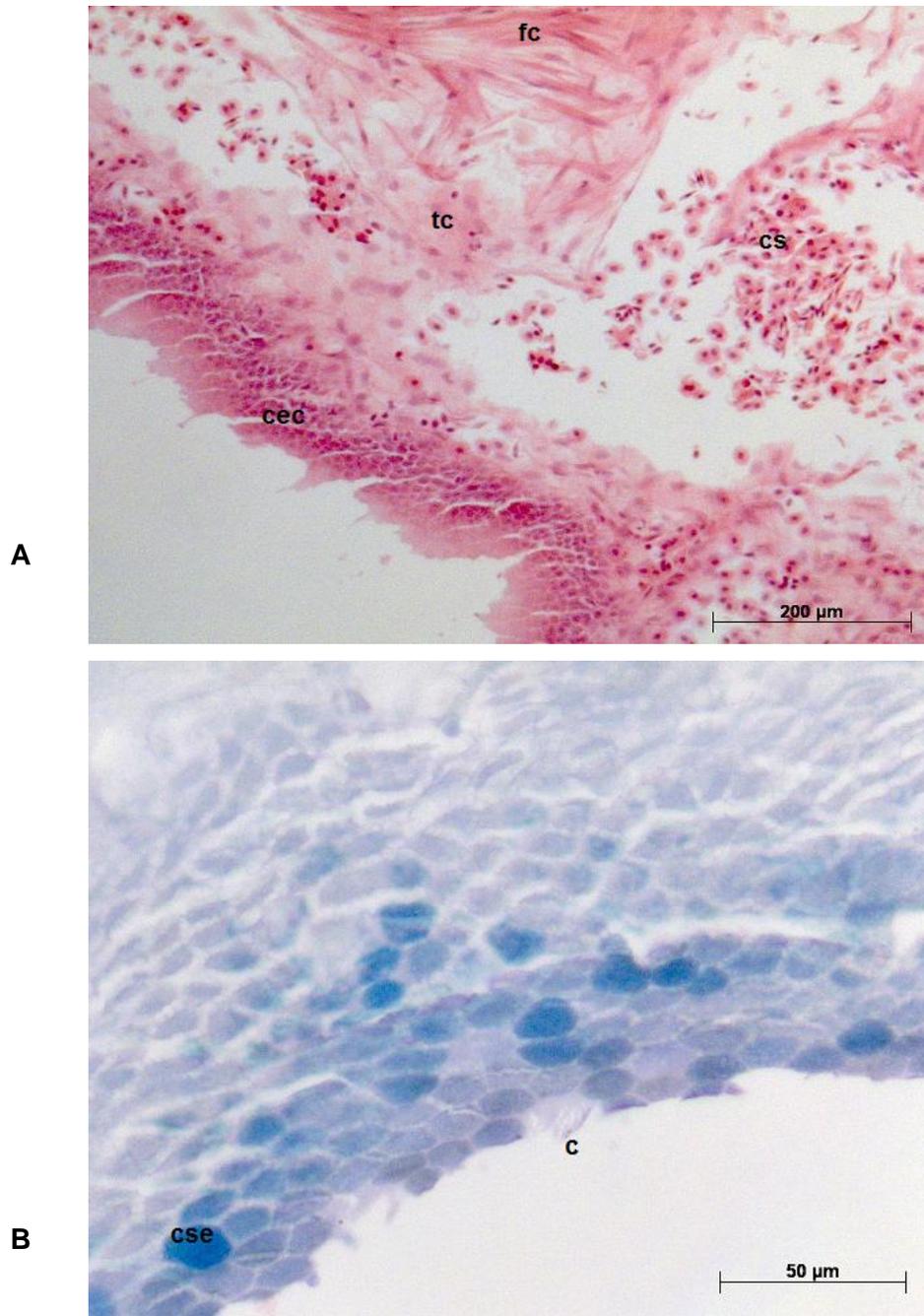


Figura 35. Microestructura de los úteros del tiburón ovíparo *Cephaloscyllium ventriosum* (A) Tinción H-E; (B) Tinción Azul Alciano (cec: células epiteliales cilíndricas; c: tejido conectivo; fc: fibras colágenas; cs: células sanguíneas; c: cilios; cse: células secretoras). 100X. 400X.

En la raya ovípara *Raja velezi*, la pared del útero fue gruesa (comparada con el tiburón ovíparo) y compuesta por gran número de pliegues unidos entre sí. No se identificaron cápsulas dentro del útero (Fig. 36).

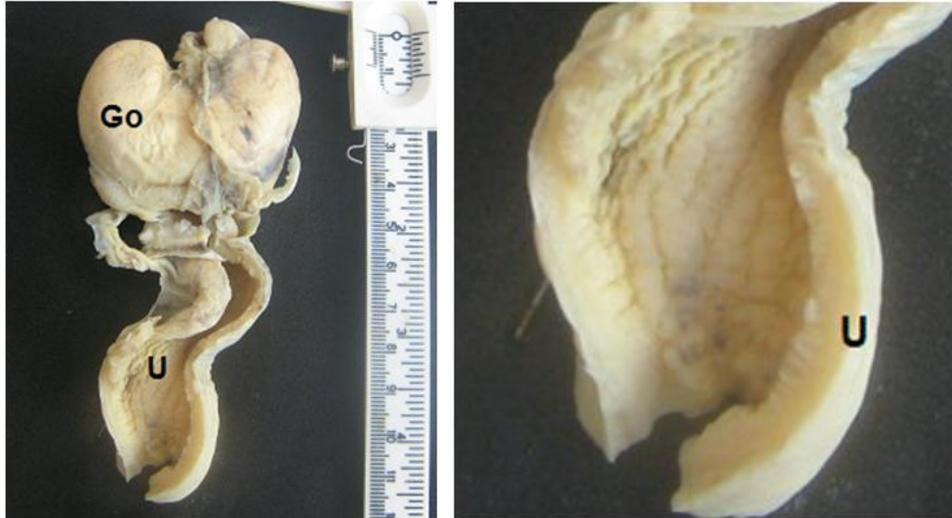
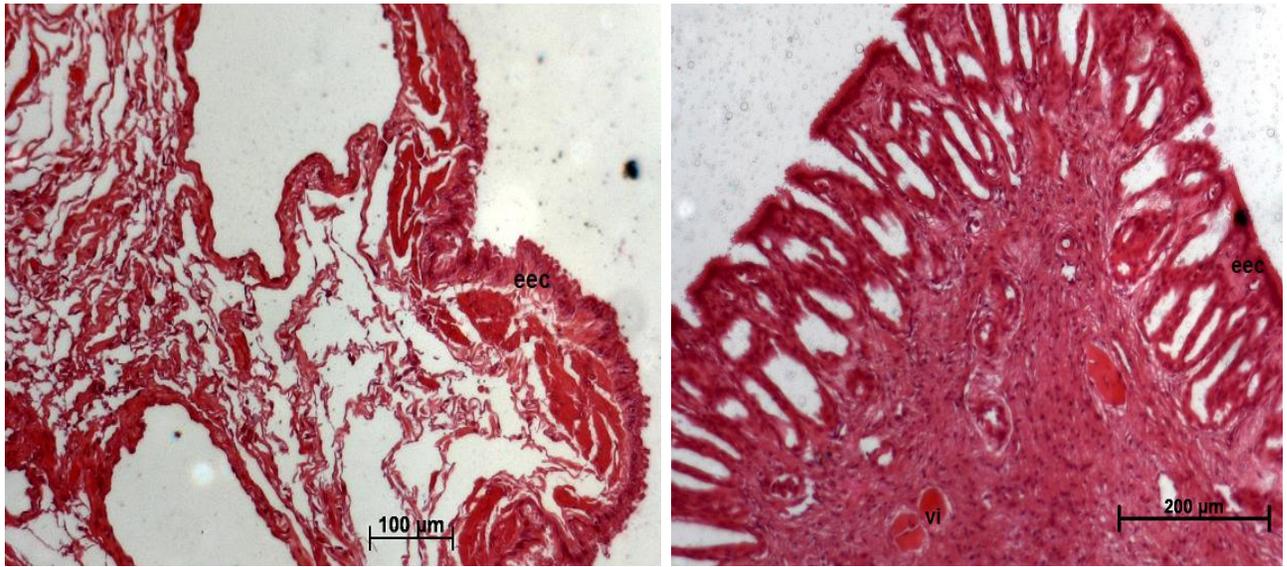
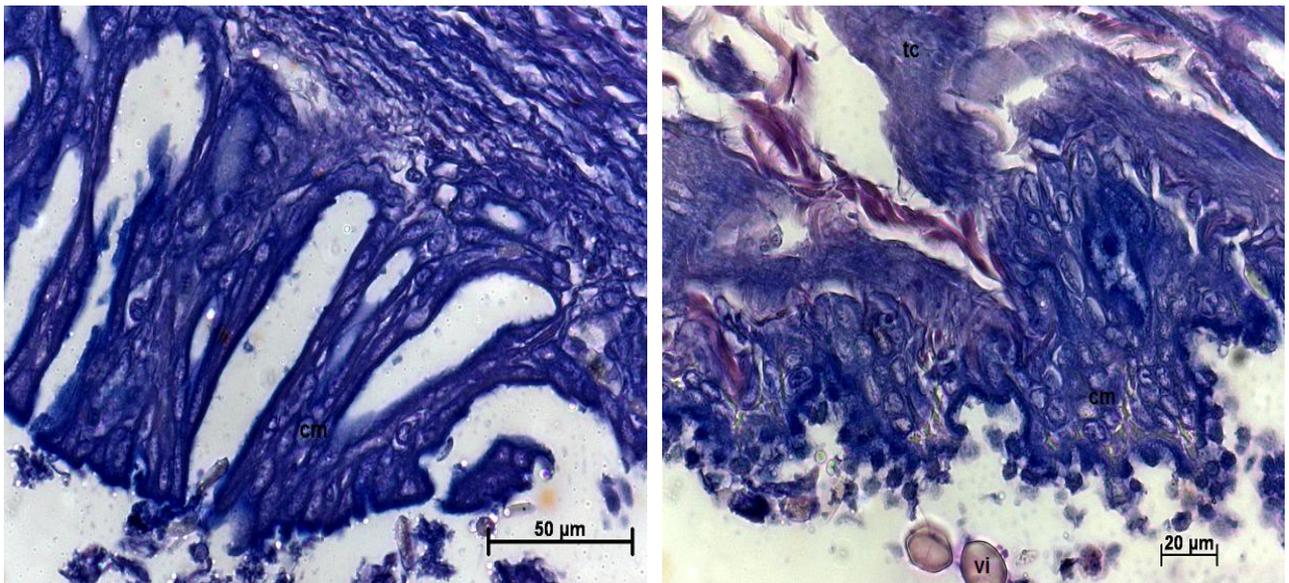


Figura 36. Útero de la raya chillona *Raja velezi* (U: útero; Go: glándula oviducal).

En cuanto a la estructura de los úteros de la raya ovípara *R. velezi*, se observaron células epiteliales estratificadas cuboidales (más de una capa) (Fig. 37 A), muy diferente al epitelio encontrado en el tiburón ovíparo *C. ventriosum* que presentó células cilíndricas. Sin embargo, al igual que en *C. ventriosum*, se observaron mecanismos de uniones yuxtaminales, donde las células del epitelio yuxtaminial presentaron gránulos en el citoplasma, sugiriendo que existe actividad secretora. Asimismo se observaron vellosidades en la pared del epitelio uterino, aunque de forma continua y no intercalada como en el tiburón ovíparo (Fig. 37 A). Respecto a la técnica de azul alciano se observó una ligera afinidad al colorante, aunque las células del epitelio uterino no se tiñeron tanto como en *C. ventriosum*. Se observaron secreciones mucosas, afines al colorante, las cuales pueden provenir de mucopolisacáridos (Fig. 37 B).



A

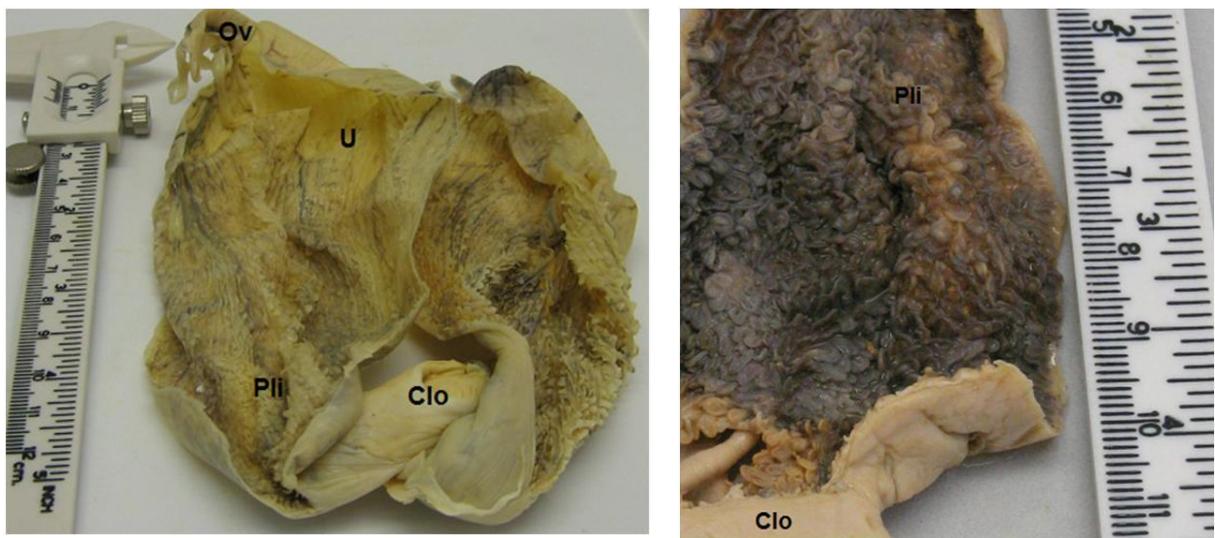


B

Figura 37. Microestructura de los úteros de la raya ovípara *Raja velezi* (eec: epitelio estratificado cilíndrico; tc: tejido conectivo; cm: células mucosas; vi: vitelo). (A) Tinción H-E. (B). Tinción Azul Alciano. 100X. 400X.

En especies vivíparas aplacentadas con dependencia de vitelo, el útero se especializa en la regulación del suministro de oxígeno, agua y minerales (pero no material orgánico) para el desarrollo del embrión y regulación de desechos (Hamlett & Koob, 1999).

Los úteros del tiburón espinoso *Squalus acanthias* fueron externamente de color claro y no vascularizados; se observó en su interior pliegues en sus paredes que se pronunciaban, se concentraban y estaban bastante irrigados hacia la parte posterior del útero, es decir, hacia la cloaca; sin embargo los pliegues de las paredes uterinas se observaron más marcados en estadios finales del desarrollo (Fig. 38). La pared uterina en las especies de este modo de reproducción fue vascularizada y con pliegues no secretores. La disposición de estos pliegues es similar en Squaliformes, Squatiniformes, Pristiophoriformes, Rajiformes primitivos y Carcharhiniformes primitivos. La fina estructura del útero de Hexanchiformes no ha sido descrita pero probablemente es similar a la de los Squaliformes (Musick & Ellis, 2005).



A

B

Figura 38. Úteros del tiburón espinoso *Squalus acanthias* (A) úteros de hembra grávida en estado inicial del desarrollo; (B) úteros de hembra grávida en estadio final del desarrollo de los embriones (Ov: oviducto; U: útero; Pli: pliegues; Clo: cloaca).

Se realizaron cortes histológicos de la pared del útero del tiburón espinoso *Squalus acanthias* los cuales revelaron que la mucosa intrauterina estuvo densamente cubierta por proyecciones digitiformes con células cúbicas aplanadas. En el tejido conectivo se observaron lagunas de eritrocitos nucleados con conexiones a una red de capilares al epitelio de la mucosa (Fig. 39 A). Estas observaciones concuerdan con la descripción realizada por Hamlett & Hysel (1998) en esta misma especie. El epitelio observado fue de tipo cuboidal estratificado ciliado, el cual, de acuerdo con Otake (1990), parece contribuir en el intercambio respiratorio y osmoregulación del fluido uterino. Al observar la estructura en azul alciano, se apreciaron claramente unas fibras de tejido conectivo que sostiene ó separa el epitelio de la mucosa con fines de intercambio sanguíneo y/o desechos hacia y/o desde el embrión (Fig. 39 B).

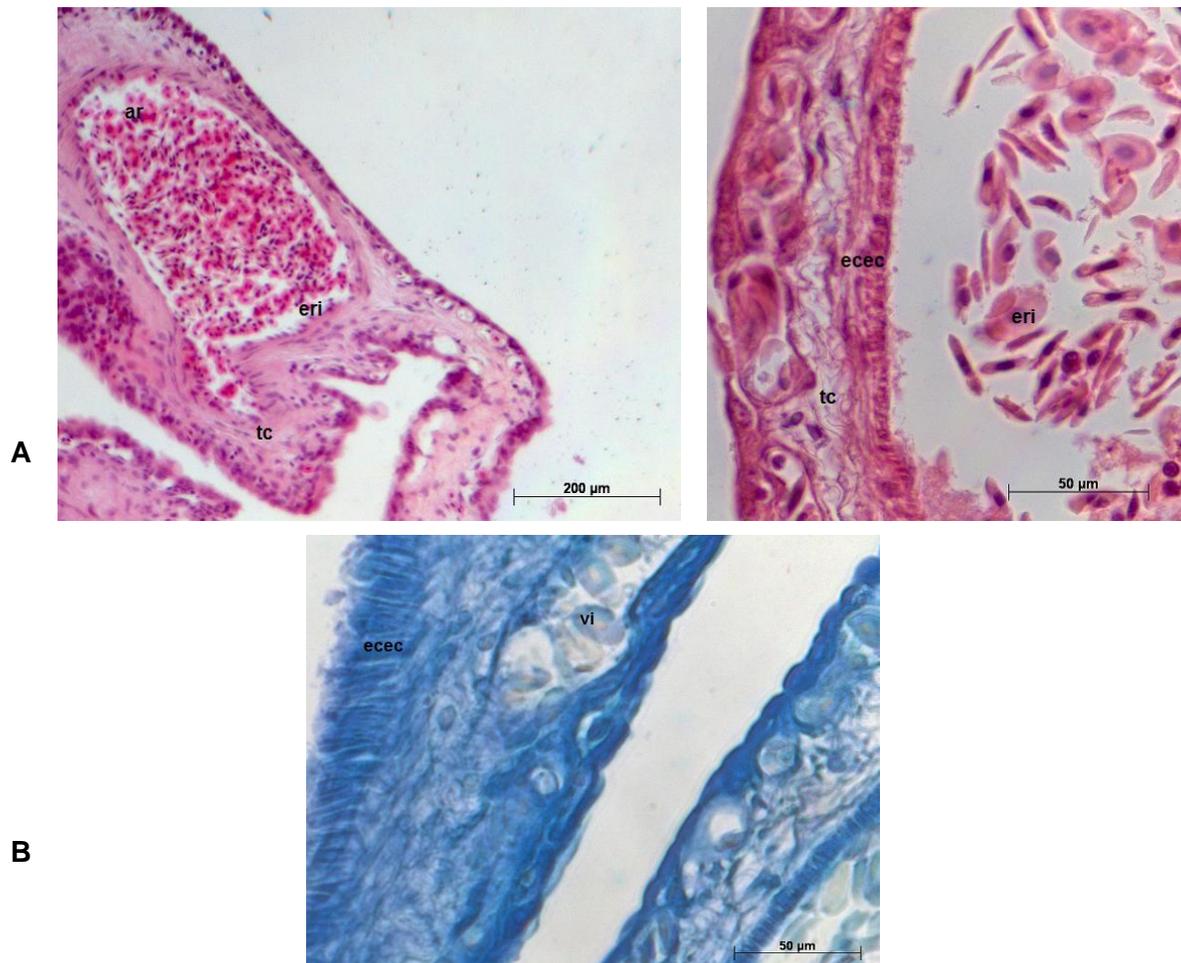


Figura 39. Corte transversal del útero del tiburón espinoso *Squalus acanthias* (A) Tinción con H-E; (B) Tinción con Azul Alciano (tc: tejido conjuntivo; ar: arteria; eri: eritrocitos; ecec: epitelio cúbico estratificado ciliado; vi: gránulos de vitelo). 100X. 400X.

Desarrollo embrionario de *Squalus acanthias*

Las cinco hembras estudiadas presentaron embriones en diferentes estadios, cubriendo de manera importante las etapas de desarrollo de los mismos y siendo la primera descripción del desarrollo de los embriones para esta especie en el área de estudio. Para *S. acanthias*, se encontró una fecundidad máxima de 13 embriones; un valor cercano a lo obtenido por diversos autores que reportan de 15 ó 16 embriones (Mc. Millan & Morse, 1999; Holden & Meadows, 1964, respectivamente) (Fig. 40).



Figura 40. Embriones en diferentes estadios de desarrollo del tiburón espinoso *Squalus acanthias*.

En los embriones más pequeños (3 cm LT) se observó que sus apéndices estaban completamente formados (aleta caudal y pélvicas), las aletas pectorales eran redondas y muy pequeñas y casi se perdían en las hendiduras branquiales que estaban cubiertas de vellosidades. Dichas vellosidades cubrían en su totalidad las hendiduras branquiales y ventralmente, se observaron dentro de la boca. Las dos aletas dorsales estaban formadas pero eran muy pequeñas, apenas se distinguían del dorso. La cabeza era muy ancha y los ojos sobresalieron, ocupando la mitad de la cabeza. Todos los embriones presentaron un cordón vitelino que se encontró en la parte ventral del organismo y se conectó al saco vitelino, que en la mayoría de los casos fue abundante, de un color naranja intenso y de gran tamaño (Fig. 41). El sexo no se diferenció muy bien dado que eran embriones muy frágiles y pequeños. De acuerdo con Gauld (1979), los embriones encontrados en este estudio pertenecen al estadio 2 propuesto por este autor, que hace referencia a embriones con saco vitelino externo y que se encuentran libres en el útero.



Figura 41. Embriones de de tiburón espinoso *Squalus acanthias* en su estado inicial de desarrollo.

En los embriones que presentaron tallas de 8 a 9 cm de longitud total se diferenciaron los sexos. Los embriones aún no adquieren la forma del adulto; estaban bien formados pero los ojos aún predominaban. Presentaron vellosidades en las hendiduras branquiales, de color blanquecino y de 3 mm de largo aproximadamente (Fig. 42).



Figura 42. Embrión de de tiburón espinoso *Squalus acanthias* en fase inicial de desarrollo.

Los embriones que se encontraron en estados intermedios de su desarrollo fueron aquellos que presentaron tallas entre 13 y 14 cm LT. En estos embriones, las hendiduras branquiales se encontraban formadas en su totalidad y ya no se presentaron vellosidades. Se observó que el saco vitelino era de menor tamaño que los embriones descritos anteriormente (Fig. 43).



Figura 43. Embriones de de tiburón espinoso *Squalus acanthias* en fase intermedia de desarrollo.

Otros úteros presentaron embriones de mayor tamaño (17 cm LT aproximadamente). Éstos ya presentaron la cabeza, hendiduras branquiales, boca y espiráculos bien formados y sus gonopterigios se distinguieron claramente. No se observaron vellosidades en las hendiduras branquiales y las espinas de las aletas dorsales ya estaban bien diferenciadas. El saco vitelino disminuyó de tamaño y el cordón vitelino fue más corto que en los estadios más tempranos (Fig. 44).



Figura 44. Embriones de de tiburón espinoso *Squalus acanthias* en desarrollo.

Finalmente, se describieron embriones que estaban en la fase final del desarrollo ya que presentaron cicatriz vitelina (donde se conectó el cordón vitelino). Probablemente en esta etapa ya absorbieron todo el vitelo ya que alcanzaron tallas cercanas a la de nacimiento (25 cm LT aproximadamente). Estos embriones ya estaban completamente formados y las espinas de las aletas dorsales estaban marcadas (Fig. 45).



Figura 45. Embriones de de tiburón espinoso *Squalus acanthias* en etapa final desarrollo.

Como se mencionó, esta descripción del desarrollo embrionario del tiburón espinoso es un aporte a la biología de la especie. A pesar que es muy estudiada, se sabe muy poco respecto a información de la reproducción de la misma.

De forma similar al tiburón, las rayas aplacentadas con dependencia de vitelo, la guitarra pinta *Zapteryx exasperata* y la guitarra *Rhinobatos glaucostigma* también presentaron úteros menos vascularizados en su exterior. En tanto, la pared del útero fue más delgada que en el tiburón espinoso ya que en la mayoría de los organismos estudiados, los embriones se encontraban encapsulados. En ambas especies, la pared del útero presentó pliegues en la parte central y posterior del útero, mientras que en la parte anterior no se presentaron, era totalmente liso. La cápsula que protegía a los embriones era delgada y de color café en ambas especies (Fig. 46 A y B). Hamlett & Koob (1999) indicaron que en vivíparos aplacentados con dependencia de vitelo, la pared del útero proporciona a los embriones suministro de oxígeno, agua, minerales y sirve para regular los desechos para el desarrollo del embrión.



Figura 46. Úteros, paredes del útero y cápsulas de rayas aplacentadas con dependencia de vitelo (A) *Zapteryx exasperata*; (B) *Rhinobatos glaucostigma*.

Estructuralmente en el útero de *R. glaucostigma* (raya guitarra) se observó hacia la parte anterior de la pared del útero (al oviducto) una luz amplia, el infundíbulo el cuál formó largos e irregulares pliegues de la mucosa; fue delgado y limitado por un epitelio simple columnar ciliado. Al observar la preparación con la técnica de azul alciano, se distinguió gran afinidad al colorante por parte de las células del epitelio columnar ciliado, exhibiendo células mucosas (Fig. 47 A). Subyacente al epitelio, se localizaron ligeras capas de tejido conjuntivo y de músculo liso dispuesto internamente en dirección circular y externamente en dirección longitudinal; así mismo las fibras musculares fueron alargadas y fusiformes, con un núcleo central también alargado y formando haces de fibras estrechamente unidas entre sí, orientadas paralelamente (Fig. 47 B).

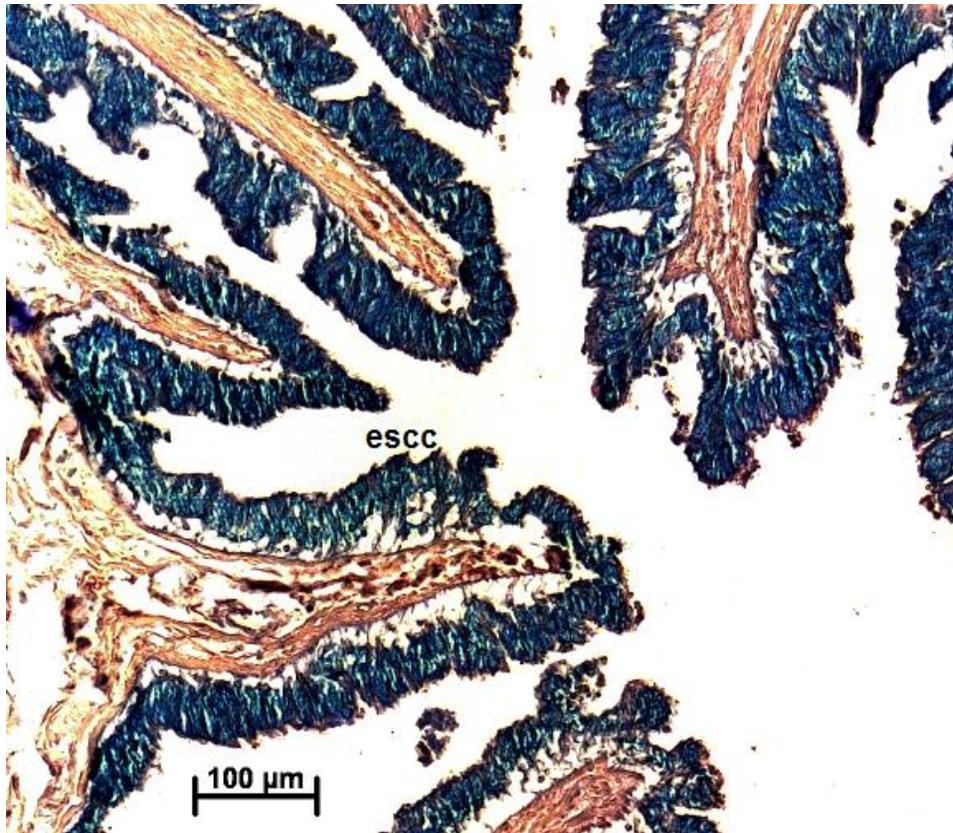


Figura 47 A. Estructura del útero de la raya guitarra *Rhinobatos glaucostigma* exhibiendo la parte anterior de la pared del útero (oviducto) (esc: epitelio simple columnar ciliado). Tinción Azul Alciano. 100X.

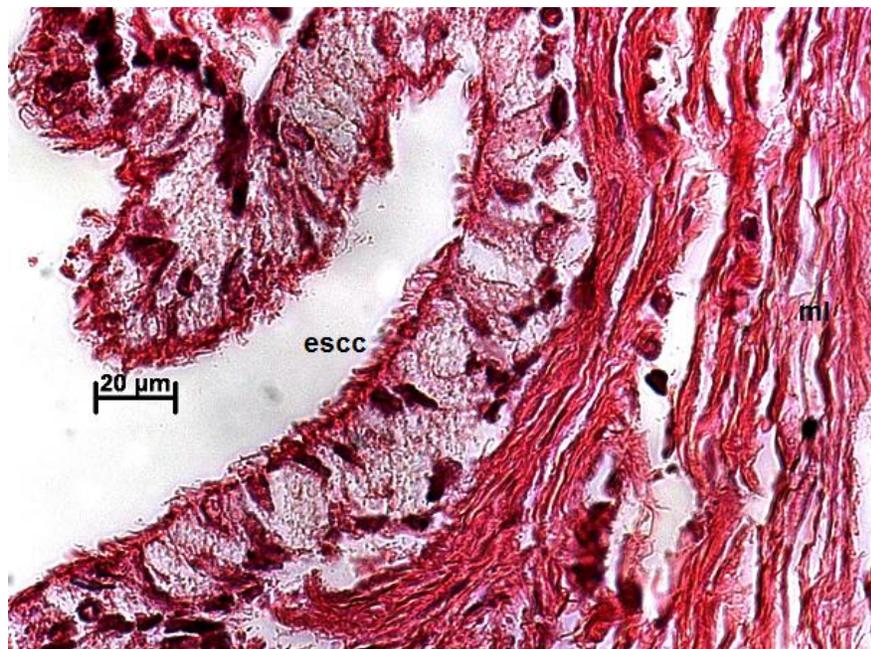
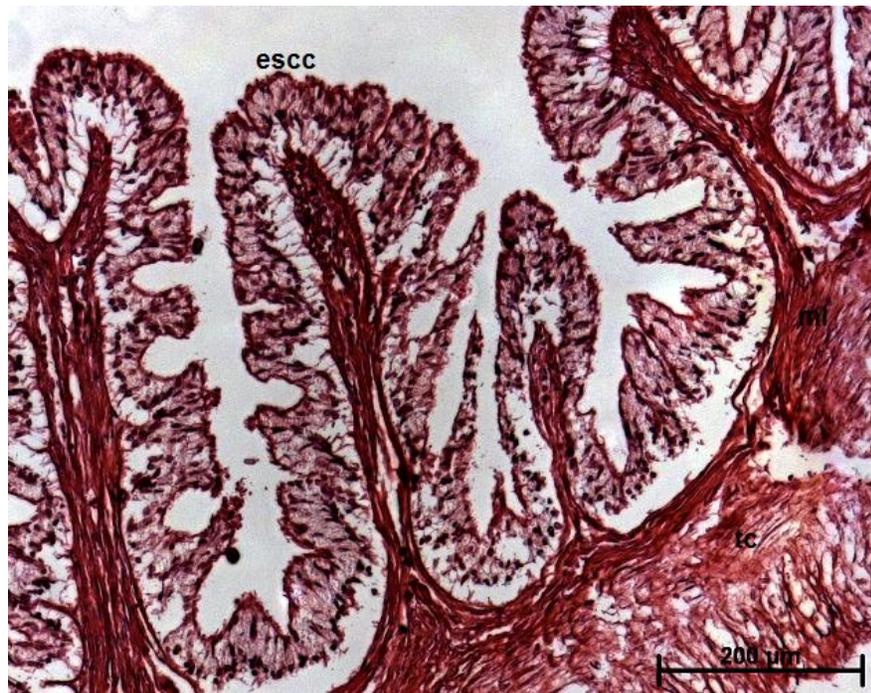


Figura 47 B. Estructura del útero de la raya guitarra *Rhinobatos glaucostigma* exhibiendo la parte anterior de la pared del útero (oviducto) (escc: epitelio simple columnar ciliado; ml: músculo liso; tc: tejido conjuntivo). Tinción H-E. 100X. 400X.

En la parte media y posterior del útero se observó tejido muscular liso con la misma disposición que la encontrada en la parte anterior del útero. No se observaron variaciones tisulares aunque se presentaron regiones donde el músculo se veía más denso; quizá a la cercanía con la cloaca ya que macroscópicamente esta parte fue más gruesa que el resto del útero (Fig. 48 A). En la técnica con azul alciano se observó similar el tejido aunque hubo mayor afinidad a H-E, sin embargo algunas de las glándulas se marcaron intensamente con el azul indicando algún tipo de secreción que sugiriendo el movimiento de la cápsula (Fig. 48 B).

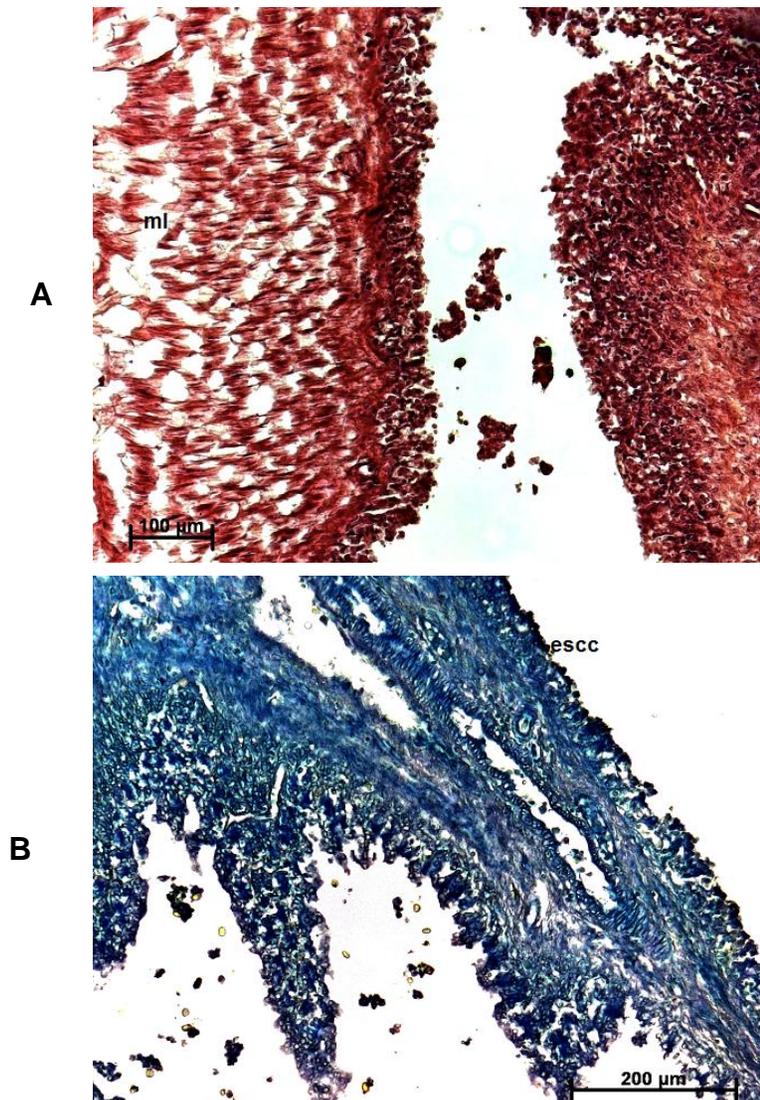


Figura 48. Estructura del útero de la raya guitarra *Rhinobatos glaucostigma* exhibiendo la parte media y posterior de la pared del útero. A). Tinción H-E. B). Tinción Azul Alciano. 100X.

Desarrollo embrionario de *Zapteryx exasperata*

En *Z. exasperata*, al retirar la cápsula del huevo, se observaron los embriones, cada uno con su vitelo por separado aunque parecía que estaban contenidos en uno solo. Este vitelo se observó con una irrigación continua hacia el cordón vitelino. La fecundidad máxima encontrada en este estudio fue de 14 embriones con una talla mínima de 2.6 cm LT y una máxima de 12 cm LT (Fig. 49). De la misma forma que en el tiburón *S. acanthias*, se realizó una descripción del desarrollo de los embriones para *Z. exasperata*. Esta raya está catalogada por la IUCN en 2009 bajo la categoría de “datos insuficientes”, esto debido a la falta de información biológica adecuada para establecer el estatus poblacional; con este estudio se genera un gran aporte al conocimiento de la especie.



Figura 49. Desarrollo en la raya guitarra pinta *Zapteryx exasperata*.

Se encontraron embriones en fases iniciales del desarrollo. Estos se encontraron embebidos en el vitelo que fue de consistencia dura, unidos por un cordón vitelino muy delgado y frágil. Los embriones eran de color blanco y, aunque apenas se estaban formando, se distinguieron claramente sus aletas y hendiduras branquiales que estaban expuestas, a pesar que el resto del cuerpo no se había terminado de

formar y los cuatro embriones encontrados por útero presentaron una longitud total de 2.6 cm en promedio (Fig. 50).



Figura 50. Embriones de la raya guitarra pinta *Zapteryx exasperata* en fases iniciales de desarrollo.

Los siguientes embriones fueron encontrados al retirar la envoltura del huevo. Cada embrión mostró el vitelo por separado y unidos por el cordón vitelino. Se encontraron siete embriones por cada útero y sus tallas estaban en los 4.5 cm LT aproximadamente. Las hendiduras branquiales externas presentaron unos filamentos. El cuerpo estaba bien formado, distinguiéndose sus apéndices y adquiriendo forma de un individuo adulto. Los ojos estaban bien desarrollados (Fig. 51).

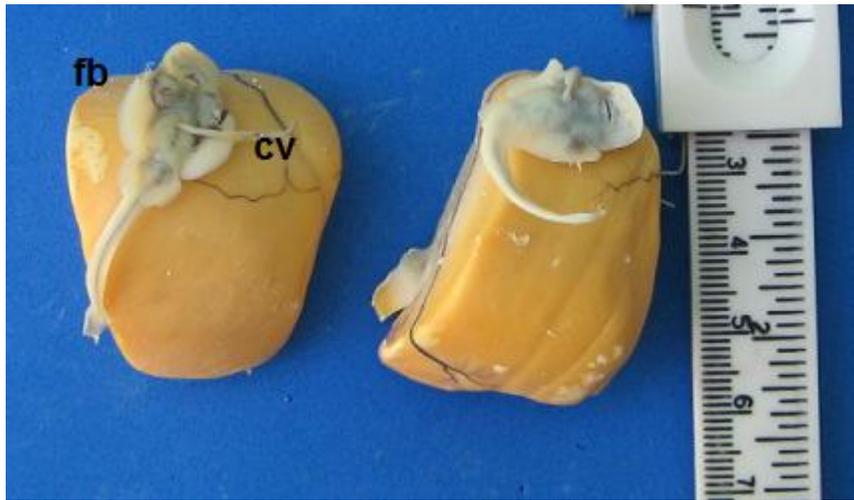
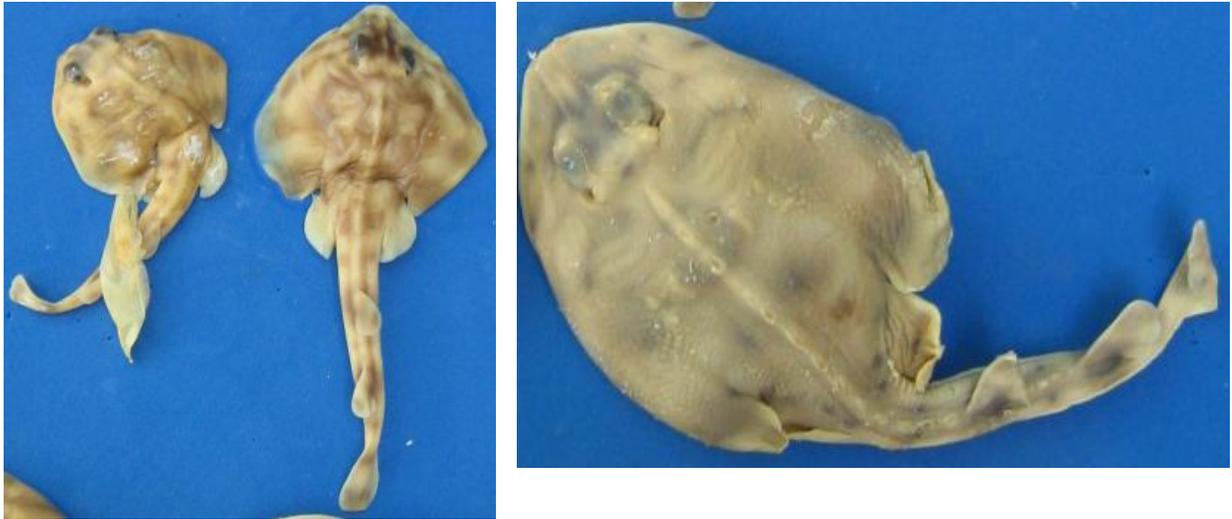


Figura 51. Vista dorsal y ventral de embriones de *Zapteryx exasperata* en desarrollo (fb: filamentos branquiales; cv: cordón vitelino).

A medida que los embriones crecieron, el saco vitelino se consumió y las rayas adquirieron forma de organismos adultos. Estos embriones presentaron tallas aproximadas de 13 cm LT. Estaban completamente formados y el saco vitelino absorbido casi en su totalidad (Fig. 52 A). Así, los embriones más grandes encontrados tenían 19 cm LT aproximadamente, estaban completamente desarrollados, con sus estructuras formadas por completo y saco vitelino absorbido (Fig. 52 B).



A

B

Figura 52. Embriones de la raya guitarra pinta *Zapteryx exasperata*. A). Estado intermedio de desarrollo; B). Estado final de desarrollo.

En cuanto a los organismos aplacentados con oofagia como los del tiburón zorro *Alopias superciliosus* presentaron unos pliegues notablemente vascularizados en la pared del útero; hacia la parte anterior estuvo más pronunciado y con restos de cápsulas ováricas (Fig. 53). En este estudio los embriones presentaron gran tamaño (60 cm LT), sin embargo, se evidenció la oofagia ya que como indicaron Moreno & Morón (1992), ésta condición se evidencia al encontrar ovarios con oocitos vitelogénicos, cápsulas en úteros y embriones con éstas en la boca (Fig. 53). La fecundidad máxima fue de dos embriones. Esto es general para todos los tiburones pertenecientes a la familia Alopiidae y al tiburón *Odontaspis taurus* (tigre arenero) que presenta canibalismo intrauterino (Gilmore *et al.*, 1983).

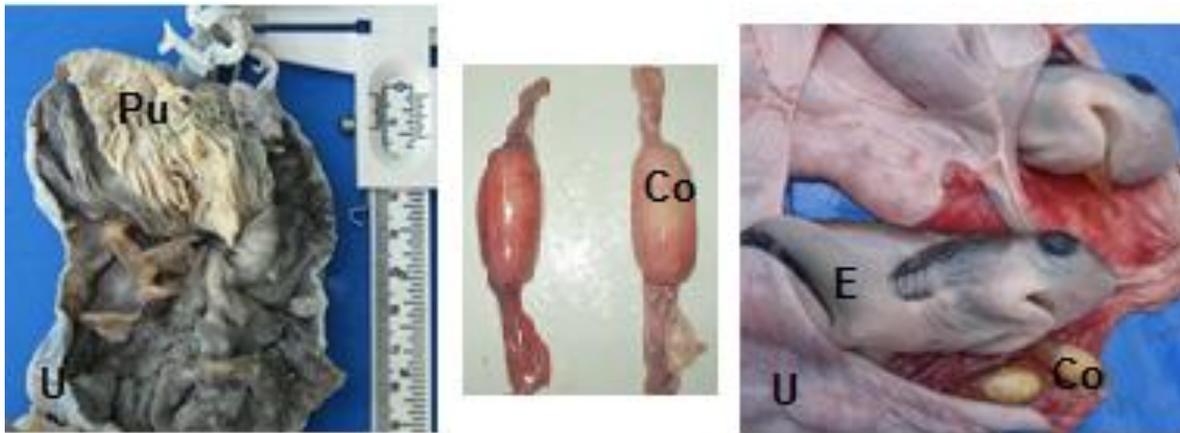


Figura 53. Úteros, cápsulas ováricas y embriones de *Alopias superciliosus* (U: úteros; Pu: pliegues uterinos; Co: cápsulas ováricas; E: embriones).

En las rayas vivíparas aplacentadas, el útero desarrolló largas proyecciones llamadas trofonemata, las cuales incrementaron el área superficial por secreciones histotróficas e intercambio respiratorio (Hamlett *et al.*, 1996). Como en especies placentadas, el útero asume una función adicional de proveer nutrientes para el desarrollo de los embriones después de que el almacenamiento de vitelo termina. La raya mariposa de California, *Gymnura marmorata* presentó úteros desarrollados, bien definidos y con embriones. Al disectarlo, se observaron grandes y abundantes proyecciones (3 cm de largo aproximadamente) que abarcaron casi todo el útero (Fig. 54 A). Estas proyecciones están involucradas en la nutrición embrionaria y son introducidas al embrión a través de la boca y filamentos branquiales externos. En algunos organismos se encontraron embriones a término y la fecundidad encontrada varió de 4 a 8 embriones por hembra, mientras que en otros ejemplares se observaron pequeños restos y cápsulas de vitelo, lo que indica una fase inicial del desarrollo (Fig. 54 B).

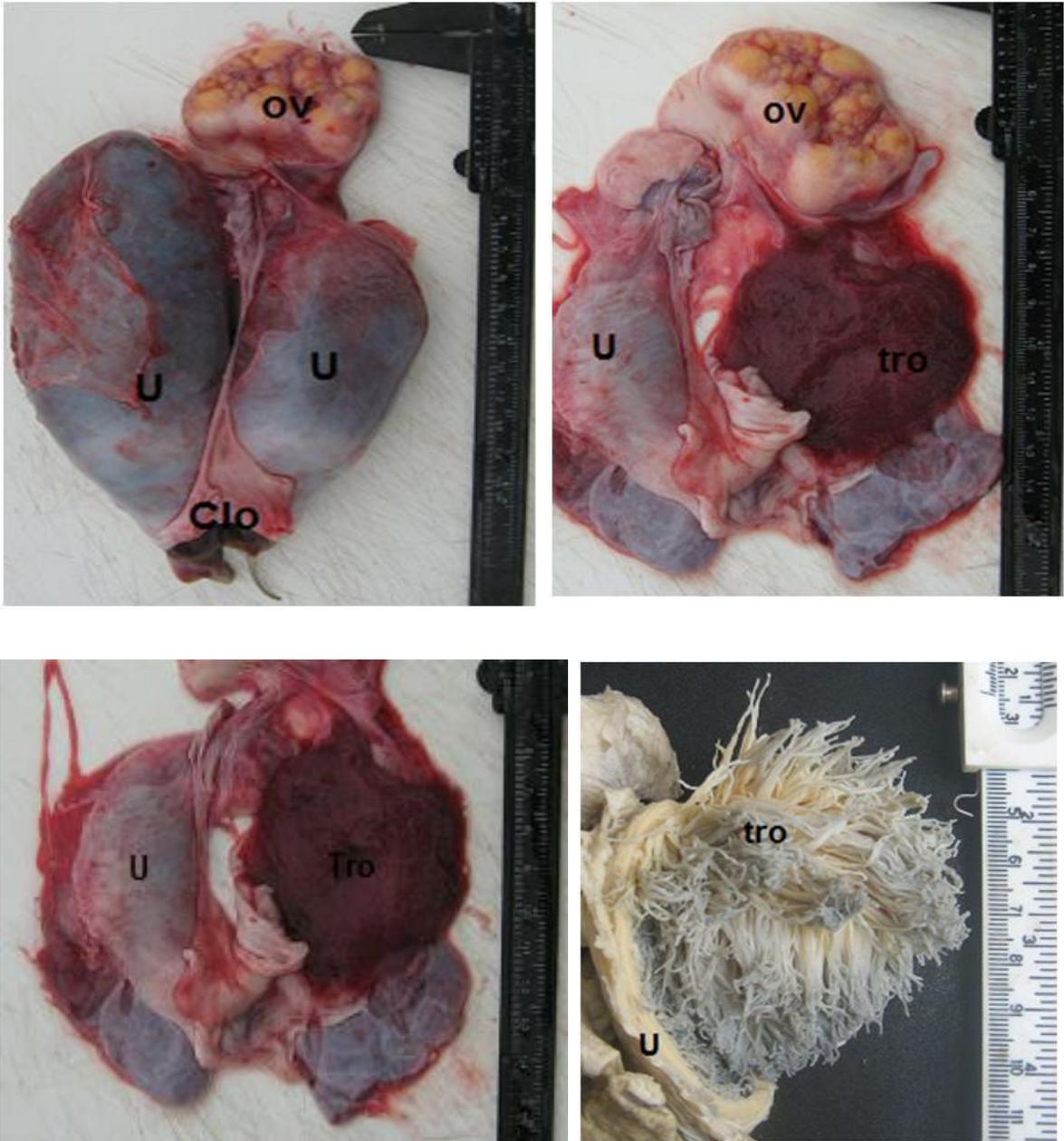


Figura 54 A. Úteros de la raya mariposa de California *Gymnura marmorata* con proyecciones de trofonemata (U. útero; Tro: trofonemata; cl: cloaca; ov: ovario).



Figura 54 B. Embriones y úteros de la raya mariposa de California *Gymnura marmorata*. A) Proyecciones de trofonemata; B) embriones y úteros con vitelo (Tro: trofonemata).

Histológicamente se observaron células con uno o dos núcleos; células circulares comparables a las células sanguíneas indicando algún tipo celular relacionado con nutrientes, probablemente con las secreciones de la trofonemata. Estas células secretoras se agruparon hacia el centro de las vellosidades. Asimismo, se observaron fibras colágenas en abundancia (tejido fibroso de colágeno) rodeando la prolongación del *villi* uterino (Fig. 55).

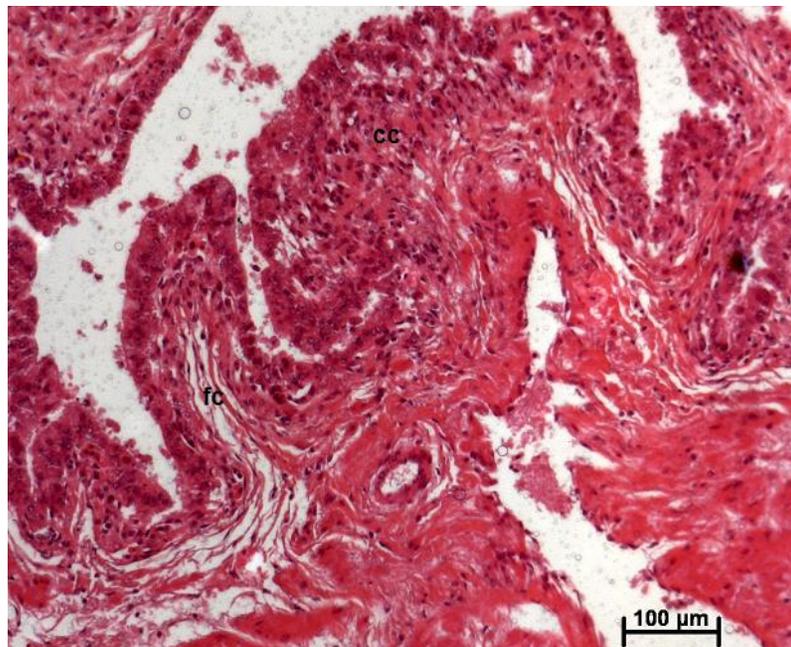


Figura 55. Estructura de la pared uterina de la raya mariposa de California *Gymnura marmorata* (cc: células cilíndricas; fc: fibras colágenas). Tinción H-E. 100X.

Al examinar a la raya látigo *Dasyatis longa*, se observó que ésta presentó un solo útero funcional, el izquierdo. Se encontró que la pared del útero tiene un grosor de 1 cm, aproximadamente, cubierta por vellosidades más cortas (5 mm) con respecto a las de *G. marmorata* (3 cm) que la cubrían. Sin embargo, en los organismos revisados no se encontraron ni embriones ni restos de vitelo que sugirieran que la hembra estaba grávida (Fig. 56). Algunas especies de rayas, especialmente las vivíparas, tienen un útero predominantemente funcional y por lo general es el izquierdo. Sin embargo, se observó que la raya mariposa de California presentó dos úteros funcionales.

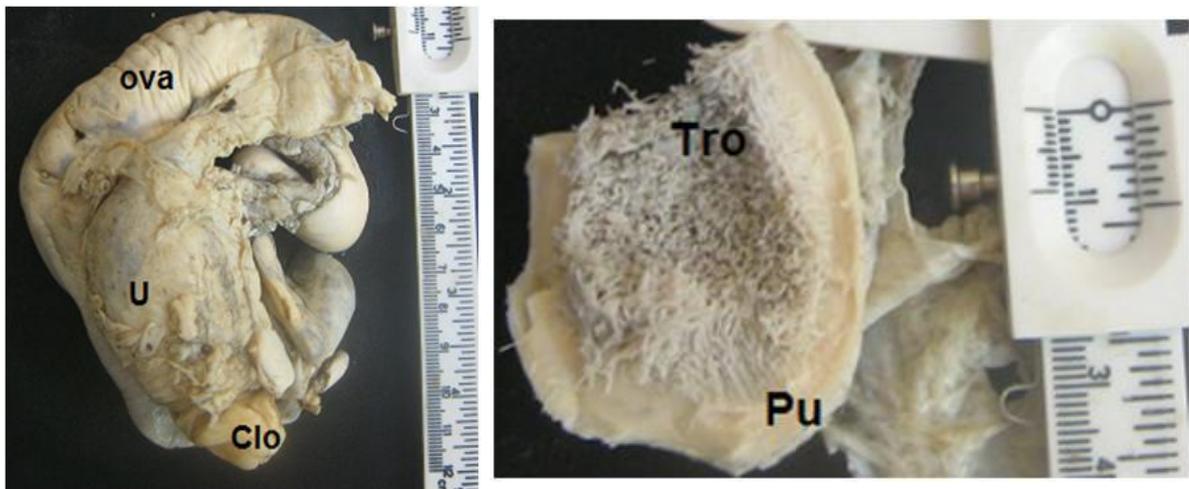


Figura 56. Útero y trofonemata de la raya látigo *Dasyatis longa* (ova: ovario; U: útero; Clo: cloaca; Pu: pared del útero; Tro: trofonemata).

Se observó que los úteros de las dos especies revisadas estaban constituidos en gran medida por tejido muscular, con paredes uterinas gruesas (entre 1 y 2 cm aproximadamente), altamente vascularizadas y con abundantes vellosidades uterinas de color rojo, las cuales pueden estar relacionadas con la vascularización para cumplir su función.

Estructuralmente el útero de *D. longa* (raya látigo) presentó un tipo celular relacionado con la producción de nutrientes, similar al encontrado en la raya mariposa de California *G. marmorata*. Las células secretoras de trofonemata se agruparon hacia la periferia de la vellosidad rodeándolas, mientras que en *G. marmorata* se agruparon hacia el centro de la prolongación del villi uterino.

Asimismo, se observaron las células circulares con uno o dos núcleos similares a las células sanguíneas y también tejido fibroso de colágeno (Fig. 57 A). En la raya látigo las vellosidades en el útero fueron más cortas (5 mm) y abundantes que en la raya mariposa de California (3 cm). A pesar de que ambas rayas presentaron el mismo modo reproductivo, se observaron diferencias entre ellas, ya que en la raya látigo sólo un útero fue funcional, mientras que en *G. marmorata* los dos úteros fueron funcionales; probablemente por esto se presentaron más células secretoras en *D. longa* ya que éstas abarcaron casi toda la prolongación del villi uterino (Fig. 57 B).

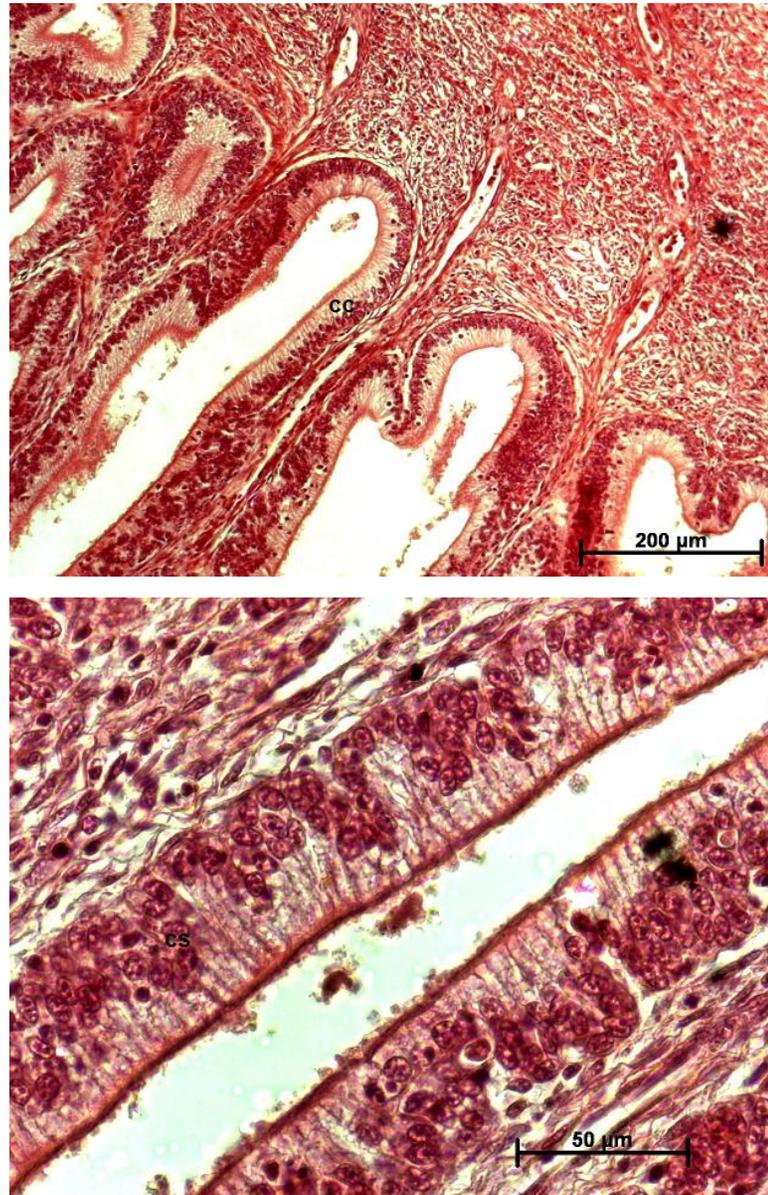


Figura 57 A. Estructura de la pared uterina de la raya látigo *Dasyatis longa*. Tinción H-E. 100X. 400X.

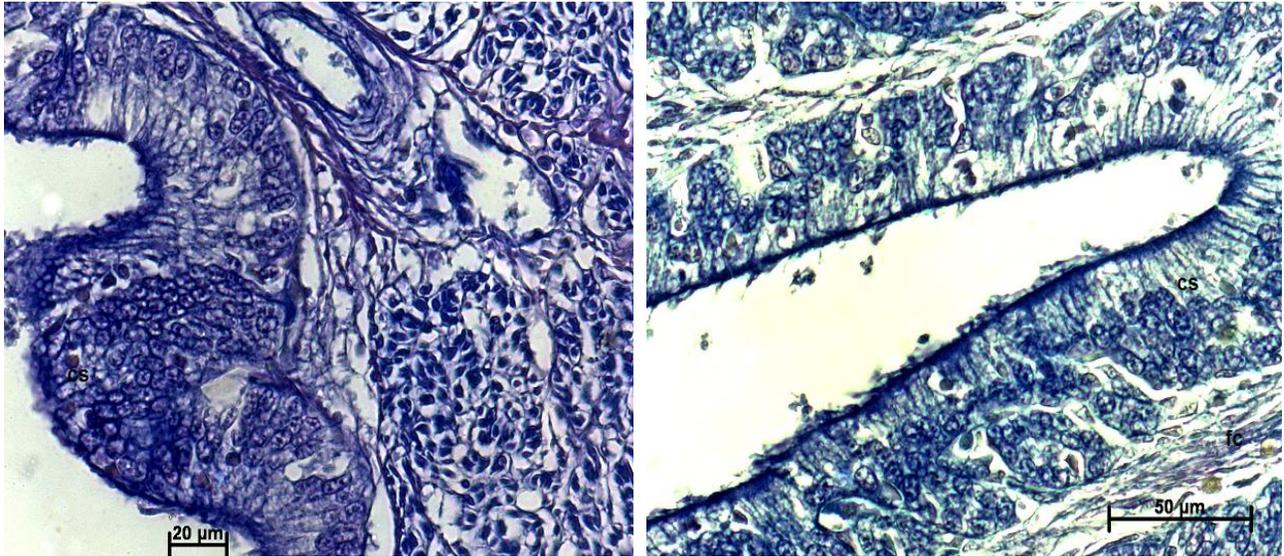


Figura 57 B. Estructura de la pared uterina de la raya látigo *Dasyatis longa*. Tinción azul alciano. 400X.

La viviparidad placentaria se observa sólo en algunas especies de tiburones. La cornuda prieta *Sphyrna zygaena* y la cornuda barroza *Sphyrna lewini* presentaron características similares al interior de los úteros. En *S. zygaena* se obtuvieron dos ejemplares de los cuales, una hembra presentó la fase inicial de su gravidez. En sus úteros se encontró abundante vitelo y la formación de compartimentos uterinos estaba iniciándose. La otra hembra presentó embriones de mayor tamaño (3 a 6 cm LT); en este caso la formación de los compartimentos uterinos fue más evidente y los embriones estaban acomodados de forma ordenada (Fig. 58 A). Tal como lo indicaron Schlernitzauer & Gilbert (1996) para *S. tiburo*, durante la gestación inicial las rugosidades son orientadas transversalmente, a medida que avanza la gestación, éstas se acomodan de acuerdo con el crecimiento de los embriones. Este cambio de posición está acompañado con la expansión del útero y la reducción de su grosor, pared extremadamente delgada, característica de gestación tardía. En el caso de la cornuda prieta, estas últimas características no se apreciaron porque el estado de gestación era inicial y las paredes del útero eran muy gruesas, sin embargo para la cornuda barroza *S. lewini*, la pared del útero era mucho más delgada ya que en la mayoría de los casos las hembras estaban en la fase final de la gestación.

Dentro de la pared del útero justo donde se forman los compartimentos se observó una membrana de color verde que formará la tercera membrana protectora del embrión en estadios más avanzados (Hamlett, 1999) (Fig. 58B). La tercera membrana que cubre a los huevos permanece hasta que los embriones están en un estado avanzado por lo que seguramente se encuentra hasta el alumbramiento. En el caso de los embriones, el cordón umbilical fue liso y su longitud iba de la mitad a casi la longitud total del embrión, lo cual es típico de la mayoría de vivíparos placentados (Hoyos-Padilla, 2003) (Fig. 58 C y D).

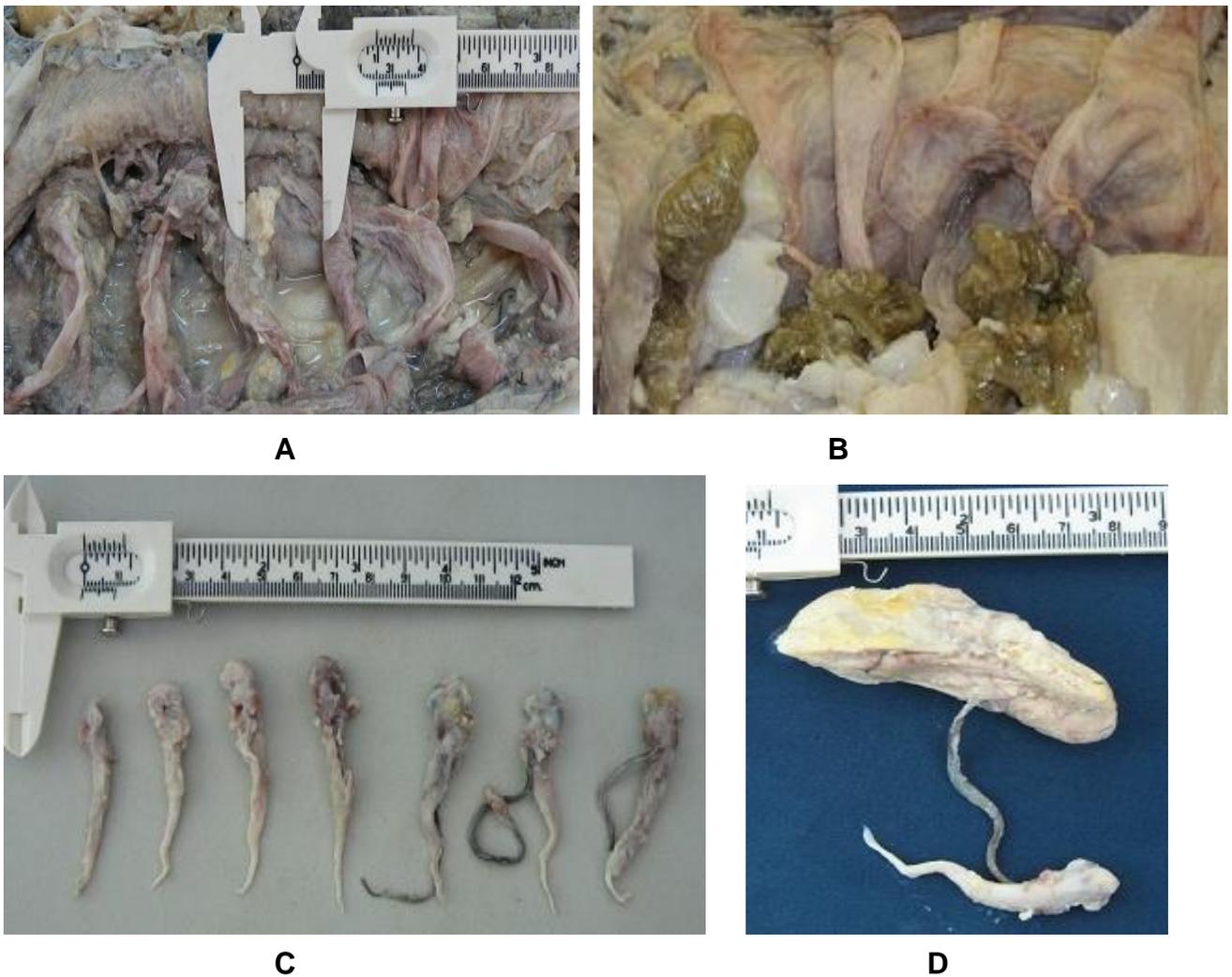


Figura 58. A). Compartimentos uterinos de la cornuda prieta *Sphyrna zygaena*; B). Tercera membrana ; C) y D). Embriones con su cordón umbilical.

En *Sphyrna lewini* (la cornuda barroza) los úteros presentaron las mismas características respecto a los compartimentos uterinos. En general los embriones estaban acomodados dentro del útero con la cabeza, hacia la parte anterior y separados por una delicada membrana placentaria, que como en otros tiburones vivíparos, es una extensión de la pared del útero. Así, al nacer, lo hacen de cola para proteger su cabeza que es lo más vulnerable y desprendiendo su cordón umbilical.

En las hembras grávidas encontradas, todos los embriones estaban a término de su formación, es decir, eran réplicas exactas del adulto y presentaban cordón umbilical con vellosidades, característico de esta especie, adherido al útero; no se encontraron embriones en diferentes fases de desarrollo (Fig. 59). Se obtuvo un amplio intervalo de fecundidad, de 6 a 40 embriones, con mayor frecuencia de 14 a 30 por hembra (Bejarano – Álvarez *et al.*, 2011).



Figura 59. Embriones en etapa final del desarrollo de la cornuda barroza, *Sphyrna lewini*.

El análisis de la microestructura del útero se realizó en la cornuda prieta *Sphyrna zygaena*. Se observó un epitelio estratificado de transición con varias capas celulares, cuboidales y cilíndricas principalmente, no ciliado ni secretor. Se distinguió abundante tejido conectivo laxo y vascularizado, la gran parte de éste con tejido muscular (Fig. 60). Este epitelio de transición fue similar al epitelio observado en mamíferos (Estrada & Uribe, 2002).

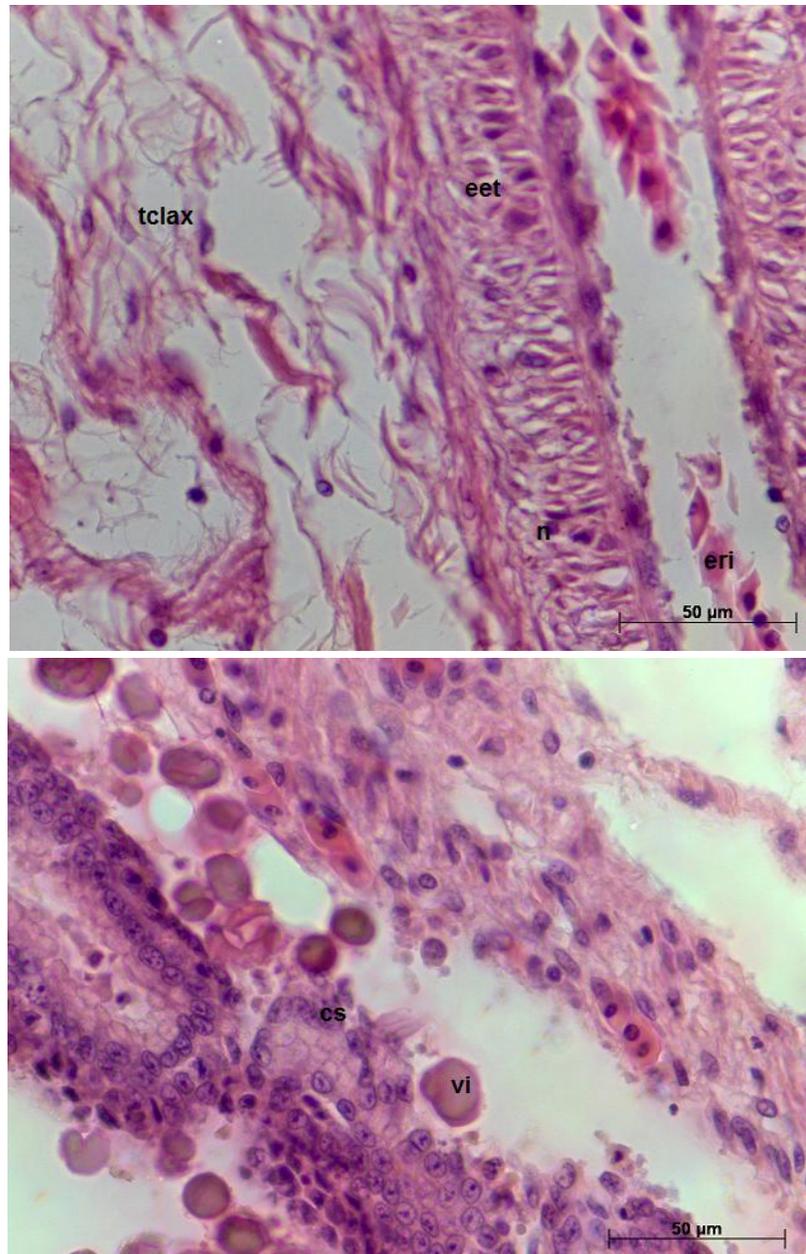


Figura 60. Corte transversal del útero de la cornuda prieta *Sphyrna zygaena* (eet: epitelio estratificado de transición; eri: eritrocitos; n: núcleo; tclax: tejido conjuntivo laxo; vi: gránulos de vitelo; cs: células secretoras). Tinción H-E. 400X.

También se observó en el tejido conjuntivo abundantes fibras y gránulos de vitelo (Fig. 60). Posiblemente éstos son del vitelo que se observó en la muestra, ya que los embriones encontrados en este útero eran pequeños y aún dependían del vitelo. Observaciones similares reportó Otake (1990) en el tiburón azul *Prionace glauca*. Encontró que esta especie presenta un epitelio con varios tipos de células no secretoras. Asimismo, observó inclusiones granulosas, indicando que el epitelio de la placenta materna es activo en la secreción de materiales micromoleculares pesados.

Asimismo, se realizó un corte de los compartimentos intrauterinos de la cornuda prieta *Sphyrna zygaena* donde se encontró una red altamente vascular que incluye capilares y pequeñas arterias. La estructura muscular fue evidente, con miocitos o fibras musculares alargadas rodeadas de tejido conjuntivo que las mantuvo unidas (Fig. 61).

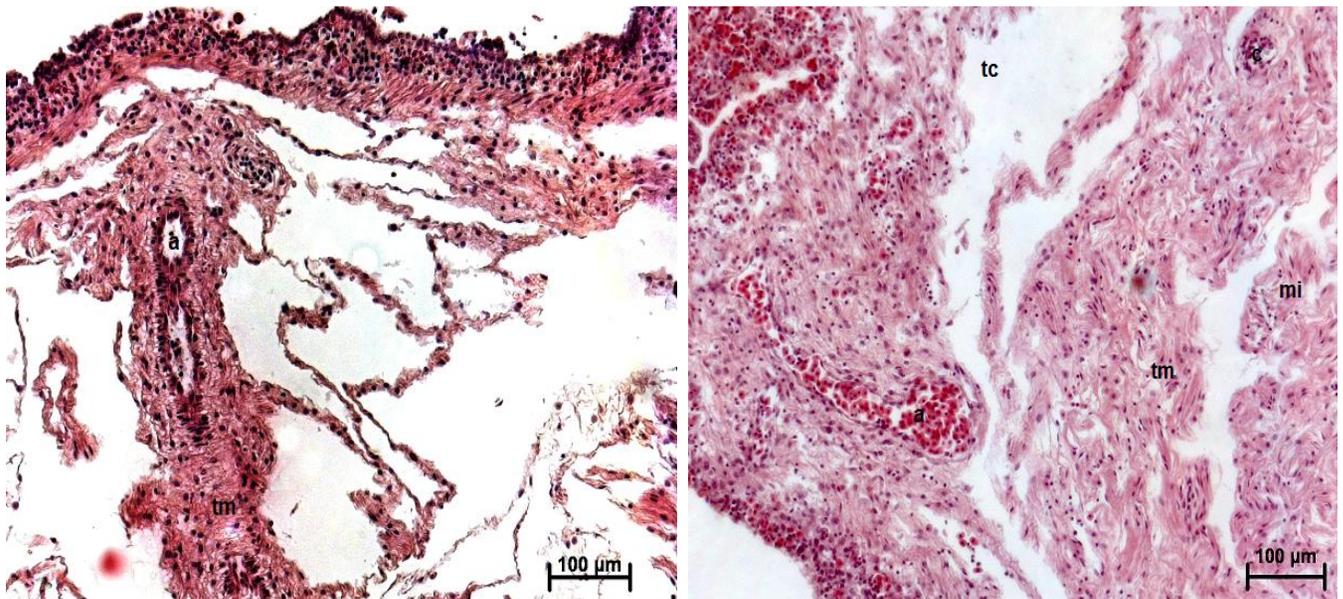


Figura 61. Corte transversal del compartimento intrauterino de la cornuda prieta *Sphyrna zygaena* (a: arteria; c: capilares; tm: tejido muscular; mi: miocitos; tc: tejido conectivo). Tinción H-E. 100X.

Se realizó un corte transversal del cordón umbilical del tiburón placentado cornuda prieta *Sphyrna zygaena* y del cordón vitelino del tiburón aplacentado con dependencia de vitelo *Squalus acanthias*; en esta misma especie el cordón vitelino contenía tres estructuras tubulares: 1) Arteria vitelina; 2) Vena vitelina y 3) Ductus vitellointestinalis. Presentó tejido conjuntivo laxo o aerolar, con matriz extracelular gelatinosa y una red laxa de fibras elásticas y colágenas, donde las células más comunes fueron los fibroblastos, los cuales fueron fusiformes, con prolongaciones citoplasmáticas irregulares, núcleo central y ovalado (Fig. 62 A). En especies placentadas como *S. zygaena* se encontraron dos estructuras tubulares: 1) Vasos umbilicales y 2) Ductus vitellointestinalis el cual presentó sincitio de vitelo, el cuál es llevado al canal alimentario para la digestión y absorción del embrión (Fig. 62 B). En ambos casos se presentaron tres tipos de células epiteliales en el *ductus vitellointestinalis*: ciliadas, que fueron las más grandes; las células con microvellosidades que presentaron abundante glicógeno y almacén de lípidos y las células enteroendocrinas con vesículas secretoras. Hamlett *et al.* (1993) encontraron el mismo patrón de células en el tiburón placentado *R. terraenovae*.

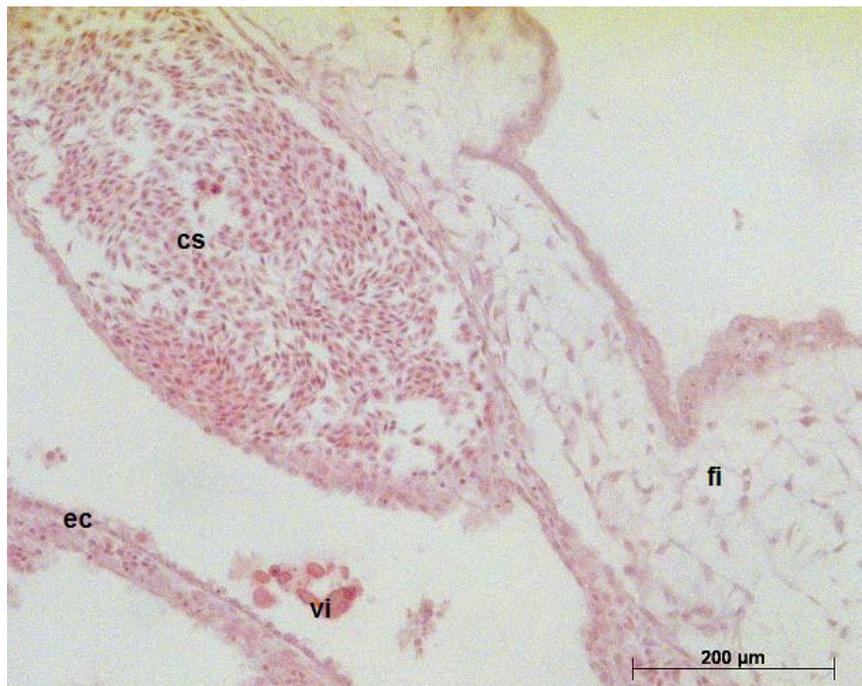


Figura 62 A. Corte transversal del cordón vitelino del tiburón aplacentado con dependencia de vitelo *Squalus acanthias* (cs: células sanguíneas; fi: fibroblastos; vi: vitelo; ec: epitelio cúbico). Tinción H-E. 100X.

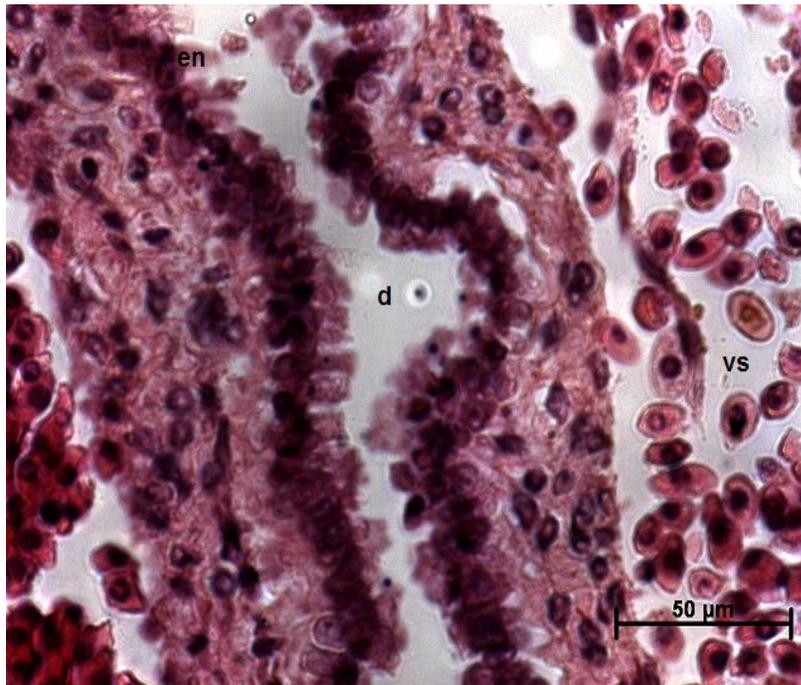
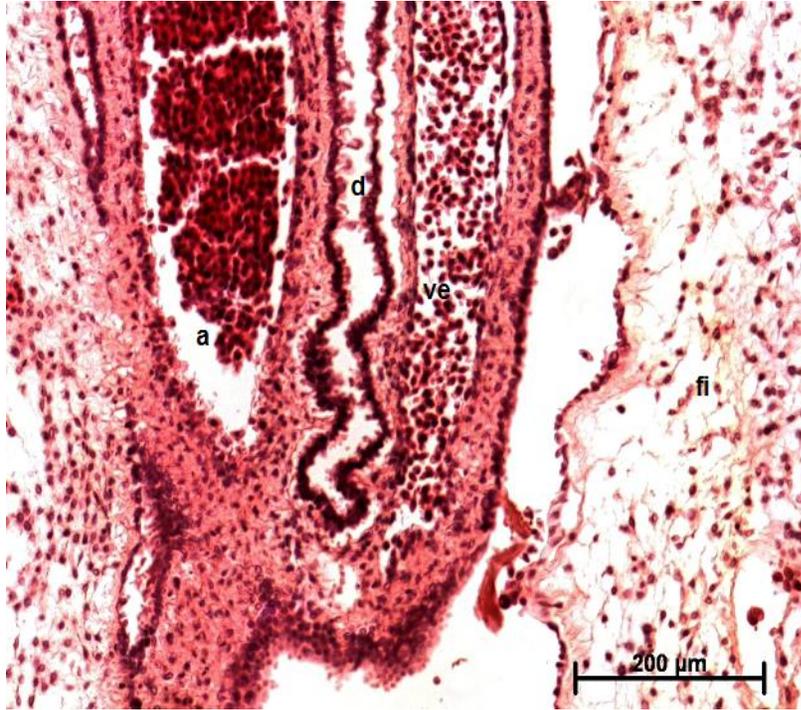


Figura 62 B. Corte transversal del cordón umbilical del tiburón placentado *Sphyrna zygaena* (vs: vasos sanguíneos; fi: fibroblastos; a: arteria; d: ductus vitellointestinalis). Tinción H-E. 100X. 400X.

En el tiburón azul *Prionace glauca*, placentado, se encontraron compartimentos uterinos semicerrados y arreglados de manera transversal, cada embrión se encontraba en lo que asemejaba la formación de un compartimento propio (Fig. 63). La pared uterina gruesa, no se observó vascularizada, la tercera membrana se apreció en menor cantidad que en las cornudas. Asimismo, los embriones se encontraban acomodados por tallas, aprovechando al máximo el espacio uterino. Observaciones similares fueron encontradas por Hoyos-Padilla (2003) en el tiburón piloto. Los cordones umbilicales largos se unían a la pared uterina de la misma manera como se observó en las cornudas. La fecundidad máxima encontrada fue de 46 embriones cuyas longitudes oscilaron entre los 12 y 15 cm de longitud total. Castro & Mejuto (1995) encontraron una fecundidad de 37 embriones por hembra.



Figura 63. Úteros y embriones del tiburón azul *Prionace glauca*.

En los úteros de dos hembras estudiadas se encontraron tres embriones con deformidades. Uno de los embriones presentó bicefalia. Era una hembra de 8.5 cm LT aproximadamente, mucho más pequeña que los embriones normales (15 cm LT en promedio). La región cefálica derecha fue significativamente más pequeña que la cabeza izquierda. Estaban unidos a un mismo cuerpo que era normal con las aletas dorsales, anal, pectoral y cordón umbilical y presentó dos pares de aletas pélvicas (Fig. 64 A). Internamente se observó que sus órganos estaban bien formados y que el único órgano que compartieron era el hígado (Fig. 64 B). Este tipo de malformaciones ha sido registrado por Bejarano-Álvarez *et al.* (2011) y Galván-Magaña *et al.* (2011).



Figura 64. Embrión de tiburón azul *Prionace glauca* con bicefalia. A). Vista dorsal y B). Vista ventral mostrando sus órganos internos.

Los otros dos embriones deformes eran un macho y una hembra de 8 cm LT aproximadamente. Estos no presentaron ojos y parte de su hocico no estaba formado (Fig. 65). El embrión macho presentó sólo el cartílago craneal; presentó hendiduras branquiales pero no se abrían por completo. Mientras que la hembra tenía los arcos oculares, el hocico incompleto pero la boca y las hendiduras branquiales estaban completos. En ambos embriones el resto del cuerpo estaba completo con sus aletas pectorales, pélvicas, anales y caudales. Internamente sus órganos se desarrollaron normalmente (Fig. 65).



Figura 65. Vista dorsal y ventral de fetos de tiburón azul *Prionace glauca* mostrando deformidades cefálicas (H: hembra; M: macho).

b. MODOS REPRODUCTIVOS COMO INDICADORES PARA EL MANEJO DE LA PESQUERÍA

Una amplia preocupación con respecto a la sobreexplotación de los elasmobranquios en aguas de México ha impulsado el desarrollo de un plan de manejo federal (Bizarro *et al.*, 2007). Debido a esto, fue decretada el 15 de mayo de 2007 la **Norma Oficial Mexicana 029 (NOM-029-PESC-2006), Pesca Responsable de Tiburones y Rayas**, para conservar las poblaciones de elasmobranquios explotadas (Bizarro *et al.*, 2007). Su objetivo es contribuir al aprovechamiento sustentable y responsable en estos recursos, así como brindar protección a aquellas especies que son capturadas de manera incidental. La norma genera beneficios tanto a los pescadores, prestadores de servicios turísticos e investigadores, al contribuir con la mejora de los registros de estas especies. Entre estos beneficios está el proteger el recurso mediante vedas por zonas y temporadas, limitación del esfuerzo pesquero y mejora de la selectividad de los sistemas y artes de pesca.

Dentro de las principales prohibiciones que contempla la norma está pescar en zonas establecidas como el refugio de tiburones y rayas, usar mamíferos marinos como carnada, pescar alrededor de arrecifes coralinos, entre otras. Para la Península de Baja California, la NOM 029 prohíbe la pesca en los sistemas lagunares con el fin de proteger la zona de alumbramiento de la ballena gris. Finalmente, se regulará la pesquería de tiburón prohibiendo el “aleteo”, causa principal de la reducción de poblaciones en México y el mundo. En ningún caso se podrán capturar y retener ejemplares de cualquiera de las siguientes especies: tiburón ballena (*Rhincodon typus*), tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*), tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*), pez sierra (*Pristis perotteti*, *P. pectinata* y *P. microdon*) y mantarraya gigante (*Manta birostris*, *Mobula japonica*, *M. thurstoni*, *M. munkiana*, *M. hypostoma* y *Mobula tarapacana*). Cualquier ejemplar de estas especies capturado incidentalmente deberá ser regresado vivo al agua (DOF, 2007).

Con toda la información expuesta anteriormente y ante la NOM 029, surge la inquietud de **¿porqué conservarlos?** Se ha mencionado en varias ocasiones las características biológicas que presentan los elasmobranquios (madurez sexual tardía, baja fecundidad, largos periodos de gestación, entre otros). Sin embargo, es pertinente tener en cuenta otras características biológicas que los hacen primordiales en nuestros mares y que los han mantenido durante millones de años. Una de estas es la adaptación al medio, que ha permitido el éxito reproductivo, que incluye la fertilización interna y el desarrollo embrionario ovíparo, vivíparo aplacentado y vivíparo placentado, así como el papel que desempeña en la comunidad (posición trófica) ya que son considerados como depredadores tope.

Con esa información base de la biología de los tiburones, se puede recomendar qué modelo de evaluación y manejo pesquero se debe desarrollar. Al saber de su limitada fecundidad, de sus tasas de renovación lentas y compleja estructura espacio-temporal, los tiburones pueden ser aprovechados comercialmente siempre y cuando exista un conocimiento completo de sus historias de vida que permitan conocer su capacidad de crecimiento poblacional y, así, limitar sus tasas de explotación (Walker, 1998).

¿Qué ocurre con aquellas especies que son de importancia comercial, que soportan una pesquería y cuya fecundidad es baja? Tal es el caso de los tiburones zorro, *Alopias spp.*, debido a su modo reproductivo (**vivíparos aplacentados con oofagia**) tan complejo, se caracterizan por ser organismos de gran tamaño y que tienen únicamente dos crías por camada. Esta característica los hace aún más susceptibles ya que la pesca se ha incrementado en estas especies y sus poblaciones han disminuido. Aunado a esto, el desconocimiento general sobre su biología hace que se haya clasificado en el año 2006 como especies con datos insuficientes por la IUCN. Actualmente, su estatus ha sido re evaluado colocando a todos los miembros del género *Alopias* en la lista roja como vulnerables, debido a la declinación de sus poblaciones. El tiburón zorro *A. superciliosus* es apreciado por sus aletas, asimismo entre los tiburones pelágicos, *Alopias superciliosus* (zorro) (Alopiidae) es el más

vulnerable de los elasmobranquios por ser el menos fecundo (Camhi, 2008). Es una especie de importancia económica en numerosas zonas, y se ha capturado en grandes cantidades como especie objetivo. La pesca de enmalle de deriva de California ha proporcionado pruebas claras de que los tiburones del género *Alopias* son altamente vulnerables a la sobrepesca en un corto período de tiempo. La falta de datos sobre la pesca de otros lugares y la incertidumbre sobre los parámetros de la historia de vida hacen imposible determinar el tamaño de la población o las fluctuaciones en otros lugares (IUCN, 2009).

Un caso similar al del tiburón zorro, ocurre con los tiburones martillo, especialmente las cornudas barroca (*S. lewini*) y la cornuda prieta (*S. zygaena*). Estas especies son **vivíparas placentadas** y presentan una fecundidad intermedia (40 embriones máximo en *S. lewini*) (Bejarano-Álvarez *et al.*, 2011a). El tiburón martillo es una especie cuyo periodo de gestación es de 9 a 12 meses aproximadamente y, de acuerdo con sus características biológicas documentadas, es considerada como una especie pelágico-costera, y semioceánica, se le puede localizar sobre la plataforma continental y hasta los 1000 metros de profundidad. Asimismo, tiene zonas de alumbramiento y de crianza definidas a través del año, principalmente en el verano (Bejarano-Álvarez *et al.*, 2011a). Hace varios años, era una especie frecuente en algunos bajos (El Bajo, Isla Espíritu Santo, B.C.S.) y en islas volcánicas (Isla Cocos, Costa Rica e Isla Malpelo, Colombia), por lo cual era usado como ecoturismo y diferentes actividades recreativas como el buceo, por ser una especie que presenta agregaciones tanto por sexos como por tallas, lo que la hacía un espectáculo maravilloso. Se ha observado una considerable disminución de sus poblaciones, como resultado *S. lewini* está particularmente amenazado por su hábito migratorio.

La principal amenaza para sus poblaciones es la pesca dirigida e incidental. Debido principalmente a que es una especie con altas capturas, no sólo de adultos, sino de neonatos y jóvenes, afectados por el aumento en la demanda de sus aletas y su carne. Además de que *S. lewini* es sujeta a capturas incidentales en pesquerías con palangres y redes de deriva (Camhi *et al.*, 2009).

Estas migraciones son predecibles en tiempo y espacio lo que hace que esta especie sea más susceptible de ser capturada. Aunado a lo anterior, *S. lewini* migra entre ZEEs de distintos países y hacia aguas internacionales. Por lo tanto, las medidas de manejo de un solo país, y no estandarizadas entre países, no garantizan una regulación adecuada del aprovechamiento de esta especie. El tiburón martillo, *Sphyrna lewini* se encuentra explotada al máximo y sobreexplotada a nivel mundial. Recientemente, toda la familia de los tiburones martillo Sphyrnidae fue clasificada como en peligro por la lista roja de la UICN. La más reciente evaluación de las poblaciones por la UICN indica que *S. lewini* se encuentra en peligro en el Atlántico Noroeste, Atlántico Central Occidental, Pacífico Oriental Central, Pacífico Suroriental, Océano Índico Occidental, mientras que en el Atlántico Suroccidental y Central oriental se encuentra vulnerable y en Australia hay deficiencia de información (Camhi *et al.*, 2009). Como se mencionó anteriormente, México tomó la iniciativa de incluir la especie en el Apéndice II de CITES. El incluir la especie dentro de esta medida es un gran paso ya que protegiéndola en México, se logra que otros países tomen esta iniciativa y se puedan recuperar de forma importante sus poblaciones.

Contrariamente, existen casos en que no existe conocimiento alguno sobre la biología y mucho menos sobre ciertos aspectos básicos de la reproducción de algunas especies de tiburones y rayas, dificultándose de esta manera el planteamiento de medidas de manejo y protección de las mismas. Es el caso de algunos tiburones **ovíparos**, como *C. ventriosum*, actualmente está clasificado como una especie de “Preocupación Menor” por la IUCN. Este tiburón bentónico, de hábitos nocturnos es capturado de forma incidental en el Pacífico mexicano, principalmente en las capturas de langosta y cangrejos, redes de enmalle y de arrastre.

Es de particular importancia conocer más aspectos sobre la biología de esta especie, ya que no se tiene una estimación real de cuántos organismos se pescan, no se conoce cómo está constituida su población, y por supuesto no se sabe cuántas crías produce, además, se desconoce su edad de madurez sexual. Esto dificulta en gran

medida realizar una recomendación para su conservación. Una buena iniciativa, tanto para especies ovíparas, como para algunas **vivíparas aplacentadas con dependencia de vitelo** (tiburones angelito, rayas guitarra), es vigilar y controlar las flotas y pesquerías artesanales que utilizan redes de arrastre, ya que son métodos de pesca que no tienen ninguna selectividad y que en realidad afectan considerablemente el ecosistema.

Otro ejemplo, es la raya guitarra pinta, *Zapteryx exasperata*, esta presenta viviparidad aplacentada con dependencia de vitelo. Al igual que con el tiburón ovíparo, está catalogada por la IUCN bajo la categoría de “datos insuficientes”, esto debido a la falta de información biológica adecuada para establecer el estatus poblacional. Habita en arrecifes rocosos, poco profundos, lagunas de arena y aguas costeras. Esta especie se captura en la pesca artesanal en el Golfo de California y Bahía Almejas, Baja California, México. No se sabe si esta es una especie relativamente poco común, como sugieren los desembarques. Esta especie está potencialmente en peligro debido a la pesca no regulada, a través de sus áreas de distribución en México. Cuando se obtenga mayor información, el estado de conservación de la especie debe ser reevaluado con prioridad (IUCN, 2011; Blanco-Parra, 2009). Como acciones de conservación, no se ha aplicado ningún plan de manejo formal para esta especie.

De igual manera sucede para la raya mariposa de California, *Gymnura marmorata*, cuyo modo reproductivo es **vivípara aplacentada con trofonemata**. Esta forma de desarrollo se observa solamente en algunas rayas. Se desconoce en su mayoría la biología de las especies que la presentan, aunque hay casos como el de las manta diablo *Manta birostris* o algunas cubanas, *Mobula spp.*, donde sólo tienen una cría y su ciclo reproductivo es de dos años aproximadamente. En este caso, es importante re-evaluar las pesquerías ya que son especies sumamente susceptibles a la sobrepesca.

La raya mariposa de California (*G. marmorata*), es una de las principales especies desembarcadas en las pesquerías artesanales de elasmobranquios del norte y oeste de México. Esta raya, como otros numerosos elasmobranquios, rara vez se identificó a nivel de especie en los registros de capturas disponibles. Es probable que sea un componente principal de la pesca artesanal y de arrastre, con captura incidental con redes de enmalle en todo su intervalo de tallas. La información disponible es limitada para la raya mariposa de California y las tasas de crecimiento, patrones de movimiento y estructura de la población son desconocidas. Basándose en la falta de información relativa a las especies, en particular en relación con la pesca en la mayor parte de su intervalo de distribución, *Gymnura marmorata* es evaluada como datos insuficientes por la IUCN (2011) y, dada la susceptibilidad para capturar este tipo de organismos, existe una urgente necesidad de recolectar datos a través del área de distribución y re-evaluar su estado de conservación.

Uno de los tiburones más abundantes, cosmopolitas y fecundos dentro del grupo de elasmobranquios es el tiburón azul, *Prionace glauca*. Esta especie es **vivípara placentada** y presenta fecundidad alta (100 embriones por camada como máximo). Es una de las especies más fecundas entre los tiburones. Por tanto, dadas esas características también es uno de los tiburones más capturados en el mundo. Este tiburón está clasificado en la categoría “Bajo riesgo / casi amenazado”. La pesquería es tan importante, que en la actualidad existe la preocupación por proteger este depredador del ecosistema oceánico (IUCN, 2009).

Esta situación está ocurriendo con las poblaciones de tiburón espinoso, ***Squalus acanthias***, cuyo modo reproductivo es vivíparo aplacentado con dependencia de vitelo. Es una especie que presenta pocas crías (14 embriones aproximadamente) y cuyo periodo de gestación es el más largo en elasmobranquios (dos años). Es una de las especies más estudiadas de elasmobranquios, sin embargo está catalogado como “vulnerable”. La sobrepesca de esta especie ha propiciado un decline significativo de su población, ya que es de un alto valor comercial en el mundo. En Noruega se estableció una tasa mínima de captura de la especie con el fin de su

recuperación poblacional. Con el conocimiento que existe de la especie y con los registros históricos de sus capturas, deberían implementarse medidas más sólidas para su manejo.

Desafortunadamente en México y otros países del mundo, se desconoce en gran medida la biología reproductiva de las especies pesqueras más importantes, así como los datos completos y certeros de sus arribos de pesca. Al conocerse cada una de las características de los diferentes modos reproductivos en elasmobranchios, se podrá llegar a establecer los planes de manejo adecuados que requiere cada especie. Esta investigación biológica es un inicio para aportar dicho conocimiento y una base para que las especies puedan ser aprovechadas de una manera sustentable.

6. DISCUSIÓN

Modos reproductivos en animales

Los condriictios aparecieron hace 400 millones de años aproximadamente. Ellos constituyen un grupo diverso en todos los aspectos de estilo de vida, particularmente en sus modos reproductivos (Mc. Eachran & Dunn, 1998). Todos los condriictios modernos exhiben fertilización interna y tractos reproductivos adaptados para la gestación uterina. Los condritios y los osteíctios están remotamente relacionados ya que una de las diferencias más importantes entre estos grupos es su estrategia reproductiva. Mientras que los peces óseos desarrollan altas fecundidades y se han adaptado a condiciones oceanográficas específicas para asegurar su éxito reproductivo, los elasmobranquios tienen características biológicas que los hace especiales, entre éstas, periodos de gestación largos donde invierten su energía en la producción de pocas crías pero activas y de gran tamaño (Díaz-Andrade *et al.*, 2009).

Los patrones que tienen los ovíparos y vivíparos pueden ser vistos como “estrategias reproductivas”. Estos patrones tienen tanto ventajas como desventajas que afectan su evolución. La existencia de la viviparidad en grupos no relacionados surgen preguntas como ¿qué ventajas y desventajas resultan de la reproducción ovípara y vivípara? Una ventaja de la viviparidad, por ejemplo, es que los embriones están protegidos y fisiológicamente mantenidos dentro de la hembra grávida. La oviparidad, puede implicar desventajas que no se encuentran en la viviparidad. Por ejemplo, los huevos ovopositados pueden estar sujetos a gran variedad de depredadores así como a ataques microbianos, deshidratación, luz ultravioleta y temperaturas extremas (Blackburn, 1999). Así, una hembra vivípara puede proteger sus embriones en desarrollo de varias formas de mortalidad, tanto bióticos como abióticos, mientras los mantienen fisiológicamente a resguardo de fluctuaciones ambientales. Sin embargo, la viviparidad puede implicar desventajas significativas, ya que durante la

gravidez, la habilidad de la hembra para moverse y alimentarse puede ser afectada, con consecuencias que afecten la sobrevivencia de la cría.

Aunque la viviparidad es vista más comúnmente en mamíferos, otros grupos de vertebrados tienen este patrón, incluyendo tiburones, batoideos, teleósteos, selaceos, anuros, salamandras, serpientes y lagartijas. En otros taxa la oviparidad es predominante (ranas y teleósteos) ó universal (aves y tortugas), mientras que en otros (condictios y mamíferos), la viviparidad es amplia (Blackburn, 1999).

Otra de las preguntas que surge ante estas estrategias reproductivas es ¿en qué secuencia ha evolucionado la viviparidad de la oviparidad? De acuerdo a autores como Wourms *et al.* (1988), en los condictios, la oviparidad es considerada como el modo reproductivo más primitivo ó menos especializado ya que depositan los huevos en el sustrato y el desarrollo ocurre fuera de la madre. En contraste, los vivíparos incluyen la retención de huevos fertilizados internamente en el útero donde se completa el desarrollo del embrión.

De acuerdo con Otake (1990), tanto en condictios ovíparos como vivíparos se utiliza la fertilización interna, sin embargo, la transición de ovíparos a vivíparos es complicada. Existen algunas especies cuyo modo de reproducción representarían una fase de ovíparos a vivíparos. *Galeus* y *Halaaelurus* son ejemplos de esto, ya que tienen la capacidad de retener los huevos en el oviducto durante más tiempo, presentan una reducción en el grosor de la cápsula y se pierden las ornamentaciones del huevo (tendrilos).

La evolución del viviparismo está asociada con el incremento de nutrientes del embrión matrotrofico. Como se observó en el estudio, el epitelio intrauterino y placentario es el sitio más importante para la ruta del transporte de nutrientes (excepto en especies con oofagia, *Alopias superciliosus*). La función de dicho transporte de nutrientes de estos tejidos representa una relación directa entre la madre y el embrión. Asimismo, Otake (1990) indica que el nivel evolutivo de cada

modo reproductivo puede ser revelado por características histológicas del epitelio intrauterino y placentario.

a. El ovario en elasmobranquios.

Como en otros vertebrados, el ovario de los elasmobranquios produce oocitos durante la oogénesis, adquiere y acumula nutrientes a través de la vitelogénesis, y sintetiza y secreta hormonas en sus ciclos. Sin embargo, el conocimiento de estos procesos en elasmobranquios es más escaso que en vertebrados mayores superiores (Lutton *et al.*, 2005).

Las gónadas de los elasmobranquios están directamente asociadas con el órgano epigonal. Pratt (1988) estableció la existencia de al menos dos tipos diferentes de asociaciones del órgano epigonal con el ovario en que dentro de los elasmobranquios existen al menos dos tipos diferentes de asociaciones del órgano epigonal con el ovario. Éstas incluyen ovarios internos y externos, clasificándolos de acuerdo a la posición del órgano epigonal. Desafortunadamente la relación específica entre estos dos tejidos ha sido poco investigada (Lutton *et al.*, 2005). En el presente estudio, se realizó un corte transversal del órgano epigonal y se encontró que está formado principalmente de células sanguíneas y tejido conectivo, lo que sugiere que este órgano puede tener probablemente una función hematopoyética y/o de sostén.

En cuanto a los organismos ovíparos, es clara la diferencia que presentan las dos especies estudiadas a pesar de tener el mismo modo reproductivo. En *Cephaloscyllium ventriosum* se presentó un solo ovario funcional, mientras que en *Raja velezi*, ambos ovarios fueron funcionales. Estudios en los ovarios de elasmobranquios sugieren que estos son pareados como ocurre en la mayoría de las rayas en las cuales ambos ovarios son funcionales (Koob *et al.*, 1986), o simples como por ejemplo en tiburones gato (Dodd, 1972; Castro *et al.*, 1988), donde un ovario predomina y el segundo es rudimentario.

Observaciones similares fueron descritas para *Heterodontus portusjacksoni* (Tovar *et al.*, 2007). Sin embargo, Taniuchi (1988), encontró en una especie más cercana al tiburón inflado (*C. ventriosum*), *Cephaloscyllium umbratile* que sólo el ovario derecho es funcional y el izquierdo vestigial y lo atribuye a la existencia de un gran número de oocitos, tanto maduros como inmaduros en el ovario, lo que implica que la especie posee alta fecundidad. Sin embargo, no existe información comprobada sobre esta afirmación. En el caso de la raya chillona *Raja velezi*, ambos ovarios fueron aproximadamente de la misma talla y asociados con el órgano epigonal que se extendió a lo largo del ovario, como se describió para la raya *Sympterygia acuta* en Argentina (Díaz-Andrade *et al.*, 2009).

La histología del ovario ha sido examinada para al menos 20 especies, incluyendo las representantes de especies ovíparas y vivíparas, entre ellas Squaliformes, Rajiformes y Holocephali (Dodd, 1983). En este estudio se analizó la estructura del ovario en una especie de Squaliformes (*Squalus acanthias*) y una de Rajiformes (*Raja velezi*).

Asimismo, se analizó la microestructura del epitelio ovárico en *C. ventriosum*. La estructura de la granulosa estuvo compuesta por epitelio con células cúbicas; éstas también han sido reportadas en otros tiburones ovíparos como *Scyliorhinus canicula* y *S. stellaris* así como en el tiburón espinoso *Squalus acanthias*. El significado funcional de las diferencias en la estructura granulosa no ha sido investigado.

En *S. canicula* las células granulosas contienen inclusiones lipídicas que sugieren que existe actividad secretora (Koob & Callard, 1991). Mientras que *Raja velezi* (raya chillona) desarrolló una estructura granulosa heterogénea, típica de las rayas pertenecientes al orden Rajiformes. De acuerdo a las características microscópicas del epitelio del ovario de *Raja velezi*, representa un modelo diferente a los otros elasmobranquios estudiados pero es muy similar al encontrado para otras rayas del orden Rajiformes, por ejemplo *Sympterygia acuta* (Díaz-Andrade *et al.*, 2009) y *Raja*

asterias (Barone *et al.*, 2007); que presentaron el mismo patrón celular con un epitelio germinativo ciliado, aunque se requiere de estudios más detallados.

De acuerdo con Pratt (1988), una característica de los Rajiformes es la presencia de diferentes tipos celulares foliculares. La presencia de microvellosidades en la superficie del oocito es común en vertebrados no mamíferos (Hamlett & Koob, 1999) y están presentes, en este caso, en la raya chillona *Raja velezi*. Estas vellosidades pueden facilitar la transferencia de material entre el oocito y los tejidos que lo rodean y la entrada de nutrientes precursores del vitelo (Díaz-Andrade *et al.*, 2009).

La zona pelúcida es una capa acelular que rodea el oocito en todos los vertebrados. El grosor de la zona pelúcida varía entre vertebrados y puede estar relacionado con la estrategia reproductiva y la ecología del animal. En la raya chillona *R. velezi*, al igual en lo observado en la raya *Sympterygia acuta* (Díaz-Andrade *et al.*, 2009), el alto grado de irrigación sanguínea puede constituir una adaptación para incrementar el flujo de nutrientes del oocito y de productos de desecho.

En todos los elasmobranquios, a medida que el oocito crece, la composición granulosa cambia en dos tipos. En algunas especies (*Squalus acanthias*, *Mustelus laevis*, *Scyliorhinus canicula* y *Scyliorhinus stellaris*) las células son cuboidales o comienzan a ser altamente columnares y a tener extensiones citoplasmáticas que atraviesan la amplia zona pelúcida entre el oocito y la granulosa. En este estudio, no se pudo observar el tipo celular en el tiburón espinoso *Squalus acanthias*, ya que el corte que se realizó abarcó la parte de tejido conectivo que rodeó el ovario. En otras especies (*Chimaera monstrosa*, *Myliobatis bovina*, *Raja* spp., *Torpedo marmorata*, *Trygon violácea*) ocurre una transición diferente. Las células cuboidales se diferencian en células largas columnares (Koob & Callard, 1991).

En cuanto a los tiburones vivíparos, varias especies de tiburones vivíparos aplacentados tienen dos ovarios funcionales, como por ejemplo *Squalus acanthias*, *Squalus brevirostris*, *Notorynchus maculatus*, *Pristis cuspidatus* y *Rhyncobatus*

djiddensis. De acuerdo con Pratt (1988), los ovarios de *S. acanthias* son de tipo externo y están suspendidos directamente por el mesovarium (porción del ligamento del útero que cubre los ovarios) donde el órgano epigonal es reducido o está ausente.

Este tipo de ovarios también se presenta en rayas con este modo reproductivo; se describió para otros rinobátidos (*R. horkelli*, *R. annulatus* y *R. productus*) (Villavicencio–Garayzar, 1995), confirmándose lo anterior con las especies aplacentadas con dependencia de vitelo estudiadas (*Zapteryx exasperata* y *Rhinobatos glaucostigma*). En la raya guitarra *R. glaucostigma*, se observaron oocitos conteniendo gránulos de vitelo, cubiertos por una zona pelúcida bordeada por epitelio columnar cuyo grosor es más amplio respecto a otras rayas. Este patrón fue observado en *Rhinobatos percellens* en el Caribe colombiano (Grijalba-Bendeck *et al.*, 2008).

En contraste, los tiburones cuyo modo de reproducción es mediante la oofagia, como es el caso de los tiburones del orden Lamniformes, y una familia de carcharhiniformes, Pseudotriakidae (Musick & Ellis, 2005), presentan un ovario funcional simple de tipo externo contenido en el órgano epigonal derecho; existe un estroma muy delgado que lo hace frágil (Pratt, 1988).

En este estudio, las rayas cuyo modo de reproducción es por trofonemata, presentaron un solo ovario funcional, el izquierdo. De acuerdo con Hamlett (1999), en la mayoría de las rayas vivíparas sólo el ovario izquierdo es funcional (*Urolophus*, *Dasyatis*). Villavicencio *et al.* (1994) reportaron la misma característica del ovario en *D. longa* e indicaron que esta condición es similar en *D. centroura*, *D. sabina*, *D. sayi* y *D. brevis*. Se ha reportado que en la raya *Urolophus halleri*, el ovario izquierdo es el principal, aunque, el derecho algunas veces contiene pequeños oocitos. Así, en la raya murciélago *Myliobatis californica*, el ovario izquierdo está siempre más desarrollado que el ovario derecho, pero este último ocasionalmente contiene

pequeños oocitos, los cuales son más pequeños que los maduros presentes en el ovario derecho (Koob & Callard, 1991).

Estructuralmente las rayas con trofonemata (*G. marmorata* y *D. longa*) presentaron el mismo patrón de organización de las células de la zona granulosa. Este tipo celular es único en este tipo de elasmobranquios y posiblemente está asociado con la producción de las sustancias que en aquellas especies que producen trofonemata, el proceso de producción de estas proteínas inicia en el ovario. Las células de la capa granulosa producen estrógenos, entran a la circulación sanguínea y llega a la hipófisis desencadenando una señal al hígado para que produzca la vitelogenina, que es la proteína precursora del vitelo (Pérez & Callard, 1993).

Contrario a las rayas vivíparas, los tiburones vivíparos placentados presentaron el ovario derecho funcional y el izquierdo rudimentario ó ausente. Esto ha sido descrito para *Carcharhinus*, *Prionace*, *Pristophorus*, *Galeus*, *Mustelus*, *Sphyrna* (Hamlett & Koob, 1999). No existe una correlación entre el modo reproductivo y la simetría funcional del ovario, aunque en la mayoría de las especies vivíparas predomine un ovario.

b. Glándula oviducal en elasmobranquios.

La glándula oviducal hace referencia a las glándulas nidamentales y es la única estructura que es encontrada en todas las especies de tiburones y rayas??. Sus funciones son: 1) Producir los componentes gelatinosos que rodean el huevo fertilizado en las etapas tempranas de la embriogénesis; 2) Formar la cápsula rígida en las especies ovíparas, la delgada y flexible cápsula del huevo transitoria de las especies con dependencia de vitelo, y el delgado pliegue que envuelve al huevo en la mayoría de especies placentadas; 3) Almacenamiento de esperma en determinadas especies; 4) Proteger el esperma del ataque inmunológico por parte

de la madre (Pratt, 1993; Hamlett *et al.*, 1999; Hamlett & Koob, 1999; Hamlett *et al.*, 2005).

En la mayoría de elasmobranquios se desarrollan dos oviductos funcionales. El oviducto superior, es corto y lleva a una glándula oviducal altamente diferenciada donde se lleva a cabo la fecundación y el encapsulamiento del huevo (Wourms, 1977). La parte posterior del oviducto se divide en una región larga de pared delgada, el útero, donde ocurre la gestación del embrión hasta que esté listo para ser expulsado a través de la cloaca (Hoyos-Padilla, 2003; Soria-Quiroz, 2003).

El desarrollo y complejidad estructural de las glándulas difieren en los modos reproductivos. En especies ovíparas, las glándulas oviducal dominar el tracto reproductivo ya que se producen las cápsulas del huevo. Por ejemplo, en la raya *Raja erinacea*, las glándulas oviducal ocupan más de tres cuartos en peso del tracto reproductivo (Koob & Callard, 1991). En el estudio, las glándulas oviducal de los organismos ovíparos tanto del tiburón espinoso *C. ventriosum* como de la raya chillona *R. velezi*, tuvieron un tamaño significativo respecto al resto de órganos del aparato reproductor. Hamlett *et al.* (1998), encontraron tendrilos en la quimera *Sympterygia acuata* y en la raya *Raja eglanteria*, en la zona terminal de la glándula oviducal que es donde ocurre la formación de los tendrilos de la cápsula del huevo.

De acuerdo a lo observado para *C. ventriosum*, se aplica este mismo principio, coincidente en la función de dicha zona. Estructuralmente, en el tiburón y la raya ovíparos *C. ventriosum* y *R. velezi*, las células glandulares estaban distribuidas aleatoriamente entre las células ciliadas columnares y numerosas partes de surcos transversales, tal como fue descrito para *S. canicula* (Hamlett, 1999).

Se observó que las glándulas oviducal en vivíparos aplacentados y placentados son más pequeñas que en especies ovíparas. De acuerdo con Koob & Callard (1991), las glándulas oviducal en *S. acanthias* representan casi el 1% del peso del tracto reproductivo. El estudio de la microestructura de la glándula oviducal en

especies ovíparas y vivíparas aplacentadas (como *S. acanthias* y *G. galeus*), evidenciaron la presencia de un epitelio formado por células ciliadas y granulosas que permiten el intercambio de sustancias.

De la misma forma, la raya aplacentada *R. glaucostigma* presentó el mismo tipo celular que los tiburones aplacentados con dependencia de vitelo antes descritos. De acuerdo con Hamlett *et al.* (1997), este tipo de epitelio ayuda al movimiento del huevo dentro de la propia glándula oviducal, y este efecto se da por la acción de dos tipos de células presentes (mucosas y ciliadas). El epitelio glandular observado en tiburones y rayas con este modo reproductivo tiene la función de producir secreciones. Las glándulas que mantienen comunicación permanente con el epitelio y vierten sus secreciones a través de un conducto son llamadas glándulas exocrinas, las cuales son multicelulares (Estrada & Uribe, 2002).

En las especies de rayas con trofonemata, *D. longa* y *G. marmorata*, se observó un epitelio pseudoestratificado ciliado que formó glándulas (adenómeros) tubulares mucosos; tejido muy similar al observado en el aparato respiratorio de otros vertebrados (tráquea).

La existencia de almacén de esperma en las hembras, fue sugerida por primera vez por investigadores que notaron que rayas hembras del género *Raja* continuaban ovopositando huevos fertilizados posterior a haber sido separadas de los machos en acuarios (Pratt, 1994). La glándula oviducal con sus túbulos largos y delgados provee la capacidad de almacenar esperma a ciertas especies de elasmobranquios; los espermatozoides son localizados más comúnmente en túbulos de paredes delgadas alrededor de las curvas del lumen inferior de la glándula en forma de "S" (Carrier *et al.*, 2004). Así, existen tres tipos de almacenamiento de esperma: almacén con inseminación inmediata, de corto plazo y de largo plazo (Tabla 3).

Tabla 3. Almacenamiento de esperma en tiburones de acuerdo a Pratt (1993).

Condición	Tiempo de residencia	Características típicas	Especies
Sin almacén Inseminación inmediata	Días	Paquetes densos de esperma en el lumen y tubulos sin arreglo definido	<i>Alopias vulpinus</i> <i>Lamna nasus</i>
Almacenamiento breve Inseminación retardada	Semanas a meses	Paquetes poco densos alineados hacia la periferia	<i>R. terraenovae</i>
Almacenamiento prolongado Posible inseminación repetitiva	Meses a años	Paquete densos en masas sin alinear en tubulos profundos	<i>C. obscurus</i> <i>Sphyrna lewini</i>

Para la cornuda prieta *Sphyrna zygaena* se observó almacén de esperma hacia la parte central del lumen del adenómero. Estas agrupaciones de esperma pueden ser almacenadas en túbulos separados localizados en grandes masas de tejido conectivo tal como lo describió Pratt (1993) para *Sphyrna lewini*. Se observaron las cabezas del esperma bien formadas y tuvieron gran afinidad a la tinción de hematoxilina – eosina. Esta información generada sobre el almacén de esperma en la cornuda prieta *S. zygaena* es un aporte a la biología de la especie, ya que se infería que lo almacenaba porque ha sido descrito para otras especies de la familia Sphyrnidae, pero no se había comprobado ni reportado para esta especie. Este estudio generó la información para la especie.

Gran parte de las descripciones del almacén de esperma en las glándulas oviducuales se han realizado en especies cuyo hábitat es más oceánico, incluso la descripción que realizó Pratt (1993). Sin embargo, el almacén de esperma también ha sido registrado para algunas especies ovíparas de Condriktios (Galíndez & Estecondo, 2008).

En este estudio se observó esperma almacenado en la zona terminal de la glándula oviducal del tiburón espinoso *C. ventriosum* (ovíparo). Esta es la primera descripción de esta estrategia para esta especie, contribuyendo así al conocimiento biológico de la especie que es escasa. En otros estudios realizados en ovíparos se ha encontrado esperma en esta misma zona, incluso en la zona de amortiguamiento (Galíndez & Estecondo, 2008). Se encontraron diferencias notables respecto al almacén que presentaron las cornudas (vivíparas placentadas). En los adenómeros en el tiburón espinoso se observaron gran cantidad de gránulos de secreción que rodearon a lumen. El esperma encontrado fue en menor cantidad respecto a las especies vivíparas placentadas.

c. Los úteros en elasmobranquios.

Los úteros en todos los elasmobranquios son una estructura compleja cuya función es proveer protección y soporte del desarrollo de los embriones, acomodación estructural de los huevos y embriones, biosíntesis y secreción de materiales nutricionales (Musick & Ellis, 2005). El tipo, diferenciación y desarrollo del útero depende del modo reproductivo. En elasmobranquios, anfibios y reptiles los úteros se mantienen independientes uniéndose en la cloaca; en mamíferos, ambos úteros se acercan a su extremo posterior formando el cérvix o cuello uterino (Estrada & Uribe, 2002).

En el tiburón ovíparo *C. ventriosum*, el útero sufrió una modificación, incrementando su tamaño, para permitir el paso de la cápsula del huevo. Esta adaptación se ha observado en otros ovíparos como la raya *Raja erinacea*. Se cree que existen algunos mecanismos que ayudan a incrementar la longitud de las paredes del útero, donde las hormonas ováricas pueden estar involucradas (Koob & Callard, 1991). A pesar de la temprana caracterización del útero de los ovíparos, éste es muy sofisticado en sus especializaciones estructurales ya que se especializa para facilitar

eventos bioquímicos asociados con la polimerización de la cápsula, incluyendo provisión de oxígeno y eliminación de desechos (Hamlett & Hysell, 1998).

Todos los condrictios utilizan la fertilización interna, sin embargo la transición de ovíparos a vivíparos es complicada. Existen varias especies de ovíparos cuya estrategia de reproducción representaría una fase de ovíparo a vivíparo. Géneros como *Galeus* y *Halaeurus* (Scyliorhinidae) son ejemplos de esto, ya que retienen los huevos en el oviducto durante largos periodos de tiempo y se presenta una reducción en el grosor de la cápsula del huevo, junto con una pérdida en la ornamentación usada para ésta (Otake, 1990).

Estructuralmente, la pared del útero del tiburón inflado *C. ventriosum*, presentó una mucosa intrauterina compuesta por células epiteliales estratificadas cilíndricas; similar a la estructura uterina descrita por Otake (1990) para *Cephaloscyllium umbratile*. Se observaron mecanismos de unión correspondientes a especializaciones de la membrana, uniones yuxtaminales. Las células del epitelio yuxtaminal contenían gránulos en el citoplasma, lo que sugiere que la actividad secretora es alta. Los epitelios de revestimiento forman membranas que pueden participar en procesos tales como protección, absorción, secreción y excreción. En el caso de la raya ovípara *Raja velezi*, se observaron vellosidades en la pared del epitelio uterino, igual a lo observado en el tiburón ovíparo.

En especies vivíparas aplacentadas con dependencia de vitelo, el útero se especializa en la regulación del suministro de oxígeno, agua y minerales (pero no material orgánico) para el desarrollo del embrión y regulación de desechos (Hamlett & Koob, 1999). La pared uterina en las especies de este modo de reproducción fue vascularizada y con pliegues no secretores. La disposición de estos pliegues es similar en Squaliformes, Squatiniformes, Pristiophoriformes, Rajiformes primitivos y Carcharhiniformes primitivos. La fina estructura del útero de Hexanchiformes no ha sido descrita pero probablemente es similar a la de los Squaliformes (Musick & Ellis, 2005). Los pliegues de la pared del útero de *S. acanthias* no proveen producción de

secreciones uterinas como en mantarayas sin embargo, los pliegues cumplen la función de membranas respiratorias, como ocurre con los úteros de *S. acanthias*.

Las hembras de *S. acanthias* estudiadas presentaron embriones en diferentes estadios, cubriendo de manera importante las etapas de desarrollo de los mismos y son la primera descripción del desarrollo de los embriones para esta especie en el área de estudio. Para *S. acanthias*, se encontró una fecundidad máxima de 13 embriones; esta fecundidad es cercana con lo obtenido por diversos autores que reportan de 15 ó 16 embriones (Mc. Millan & Morse, 1999; Holden & Meadows, 1964, respectivamente). Se observó que sus apéndices estaban completamente formados (aleta caudal, pélvicas y pectorales). En los embriones de talla menor (3 cm LT), las aletas pectorales eran redondas y muy pequeñas y casi se perdían en las hendiduras branquiales que estaban cubiertas de vellosidades. Todos los embriones presentaron un cordón vitelino que se encontró en la parte ventral del organismo y se conectó al saco vitelino, que en la mayoría de los casos fue abundante, de un color naranja intenso y de gran tamaño. De acuerdo con Gauld (1979), los embriones encontrados en este estudio pertenecen al estadio 2 propuesto por este autor, que hace referencia a embriones con saco vitelino externo y que se encuentran libres en el útero.

El epitelio observado en *S. acanthias* y *G. galeus* fue de tipo cuboidal estratificado ciliado, el cual, de acuerdo con Otake (1990), parece contribuir en el intercambio respiratorio y osmoregulación del fluido uterino. De acuerdo con Hamlett & Hysell (1998), en *S. acanthias* el útero grávido es modificado para formar pliegues longitudinales y delgados, tal como se observó en el corte transversal realizado para la especie.

En ambas especies se observaron incrustaciones de gránulos de vitelo, cilios y redes capilares. De la misma manera que los tiburones con este modo reproductivo, la estructura microscópica del útero de la raya aplacentada con dependencia de vitelo, *R. glaucostigma* reveló un tejido muscular liso constituido por células alargadas

llamadas miocitos los cuales se especializan en la actividad muscular responsable de la contracción uterina. Así mismo la gran cantidad de tejido conjuntivo fue similar en los tiburones y la raya cuya función es de sostener o separar el epitelio de la mucosa con fines de intercambio sanguíneo y/o de desechos hacia y/o desde el embrión.

De la misma forma que en el tiburón *S. acanthias*, se realizó una descripción del desarrollo de los embriones para la raya guitarra pinta *Zapteryx exasperata*. Esta raya está catalogada por la IUCN en 2011 bajo la categoría de “datos insuficientes”, esto debido a la falta de información biológica adecuada para establecer el estatus poblacional; con este estudio se genera un gran aporte al conocimiento de la especie. En México se han realizado dos estudios; Villavicencio–Garayzar (1995) reportó una fecundidad máxima de 11 embriones y Blanco–Parra (2009) reportó una fecundidad máxima de 12 embriones. Estos valores son comparables con los obtenidos para otros rinobátidos: 4 a 12 en *R. horkelli* (Lessa, 1982), 4 a 7 en *R. halavi*, 4 a 8 en *Rhynchobatos djiddensis*, 2 a 11 en *R. annulatus* y 6 a 16 en *R. productus* (Villavicencio–Garayzar, 1993).

En especies vivíparas aplacentadas con oofagia y canibalismo intrauterino, el útero funciona como una membrana respiratoria y reguladora del ambiente iónico y osmótico pero no provee nutrientes hacia el saco vitelino (Hamlett & Hysell, 1998). Conforme el embrión va creciendo y requiere altos niveles de oxígeno, el útero forma pliegues longitudinales altamente vascularizados. Musick & Ellis (2005) indicaron que al inicio del desarrollo, la pared del útero es lisa, cuando crecen los embriones requieren más oxígeno, dándose la formación de dichos pliegues. En el tiburón zorro *A. superciliosus* se observaron los pliegues bien formados y con restos de cápsulas ováricas, lo que confirmó la oofagia para la especie. No se observó la pared del útero lisa ya que los embriones se encontraron en las fases finales de su desarrollo.

Algunas especies de rayas, especialmente las vivíparas, tienen un útero predominantemente funcional y por lo general es el izquierdo. Esta condición se encontró en *Dasyatis longa*, quien presentó esta característica. Esto también se ha

observado en *Dasyatis centroura* y *Rhinoptera bonasus*, pero también es característica del género *Mobula*, donde solo un embrión se desarrolla.

Otras rayas vivíparas presentan dos úteros funcionales, como en el caso de *Gymnura altavela* y *Myliobatis californica* (Koob & Callard, 1991) y en el caso de estudio de la raya mariposa de California, *Gymnura marmorata* presentó dos úteros desarrollados y con embriones en su interior. La presencia de vellosidades en las paredes uterinas (trofonemata), que liberan la 'leche uterina' o histiotrofo, rico en proteínas y lípidos, representa una mejor transferencia de nutrientes para los embriones, respecto a las que cuentan con sacos vitelinos únicamente y han sido observadas también en *R. hynnicephalus* y *R. cemiculus* (Serrano-López, 2007).

Estructuralmente el útero de la raya látigo *D. longa* presentó un tipo celular relacionado con la producción de nutrientes, muy similar al encontrado en la raya mariposa de California *G. marmorata*. Las células secretoras de trofonemata se agruparon hacia la periferia de la vellosidad rodeando toda la vellosidad, mientras que en *G. marmorata* se agruparon hacia el centro de la prolongación del villi uterino. Asimismo, se observaron las células circulares con uno o dos núcleos similares a las células sanguíneas y también tejido fibroso de colágeno. A pesar que ambas rayas presentaron el mismo modo reproductivo se observaron diferencias entre ellas ya que en la raya látigo sólo un útero fue funcional mientras que en *G. marmorata* los dos úteros fueron funcionales; probablemente por esto se presentaron más células secretoras en *D. longa* ya que éstas abarcaron casi toda la prolongación del villi uterino.

La viviparidad placentaria se presenta sólo en tiburones. Los vivíparos placentados desarrollan compartimentos uterinos, característica que los diferencia de los demás modos de reproducción. Autores como Carrier *et al.* (2004) sugieren que evolutivamente la viviparidad surge como consecuencia de la prolongación del tiempo de retención de los embriones en el tracto reproductivo de las hembras. Como se mencionó, una adaptación morfológica importante durante la gestación es

el desarrollo de compartimentos uterinos, los cuales alojan los embriones, incrementan la superficie del área disponible para el intercambio metabólico entre la madre y el embrión y los proveen de protección y soporte adicional (Hamlett, 1989).

Estos compartimentos se forman por la fusión de los pliegues dorsales y ventrales de la superficie interna de la pared uterina (Schlernitzauer & Gilbert, 1996); estos pliegues están formados por tejido conectivo el cual permite dicha fusión. Los compartimentos uterinos están presentes en cinco familias de tiburones únicamente: Leptochariidae, Triakidae, Hemiglidae, Carcharhinidae y Sphyrnidae (Wourms *et al.*, 1988). En el caso de *Carcharhinus dussumieri*, no presenta compartimentos uterinos ya que produce sólo un embrión por útero (Teshima & Mizue, 1972). En este estudio se observaron los compartimentos en las tres especies revisadas (*Sphyrna zygaena*, *Sphyrna lewini*, *Prionace glauca*).

Respecto a los compartimentos uterinos, Schlernitzauer & Gilbert (1996) indicaron para *S. tiburo*, que durante la gestación inicial las rugosidades son orientadas transversalmente, pero a medida que la gestación avanza, éstas se acomodan a medida que crecen los embriones. Este cambio de posición está acompañado con la expansión del útero y la reducción de su grosor, pared extremadamente delgada, característica de gestación tardía. En el caso de la cornuda prieta *S. zygaena*, estas últimas características no se apreciaron porque el estado de gestación era inicial y las paredes del útero eran muy gruesas, sin embargo para la cornuda barrosa *S. lewini*, la pared del útero era mucho más delgada ya que en la mayoría de los casos las hembras estaban en la fase final de la gestación.

Inicialmente los embriones dependen del almacenamiento de vitelo (lecitotrófico) y conforme el vitelo es absorbido, el cordón vitelino se alarga y el saco vitelino se expande. Algunas especies desarrollan “appendiculae” (proyecciones digitiformes) en el cordón umbilical que pueden absorber fluidos del embrión e incluso contribuyen con la secreción de dichos fluidos. En el caso de la cornuda prieta *S. zygaena*, se presentaron hembras con embriones en la fase inicial de su desarrollo, donde se

observó que todavía dependían del vitelo. En especies placentarias, el estado de diferenciación de la placenta puede indicar adaptaciones morfológicas, las cuales facilitan el transporte de nutrientes y productos de desecho (Hamlett *et al.*, 2005). La placenta está presente en algunos seláceos y ha sido descrita en *Mustelus laevis*, *Carcharias glaucus*, *Scoliodon palasorra*, *Carcharhinus falciformis*, *Carcharias lamia*, *Sphyrna tiburo*, entre otros.

Se cree que la placenta empieza a pocos meses después de la fertilización. En ese momento, el saco vitelino, particularmente la superficie basal o distal, comienza a doblarse. La membrana de la cápsula del huevo aún continúa rodeando el saco vitelino y el embrión; esta membrana aparece adherida a la pared vitelina. La placenta usualmente se establece en la porción posterior del útero en la pared ventral de éste (Schlernitzauer & Gilbert, 1996).

Se observó la formación de la tercer membrana en las tres especies estudiadas. Esta salía de los pliegues que formaban el compartimento uterino y, en el caso del tiburón azul *P. glauca*, cubría al embrión. Esta membrana es secretada por la glándula oviducal una vez que los huevos han sido encapsulados y han entrado en el útero, el material recién formado se deposita en un reservorio o cámara de almacén en forma de pequeños plegamientos para aprovechar al máximo el espacio disponible.

Esta cámara de almacén es al parecer, el primer compartimento que se forma en el útero y a partir de esta, se forman conductos individuales por medio de los cuales sale un conjunto de plegamientos de tercera membrana que corresponde con el número de embriones que existe en cada útero (Hoyos-Padilla, 2003). En la mayoría de los tiburones placentados, todo el intercambio metabólico entre el útero y el embrión debe por lo tanto, ser efectuado a través de esta envoltura (Hamlett & Koob, 1999).

La cornuda barrosa *Sphyrna lewini* es una especie de fecundidad intermedia (hasta 40 embriones en este estudio) comparado con otros tiburones de alta fecundidad como por ejemplo el tiburón azul *Prionace glauca* (hasta 100 embriones) o el tiburón tigre *Galeocerdo cuvier* (hasta 82 embriones) (Compagno et al., 1995; Bejarano-Álvarez et al., 2011a). Aunque son más fecundos que otros tales como los del género *Alopias* que generalmente tienen dos embriones o algunos *Carcharhinus* que mantienen una fecundidad de uno a 20 embriones (Torres-Huerta, 1999).

El análisis de la microestructura del útero se realizó en la cornuda prieta *Sphyrna zygaena* donde se observó un epitelio estratificado de transición con varias capas celulares, cuboidales y cilíndricas principalmente, no ciliado ni secretor. Se distinguió abundante tejido conectivo laxo y vascularizado. El epitelio de transición es similar al epitelio observado en mamíferos (Estrada & Uribe, 2002).

Observaciones similares reportó Otake (1990) en el tiburón azul *Prionace glauca* donde encontró que esta especie presentó un epitelio con varios tipos de células no secretoras, observando inclusiones granulosas que indican que el epitelio de la placenta materna es activo en la secreción de materiales micromoleculares pesados.

Se realizó un corte transversal del cordón umbilical del tiburón placentado cornuda prieta *Sphyrna zygaena* y del cordón vitelino del tiburón aplacentado con dependencia de vitelo *Squalus acanthias*. En *S. acanthias* el cordón vitelino contenía tres estructuras tubulares: 1) Arteria vitelina; 2) Vena vitelina y 3) Ductus vitellointestinalis el cual presentó tejido conjuntivo laxo o aerolar, con matriz extracelular gelatinosa y una red laxa de fibras elásticas y colágenas, donde las células más comunes fueron los fibroblastos, los cuales fueron fusiformes, con prolongaciones citoplasmáticas irregulares, núcleo central y ovalado.

En especies placentadas como *S. zygaena* se encontraron dos estructuras tubulares: 1) Vasos umbilicales y 2) Ductus vitellointestinalis el cual presentó sincitio de vitelo el cuál es llevado al canal alimentario para la digestión y absorción del embrión. En

ambos casos se presentaron tres tipos de células epiteliales en el ductus vitelointestinalis: ciliadas, que fueron las más grandes; las células con microvellosidades que presentaron abundante glicógeno y almacén de lípidos y las células enteroendocrinas con vesículas secretoras. Hamlett *et al.* (1993) encontraron el mismo patrón de células en el tiburón placentado *R. terraenovae*.

Respecto a las deformidades observadas en el tiburón azul *Prionace glauca*, se cree que dichas anomalías se deben al alto número de embriones que producen, ya que es considerada como una de las especies más fecundas (Bejarano-Álvarez *et al.*, 2011b). Este tipo de deformidades han sido observadas durante el desarrollo embrionario en el cual, los factores externos como la contaminación pueden ser atribuidos a estas malformaciones; sin embargo, por la situación geográfica y baja densidad poblacional, el área de Baja California Sur parece estar libre de contaminantes. Heupel *et al.* (1999) atribuyeron las deformidades de la columna vertebral a infecciones de parásitos, desnutrición y anomalías congénitas.

7. CONCLUSIONES

- Tiburones y rayas exhiben los principales modos reproductivos presentes en vertebrados, incluyendo dos formas de oviparismo (en este estudio una forma) y al menos cinco formas de viviparismo: dependencia de vitelo, leche uterina, oofagia, canibalismo intrauterino y nutrición placentaria, así como combinaciones de éstas.
- Las gónadas de los elasmobranquios estudiados estuvieron directamente asociadas con el órgano epigonal, encontrándose asociaciones relacionadas con el ovario donde se obtuvieron ovarios de tipo interno y/o externo que se clasificaron de acuerdo a la posición del órgano epigonal.
- En rayas ovíparas y elasmobranquios vivíparos aplacentados con dependencia de vitelo, los dos ovarios fueron funcionales, mientras que en tiburones ovíparos, tiburones con oofagia, y especies placentadas sólo el derecho es funcional y en rayas vivíparas (trofonemata) sólo el izquierdo es funcional. Sin embargo no existe una correlación entre el modo reproductivo y la simetría del ovario, aunque en la mayoría de especies vivíparas predomine un ovario.
- Estructuralmente las rayas con trofonemata (*G. marmorata* y *D. longa*) presentaron el mismo patrón de organización de las células de la zona granulosa. Este tipo celular es único en este tipo de elasmobranquios y posiblemente está asociado con la producción de las sustancias que tienen aquellas especies que producen trofonemata ya que el proceso de producción de estas proteínas inicia en el ovario.
- En la mayoría de los modos reproductivos descritos, los oviductos son cortos y se observa una glándula oviducal altamente diferenciada, principalmente en especies ovíparas donde ésta sufrió una modificación estructural conforme el huevo iba creciendo.

- Estructuralmente, las glándulas oviducuales en tiburones ovíparos y en aplacentados siguen el mismo patrón celular ciliado y secretor que les permiten el transporte de sustancias ó el movimiento del huevo al útero.
- El almacén de espermatozoides encontrado en la cornuda prieta *S. zygaena* y en el tiburón inflado *C. ventriosum*, reflejan un aporte de información sobre especies importantes en la pesquería.
- Los úteros presentaron variaciones anatómicas en cada modo reproductivo, siendo más evidente en elasmobranquios placentados, donde los embriones estaban separados por compartimentos uterinos, característica que es considerada como una adaptación anatómica para facilitar el transporte de nutrientes al embrión.
- Se observaron diferencias estructurales entre los úteros de tiburones vivíparos aplacentados con tiburones placentados ya que los primeros, presentaron epitelios estratificados ciliados que permiten favoreciéndose el intercambio respiratorio y el transporte de sustancias al embrión, mientras que en placentados el epitelio fue estratificado de transición, no ciliado ni secretor; por esto el intercambio de sustancias se hace por medio del cordón umbilical.
- Los patrones evolutivos de la estructura uterina en elasmobranquios, sugiere que las especies con dependencia de vitelo y oofagia tienen la condición más simple con algunos pliegues y vascularización. En ovíparos, grandes criptas secretoras con cilios están presentes, ausentes en especies aplacentadas con dependencia de vitelo. En especies con trofonemata, existe una progresión de estructuras secretoras que culmina en la secreción de trofotenia (leche uterina). En especies placentadas, el desarrollo de compartimentos uterinos fue probablemente un estado necesario antes de la evolución de la placentación.

- La información generada en este estudio constituye el primer reporte de la estructura (macroscópica y microscópica) del tracto reproductivo de especies comerciales como *Sphyrna zygaena*, *C. ventriosum* y todas las rayas presentadas, cuyo estatus propuesto por la UICN no está evaluado debido a la falta de información.
- Se describió el desarrollo embrionario de dos especies: *Squalus acanthias*, considerada una de las especies más importantes en las capturas comerciales cuyo estatus es vulnerable; y la descripción del desarrollo de la raya guitarra pinta *Zapteryx exasperata* en cuyo estatus no hay información biológica, sin embargo es la especie de raya más capturada en el Golfo de California.
- Las rayas en general y el tiburón espinoso *C. ventriosum*, se consideran fauna incidental de las pesquerías artesanales del Pacífico mexicano y aunque su valor económico es bajo en la actualidad, existe riesgo de una dramática disminución de sus poblaciones, frente a la presión de pesca causada por su captura ocasional. Por lo anterior, los resultados del presente estudio centran la atención en especies de estos elasmobranquios que, aunque sus poblaciones no parecen reflejar cambios drásticos en su estructura, deben ser estudiadas antes de mostrar signos de deterioro. Se deberán adecuar los métodos de captura para evitar en lo posible su captura incidental.
- Desafortunadamente en México y otros países del mundo, se desconoce en gran medida la biología reproductiva de las especies pesqueras más importantes, así como los datos completos y certeros de sus arribos. Conociéndose cada una de las características de los diferentes modos reproductivos en elasmobranquios, se puede llegar a establecer concretamente los planes de manejo que requiere cada especie. Esta investigación es un inicio para aportar dicho conocimiento y una base para que las especies puedan ser aprovechadas.

- Esta investigación es un inicio para aportar conocimiento y una base para que las especies puedan ser aprovechadas de manera sustentable.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Barone, MS., S. De-Ranieri., O. Fabiani., A. Pirone. & F. Serena. 2007. Gametogenesis and maturity stages scale of *Raja asterias* Delaroché, 1809 (Chondrichthyes, Rajidae) from the South Ligurian Sea. *Hydrobiologia* 580(1): 245-254.
- Bejarano-Alvarez, M., F. Galván-Magaña & R.I. Ochoa-Báez. 2011a. Reproductive biology of the scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* (Chondrichthyes: Sphyrnidae) off south-west Mexico. *Aqua, Int. J. of Ichthyol.*, 17(1): 11-22.
- Bejarano-Alvarez, M., F. Galván-Magaña & R.I. Ochoa-Báez. 2011b. Further observations on foetal abnormalities in the blue shark *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) from north-west Mexico. *Mar. Bio. Rec.* 4, e82. doi:10.1017/S1755267211000790.
- Bizarro, J.J., W.D. Smith, R.E. Hueter, J. Tyminski, J.F. Márquez-Farías, J.L. Castillo-Géniz, G.M. Cailliet & J. Villavicencio-Garayzar. 2007. The Status of Shark and Ray Fishery Resources in the Gulf of California: Applied Research to Improve Management and Conservation. A Report to the David and Lucile Packard Foundation. 237 pp.
- Blackburn, D.G. 1999. Viviparity and Oviparity: evolution and reproductive strategies. Encyclopedia of Reproduction. Vol. 4: 994-1003.
- Blanco-Parra, M.P. 2009. Biología Pesquera de la guitarra pinta *Zapteryx exasperata* (Jordan y Gilbert, 1880), en la costa central de Sonora, México. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. 103p.

- Camhi, M.D., 2008. Conservation status of pelagic elasmobranchs. In: Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation (eds M.D. Camhi, E.K. Pikitch and A.E. Babcock). Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK. 502 p.
- Camhi, M.D., Valenti, S.V., Fordham, S.V., Fowler, S.L. & Gibson, C. 2009. The Conservation Status of Pelagic Sharks and Rays: Report of the IUCN Shark Specialist Group Pelagic Shark Red List Workshop. IUCN Species Survival Commission Shark Specialist Group. Newbury, UK. 78p.
- Carrera-Fernández, M., F. Galván-Magaña & B. P. Ceballos-Vázquez. 2010. Reproductive biology of the blue shark *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) off Baja California Sur, México. Aqua Int. J. of Ichthyol. 16(3):101-110.
- Carrier, J.C., Musick, J.A., & Heithaus, M. 2004. Biology of Sharks and their relatives. CRC Press. Londres, 585p.
- Castillo-Géniz, L. 2007. Historia de vida y Biología pesquera de la raya *Raja inornata* Jordan y Gilbert 1881, del norte del Golfo de California, México. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada CICESE. Ensenada, BC. 267 p.
- Capapé, C., J.P. Quignard, & J. Mellinger, 1990. Reproduction and development of two angel sharks, *Squatina squatina* and *S. oculata* (Pisces: Squatinidae), off Tunisian coasts: semi-delayed vitellogenesis, lack of egg capsules, and lecithotrophy. J. of Fish Biol. 37: 347–356.
- Castillo-Géniz, J. L., Márquez-Farías, J. F., Rodríguez de la Cruz, M. C., Cortés, E., & A. Cid del Prado. 1998. The Mexican artisanal fishery in the Gulf of Mexico: towards a regulated fishery. Mar. Fresh. Res. 49: 611–620.

- Castro-Aguirre, J. L. & R. Torres-Orozco. 1993. Consideraciones acerca del origen de la ictiofauna de Bahía Magdalena-Almejas, un sistema lagunar de la costa occidental de Baja California Sur, México. An. Esc. Nac. Cie. Biol. 38: 67-73.
- Castro, J.I. 1983. The sharks of North American waters. Texas. A & M University Press, College Station. 180p.
- Castro, J. I., P. M. Bubucis, & N.A. Overstrom. 1988. The reproductive biology of the chaindogfish, *Scyliorhinus 122oil122ct*. Copeia: 740-746.
- Castro, J.A. & J. Mejuto. 1995. Reproductive parameters of blue shark, *Prionace glauca*, and other sharks in the Gulf of Guinea. Mar. Fresh. Res. 46: 967-973.
- Conrath, C. L. 2004. Reproductive biology. In: Elasmobranch Fisheries Management Techniques. APEC. Musick, J. A. & Bonfil, R. (eds.). Singapore. P. 133-164.
- Compagno, L.J.V. 1988. Sharks of the order Carcharhiniformes. Princeton University Press. New Jersey. 578 p.
- Compagno, L.J.V. 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. Environ. Biol. Fish. 28:33-75.
- Compagno, L.J.V. 1999. Checklist of living elasmobranches, p 471-498. En: Sharks, Skates and Rays. W.C. Hamlett, Ed., Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Daly, M., & M. Wilson. 1983. Sex, Evolution and Behavior. Willard Grant Press, Boston. Estados Unidos.
- Díaz-Andrade, M.C., E. Galíndez. & S. Estecondo. 2009. The ovary of the bignose fanskate *Sympterygia acuta* Garman, 1877 (Chondrichthyes: Rajidae) in teh

- Bahía Blanca estuary, Argentina: morphology and reproductive features. Braz. J. Biol. 69(2): 405-413.
- Dodd, J.M. 1972. Ovarian Control in Cyclostomes and Elasmobranchs. Amer. Zool. 12(2): 325-339.
- Dodd, J. M. 1983. Reproduction in cartilaginous fishes (Chondrichthyes). En: Fish Physiology. Hoar, W. S., D. J. Randall y E. M. Donalson. (ed.). Academic Press, Inc. 9ª:31-95.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2007. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. México, 14 de febrero de 2007.
- Downton-Hoffmann, .C. A. 1996. Estrategia reproductiva de la guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres 1856) en la costa Occidental de Baja California Sur, México. Tesis de licenciatura. UABCS. La Paz, B.C.S., México. 51p.
- Estrada, E., & Uribe, M. del C. 2002. Atlas de histología de vertebrados. Primera Edición. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. México. 222p. ISBN: 968-36-9866-2.
- Francis, M.P., & J.D. Stevens. 2000. Reproduction, embryonic development and growth of the porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the south-west Pacific Ocean. Fish. Bull. 98: 41–63.
- Galindez, E.J. & S. Estecondo. 2008. Histological remarks of the oviduct and the oviducal gland of *Sympterygia acuta* Garman, 1877. Braz. J. Biol. 68(2): 359-365.

- Galván-Magaña, F., Escobar-Sánchez, O. & Carrera-Fernández, M. 2011 Embryonic bicephaly in the blue shark, *Prionace glauca*, from the Mexican Pacific Ocean. Mar. Bio. Rec. 4, e1.doi.10.1017/S1755267210001120.
- Gauld, J. A. 1979: Reproduction and fecundity of the Scottish- Norwegian stock of spurdogs, *Squalus acanthias* (L). International Council for the Exploration of the Seas 54.13p.
- Gilmore, R., J. Dodrill & Lynley, P. 1983. Reproduction and embryonic development of the sand tiger shark, *Odontaspis Taurus* (Rafinesque). U.S. Fish. Bull. 81: 201-225.
- Gilmore, R. 1993. Reproductive biology of lamnoid sharks. Environ. Biol. Of Fish, 38:95-114.
- Gilmore, R., Pultz, O. & J. Dodrill. 2005. Oophagy, Intrauterine Cannibalism and Reproductive Strategy in Lamnoid Sharks. En: Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras. Volume edited by William Hamlett. Science Publishers, Inc. Plymouth, UK. pp. 435 – 462.
- Gómez, J. & H. Vélez. 1982. Variaciones estacionales de temperatura y salinidad en la región costera de la Corriente de California. Cien. Mar. 8(2): 167-176.
- Grijalba-Bendeck, M., A. Acero. & E. González. 2008. Biología reproductiva de *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1792) (Batoidea: Rajiformes) en el Caribe colombiano. Rev. Biol. Mar. 43(3): 469-481.
- Hamlett, W.C., D.J. Allen, M.D. Stribling, F.J. Schwartz, & L.J.DiDio. 1985. Permeability of embryonic shark external gill filaments. Electron microscopic observations using horseradish peroxidase as a macromolecular tracer. J. Submicrosc. Cytol. 17:31-40.

- Hamlett W.C., & M.K. Hysell. 1998. Uterine specializations in elasmobranchs. *J.Exp.Zool.* 282:438-59.
- Hamlett, W. C. 1999. Male reproductive system. En: Sharks, skates and rays the biology of elasmobranch fishes. Hamlett, W. C. (Ed). The Johns Hopkins Univ. Press, E.U.A. 444-469pp.
- Hamlett, W.C. & T. J. Koob. 1999. Female reproductive system, 398-443. En: Hamlett, W.C. (Ed.) Sharks, skates and rays the biology of elasmobranch fishes. The Johns Hopkins Univ. Press, E.U.A.
- Hamlett, W., Kormanik, G., Storrie, M., Stevens, B & T. Walker. 2005. Chondrichthyan Parity, Lecithotrophy and Matrotrophy. En: Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras. Volume edited by William Hamlett. Science Publishers, Inc. Plymouth, UK. pp. 395 – 434.
- Hamlett, W., Jones, C. & L. Paulesu. 2005. Placentatrophly in Sharks. En: Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras. Volume edited by William Hamlett. Science Publishers, Inc. Plymouth, UK. pp. 463 – 502.
- Hamlett, W., D.P. Knight., F.T.V. Pereira., J. Steele & D.M. Sever. 2005. Oviducal Glands in Chondrichthyans. En: Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras. Volume edited by William Hamlett. Science Publishers, Inc. Plymouth, UK. pp. 301-336.
- Heupel M.R., C.A. Simpfendorfer & M.B. Bennett. 1999. Skeletal deformities in elasmobranchs from Australian waters. *J. Fish Biol* 54: 1111–1115.

- Holden, M. J., & P. S. Meadows. 1964. The fecundity of the spurdog (*Squalus acanthias*). *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 28:418–424.
- Hoyos-Padilla, E. M. 2003. Biología reproductiva del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) de Baja California Sur. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S, México. 58p.
- International Unión for Conservation of Nature (IUCN), **2008-2011**. Red List or Threatened Species. www.iucnredlist.org.
- Jaime-Rivera, M. 2004. Captura de tiburones pelágicos en la costa occidental de Baja California Sur y su relación con cambios ambientales. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S, México. 110p.
- Koob, T.J.,P. Tsang, & I.P. Callard. 1986. Plasma estradiol, testosterone, and progesterone levels during ovulatory cycle of little skate, *Raja erinacea*. *Biol. Reprod.* 35:267-75.
- Koob, T.J., & I. P. Callard. 1991. Reproduction in female elasmobranchs, 155-209. En: Kinne, R.K. (Ed.) Comp. Phys. Basel, Karger.
- Lavaniegos, B.E., L.C. Jiménez-Pérez & G. Gaxiola-Castro. 2002. Plankton response to El Niño 1997-1998 and La Niña 1999 in the southern región of the California Current. *Prog. in. Oceanog.* 54: 33-58.
- Lavaniegos, B.E. & C.M. Hereu. 2009. Seasonal variation in hyperiid amphipod abundance and diversity and influence of mesoscale structures off Baja California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 394:137-152.

- Lessa, R.P. 1982. Biologie et dynamique des populations de *Rhinobatos horkelli* (Muller and Henle) du Plateau Continental du Rio Grando do Sul (Brésil). PhD dissert. Université de Bretagne Occidentale.
- Lutton, B., St. George, J., Murrin, C., Fileti, L. & Callard, I. 2005. The Elasmobranch Ovary. En: Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras. Volume edited by William Hamlett. Science Publishers, Inc. Plymouth, UK. pp. 237 – 282.
- Márquez-Farías, J.F. 2002. Análisis de la pesquería de tiburón en México. Tesis de Maestría. Universidad de Colima. 96p.
- Martínez-Ortiz, J. 2010. Guía de Campo para la Identificación de los Principales Tiburones del Océano Pacífico Oriental. Proyecto APEC FWG 01/2001 T. Primera edición. Guayaquil, Ecuador. 20pp.
- Martoja, R. y Martoja-Pierson, M. 1970. Técnicas de Histología Animal. Toray-Masson, S.A. Editores, Barcelona, España. 350p.
- McEachran, JD. & K.A. Dunn. 1998. Phylogenetic analysis of skates, a morphologically conservative clade of elasmobranchs (Chondrichthyes: Rajidae). Copeia 2: 271-290.
- Mc. Millan, D.G., & Morse, W.W. 1999. Spiny Dogfish, *Squalus acanthias*, Life History and Habitat Characteristics. NOAA TECHNICAL MEMORANDUM NMFS-NE-150. Woods Hole, Massachusetts.
- Moreno, J.A., & Morón, J. 1992. Reproductive biology of the Bigeye Tresher Shark, *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839). Aust. J. Mar. Freshwater Res., 43, 77-86.

- Musick, J.A., & Ellis, J.K. 2005. Reproductive evolution of Chondrichthyans. En: Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras. Volume edited by William Hamlett. Science Publishers, Inc. Plymouth, UK. pp. 237 – 282.
- Otake, T. 1990. Classification of reproductive modes in sharks with comments on female reproductive tissue and structures. NOAA Tech. Rep. NMFS. 93: 111-130.
- Pratt, H. L. Jr. 1988. Elasmobranch gonad structure: a descriptive survey. Copeia (3): 719-729.
- Pratt, H. L. Jr. 1993. The storage of spermatozoa in the oviducal glands of western North Atlantic sharks. In: The reproduction and development of sharks, skates, rays and ratfishes. Wourms, J.P., Demski, L. S, (eds.). 38(1-3): 139-149.
- Rodríguez-Romero, J., D. Palacios-Salgado., J. López-Martínez., S. Hernández-Vázquez Sergio & G. Ponce-Díaz. 2008. Composición taxonómica y relaciones zoogeográficas de los peces demersales de la costa occidental de Baja California Sur, México. Rev. Trop. 56(4): 1765-1783.
- Schlernitzauer, D. & Gilbert, P. 1966. Placentation and Associated Aspects of Gestation in the Bonnethead Shark, *Sphyrna tiburo*. J. of Morph. Vol. 120: 219-232.
- Serrano-López, J.N. 2007. Biología reproductiva del género *Mobula* en B.C.S., México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S. México. 66p.
- Simpson, J.J. 1987. Transport processes affecting the survival of pelagic fishstocks in the California Current. Am. Fish. Soc. Symp. 2: 39 –60.

- Soria, A. 2003. Descripción anatómica e histológica dl sistema reproductor de juveniles de tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834). Tesis Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Cicimar. La Paz, B.C.S. México. 89p.
- Snelson, F. F., B. L. Roman, & G. H. Burgess. 2009. The Reproductive Biology of Pelagic Elasmobranchs. In: Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation. M. D. Camhi, E. K. Pikitch and E. A. Babcock (eds). Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK.
- Taniuchi, T. 1988. Aspects of reproduction and food habits of the Japanese swellshark *Cephaloscyllium umbratile* from Choshi, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 54: 627–633.
- Teshima, K. 1981. Studies on the reproduction of the Japanese smooth dogfishes, *Mustelus manazo* and *Mustelus griseus*. *J. of Shimonoseki Univ. of Fish.* 29:113-199.
- Torres-Huerta, A.M. 1999. Observaciones sobre la biología reproductiva de la cornuda barrosa *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) (PISCES: SPHYRNIDAE) en aguas del noroeste de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 68p.
- Tovar, J., T.I. Walker., & R.W. Day. 2007. Reproduction of *Heterodontus portusjacksoni* in Victoria, Australia: evidence of two populations and reproductive parameters for the eastern population. *Mar. Fres. Res.* 58(10): 956-965.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1993 a. Observaciones sobre la biología reproductiva de *Narcine brasiliensis* (Olfers) (Pisces: Narcinidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. *Rev. Inv. Cient.*, 4(1):95-99.

- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1993 b. Notas sobre *Gymnura marmorata* (Cooper) (Pisces: Dasyatidae), Bahía Almejas, B.C.S., México. Rev. Inv. Cient. 4(1):91-94.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1993 c. Biología reproductiva de *Rhinobatos productus* (Pisces: Rhinobatidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. Rev. Biol. Trop., 41(3):441-446.
- Villavicencio-Garayzar, C. 1995. Biología reproductiva de la guitarra pinta, *Zapteryx exasperata* (Pisces: Rhinobatidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. Cien. Mar. 21(2), 141-153.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1996. Reproducción de *Carcharhinus obscurus* (Pisces: Carcharhinidae), en el Pacífico Nororiental. Rev. Biol. Trop. 44(1):287-289.
- Walker, T. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. Mar. Freshwater Res. 49, 553-72.
- Walker, T. I. 2004. Chapter 13. Management measures. En: Technical Manual for the Management of Elasmobranchs, J. A. Musick & R. Bonfil (eds.), Asia Pacific Economic Cooperation Secretariat, Singapore. P. 285-321.
- Wourms, J.P. 1977. Reproduction and development in chondrichthyan fishes. Amer. Zool. 17: 379 – 410.
- Wourms, J.P. 1981. Viviparity: The maternal fetal relationship in fishes. Amer. Zool. 21:473-515.
- Wourms, J.P., B.D. Grove. & J. Lombardi. 1988. The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes. En: Fish Physiology. Volume 11. W.S. Hoar & D.J. Randall (eds). Academic Press. San Diego. pp. 1-134.

Wourms, J.P., & L.S. Demski. 1993. The reproduction and development of sharks, skates, rays and rattfishes: introduction, history, overview, and future prospects. *Environ. Biol. Fish.* 38(1-3): 7-21.

9. ANEXOS

a. ANEXO A. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

Orden: Carcharhiniformes

Familia: Scyliorhinidae

Género: *Cephaloscyllium*

Especie: *ventriosum*



Tiburón Inflado *Cephaloscyllium ventriosum* (Garman, 1880)

El rango de distribución del tiburón inflado está limitado del Océano Pacífico oriental desde el centro de California al Golfo de California y el sur de México y a lo largo de la costa central de Chile. En México, su presencia se ha comprobado en las bahías de Todos Santos, San Quintín, B.C; Sebastián Vizcaíno, Tortugas, San Ignacio, Ojo de Liebre, Santa María y Loreto, B.C.S (Espinoza-Pérez *et al.*, 2004). Es una especie bentónica que reside en plataformas y taludes continentales en profundidades que oscilan entre los 5 y 37 metros. Habita en fondos rocosos cubiertos de algas y, como depredador nocturno, se alimenta de pequeños peces de arrecife y de invertebrados bentónicos. Es un tiburón **ovíparo** depositando los huevos en sustrato rocoso. Se cree que el desarrollo embrionario es de 9 a 12 meses. La talla de nacimiento es de 15 cm aproximadamente, talla a la cual empieza a alimentarse de crustáceos y moluscos. No existe una pesca dirigida al tiburón inflado, éste se considera captura incidental en la pesca de langosta y cangrejo, así como en redes de enmalle y de arrastre. Se considera como especie de “**menor preocupación**” para la Unión Mundial para la Naturaleza (Garayzar, 2006; IUCN, 2011).

Orden: Squaliformes

Familia: Squalidae

Género: *Squalus*

Especie: *acanthias*



Tiburón Espinoso *Squalus acanthias* (Linnaeus, 1758).

El tiburón espinoso es una especie muy abundante, de aguas boreales a templadas, que aparece en zonas costeras y exteriores de la plataforma continental, en declives insulares y en la parte superior del talud. Habita desde la superficie a las proximidades del fondo, generalmente muy próximo al mismo. Posiblemente sea el tiburón más abundante, no obstante su distribución es más restringida en relación a otras especies. Habita en fondos entre 100 y 900 m de profundidad, siendo más abundante entre 200 y 400 m. Prefiere las aguas templadas y frías. Se alimenta principalmente de arenques, caballas, cangrejos, etc. El tiburón espinoso es **vivíparo aplacentado con dependencia de vitelo**, con camadas de 1 a 20 embriones por gestación y tallas de nacimiento entre 20 y 30 cm de longitud total (Castro, 1983). Tiene entre 18 y 22 meses de periodo de gestación, siendo el más largo en animales (Compagno, 1984) lo que lo hace una especie sumamente susceptible a la pesquería, ya que es capturada y comercializada en todo el mundo, por lo que según la IUCN está catalogado como una especie “**vulnerable**” (Fordham *et al.*, 2006).

Orden: Carcharhiniformes

Familia: Triakidae

Género: *Galeorhinus*

Especie: *galeus*



Tiburón soupfin *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758).

Esta especie es primordialmente antitropical, presente en todos los mares templados. En México se localiza desde la frontera con los Estados Unidos de América hasta Cabo San Lucas (B.C.S.) y algunas localidades del Golfo de California (bahías de San Francisquito y de Ballenas, B.C. así como en el canal de Salsipuedes, Son.) (Espinoza-Pérez *et al.*, 2004). Es un tiburón bentónico que vive hasta profundidades de 400 m. Se alimenta de peces asociados al fondo y peces pelágicos así como de cefalópodos, en su mayoría calamares y pulpos. Su modo de reproducción es **vivíparo aplacentado con dependencia de vitelo** con un promedio de 20 a 35 crías cuya talla de nacimiento oscila entre los 30 a 36 cm LT y tienen un periodo de gestación aproximado de 12 meses (Walker *et al.*, 2006). Es una especie altamente capturada en todo el mundo y está catalogada por la IUCN como una especie “**vulnerable**”.

Orden: Lamniformes

Familia: Lamnidae

Género: *Alopias*

Especie: *superciliosus*



Tiburón zorro *Alopias superciliosus* (Lowe, 1840).

Todos los miembros del género *Alopias* están catalogados como “**vulnerables**” por la IUCN por sus poblaciones en decline. El tiburón zorro es una especie cosmopolita de los mares tropicales y subtropicales del mundo. Son epipelágicos, aunque también se encuentran en la zona mesopelágica y se han detectado en inmediaciones del fondo (Amorim *et al.*, 2007). Se alimenta principalmente de peces que habitan dichas zonas, como por ejemplo sardinas, anchovetas, macarelas así como peces bentónicos como merluzas y lenguados (Espinoza-Pérez, 2004). Es una especie “**vivípara aplacentada con oofagia**” y sólo produce dos crías que nacen entre los 130 a 140 cm LT aproximadamente, lo que hace a la especie tan susceptible a la sobrepesca.

Orden: Carcharhiniformes

Familia: Sphyrnidae

Género: *Sphyrna*

Especie: *lewini*



Tiburón martillo (cornuda barrosa) *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834).

El tiburón martillo *Sphyrna lewini* es una especie cosmopolita, que habita en aguas tropicales, subtropicales y templadas. Los individuos juveniles habitan principalmente en áreas costeras, llegando a formar agrupaciones con predominancia de hembras; mientras que los adultos se les encuentra viviendo solitarios o en grupos menores (Klimley, 1981). Los estudios realizados sobre hábitos alimenticios indican que los juveniles y adultos se alimentan principalmente de peces, cefalópodos y crustáceos (Castro, 1983; Torres-Rojas *et al.*, 2006). Es una especie “**vivípara placentaria**” con sólo un ovario funcional; los oocitos son fertilizados internamente y durante el desarrollo los embriones forman una placenta con el útero materno para el traspaso de sustancias nutritivas, presenta entre 14 a 30 crías en promedio con tallas de nacimiento entre 41-51 cm LT (Bejarano-Álvarez *et al.*, 2011). Es una especie cuyo estatus es “**en peligro**” por la IUCN ya que es una especie de alta importancia comercial en todas las áreas donde habita, además se encuentra bajo protección en algunos países aunque se espera que se proteja a nivel mundial (Baum *et al.*, 2007).

Orden: Carcharhiniformes

Familia: Sphyrnidae

Género: *Sphyrna*

Especie: *zygaena*



Tiburón martillo (cornuda prieta) *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1785).

Sphyrna zygaena es una especie básicamente antitropical, aunque ocasionalmente se encuentra en ambientes subtropicales y tropicales. En la costa occidental de América, se encuentra desde el norte de California hasta Chile, inclusive el Golfo de California e islas Galápagos (Espinoza-Pérez *et al.*, 2004). Es una especie costera-pelágica y semi-oceánica que habita en la plataforma continental hasta los 200 m de profundidad. Se alimenta principalmente de calamares y peces teleósteos, así como de crustáceos y otros elasmobranquios en individuos adultos (Casper *et al.*, 2005). Es una especie “**vivípara placentada**” con una fecundidad de 20 a 50 embriones con un periodo de gestación de 10 a 11 meses y su talla de nacimiento de 50-60 cm LT (Compagno, 1984). Esta especie está catalogada como “**vulnerable**” por la IUCN (2011) y la información acerca de su biología en general es muy escasa.

Orden: Carcharhiniformes

Familia: Carcharhinidae

Género: *Prionace*

Especie: *glauca*



Tiburón azul *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758).

El tiburón azul es una especie pelágica, cosmopolita, que se distribuye por todos los océanos y mares del mundo (Espinoza-Pérez *et al.*, 2004). Este tiburón habita la zona oceánica-epipelágica y litoral de aguas templadas, subtropicales y tropicales (Pratt, 1979). Se puede encontrar desde la superficie hasta 152 metros de profundidad, con un record de 600 m; en ocasiones puede encontrarse en la costa, especialmente de noche. Su alimentación se constituye básicamente de peces como arenques, meros, jureles así como de calamares y aves marinas. Es una especie vivípara placentaria. El período de gestación es de 9 a 12 meses (Pratt, 1979). La fecundidad es muy variable, con un intervalo común de 28 a 54 embriones, aunque existe un registro máximo de 135 embriones, lo que coloca al tiburón azul como una de las especies más fecundas (Castro *et al.*, 1999). Es una especie que está catalogada por la IUCN como “**casi amenazada**” (Stevens, 2005).

Orden: Rajiformes

Familia: Rajidae

Género: *Raja*

Especie: *velezi*



***Raja chillona Raja velezi* (Chirichigno, 1973).**

Esta especie se encuentra desde la costa suroccidental de la península de Baja California y el Golfo de California, hasta Perú. En México, habita las bahías de San Juanico, Santa María y el complejo lagunar de Bahía Magdalena-Almejas, Cabo Falso y Bahía de La Paz, B.C.S.; plataforma externa de Sonora, Sinaloa, Nayarit y Oaxaca (Espinoza-Pérez *et al.*, 2004). Habita en la plataforma continental a profundidades que van de los 35 a los 140 m. Alcanzan una talla máxima de 75.6 cm LT (Valenti & Kine, 2008) y su modo reproductivo es “**ovíparo**” como otras especies de la familia Rajidae, sin embargo es una especie cuya biología es poco conocida, por esto está catalogada por la IUCN (2011) como “**datos insuficientes**”.

Orden: Rhinobatiformes

Familia: Rhinobatidae

Género: *Zapteryx*

Especie: *exasperata*



Raya guitarra pinta *Zapteryx exasperata* (Jordan & Gilbert, 1880).

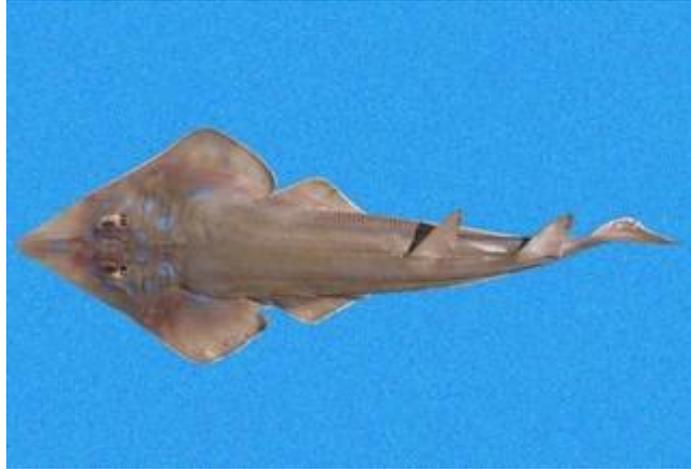
Esta especie se distribuye desde el sur de California hasta Panamá y el Golfo de California. En México, se ha registrado en varias localidades de la costa oeste de la Península de Baja California, como en las bahías de San Sebastián Vizcaíno y Tortugas, el Golfo de Ulloa y frente al complejo lagunar de Bahía Magdalena-Almejas. También se ha encontrado en las costas de Sinaloa, Nayarit, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Espinoza-Pérez *et al.*, 2004). Habita en la plataforma interna, entre los 20 y 100 m de profundidad, en sustratos arenosos, arrecifes. Es una especie **“vivípara aplacentada con dependencia de vitelo”** con una fecundidad de entre 4 y 11 embriones por año, con tallas de nacimiento de 15 a 18 cm LT; el periodo de gestación es de 3 a 4 meses. Su biología es poco conocida, y está catalogada en la IUCN como una especie con **“datos insuficientes”** (Bizarro & Kine, 2006).

Orden: Rhinobatiformes

Familia: Rhinobatidae

Género: *Rhinobatos*

Especie: *glaucostigma*



Raya guitarra *Rhinobatos glaucostigma* (Jordan & Gilbert, 1883).

Se distribuye desde el Golfo de California hasta el norte de Perú. En la costa oeste de Baja California Sur, sólo se conoce dentro del sistema lagunar de Bahía Magdalena-Almejas (Espinoza-Pérez *et al.*, 2004). Es una especie poco conocida que se encuentra en aguas poco profundas, en fondos blandos y cerca de la costa a 112 m de profundidad en el Océano Pacífico Oriental Central. Es una especie que se captura en la pesquería artesanal con redes de enmalle de Sonora y Sinaloa durante primavera y verano, que es cuando se observan agregaciones reproductivas cercanas a la costa (Bizarro, 2008). Es una especie “**vivípara aplacentada con dependencia de vitelo**”. No se conoce casi nada de la especie, el tamaño o estado de sus poblaciones son catalogados por la IUCN (2011) como “**datos insuficientes**”, sin embargo se ha observado un decline por la sobreexplotación por lo que podría estar amenazada.

Orden: Rajiformes
Familia: Gymnuridae
Género: *Gymnura*
Especie: *marmorata*



Raya mariposa de California *Gymnura marmorata* (Cooper, 1864).

Se distribuye desde Punta Concepción (California) hasta el norte de Perú, y todo el Golfo de California. Es una raya muy común cerca de la costa y es una de las principales especies desembarcadas en la pesca artesanal de elasmobranquios en el noreste de México (Smith & Bizarro, 2006). Su modo reproductivo es “**vivípara aplacentada con trofonemata**” y es una especie con una fecundidad moderadamente alta (16 crías aproximadamente) comparado con otros gymnuridos. La información disponible acerca de rangos de crecimiento, patrones de movimiento, reproducción y estructura de la población de *G. marmorata* es limitada y desconocida. Es por esto que está catalogada como “**datos insuficientes**” en la IUCN (2011). Sin embargo, dada la susceptibilidad de los gymnuridos ante la creciente captura y explotación no reglamentada, es urgente recolectar información de la especie para re-evaluar su estado de conservación (IUCN, 2011).

Orden: Rajiformes
Familia: Dasyatidae
Género: *Dasyatis*
Especie: *longa*



Raya látigo *Dasyatis longa* (Garman, 1880).

Se distribuye en la costa suroccidental de Baja California, en las cercanías del sistema de Bahía Magdalena-Almejas y el Golfo de California hasta Colombia e Islas Galápagos; habita en la plataforma continental hasta los 90 m (Espinoza-Pérez *et al.*, 2004; Smith, 2006). La información acerca de *D. longa* es extremadamente limitada. La longitud relativamente larga de su cuerpo, puede estar asociado con un crecimiento lento y una longevidad extendida. Es una especie “**vivípara aplacentada con trofonemata**” con baja fecundidad, de 1 a 5 crías, lo que sugiere que la especie sea altamente vulnerable a la pesquería, particularmente cuando las hembras se desplazan a la costa a parir (Smith, 2006). Basado en la información extremadamente limitada de la especie respecto a su biología, distribución, reproducción y pesquería de la especie, está clasificada como “**datos insuficientes**” en la IUCN (2011).

Anexo B. Situación de las pesquerías de Elasmobranquios en México

i). Pesquerías de tiburones y rayas

Los tiburones, mantas, rayas y quimeras, son recursos biológicos importantes desde el punto de vista ecológico, pesquero, alimentario, turístico y económico. Sus particulares historias de vida los distinguen de los peces teleósteos pues presentan fecundación interna, baja fecundidad y largos períodos de gestación, crecimiento lento, frecuencia reproductiva variable y prolongada longevidad, compleja estructura espacial por tamaños y segregación por sexos (Pratt y Casey, 1990; Bonfil, 1994, Bonfil & De Anda, 1993). Estas características determinan que sus poblaciones respondan rápidamente a efectos ambientales y antropogénicos adversos, en tanto que presentan prolongados periodos de reacción a los efectos de las medidas de ordenación y conservación (CONAPESCA – INP, 2004).

Por las características de los ecosistemas marinos y costeros de México, propias de ambientes de las zonas tropical y subtropical, existe una gran diversidad de elasmobranquios. Se han reconocido más de 200 especies de elasmobranquios, incluyendo a tiburones, angelitos, mantas y rayas, distribuidos tanto en aguas de jurisdicción federal del litoral del Océano Pacífico y Golfo de California, como en el litoral Atlántico que abarca al Golfo de México y Mar Caribe. Muchas de las especies son de hábitos costeros y habitan la zona marina sobre la plataforma continental y la zona litoral incluyendo bahías, lagunas costeras y esteros. Otras especies son de hábitos oceánicos, pero también ocurren de manera intermitente o estacionalmente en aguas costeras (CONAPESCA – INP, 2004).

Las pesquerías de elasmobranquios no se encuentran en su mayor parte reguladas y sus registros de captura, cuando existen, están incompletos o generalizados (Stevens *et al.*, 2000). Los desembarcos que se reportan provienen principalmente de pesquerías mixtas o incidentales, lo que complica aún más su manejo (Bonfil, 1994). En México la pesca dirigida a elasmobranquios se lleva a cabo en diversos

tipos de ambientes en donde se han registrado aproximadamente 50 especies. Respecto a tiburones, 12 son más frecuentes en las capturas en ambos litorales y pertenecen a las familias *Alopiidae*, *Carcharhinidae*, *Squatinae*, *Sphyrnidae* y *Triakidae* (CONAPESCA – INP, 2004). La pesca de mantas y rayas ha cobrado gran importancia en la última década especialmente en áreas de la costa occidental de la península de Baja California y en el Golfo de California, las más representativas en la producción regional pertenecen a las familias *Myliobatidae*, *Rhinopterae*, *Dasyatidae* y *Rajidae* (Castillo–Géniz, 2007). La alta diversidad de especies presentes en la captura, la variabilidad estacional en la abundancia, así como las complejas relaciones de producción, el bajo valor de la carne en comparación con el alto valor de las aletas, entre otras, ocasionan un escaso control de las modalidades de aprovechamiento, bajos estándares de calidad y poco uso integral del producto (CONAPESCA – INP, 2004).

Las pesquerías demersales en el mundo capturan un importante volumen de elasmobranquios, ya sea de forma directa o como captura incidental. El registro mundial de capturas de elasmobranquios se ha ido incrementando sistemáticamente desde 1984 y en el año 2004 alcanzaron las 810, 000 t (Compagno, 1990, FAO, 2007). Bonfil (1994) estimó que la producción real de elasmobranquios probablemente es el doble debido a las capturas incidentales que no son documentadas oficialmente.

Históricamente, las pesquerías de elasmobranquios mexicanas han carecido de regulaciones. La captura de tiburones en aguas mexicanas es una actividad tradicional. Dicha actividad se remonta desde la época de los Aztecas y Olmecas, quienes fueron capaces de distinguir las diferentes especies (Applegate *et al.*, 1979). La pesquería de tiburón es multiespecífica y de naturaleza artesanal (Castillo-Géniz *et al.*, 1998).

Diferentes circunstancias han propiciado el desarrollo de la pesquería en México, como por ejemplo la extracción de hígado, vitamina A y otros subderivados. Adicionalmente el creciente valor comercial de las aletas en el mercado internacional y la demanda de carne como producto de consumo directo (Márquez-Farías, 2002). En el Océano Pacífico mexicano, Hernández-Carballo (1971) indicó que las actividades de comercialización de productos de tiburón iniciaron en el Puerto de La Paz en 1888, con las primeras exportaciones de aletas de tiburón hacia los Estados Unidos. A partir de 1939 surgieron exportaciones de hígado de tiburón hacia Los Ángeles, California, incrementando las capturas de los mismos en este litoral. Hacia los años cincuenta las capturas disminuyeron considerablemente debido al desplome del mercado del hígado. Iniciando la década de los setenta, se modificó el sistema de acopio de producción por parte de la entonces Secretaría de Pesca (SEPESCA). La producción se reportó como cazón o tiburón. Se les llamó cazón a todos los tiburones con tallas inferiores a los 1.5 m, con fines prácticos de registro (Márquez-Farías, 2002). La participación de dichas cooperativas de producción pesquera (sector social) permitieron acelerar el desarrollo de la actividad, reflejándose en un decidido crecimiento y dando así lugar, a la pesquería artesanal de tiburón más grande del mundo (INP, 2000).

Como consecuencia del uso de diferentes artes (redes agalleras, redes de enmalles, cimbras, palangres) y zonas de pesca, la composición de la captura, además de ser multiespecífica, abarca una gran variedad de tallas y estadios de desarrollo: organismos recién nacidos, juveniles y adultos, incluso hembras preñadas con diferentes estadios embrionarios, la mayoría en estadios avanzados. Las especies que se capturan pertenecen a los órdenes Carcharhiniformes, Lamniformes y Orectolobiformes que incluyen a las familias Carcharhinidae, Alopiidae, Lamnidae, Sphyrnidae, Triakidae y Ginglymostomatidae. Los géneros son: Carcharhinus, Nasolamia, Galeocerdo, Prionace, Alopias, Isurus, Sphyrna, Mustelus, y Ginglymostoma; de las cuales se registran 18 especies (INP, 2000).

ii). Estado actual de las pesquerías de elasmobranquios en México

Los tiburones constituyen el principal grupo de peces cartilaginosos que se explotan en aguas de México (Castillo-Géniz *et al.*, 1998) sin embargo en la última década la producción de tiburones ha ido disminuyendo mientras que las capturas de rayas se ha incrementando sistemáticamente (Castillo-Géniz, 2007). En el caso de los Rájidos, éstos representan un valioso recurso potencial para México, pero su posible explotación comercial no está exenta de riesgos, debido a que las características de las historias de vida de éstos han demostrado ser vulnerables a intensos y prolongados periodos de pesca en otras regiones del mundo (Castillo-Géniz, 2007). Los estudios sobre los efectos de la pesca intensiva en el cambio en la composición específica en las rayas (Dulvy *et al.*, 2000; Dulvy & Reynolds, 2002) han permitido documentar la correlación entre el tamaño de las especies y su vulnerabilidad, esto quizás, debido a su alta mortalidad y a su tardía madurez sexual.

Para el Caribe Mexicano, el tiburón se ha capturado de forma tradicional por algunas comunidades ribereñas. La pesca de tiburón en la Península de Yucatán y la de cazón en la Laguna de Yalahau se caracteriza por la diversidad de especies capturadas ya que básicamente se dedica a tiburones neonatos y juveniles de menos de un año de edad. Los registros de cazón en la laguna muestran una tendencia decreciente hasta 1995 (Márquez-Farías, 2002). En la pesquería artesanal del Golfo de México (GM) son capturadas alrededor de 40 especies de tiburones. Los tiburones de importancia comercial, se agrupan principalmente en el orden Carcharhiniformes, repartidos en tres familias. Las especies más importantes son: *Rhizoprionodon terraenovae*, *Carcharhinus acronotus*, *Squalus cubensis*, *Sphyrna tiburo*, *Carcharhinus limbatus*, *Sphyrna lewini*, *Carcharhinus leucas*, *Carcharhinus falciformis* y *Carcharhinus porosus*. Las principales especies de rayas que se capturan comercialmente son: *Aetobatus narinari*, *Rhinoptera bonasus*, *Dasyatis americana*, *Dasyatis centroura*, *Torpedo nobiliana*, *Narcine brasiliensis*, *Rhinobatus lentiginosus* y *Rhinobatus leucorhynchus* (CONAPESCA-INP, 2004).

Para el Pacífico mexicano, específicamente en la pesquería artesanal del Golfo de California (GDC), son capturadas 30 especies de tiburones repartidas en 12 familias. Las especies de tiburón de mayor abundancia en las capturas pertenecen al orden Carcharhiniformes. En Sonora, en la porción norte del GDC, se registra aproximadamente el 30% de la producción total de rayas del Pacífico mexicano. Las especies principales son: *Rhizoprionodon longurio*, *Mustelus lunulatus*, *M. californicus*, *M. henlei*, *Sphyrna lewini*, *S. zygaena*, *Squatina californica*, *Heterodontus* spp. (CONAPESCA-INP, 2004; Márquez-Farías, 2001; Hueter *et al.*, 2002). En la parte central del GDC las capturas son representadas por: *Carcharhinus falciformis*, *Alopias pelagicus*, *S. lewini*, *S. zygaena* (Márquez-Farías, 2001). En la región sur del GDC, las principales especies son: *S. lewini* y *R. longurio* en Sinaloa; *C. falciformis* y *S. zygaena* en Nayarit (CONAPESCA-INP, 2004). Así mismo para la pesquería de rayas, en el GDC se capturan 24 especies de rayas agrupadas en 9 familias; las más importantes son: *Rhinobatos productus*, *Dasyatis brevis*, *Rhinoptera steindachneri*, *Gymnura marmorata* y *Narcine entemedor* (Márquez-Farías & González-Corona, 2000; Márquez-Farías, 2002; Hueter *et al.* 2002). Bizzarro *et al.* (2007), indicaron que las poblaciones de elasmobranquios en el Golfo de California han sufrido probablemente declinaciones poblacionales y cambios en la estructura de tallas dado el prolongado periodo de pesca no regulada, que abarca varias décadas de años, confirmando que la pesca artesanal en el GDC es importante y capaz de causar colapsos localizados o incluso que abarquen todo el Golfo, en las poblaciones de tiburones y rayas (Castillo-Géniz, 2007).

De acuerdo a la CONAPESCA –INP (2004), las especies que se registran en la región del Golfo de Tehuantepec son 23 agrupadas en 6 familias. En el litoral del estado de Oaxaca están registrados para la captura de tiburón alrededor de 160 embarcaciones menores (construidas de fibra de vidrio y que van de los 6 a 12 m de eslora), distribuidos en los diferentes campos pesqueros o zonas de desembarque en el estado; 26 sociedades cooperativas y 11 permisionarios físicos son los encargados de manejar el total de embarcaciones antes mencionado. La zona de donde se encuentra la Bahía de Chipehua se encuentra el 23.1% del total de

embarcaciones dedicados a la captura de tiburón con 37, perteneciente a 9 sociedades cooperativas y 7 permisionarios físicos, distribuidos en 14 campos pesqueros o zonas de desembarque. Durante el periodo de septiembre de 2004 a junio de 2006, se registró un total de 1233 tiburones representados por nueve especies: *Sphyrna lewini* (64%), *Rhizoprionodon longurio* (19%), *Carcharhinus falciformis* (18%), *Nasolamia velox* (7%), *Carcharhinus limbatus* (6%), y *Carcharhinus leucas*, *Carcharhinus obscurus*, *Alopias pelagicus* y *Galeocerdo cuvier* (1%), siendo *S. lewini* la especie más representativa y más abundante de la captura, y por lo tanto la que soporta la pesquería para esta zona del Golfo de Tehuantepec (Fig. 1) (Bejarano-Álvarez, 2007).

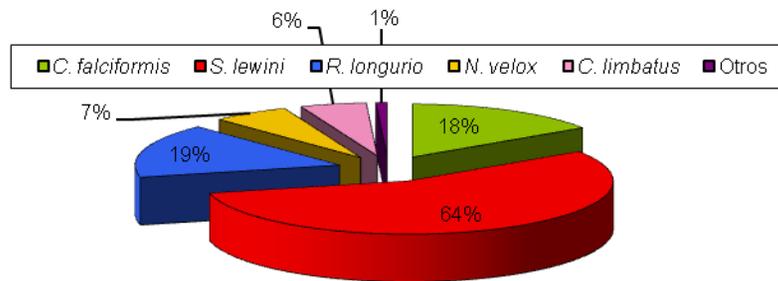


Figura 1. Composición específica de tiburón en las capturas de Chipechua, Oaxaca (Bejarano-Álvarez, 2007).

iii). Pesquería de elasmobranquios en el Golfo de California.

El Golfo de California se caracteriza por ser una zona de transición de zonas geográficas y condiciones hidrodinámicas singulares. Debido al amplio intervalo de temperatura en el GDC así como factores bióticos y abióticos, tanto especies de aguas templadas como tropicales son encontrados en el área y la diversidad es sustancialmente alta. Existen por lo menos 54 especies de tiburones y rayas (elasmobranquios) en el GDC. Esto representa cerca del 7% de un total mundial de 800 especies de tiburones y rayas (CONAPESCA-INP, 2004). Dada la diversidad de tiburones que habitan en aguas del Pacífico de México, la composición específica de las capturas varía según la región y estación del año. Algunas especies de gran

tamaño migran hacia aguas someras con fines de alumbramiento. Las especies pequeñas (cazones) también realizan marcadas migraciones masivas con los mismos propósitos y también por la busca de alimento. La migración de los cazones está muy asociada a la abundancia de calamar, sardina, macarela y otras especies de abundancia estacional en el Golfo de California (INP, 2000, Castro, 1983).

Las especies que penetran y habitan el GDC van desde especies gigantes filtradoras tropicales como la manta diablo y el tiburón ballena; hasta depredadores tope de aguas templadas como el tiburón blanco, el tiburón mako, así como un número importante de rayas tropicales. Algunas otras especies como los tiburones martillos y el tiburón zorro tienen una distribución muy extensa siendo raros en otras partes y muy comunes en el GDC (INP, 2000).

Se desconoce la distribución y el tiempo de residencia de las especies en las áreas de crianza. Otras especies son de hábitos más residentes, como es el caso de los géneros *Heterodontus* spp., y el tiburón angelito, *Squatina californica*. Estas especies son de hábitos más bentónicos y sus migraciones son de aguas profundas a aguas someras, dependiendo de la estación del año.

iv). Estado de conservación de elasmobranquios

La pesca afecta a muchas especies de elasmobranquios en todo el mundo. A escala de especie, la pesca puede alterar la estructura de tallas y parámetros poblacionales, así como las interacciones tróficas, causando reemplazo de especies y cambios en la composición de las comunidades. Para diseñar estrategias de gestión adecuadas se requiere de mayor conocimiento biológico de las especies (García-Núñez, 2008). En años recientes se han puesto en marcha iniciativas internacionales importantes para la conservación y gestión de tiburones debido principalmente a la demanda y el valor en el mercado de productos derivados del tiburón, incrementándose la concientización sobre la vulnerabilidad de éstos a la sobreexplotación y presión de pesca.

Es así como diversas instituciones han reconocido mediante acuerdos multilaterales la necesidad de conservar a los tiburones y rayas. Una de estas organizaciones es la UICN, Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, cuyo objetivo es influir y ayudar a conservar la integridad y diversidad de la naturaleza y asegurar que todo uso de los recursos naturales sea equitativo y ecológicamente sostenible (UICN, 2007). De acuerdo a un primer estudio para determinar el estado global de conservación de 64 especies de tiburones y rayas oceánicos (pelágicos), revela que el 32% están amenazadas de extinción, principalmente a causa de la sobrepesca. El porcentaje de especies de tiburones oceánicos amenazados por extinción es más elevado entre los tiburones que se capturan en pesquerías de alta mar (52%) que el del grupo en su conjunto (UICN, 2007).

Así mismo existe el Plan de Acción Internacional para la Conservación y Manejo de los Tiburones, Rayas y Especies Afines (PAI), cuyo objetivo es asegurar la ordenación, aprovechamiento sostenible y conservación a largo plazo de estos recursos (CONAPESCA-INP, 2004). Existen otras organizaciones internacionales de pesca que realizan esfuerzos para mejorar la gestión de los stocks pesqueros. Es así como CONVEMAR (Convención de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar) promueve la cooperación internacional en especies oceánicas de tiburones como *Hexanchus griseus*, el tiburón peregrino *Cetorhinus maximus*, la familia Alopiidae (tiburones zorro), el tiburón ballena *Rhincodon typus*, la familia Carcharhinidae, Sphyrnidae (cornudas o tiburones martillo) y la familia Lamnidae; en total se incluyen 43 especies (García-Núñez, 2008). La FAO ha dado varios pasos en apoyo y la aplicación del PAI-Tiburones (FAO, 2000) y un manual de técnicas para la gestión de pesquerías de elasmobranquios.

En 2009, se sometió una propuesta ante SEMARNAT y CONABIO, encabezada por el gobierno de Baja California Sur, por el senador Luis Coppola Joffroy, presidente de la Comisión de Turismo, donde se consideró que el tiburón martillo *Sphyrna lewini* fuera incluido en el apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES), que se celebró en enero

de 2010. La propuesta expuso la problemática a la que está sometida la especie, haciendo énfasis en la disminución considerable de sus poblaciones y el fuerte comercio internacional al que está sujeto. En el Apéndice II figuran especies que no están necesariamente amenazadas de extinción, pero que pueden estarlo a menos que el comercio está estrechamente controlado. Sin embargo CITES no regula las pesquerías, ni el comercio interno de los países, tampoco es una lista roja como UICN, es una convención para regular el comercio de organismos y sus productos entre los países miembros. La propuesta tuvo énfasis en México, sin embargo, este mismo ejercicio de cabildeo participaron otros países como Costa Rica, España y Estados Unidos. Desafortunadamente no se logró que el tiburón martillo fuera incluido en esta lista, obteniendo votos en contra por parte de México, país que lo propuso. Actualmente, el tiburón blanco *C. carcharias*, el ballena, *R. typus* y el peregrino, *C. maximus* son los únicos elasmobranquios incluidos en este apéndice (CITES, 2009).

Es importante iniciar este tipo de propuestas para conservar a las diferentes especies de elasmobranquios, ya que si es posible realizar acciones importantes para su protección. Un ejemplo a seguir y que es muy gratificante, es el que logró España. Éste, es el país que más tiburones captura de la Unión Europea y se encuentra dentro de los cinco primeros países que más elasmobranquios pesca a nivel mundial. Sin embargo, España se ha convertido en la primera nación del **mundo** que prohíbe la captura de los tiburones martillo y zorro, ya que son los grupos de especies de tiburones que mayor vulnerabilidad presentan (Bartolí, 2009). Esta prohibición se ha convertido en un hito de la conservación y entró en vigor a partir del 1 de enero de 2010. La veda prohíbe a los buques pesqueros españoles la captura, transbordo, desembarque y comercialización de los tiburones de la familia Sphyrnidae (géneros *Sphyrna* y *Eusphyra*) y de la familia Alopiidae (género único *Alopias*) en todos los caladeros que realicen su actividad, incluyendo las aguas jurisdiccionales de terceros países con los que existe acuerdo de pesca firmado por la Unión Europea. Así mismo, en caso de que se produzca la captura incidental de estos tiburones, los

buques deberán liberarlos vivos cuando lleguen al costado del barco con vida o se encuentren dentro del copo de la red de pesca.

Esta labor que ha hecho España, se trata de un importante paso en la conservación. En México, se logró un acuerdo en Junio de 2011 para aplicar la veda para las especies de tiburón en litorales de México. Esta es la primera ocasión donde se establecerá una veda como medida de conservación de los tiburones, mediante la prohibición de pesca durante el periodo reproductivo de las principales especies capturadas. De esta forma, se acordó que la veda tenga aplicación en las aguas de jurisdicción federal en ambos litorales. Los tiburones martillos y los zorros son especies que se encuentran en peligro en el mundo y, como la mayoría de los tiburones, crecen muy lentamente, tienen una madurez sexual tardía y una tasa reproductiva baja; característica que les sitúa ante un riesgo de sobrepesca significativo, ya que sus poblaciones no pueden recuperarse al mismo ritmo al que son explotadas.

c. LITERATURA CITADA EN ANEXOS

Amorim, A., J. Baum., G.M. Cailliet., S. Clò., S.C. Clarke., I. Fergusson., M. Gonzalez., D. Macias., P. Mancini., C. Mancusi., R. Myers., M. Reardon., T. Trejo., M. Vacchi. & S.V. Valenti. 2007. *Alopias superciliosus*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Applegate, P.S., L. Espinosa, L. Menchaca, & F. Sotelo. 1979. Tiburones mexicanos. Secretaría de Educación Pública, México, 146 p.

Bartolí, A. 2009. ESPAÑA: UNA POTENCIA MUNDIAL EN LA PESCA DE TIBURONES. Revisión de las pesquerías españolas de tiburones, problemáticas de gestión y recomendaciones de mejora. SUBMON. Conservació, estudi i divulgació del medi marí. Barcelona.

Baum, J., S. Clarke., A. Domingo., M. Ducrocq., A.F. Lamónaca., N. Gaibor., R. Graham., S. Jorgensen., J.E. Kotas., E. Medina., J. Martinez-Ortiz., J. Monzini Taccone di Sitizano., M.R. Morales., S.S. Navarro., J.C. Pérez., C. Ruiz., W. Smith., S.V. Valenti. & C.M. Vooren. 2007. *Sphyrna lewini*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Bejarano-Álvarez, M. 2007. Biología Reproductiva del Tiburón Martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en Salina Cruz, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S. México. 74p.

Bejarano-Álvarez, M., F. Galván-Magaña & R.I. Ochoa-Báez. 2011. Reproductive biology of the scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* (Chondrichthyes: Sphyrnidae) off south-west Mexico. *Aqua, Int. J. of Ichthyol.*, 17(1): 11-22.

Bizzarro, J.J. & P.M. Kyne. 2006. *Zapteryx exasperata*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Bizarro, J.J., W.D. Smith, R.E. Hueter, J. Tyminski, J.F. Márquez-Farías, J.L. Castillo-Géniz, G.M. Cailliet & J. Villavicencio-Garayzar. 2007. The Status of Shark and Ray Fishery Resources in the Gulf of California: Applied Research to Improve Management and Conservation. A Report to the David and Lucile Packard Foundation. 237p.

Bizzarro, J.J. 2008. *Rhinobatos glaucostigma*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Bonfil, R. & D. De Anda. 1993. Biological parameters of commercially exploited silky sharks, *Carcharhinus falciformis* from the Campeche Bank, Mexico. En: Branstetter, S. (ed). Conservation Biology of Elasmobranchs. NOAA Technical Report NMFS 115: 73-86.

Bonfil, R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. FAO Fish. Tech. Pap. 341:119 p.

Casper, B.M., A. Domingo., N. Gaibor., M.R. Heupel., E. Kotas., A.F. Lamónaca., J.C. Pérez-Jimenez., C. Simpfendorfer., W.D. Smith., J.D. Stevens., A. Soldo. & C.M. Vooren. 2005. *Sphyrna zygaena*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Castillo-Géniz, L. 2007. Historia de vida y Biología pesquera de la raya *Raja inornata* Jordan y Gilbert 1881, del norte del Golfo de California, México. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada CICESE. Ensenada, BC. 267 p.

Castillo-Géniz, J. L., Márquez-Farías, J. F., Rodríguez de la Cruz, M. C., Cortés, E., & A. Cid del Prado. 1998. The Mexican artisanal fishery in the Gulf of Mexico: towards a regulated fishery. Mar. Fresh. Res. 49: 611–620.

Castro, J.I. 1983. The sharks of North American waters. Texas. A & M University Press, College Station. 180p.

Castro, J. I., C.M. Woodley. & R.L. Brudek. 1999. A preliminary evaluation of the status of shark species. Blue Shark (*Prionace glauca*) FAO Fish. Tech. Paper 380:53-54.

CITES. Convention on International trade in endangered species of wild fauna and flora. 2009. Appendices I, II and III. Switzerland. Web:<http://www.cites.org>.

Compagno, L. J. V. 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. Environ. Biol. Fish. 28:33-75.

CONAPESCA-INP, 2004. Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines en México. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca e Instituto Nacional de la Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Mazatlán, México. 85 p.

Dulvy, N. K., Metcalfe, J. D., Glanville, J., Pawson, M. G. & J. D. Reynolds. 2000. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. Cons. Biol. 14 (1):283-293.

Dulvy, N. K. & J. D., Reynolds. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. Cons. Biol. 16: 440-450.

FAO Marine Resources Service. 2000. Fisheries Management. 1. Conservation and management of sharks. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries. No.4, Supp. 1. Rome, FAO. 37p.

FAO. 2007. Fisheries and Aquaculture Department Website. http://www.fao.org/fi/website/FIRetrieveAction.do?dom=org&xml=FI_org.xml&xp_nav=1

Fordham, S., S.L. Fowler., R. Coelho., K.J. Goldman. & M. Francis. 2006. *Squalus acanthias*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Garayzar, C.V. 2006. *Cephaloscyllium ventriosum*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

García-Núñez, N.E. 2008. Tiburones: conservación, pesca y comercio internacional. Edición bilingüe. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural Marino. 117p.

Hernández-Carballo, E.A. 1971. Pesquerías de los tiburones en México. Tesis profesional en Biología. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. México. 123p.

Hueter, R.E., J. Tyminski, G.M. Cailliet, J. Bizarro, W. Smith, J.F. Márquez-Farías, J. L. Castillo-Géniz & C. Villavicencio-Garayzar. 2002. Artisanal Fisheries for Sharks, Skates and Rays in the Gulf of California. I Foro Científico de Pesca Ribereña. Guaymas, Sonora, 44p.

Instituto Nacional de Pesca. 2000. La Pesquería del tiburón en el Golfo de Tehuantepec. En: Sustentabilidad y Pesca Responsable en México: evaluación y manejo. Informe. México.

IUCN. International union for Conservation of Nature. 2007. Red List or Threatened Species. www.iucnredlist.org.

IUCN. 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Klimley, A.P. 1981. Grouping behaviour in the scalloped hammerhead. Oceanus 24(4): 65-71.

Márquez-Farías, J. F. & M. E. González-Corona. 2000. Investigación regional: Atendiendo a la pesquería artesanal de rayas en Sonora. *Pesca y Conservación* 12(4): 4-7.

Márquez-Farías, J.F. 2001. Tiburones del Golfo de California. En: *Sustentabilidad y Pesca responsable en México*. Cisneros Mata, M.A. y A.J. Díaz de León (eds). Instituto Nacional de la Pesca-SAGARPA.

Márquez-Farías, J.F. 2002. *Análisis de la pesquería de tiburón en México*. Tesis de Maestría. Universidad de Colima. México. 96p.

Pratt, H. L. Jr. 1979. Reproduction of the blue shark, *Prionace glauca*. *Fish. Bull* 77: 445-470.

Pratt, H. L., Jr. y Casey, J. G. 1990. Shark reproductive strategies as a limiting factor in directed fisheries, with a review of Holden's method of estimating growth-parameters. In: *Elasmobranchs as living resources: Advances in biology, ecology, systematics and status of the fisheries*. H. L. Pratt, Jr., S. H. Gruber, y T. Taniuchi, (Eds.), U.S. Dep. Comer., NOAA Tech. Rep. NMFS, 90, 97-109 p.

Smith, W.D. 2006. *Dasyatis longa*. En: *IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Smith, W.D. & J.J. Bizzarro. 2006. *Gymnura marmorata*. En: *IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Stevens, J., Bonfil, R., N. Dulvy & P. Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 3 (57): 476-494.

Stevens, J. 2005. *Prionace glauca*. En: *IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Torres-Rojas, Y., A. Hernández-Herrera. & F. Galván-Magaña. 2006. Feeding habits of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in Mazatlán waters, southern Gulf of California, Mexico. Cybium 30(4): 85-90.

Valenti, S.V. & P.K. Kyne. 2008. *Raja velezi*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Walker, T.I., R.D. Cavanagh., J.D. Stevens., A.B. Carlisle., G. Chiramonte., A. Domingo., D.A. Ebert., C.M. Mancusi., A. Massa., M. McCord., G. Morey., L.J. Paul., F. Serena & C.M. Vooren. 2006. *Galeorhinus galeus*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org.

Anexo C. Artículos derivados del Estudio