



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**



**OSTEOLOGÍA COMPARADA DE LOS PECES LINTERNA  
DEL GÉNERO *TRIPHOTURUS* FRASER-BRUNNER, 1949  
(TELEOSTEI: MYCTOPHIDAE)**

**Tesis**

QUE COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

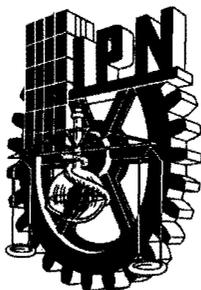
EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

**Biól. Mar. URIEL RUBIO RODRÍGUEZ**

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





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

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 23 del mes Noviembre del año 2011  
el (la) que suscribe BM. URIEL RUBIO RODRÍGUEZ alumno(a) del  
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS  
con número de registro B091393 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS  
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:  
DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"OSTEOLOGÍA COMPARADA DE LOS PECES LINTERNA DEL GÉNERO *Triphoturus*  
FRASER-BRUNNER, 1949 (TELEOSTEI: MYCTOPHIDAE)"

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: u-rubio@hotmail.com - aacosta@ipn.mx

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

*Uriel Rubio*

BM. URIEL RUBIO RODRÍGUEZ

*nombre y firma*

# DEDICATORIA

Esta obra está dedicada principalmente a mis padres:

A José Luis Rubio Galindo mi padre, por que ha sido un gran ejemplo de la perseverancia que se debe tener en el trabajo, sobre todo cuando uno se cree desalentado, cuando el cuerpo necesita descansar pero la responsabilidad te mantiene despierto, cuando nunca desistes de tus sueños sin poner en riesgo el compromiso, gracias padre por ese modelo de persona que me has heredado.

Mención especial merece el apoyo moral y económico, el que durante algunos lapsos fue fundamental para no desviar la atención de este trabajo.

A Dulce María Rodríguez Cuevas mi madre, por ser otro gran pilar que me enseñó a ser más tolerante con las personas. Pero sobre todo por el gran apoyo espiritual que me ha brindado en toda ocasión; que sin poner en tela de juicio la existencia o las características de un Dios, mi razón solo ha podido dar explicación con la intervención de mi madre ante un ser supremo que me cuida, ante algunas de las circunstancias extrañas por las que he pasado.

A mis hermanos Ricardo y Miguel ya que aprendí mucho de ellos solo con observarlos y tratarlos mientras crecíamos, lo cual me fue de mucha ayuda para saber cómo dirigirme hacia distintos tipos de personas.

A toda mi familia, ya que muchos de ellos se involucraron de manera directa con mi meta y de igual manera se interesaban en mis historias en tierras Californias.

A Jessica Adriana Navarro González por ser un gran apoyo desde ya hace mucho tiempo, por su comprensión y tolerancia hacia mi persona y por estar ahí siempre que la necesito.

## AGRADECIMIENTOS

Al **Instituto Politécnico Nacional**, por ser la institución que me ha brindado todo lo necesario para mí formación como un profesional y en la especialización de lo que hago.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, que para ser un centro de pequeñas dimensiones físicas, representa una de las sedes del conocimiento más grandes del IPN y que se ve reflejada en mi carácter científico.

A las Colecciones de donde proviene el material empleado en este trabajo y sin el cual no se hubiera llegado al objetivo:

- A la Colección Ictiológica del CICIMAR-IPN, por proporcionarme todo el material procedente de aguas territoriales mexicanas para los fines de conteos, transparentaciones y su consecuente desarticulación.



- A la Colección de Vertebrados Marinos del Instituto de Oceanografía SCRIPPS, por el recibimiento que tuve en sus instalaciones y sobre todo por haber dado en préstamo valiosos lotes de peces linterna procedentes del hemisferio sur, los cuales fueron transparentados y desarticulados.



- A la Colección del Museo de Historia Natural de París, por el recibimiento que tuve en sus instalaciones y por proporcionarme el material de regiones remotas del Pacífico occidental y del océano Índico, además del

equipo y las instalaciones para llevar a cabo una parte de esta investigación.



A mi director de tesis el Dr. Adrián Felipe González Acosta, por asesorarme en todo momento durante el desarrollo de este documento, pero sobre otras cosas por el apoyo moral y profesional que me ha brindado en los momentos de mayor incertidumbre.

No es fácil tomar la dirección de un proyecto que lleva un grado de avance, sin embargo, Adrián lo hizo muy bien, revisando, proponiendo, aconsejando, respetando ideas y gestionando apoyos económicos.

Agradecimiento extra merece, el permitirme un involucramiento en sus proyectos de investigación, donde además de conocer lugares increíbles de la península de Baja California Sur, me ha servido de sobra para ampliar mi conocimiento ictiológico y científico.

Al †Dr. José Luis Castro Aguirre, que siempre fue una figura de respeto en el campo de la ictiología de México, fue un orgullo conocerlo y convivir con él, pero mucho más orgullo genera el haber sido uno de sus últimos pupilos, con el cual compartió sus experiencias y sus inquietudes a futuro en el conocimiento de los peces de nuestro país.

Al Dr. José Luis Ortiz Galindo, por el interés que presentó siempre hacia el tema y por haber contribuido en el refinamiento del estudio con sus sugerencias y observaciones.

Al Dr. René Funes Rodríguez, por involucrarse con el desarrollo del tema al hacer comentarios y observaciones tanto en el texto como en las diversas presentaciones del mismo.

Al M. en C. Ricardo Saldierna Martínez, por sugerir ideas en la culminación del estudio.

Al Dr. Francisco Javier García Rodríguez, por sus comentarios y sugerencias en la revisión del documento.

Al Dr. Philippe Béarez y al Dr. Patrice Pruvost, por su recibimiento en París y por las atenciones que tuvieron para el desarrollo satisfactorio de la estancia en Francia.

Al Dr. Philip Hastings, por atenderme durante mí vista al SCRIPPS y por facilitar el préstamo de algunos ejemplares claves en el estudio.

Al Dr. José de la Cruz Agüero, por el préstamo de algunos de los ejemplares y por haber gestionado el material en préstamo con el personal del instituto de oceanografía SCRIPPS.

A todo el personal técnico que trabaja y mantiene las colecciones científicas de las cuales dependió el presente estudio, pero sobre todo a Cindy, Zora, Claude, y H.J., personal que directamente nos brindó ayuda en el trabajo de gabinete.

A todos los especímenes del cubil fish que son: La Shelley, Hugo, Karla, Paco, Daniel, Laura, Jatziri, Fernando y Jareny.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), al de Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI), y a la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas (COFAA) del IPN.

Por último, a todos mis camaradas que de una u otra forma me han hecho la vida suave.

# ÍNDICE

<b>LISTA DE FIGURAS</b>	<b>II</b>
<b>LISTA DE ANEXOS</b>	<b>VI</b>
<b>GLOSARIO</b>	<b>VII</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>XII</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>XIII</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>ANTECEDENTES</b>	<b>8</b>
<b>OBJETIVOS</b>	<b>11</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>12</b>
<b>RESULTADOS</b>	<b>17</b>
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>69</b>
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>79</b>
<b>RECOMENDACIONES</b>	<b>80</b>
<b>LITERATURA CONSULTADA</b>	<b>81</b>
<b>ANEXOS</b>	<b>88</b>

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.-** Disposición de órganos luminosos en *Triphoturus* spp. Modificado de Hulley (1986) y Chirichigno y Vélez (1998). **5**
- Figura 2.-** Simbología de las estructuras analizadas en el presente estudio, que componen el esqueleto craneal de los peces de la familia Myctophidae (tomado de Gregory, 1933). La simbología se describe en el texto. **14**
- Figura 3.-** Esqueleto caudal tipo para la familia Myctophidae. centros preurales (CP) (2 al 4), cartílagos interhemales de las espinas de los centros preurales (CIHPU), cartílagos interneurales de las espinas de los centros preurales (CINPU), cartílagos medios caudales (CMC), epurales (EP), espina hemal (EH), espina neural (EN), hipurales (HI), parahipural (PH), radios caudales (RC), radios procurrentes (RP), uroneurales (UN) y urostilo (UR). **15**
- Figura 4.-** Neurocráneo de *T. oculus* (SIO 05-156) A) Vista lateral y B) Vista dorsal. La simbología se describe en el texto. **18**
- Figura 5.-** Neurocráneo de *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2626) A) Vista lateral y B) Vista dorsal. La simbología se describe en el texto. **19**
- Figura 6.-** Neurocráneo de *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647) A) Vista lateral y B) Vista dorsal. La simbología se describe en el texto. **20**
- Figura 7.-** A) Vista frontal del hueso nasal (N) y B) Vista lateral del arreglo estructural entre el nasal y el anterorbital (Aor). **22**
- Figura 8.-** Vista lateral de la serie circumorbital (Co) en *T. oculus* (SIO 05-156). La simbología se describe en el texto. **24**
- Figura 9.-** Vista lateral de los huesos mandibulares de *T. oculus* (SIO 05-156). angular (An), articular (Ar), cronomekeliano (Cmk), dentario (DE), maxila (Max), premaxila (Prm). **31**

**Figura 10.-** Vista ventral de la suspensión del arco palatino en *T. oculus* (SIO 05-156). Ectopterigoides (Ec), etmoides lateral (Etml), mesopterigoides (Ms), palatinos (Pal) y vómer (Vm). **34**

**Figura 11.-** Vista lateral de los elementos óseos que forman el techo de la cavidad bucal de *T. oculus* (SIO 05-156). cuadrado (C), ectopterigoides (Ec), mesopterigoides (Ms), metapterigoides (Mt), palatino (Pal) y simpléctico (Si). **35**

**Figura 12.-** Vista lateral del arco hioideo en *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2646). ceratohial (Ch), epihial (Eh) e hipohial (Hh). **36**

**Figura 13.-** Vista lateral (V.l.) y ventral (V.v.) del hueso urohial. A) *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647), B) *T. oculus* (SIO 05-156) y C) *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2646). **38**

**Figura 14.-** Región branquial de *T. oculus* (SIO 05-156). A) vista superior y B) vista lateral. basibranquial. (Bb), ceratobranquial (Cb), hipobranquial (Hb) y urohial (Uh). **40**

**Figura 15.-** A) vista lateral del hiomandibular (Hm), interhial (Ih) y la serie opercular en *T. oculus* (SIO 05-156), B) vista lateral del opérculo de *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2565) . La simbología se describe en el texto. **44**

**Figura 16.-** Vista lateral de la cintura pectoral de *T. oculus* (SIO 05-156). cleitro (Cl), coracoides (Co), escapula (Esc), extraescapular (Exesc), postcleitro (Post), radiales distales (RLd), radiales proximales (RLp) y supracleitro (Scl). **46**

**Figura 17.-** Cintura pélvica de *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2565). A) vista lateral, B) Vista ventral y C) vista ventral de los cartílagos pélvicos posteriores en *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2565). basipterigios (Bpg), tendón ventral (T) y proceso isquial (Pisq). **50**

**Figura 18.-** Vista lateral de los últimos elementos vertebrales de *Triphoturus* spp. A) *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2646) y B) *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647).

Cartilagos interhemales de los centros preurales (CIHPU), cartílagos interneurales de los centros preurales (CINPU) y centros preurales (CP). **54**

**Figura 19.-** Vista lateral de la transición de las costillas A) epineurales y B) epipleurales. Localizadas en dirección de la región anterior a la posterior (izquierda a derecha). **55**

**Figura 20.-** Vista lateral de la columna vertebral de *Triphoturus* spp. A) *T. oculus* SIO 05-156, B) *T. mexicanus* CICIMAR-CI 2647 y C) *T. nigrescens* CICIMAR-CI 2565. **56**

**Figura 21.-** Patrones de inserción de las aletas impares, en las especies del género *Triphoturus*; supraneural (0), número de pterigióforos distales insertados en un espacio intervertebral (1,2,3...) (el número en rojo indica la posición de la columna (o vértebra) en donde se inserta el primer elemento de la aleta anal), ausencia (línea diagonal) y urostilo (c). **59**

**Figura 22.-** Vista lateral de los soportes (pterigióforos) de la aleta dorsal de *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647). pterigióforo distal (Pfm), pterigióforo intermedio (Pfm) y pterigióforo proximal (Pfp). **60**

**Figura 23.-** Vista lateral de los soportes (pterigióforos) y elementos de la aleta anal de *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647). La simbología se describe en el texto. **61**

**Figura 24.-** Vista lateral del cartílago dorsal que soporta la aleta adiposa de *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647). **62**

**Figura 25.-** Distancia entre los cartílagos medios caudales (CMC) inferiores y superiores de *Triphoturus* spp. A) *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647), B) *T. oculus* (SIO 05-156) y C) *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2646). **65**

**Figura 26.-** Vista lateral del esqueleto caudal de *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647). La simbología se describe en el texto. **66**

**Figura 27.-** Vista lateral del esqueleto caudal de *T. oculus* (SIO 05-156). La simbología se describe en el texto. **67**

**Figura 28.-** Vista lateral del esqueleto caudal de *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2646). La simbología se describe en el texto. **68**

## LISTA DE ANEXOS

**ANEXO A.-** Listado de los principales caracteres óseos examinados en los ejemplares transparentados de *Triphoturus* spp. **88**

**ANEXO B.-** Relación de presencia y ausencia los principales caracteres óseos revisados. Números del 1 al 80 en la fila superior corresponden al número de carácter en el anexo A. presencia (X), carácter no distinguible (0) y ausencia (Espacio libre). **92**

**ANEXO C.-** Datos generales de los números de catálogo de donde pertenecen los organismos procesados mediante la técnica de transparentación. **96**

**ANEXO D.-** Datos merísticos de las regiones axiales y caudales examinados en los ejemplares de *Triphoturus*. costillas preurales (CP), epurales (EP), espinas predorsales (PD), longitud patrón expresada en centímetros (LP), No. de catálogo del ejemplar, número total de fotóforos anales (AO), número total de vértebras (NV), pterigioforos intermedios de la aleta anal (PfmA), pterigióforos intermedios de la aleta dorsal (PfmD), radios anales (RA), radios caudales superiores (RCs), radios caudales inferiores (RCi), radios dorsales (RD), radios procurrentes superiores (RPs), radios procurrentes inferiores (RPi) y vértebras precaudales+caudales (Pcdl+cdl). **97**

**Actinostos.-** Osículos endocondriales que soportan los radios de las aletas. Sinónimo de radiales (9).

**Anquilosar.-** Disminución o imposibilidad de movimiento en una articulación normalmente móvil (3).

**Arco hemal.-** Estructura en la base de las espinas hemales formada por la unión de la haemoapófisis de las vertebrales abdominales o caudales. Este arco protege el cordón hemal que pasa a través de él (5 y 9).

**Arco neural.-** Estructura en la base de las espinas neurales formada por la unión de la neuroapófisis vertebrales. Este arco protege el cordón neural que pasa a través de él cráneo hasta la cauda (5 y 9).

**Articulación.-** Punto o región de unión entre dos huesos (9).

**Autógeno.-** Que se origina o engendra de manera independiente

**Cauda.-** Cola (1).

**Cartílago.-** Tejido esquelético, firme elástico y traslucido, formado por células redondeadas incluidas en una matriz de colágeno que puede contener numerosas fibras, carece de vasos sanguíneos en organismos adultos (Álvarez del Villar *et al.*, 2007).

**Centrum.-** La parte central de la vertebra, que excluye a todos los procesos (2).

**Cóndilo.-** Protuberancia de forma redonda que se encuentra en ocasiones al final de un hueso grande, especialmente cuando este articula con otro hueso (9).

**Costilla pleural.-** Son estructuras óseas alargadas, las cuales se encuentran adheridas a la vertebra formando la cavidad peritoneal y su función es proteger las viseras (5).

**Cresta.-** Extensiones óseas de forma laminar, presentes en espinas neurales y hemales y en pteriogióforos.

**Epineural.-** Primitivos huesos intermusculares que pueden o no estar fusionados al centro vertebral, generalmente comienzan en la primer vertebra y recorren todo el dorso hasta las últimas vertebra (5).

**Epipleural.-** Huesos intermusculares que comienzan en la parte media inferior y se encuentran hasta las últimas vertebra caudales (5).

**Fotóforo.-** Órgano de área pequeña que produce luz en animales bioluminiscentes (1).

**Fontanela.-** Área no osificada de un hueso. // Espacios membranosos que median entre huesos del cráneo, especialmente en la región media dorsal (1).

**Foramen.-** Orificio, abertura o perforación en uno o más huesos (1).

**Fusión.-** Unión de dos segmentos esqueléticos mediante la neoformación de tejido óseo (4).

**Hueso.-** Cada una de las partes solidas y duras cuyo conjunto forma el esqueleto en la mayoría de los vertebrados; consiste de osteocitos incluidas en una matriz que las circunda compuesta por sales de calcio en un 60% a 65%. Las células óseas están conectadas entre sí por pequeños canalículos a través de la matriz (1).

**Lamina.-** Parte delgada y plana de los huesos, cartílagos, tejidos y membranas de los seres vivos (3).

**Lepidotriquia.-** También conocidos como “espinas” representan algunos radios osificados de las aletas que proveen un soporte rígido para estas (2).

**Ligamento.-** Membrana de tejido de apariencia fibular, denso, blanquizco y no elástico, que sirve como medio de unión de las articulaciones o como estructuras de suspensión para diversos órganos (1).

**Margen.-** Extremidad y orilla de una cosa (3).

**Melanóforo.-** Cromatóforo que contiene abundantes pigmentos negros o pardos, generalmente esta célula es extensivamente ramificada y tiene un almacén central donde se encuentra la melanina (1).

**Nódulos.-** Concreciones óseas de poco volumen (3).

**Parahipural.-** Espina hemal modificada del primer centro pleural. Es el último arco hemal que cruza la aorta dorsal (9).

**Parapófisis.-** Proceso lateral que se extiende del centro vertebral de la región abdominal de la columna vertebral (9).

**Pestaña hipural.-** Término erróneo empleado anteriormente para nombrar al parahipural (8).

**Postzigoapófisis.-** Proceso pareado encontrado en la parte posterior del centro vertebral, el cual articula con la prezigoapofisis de la siguiente vertebra. En algunos peces existen dos dorsales y dos ventrales (9).

**Proceso.-** Cualquier prominencia o proyección que sobresale del cuerpo o masa del hueso (9).

**Quilla.-** Cada parte saliente o afilada de una estructura ósea, en el esternón de las aves se encuentra muy desarrollado (3).

**Sutura.-** Unión entre dos huesos que no presentan movimiento entre ellos, la cual implica una delgada capa de tejido conectivo entre ellos (9).

**Trabécula.-** Engrosamiento en la superficie del hueso a manera de enervaciones (6).

**Urostilo.**- Último segmento de la columna vertebral que representa la fusión de varios centros vertebrales. El urostilo se considera una unidad mas en el conteo total de vertebras (9).

**Urodermales.**- Son numerosos y delgados huesos pareados localizados en la parte posterior del esqueleto caudal de teleósteos primitivos, las cuales son escamas modificadas inmersas en la musculatura (9).

**Ventana pineal.**- Espacio localizado en el cráneo, en el cual existe un adelgazamiento óseo. Alberga células fotorreceptoras, confiere la ventaja de incrementar la fotosensibilidad a las especies que la presentan (7).

#### **Literatura consultada:**

- 1.- Álvarez del Villar, J., Álvarez, T. y Álvarez-Castañeda, S.T. 2007. *Diccionario de anatomía comparada de vertebrados*. Instituto Politécnico Nacional, México. 252pp.
- 2.- Chiasson, R. 1980. *Laboratory Anatomy of the Perch*. 3ra. Edición. W.M.C. Brown, E.U.A. 67pp.
- 3.- Real Academia Española. 2001. *Diccionario de la lengua española*. c22<sup>a</sup> ed. España, consultado en <http://www.rae.es/rae.html>
- 4.- *Diccionario medico*, consultado en <http://salud.doctissimo.es/diccionario-medico/fusion-osea.html>
- 5.- Helfman, G.S., Collete B.B., Facey D.E. y Bowen B.W. 2009. *The diversity of fishes*. 2da Edición. Wiley-Blackwell, U.S.A. 720 pp.
- 6.- Kobelkowsky, A. y Reséndez, A. 1972. Estudio comparativo del endoesqueleto de *Mugil cephalus* y *Mugil curema* (Pises, Perciformes). *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. **43**(1):33-84.
- 7.- McNulty, J. A. 1976. Comparative Study of the Pineal Complex in the Deep-Sea Fishes *Bathylagus Wesethi* and *Nezumia liolepis*. *Cell and Tissue Research*, **172**: 205-225.

- 8.- Paxton, J.R. 1972. Osteology and relationships of the lanternfishes (Family Myctophidae). *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County*, **13**: 1-81.
- 9.- Rojo, A. L. 1991. *Dictionary of evolutionary fish osteology*. CRC Press, E.U.A. 273 pp.

## RESUMEN

Los peces linterna de la familia Myctophidae, habitan las aguas profundas de todos los océanos del mundo y se consideran una de las familias más abundantes de ambientes mesopelágicos. Se caracterizan por la presencia de órganos luminosos (fotóforos) en las regiones cefálica y ventral del cuerpo, cuyo arreglo y número de elementos permiten su identificación. La escasa información que existe a la fecha sobre la taxonomía alfa de este grupo, ha generado conflictos para la identificación de sus especies; un asunto que es patente en el género *Triphoturus*. Por tal motivo, se planteó como objetivo del presente estudio describir e identificar los caracteres óseos y merísticos de las especies de este género con distribución en el Pacífico oriental. Para tal efecto se examinaron diversos ejemplares contenidos en las colecciones ictiológicas del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), del Instituto Scripps de Oceanografía (SIO) y del Museo de Historia Natural de París (MNHN), algunos materiales fueron examinados *in situ*, en tanto que otros fueron obtenidos a través de préstamo. En total se revisaron 69 ejemplares de *T. nigrescens* procedentes de los océanos Índico (Mozambique) y Pacífico (México, Micronesia y Sumatra); además de 33 especímenes de *T. oculus* del Pacífico sur (Perú, Ecuador y Colombia) y 112 de *T. mexicanus*: 51 procedentes del Golfo de California y 61 de la Corriente de California, México-EUA. Se evaluó la anatomía ósea de cada una de las especies de interés por medio de la técnica de transparentación y tinción diferencial para hueso y cartílago. Se determinó que el arreglo de los fotóforos no permite discriminar de forma conspicua a la especie *T. mexicanus* de *T. oculus*. Sin embargo, los elementos óseos permitieron reconocer tres formas distintas de *Triphoturus* spp. La especie *T. nigrescens* presenta caracteres esqueléticos muy particulares como la separación de hipurales, ausencia de foramen en los ceratohiales y una ventana pineal reducida. Asimismo, se determinó que existe gran similitud entre las estructuras óseas de las especies *T. mexicanus* y *T. oculus*; sin embargo, esta última se caracteriza por el desarrollo de forámenes en las expansiones de las últimas espinas hemales y en la morfología tanto del hueso urohial como de los cartílagos en la placa pélvica.

## ABSTRACT

Lanternfishes of the Myctophidae family inhabit deep waters of all oceans of the world, they are considered one of the most abundant families in mesopelagic environments. Myctophid fishes are characterized by the presence of photophores in the cephalic and ventral regions of the body, their pattern and number are useful for the identification of the species. Due to the lack of information on the taxonomy of this group, the identity of its species has been confused, as is patent in the genus *Triphoturus*. On this basis, in this study we describe and compare the meristic and osteology of the species of this genus from the Eastern Pacific. Several specimens from the fish collections of the Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN (CI)), Scripps Institution of Oceanography (SIO) and the Natural History Museum of Paris (MNHN) were examined. The analysis includes 69 specimens of *T. nigrescens* from the Indian (Mozambique) and Pacific Ocean (Mexico, Micronesia and Sumatra), in addition to 33 specimens of *T. oculus* from the Southern Pacific (Peru, Ecuador and Colombia), and 112 of *T. mexicanus*: 51 from the Gulf of California and 61 from the California Current (between Mexico and U.S.A). The bony anatomy of the species was evaluated by means of the clearing and staining techniques. Therefore, we determined that the pattern of photophores not allowed discriminate to *T. mexicanus* and *T. oculus*. However, three distinct forms of *Triphoturus* spp. were recognized on the basis on its bony anatomy: *T. nigrescens* is characterized by the separation of the hypural bone, the lack of a foramen in the ceratohyal, and a reduced pineal window. Likewise, a high skeletal similarity between *T. mexicanus* and *T. oculus* was observed; however the second differs by the presence of foramen in the expansions of the last hemal spines and the urohyal and in the morphology of cartilage in the pelvic plate.

Los peces linterna (familia Myctophidae), son organismos que habitan todos los océanos del mundo. Constituyen uno de los grupos de peces más abundantes en los ambientes mesopelágicos, con una biomasa global estimada en alrededor de 600 millones de toneladas (Gjosaeter y Kawaguchi, 1980).

La importancia de los mictófidos en el sistema pelágico marino se fundamenta en dos aspectos principales: 1) por su gran abundancia, pues se ha establecido que las larvas de estos peces mesopelágicos pueden llegar a representar hasta un 50% o más del total de las larvas recolectadas mediante arrastres planctónicos en mar abierto y 2) por su aportación dentro de los flujos biogeoquímicos oceánicos, debido al papel que desempeñan en los procesos de transferencia y transporte de materia orgánica en el ecosistema (Funes-Rodríguez *et al.*, 2011; Catul *et al.*, 2011).

Como parte de su biología, los peces linterna realizan migraciones verticales en la columna de agua, dando lugar al acumulo de grandes concentraciones de larvas y adultos en zonas de alimentación, con profundidades entre 400 y 700 m durante el día y por encima de los 100 m durante la noche; lo anterior obedece al hábito zooplanctófago de estos organismos, ya que depredan de manera selectiva sobre especies de copépodos y eufáusidos que constituyen su dieta principal (Moser y Ahlstrom, 1974; Hulley, 1990; Funes-Rodríguez *et al.*, 2006). Por consiguiente, se establece su importancia ecológica ya que actúan como una vía de exportación de carbono desde la zona fótica hacia aguas más profundas (Pakhomov *et al.*, 1996).

En algunas regiones se forman bancos de mictófidos, lo suficientemente densos como para representar un recurso potencialmente explotable; ejemplo de lo anterior es el caso de la especie *Bentosema pterotum* (Alcock, 1890) en el Golfo de Omán, cuya abundancia se estima entre 1000,000 a 4000,000 toneladas, por lo

que se constituye un recurso utilizado para subsanar las importaciones de harina de pescado Iraní (Valinassab *et al.*, 2007). A pesar del interés de este grupo como un recurso pesquero potencial, son pocos los estudios realizados a la fecha que aborden aspectos de su biología y, menos aún, son aquellos enfocados al estudio de su osteología o morfología comparada (e.g., Paxton, 1967; Hulley, 1990; Moser, 1996; Pakhomov *et al.*, 1996;).

### **Bionomía y taxonomía de los mictófidios:**

Los mictófidios son peces de cuerpo alargado y de talla pequeña, que no rebasan los 15 cm de longitud total; se caracterizan por presentar una serie de órganos luminosos llamados fotóforos en las regiones cefálica y ventral, los cuales se encuentran formando agrupaciones definidas que son útiles para su diferenciación taxonómica con otras familias de Myctophiformes (Wisner, 1974). Existen varias hipótesis acerca de la función de los fotóforos en estos grupos de peces, entre estas se destaca el camuflaje como mecanismo para evitar depredadores y para la obtención de presas; sin embargo, una de las ideas más aceptadas se asocia al reconocimiento a nivel intra e interespecífico (Hulley, 1990). En este sentido, diversos estudios taxonómicos mencionan que los órganos luminosos son utilizados de manera frecuente como caracteres diagnósticos, útiles para la discriminación a nivel de especie (Wisner, 1974; Gjosaeter y Kawawuchi, 1980; Hulley, 1990).

La familia Myctophidae se compone de dos subfamilias (Myctophinae y Lampanyctinae), 32 géneros y alrededor de 240 especies. Dentro de la familia sobresalen los géneros *Diaphus* Eigenmann y Eigenmann, 1890 y *Lampanyctus* Bonaparte, 1840 por contener la mayor riqueza específica, al conjuntar entre ambos un total de 105 especies (Nelson, 2006). Por otro lado, también destaca por su importancia ecológica el género *Triphoturus* Fraser-Brunner, 1949 (subfamilia Lampanyctinae), que se compone de cinco especies nominales: *T.*

*mexicanus* (Gilbert, 1890), *T. oculus* (Garman, 1899), *T. nigrescens* (Brauer, 1904), *T. micropterus* (Brauer, 1906) y *T. microchir* (Gilbert, 1913).

De este último grupo nominal, tanto *T. micropterus* (océano Índico) como *T. microchir* (Mar de Japón), se consideran (aunque de manera cuestionable) sinónimos de la especie *T. nigrescens*. Mientras que *T. oculus*, alguna vez considerada como sinónimo de *T. mexicanus* (e.g., Hulley, 1986), es reconocida en la actualidad como una especie válida (Rodríguez-Graña *et al.* 2004; Evseenko, 2008) con distribución desde Panamá al sur de Chile (Wisner, 1974; Chirichigno y Vélez, 1998).

De modo particular, el pez linterna de altamar *T. nigrescens* tiene una amplia distribución en aguas oceánicas de regiones subtropicales y templadas en los océanos Índico y Pacífico; mientras que el pez linterna mexicano *T. mexicanus*, se distribuye de manera exclusiva en la vertiente del Pacífico oriental, desde California (EUA) al Golfo de California (Wisner, 1974).

Estudios que incluyen aspectos sobre la distribución geográfica del género *Triphoturus*, mencionan la presencia en aguas mexicanas de dos de las cinco especies nominales antes mencionadas: *T. mexicanus* es considerada una de las especies de peces mesopelágicos más abundantes en el Golfo de California, cuya distribución comprende desde la cuenca Farallón hasta la cuenca Salsipuedes, aunque también se puede encontrar con menor abundancia en la cuenca de Mazatlán (Lavenberg y Fitch, 1966; Robison, 1972; Sánchez-Velasco *et al.*, 2007). En la Corriente de California, el pez linterna mexicano ha sido determinado como una de las especies de mictófidios con mayor frecuencia de aparición desde el sur de Punta Concepción, California hasta zonas de mar abierto localizadas frente a Cabo San Lucas, Baja California Sur (Paxton, 1967; Ebeling *et al.*, 1970; Rainwater, 1975). Por lo que respecta a la abundancia de *T. nigrescens*, ésta se concentra en mayor medida alrededor de las zonas donde predominan los giros en el océano Pacífico (Barnett, 1975).

En relación con la alimentación, la dieta de *T. mexicanus* está basada en su mayoría de eufáusidos (94%) y en menor proporción de copépodos (3%); lo mismo, aunque en diferentes proporciones ocurre en *T. nigrescens* con un 88% y 4.5% respectivamente (Imsad, 1981). En este aspecto la especie *T. oculeus* es aquella que cuenta con menor información biológica, pues si bien existen estudios sobre su abundancia larval en la corriente de Humboldt, la información es confusa ya que dichos especímenes fueron identificados como *T. mexicanus* (Loeb y Rojas, 1988), debido al desconocimiento de la validez de *T. oculeus*.

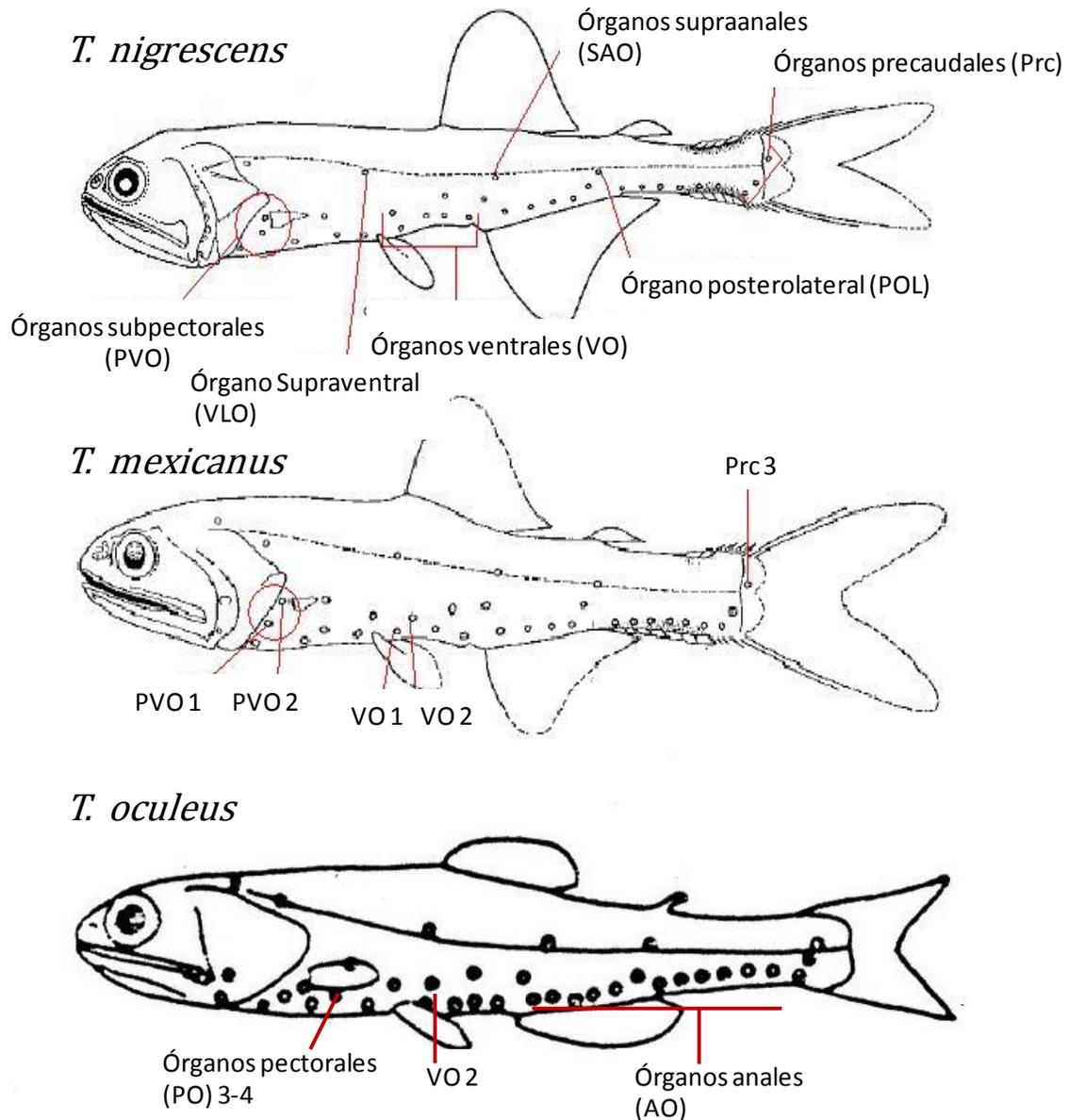
Las especies del género *Triphoturus*, difieren en el patrón y arreglo de los órganos luminosos (Wisner, 1974). La especie *T. nigrescens* presenta todos los fotóforos superiores por debajo de la línea lateral, con excepción del tercer fotóforo precaudal (Prc3); además, el par de órganos subpectorales (PVO) se presentan en posición vertical y el primer órgano ventral (VO) se encuentra elevado. Por su parte, *T. mexicanus* presenta todos los fotóforos superiores por encima de la línea lateral, los órganos subpectorales en posición diagonal y, es el segundo órgano ventral y no el primero, el que se encuentra elevado (Fig. 1).

De acuerdo con lo mencionado por Chirichigno y Vélez (1998), el arreglo de fotóforos en *T. mexicanus* es muy similar al encontrado en *T. oculeus*; sin embargo, ambas especies difieren porque en esta última solo el segundo órgano ventral se encuentra elevado, el tercer y cuarto órgano pectoral (PO) son elevados y por último, existe continuidad entre las series precaudal y anal (AO) (Fig. 1).

No obstante, la utilidad que ofrece el arreglo de los fotóforos en la identificación de la especie de la familia Myctophidae, puede ser un problema ya que con facilidad los fotóforos se desprenden del cuerpo (Wisner, 1974). Debido a esto, se ha señalado la importancia de explorar diferentes métodos que aporten información, que permitan delimitar los criterios para la discriminación taxonómica de las especies del género.

El sistema esquelético de los peces constituye una mezcla compleja de elementos que han evolucionado como resultado de la interacción de las especies

con el ambiente. En los teleósteos el esqueleto ha sido un carácter diagnóstico de amplio uso para determinar y definir taxa superiores, así como para la propuesta de hipótesis sobre sus relaciones filogenéticas (Gosline, 1961; Nybelin, 1973; Lauder y Liem, 1983; Rojo, 1991; Johnson y Patterson, 1993).



**Figura 1.-** Disposición de órganos luminosos en *Triphoturus* spp. Modificado de Hulley (1986) y Chirichigno y Vélez (1998).

Los estudios que abordan la morfología descriptiva de las diferentes estructuras óseas que componen el esqueleto de los teleósteos, constituyen una herramienta valiosa para numerosos estudios de tipo taxonómico y sistemático, ya que aportan información que contribuyen en la diferenciación de distintos grupos a nivel de orden, suborden, familia, género y especie (Gregory, 1933). De este modo, la osteología comparada de los diferentes componentes de la estructura esquelética de un pez (e.g., su arreglo, forma, tamaño y punto de inserción), es considerada por la mayoría de los ictiólogos como una importante fuente de información para estudios de biodiversidad, ecología trófica y dinámica de la alimentación (Johnson, 1975; Deli *et al.*, 2008). Por consiguiente, los componentes estructurales del esqueleto y su variación, también representan caracteres taxonómicos de utilidad que pueden permitir la delimitación intergenérica y específica (e.g. Fraser, 1968; Kendall, 1976; Tyler, 1983).

El estudio de caracteres óseos y órganos luminosos (fotóforos) en la familia Myctophidae, han permitido el reconocimiento de relaciones filogenéticas entre familias y patrones evolutivos (Paxton, 1972). Así por ejemplo, se ha establecido que la cantidad de elementos extra escapulares o la presencia de una placa en la región postero medial del cleitro, son características que permiten separar a las subfamilias Myctophinae y Lampanyctinae dentro de la familia Myctophidae. Por otra parte, se menciona que por medio de caracteres tales como: la forma de los huesos anterorbitales, la longitud de la mandíbula, la fusión de los radios procurrentes, la morfología del supramaxilar y la dentición del dentario, han hecho posible la agrupación en la categoría de tribu a las especies representativas de dichas subfamilias (Paxton, 1972). Sin embargo, aquellos estudios donde se contempla abordar la problemática taxonómica del grupo, mediante el uso de técnicas osteológicas comparativas entre las especies que componen los distintos géneros, son prácticamente nulos o escasos.

Debido a que la familia Myctophidae constituye un grupo poco estudiado en su taxonomía alfa, la escasa información disponible para la discriminación de las especies, ha generado problemas taxonómicos, como particularmente sucede en

el género *Triphoturus*. La merística de radios, vertebras y branquiespinas, aunado a variaciones en el número de fotóforos, sugieren la presencia de más de una forma de *T. mexicanus* en el Pacífico mexicano (Wisner, 1974). Hasta hace poco, *T. oculus* del Pacífico suroriental era considerada como un sinónimo de *T. mexicanus*, situación que fue resuelta por medio de un análisis molecular en donde se evidenció la divergencia entre ambas especies (Rodríguez-Graña *et al.*, 2004).

Por lo anterior, en el presente estudio se establece la necesidad de realizar estudios anatómicos, fundamentados en una detallada descripción y comparación de las estructuras óseas del género en cuestión, que permitan establecer criterios para la correcta identificación de sus especies y el reconocimiento de formas adicionales habitantes del Pacífico oriental tropical. Aspectos que son abordados en el presente estudio.

A finales del siglo XIX, fue publicada por Garman (1899) la descripción de una nueva especie habitante de la corriente de Humboldt nombrada como *Myctophum oculeum* (tiempo después denominada como *Triphoturus oculeus*). Sin embargo, autores como Wisner (1974) y Hulley (1986), establecieron la presencia con distribución antitropical de dos poblaciones de la especie *T. mexicanus* en el Pacífico oriental a partir de diferencias en el número de vértebras y branquiespinas y similitudes en las proporciones anatómicas, reconociendo a *T. oculeus* como la población más meridional de *T. mexicanus*.

Asimismo, Wisner (1974) mencionó la posibilidad de que en el hemisferio norte, *T. mexicanus* constituya un complejo a nivel de especies o subespecies separadas por su distribución como: *T. mexicanus* del Golfo de California y *T. mexicanus* del Pacífico oriental tropical. De acuerdo con este autor, la separación de estos grupos podría sustentarse por el número de vértebras como en el número de elementos de los arcos branquiales.

En relación con el complejo taxonómico antes referido, se han llevado a cabo estudios de tipo electroforético que han permitido detectar niveles significativos de divergencia genética, que sugieren al menos una diferenciación a nivel de subespecie entre las poblaciones sureñas y norteñas (Afanasyev *et al.*, 1990). En años recientes, por medio de la secuenciación del gen del citocromo *b* en larvas de *T. mexicanus* (*sensu lato*) de ambos hemisferios, se estableció la existencia de un aislamiento reproductivo entre ambas poblaciones; la divergencia genética se estimó en un periodo de 1.2 y dos millones de años, la cual está expresada en diferencias morfológicas y de pigmentación a nivel de las larvas de estos grupos (Rodríguez-Graña y Castro, 2000; Rodríguez-Graña *et al.*, 2004).

Respecto a los estudios morfológicos referentes al género, algunos de estos han considerado las características de los estadios larvarios para diferenciar

e identificar a las especies, ejemplo de esto es el estudio de Evseenko (2008) que a partir de la presencia de una línea de melanóforos en la región medio-lateral y la ausencia de células pigmentadas en el intestino, determinó que es posible distinguir a la larva de *T. oculus* de aquella correspondiente a *T. mexicanus*. De acuerdo con este autor, tal situación es consecuencia de un aislamiento biológico sucedido entre ambas especies.

La complejidad taxonómica no excluye a la especie *T. nigrescens*. Diversos autores han considerado como especies validas a *T. microchir* y *T. micropterus* (Braurer, 1906; Fraser-Brunner, 1949; Nafpaktitis y Nafpaktitis, 1969). Sin embargo, a causa de la superposición de caracteres en el arreglo de los fotóforos, dichas especies fueron puestas en sinonimia con *T. nigrescens* (Wisner, 1974).

En relación con la separación entre *T. microchir* y *T. nigrescens*, se ha determinado que la presencia de caracteres larvales tales como una mancha en la cubierta de las agallas y una línea de melanóforos en la mandíbula superior, apuntan a *T. microchir*, como una especie válida (Evseenko, 2008).

La mayoría de trabajos que contemplan el estudio sustentado en ejemplares de etapa adulta para determinar el estado taxonómico del género, se han basado principalmente en el patrón estructural y arreglo de los órganos luminosos, así como en el conteo de elementos merísticos: radios, vértebras y branquiespinas (Wisner, 1974; Paxton, 1972; Chirichigno y Velez, 1998).

Hulley (1986), con base en un análisis de tipo morfométrico, mantuvo el sinónimo entre *T. microchir* y *T. micropterus* con *T. nigrescens*; así como el de *T. oculus* con *T. mexicanus*, bajo el argumento de que no existe un claro patrón de diferenciación basado en criterios anatómicos que permita reconocer la existencia de más de dos especies en el género. Asimismo, este autor establece que las variaciones encontradas en algunos patrones de fotóforos no está correlacionada con el número de espinas branquiales, por lo que no constituyen atributos con significancia taxonómica; de la misma forma establece que las diferencias en el

número de vértebras pueden ser inducidas por variaciones en el ambiente, tal como se ha reportado para otros teleósteos.

A la fecha, son pocos los estudios que tuvieron como objetivo la descripción de la anatomía interna y en especial la osteología de la familia Myctophidae; en este sentido destacan las obras de Gregory (1933) quien mencionó la composición esquelética de la región craneal de los Myctophiformes y Paxton (1972) quien llevó a cabo el estudio comparativo que abordó de modo particular a los géneros de la familia Myctophidae, así sobre el género *Triphoturus*, aportó la descripción de caracteres óseos tales como: huesos axiales, con un intervalo de 32 a 35 vertebras; arcos palatinos, arcos hioideos, arcos branquiales y los huesos operculares. Otros caracteres óseos analizados por este autor, son algunas estructuras que componen el esqueleto caudal: epurales (de 2-3 con origen sobre la porción anterior de la vertebra terminal), hipurales (4 dorsales y 2-3 ventrales) y radios procurrentes (5-7 dorsales y 6-7 ventrales).

Desde el punto de vista filogenético, Paxton *et al.* (1984) propusieron un arreglo sistemático para Myctophidae, basado en el análisis de caracteres esqueléticos y larvales. Stiassny (1996) incrementó la información biológica de la familia con la adición de otro tipo de estructuras anatómicas, tales como músculos y ligamentos, así como las características del hueso metapterigoides en *Triphoturus*. Derivado de lo anterior, Stiassny (1996) corroboró el arreglo basado en la existencia de las subfamilias Myctophinae y Lampanyctinae, aunque estableció la necesidad de generar más información que permitiera la delimitación más clara de las relaciones taxonómicas y filogenéticas de la familia Myctophidae.

## **Objetivo general**

Describir e identificar los caracteres óseos y merísticos de las especies del género *Triphoturus* con distribución en el Pacífico oriental.

## **Objetivos particulares**

Describir las estructuras óseas que componen el sistema esquelético de las especies del género bajo estudio.

Evaluar los elementos merísticos de las especies a lo largo de su distribución, para la detección de estructuras que ayuden a su identificación y discriminación taxonómica.

Evaluar de forma comparativa algunos elementos que caracterizan la anatomía ósea de las especies bajo estudio, con la finalidad de detectar aquellas estructuras con valor diagnóstico para su discriminación taxonómica.

Abordar el problema taxonómico que impera dentro del género, a partir de la información generada en el presente estudio.

El material biológico utilizado en el presente estudio, se encuentra depositado en la Colección Ictiológica (CI) del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN) en La Paz, Baja California Sur, México, en el Instituto Scripps de Oceanografía (SIO) con sede en San Diego, California, E.U.A y el Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) de Paris, Francia. De donde se obtuvieron ejemplares a través de préstamo para su análisis, en tanto que algunos otros materiales fueron examinados *in situ*, por medio de visitas realizadas a las colecciones de peces de las instituciones antes mencionadas. La determinación taxonómica de las especies se realizó siguiendo las claves de identificación específicas para la familia Myctophidae (e.g., Wisner, 1974; Chirichigno y Vélez, 1998).

### **Evaluación merística:**

Se consideraron para su análisis un total de 214 organismos con tallas de 19 mm hasta los 93 mm de longitud patrón (LP), cuya distribución geográfica estuvo representada de la siguiente manera: 69 ejemplares de *T. nigrescens* (*sensu lato*) procedentes de distintas localidades de los océanos Índico (Mozambique) y Pacífico (México, Micronesia y Sumatra), 33 especímenes de *T. oculus* (*sensu lato*) del Pacífico sur-oriental (Perú, Ecuador y Colombia) y 112 ejemplares de *T. mexicanus* (*sensu lato*) que proceden del Golfo de California (51) y de la Corriente de California, desde Estados Unidos de América a México (61).

A cada organismo se le contabilizó el número total de fotóforos anales (AO); número de elementos (radios) de las aletas anal, dorsal y caudal; y número de vertebras corporales (precaudales y caudales). A los ejemplares transparentados (ver párrafos adelante) se cuantificó el número de centros vertebrales, costillas pleurales, huesos epurales, huesos predorsales y pterigióforos intermedios de las

aletas dorsal y anal. Los métodos para llevar a cabo los conteos de algunos elementos, siguen lo establecido por Nafpaktitis (1973).

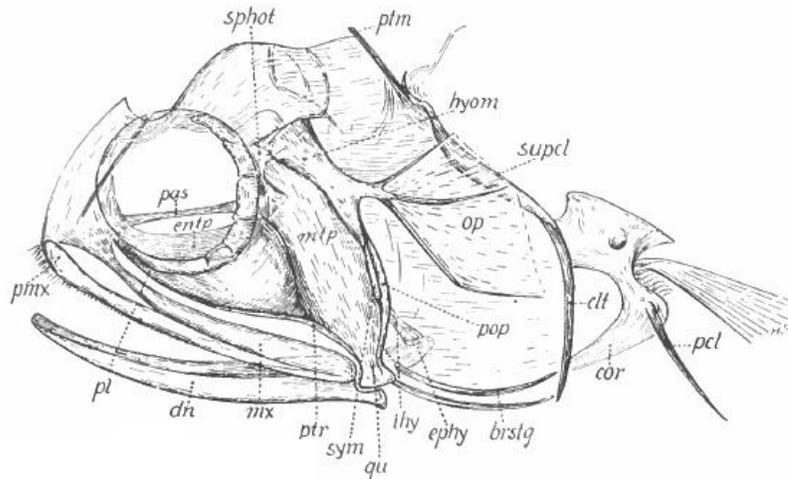
### **Análisis osteológico:**

Para esta evaluación se seleccionaron organismos adultos con talla de entre 54 y 93 mm LP, de diferentes localidades establecidas a lo largo del Pacífico oriental: 13 ejemplares de *T. nigrescens*, 19 de *T. oculus* y 22 de *T. mexicanus* (12 de los cuales provienen del interior del Golfo de California y 10 de la costa occidental de Baja California Sur. Los especímenes fueron sometidos a un proceso de transparentación y tinción diferencial para hueso y cartílago, aplicando la técnica descrita por Taylor (1967), con modificaciones propuestas por Potthoff (1984). De acuerdo con las necesidades propias del análisis de las estructuras óseas, se procedió a la desarticulación de algunas estructuras para un examen más detallado. Para la correcta identificación y denominación de los elementos óseos, se siguió la nomenclatura establecida en los trabajos de Gregory, (1933), Paxton (1972), Rojo (1991) y Helfman *et al.* (2009); mientras que para el caso de las estructuras cartilaginosas se siguieron los criterios de Fujita (1989) y Barceló-Márquez (1998).

La secuencia numérica de los patrones de inserción de los huesos supraneurales y pterigióforos (soportes de las aletas), se determinó con base en la simbología propuesta por Springer y Smith-Vaniz (2008), donde los ceros representan a los huesos supraneurales, las diagonales a las espinas neurales y los números arábigos (del uno en adelante) representan el número de pterigióforos.

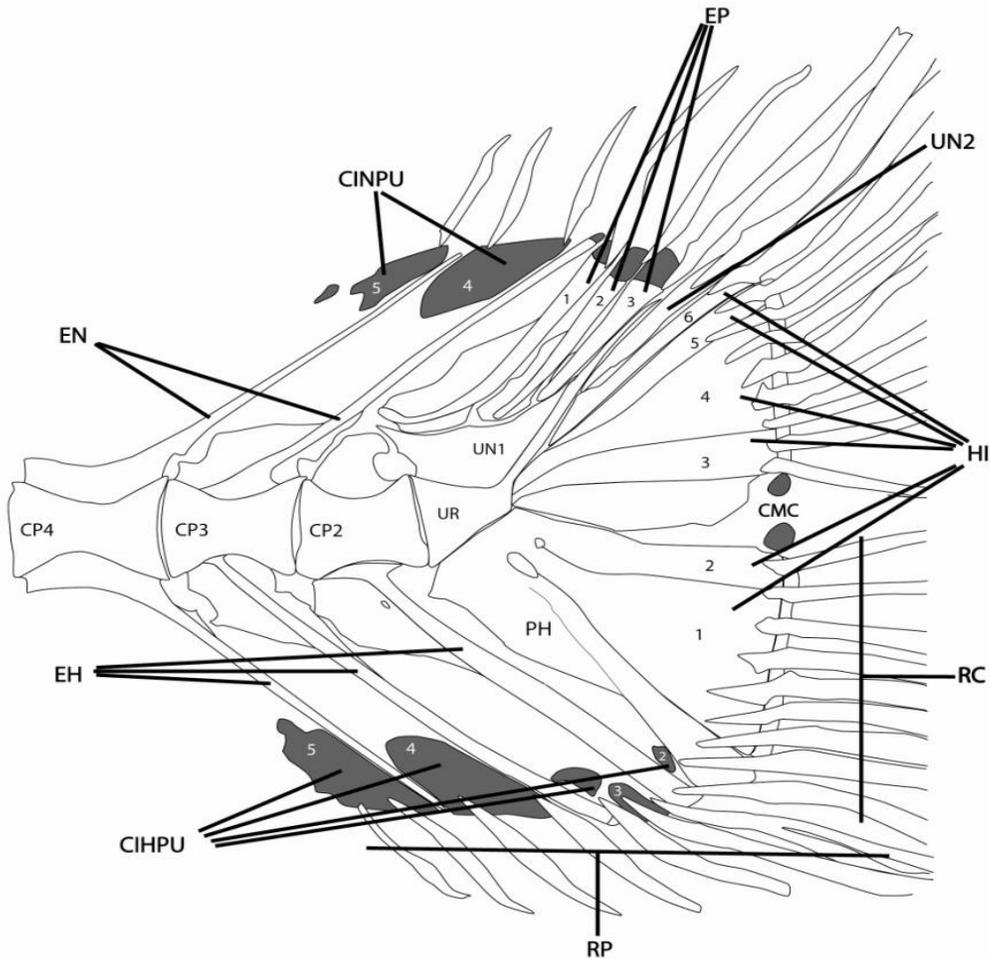
Existen huesos de las regiones craneal y axial, a los cuales se les puso especial énfasis, ya que su correcta identificación y descripción, han servido de referencia para el establecimiento de interrelaciones entre los miembros de la familia Myctophidae. Según lo establecido por Gregory (1933), Paxton (1972) y Stiassny (1996), dichas estructuras corresponden a: huesos dérmicos superficiales (circumorbitales nasales y anteorbitales), elementos del arco mandibular (*Mx*:

maxila, *Pmx*: premaxila y *Dn*: dentario), elementos del arco palatino (*Pl*: palatino, *Qu*: cuadrado, *Ptr*: pterigoideo y *Mtp*: metapterigoides), arcos branquiales (*Brstg*: radios branquióstegos), estructuras del arco hioideo (*Hyom*: hiomandibular, *Sym*: simpléctico, *Ihy*: interhial y *Ephy*: epihial); así como algunos elementos de la serie opercular (*Op*: opercular y *Pop*: preopercular) (Fig. 2). Por otra parte, también ha sido de utilidad el análisis de los huesos axiales de la cintura pectoral (*Clt*: cleitro, *Pcl*: postcleitro, *Supcl*: supracleitro y *Cor*: coracoides) y de la cintura pélvica (osificación de la placa púbica); dichas estructuras también fueron consideradas para su análisis en este trabajo.



**Figura 2.-** Simbología de las estructuras analizadas en el presente estudio, que componen el esqueleto craneal de los peces de la familia Myctophidae (tomado de Gregory, 1933). La simbología se describe en el texto.

En el presente trabajo se siguió el criterio de Potthoff (1975) quien consideró al último centro vertebral como el número dos (CP2) y el urostilo como la fusión del centro preural uno (CP1) y dos centros urales (CUI y CUII) (Figura 3).



**Figura 3.-** Esqueleto caudal tipo para la familia Myctophidae. centros preurales (CP) (2 al 4), cartílagos interhemales de las espinas de los centros preurales (CIHPU), cartílagos interneurales de las espinas de los centros preurales (CINPU), cartílagos medios caudales (CMC), epurales (EP), espina hemal (EH), espina neural (EN), hipurales (HI), parahipural (PH), radios caudales (RC), radios procurrentes (RP), uroneurales (UN) y urostilo (UR).

La redacción descriptiva de cada una de las estructuras óseas que componen las diferentes regiones del cuerpo se llevó a cabo a nivel de género, cuando por su naturaleza no se observaron particularidades entre especies. Sin embargo, se puntualizó a nivel de especie en aquellos elementos óseos que ofrecían caracteres discriminantes.

Las estructuras óseas de interés para el análisis a detalle, fueron examinadas a partir de fotografías digitales tomadas de forma individual. Para tal propósito se utilizó un microscopio estereoscópico marca Karl Zeiss© modelo Stemi 2000-C, equipado con una cámara Canon PowerShot A85©, con una resolución de 4.0 megapíxeles. Las imágenes digitales obtenidas se procesaron de acuerdo a la técnica descrita por Bouck y Thistle (1998), para la realización de esquemas científicos a partir de las fotografías digitales de cada especie y con base en las anotaciones derivadas de la observación directa bajo el microscopio, utilizando para éste propósito los programas de cómputo Adobe Illustrator © versión CS3 y Twisted Brush Pro Studio.

## Esqueleto cefálico

### 1.- Neurocráneo

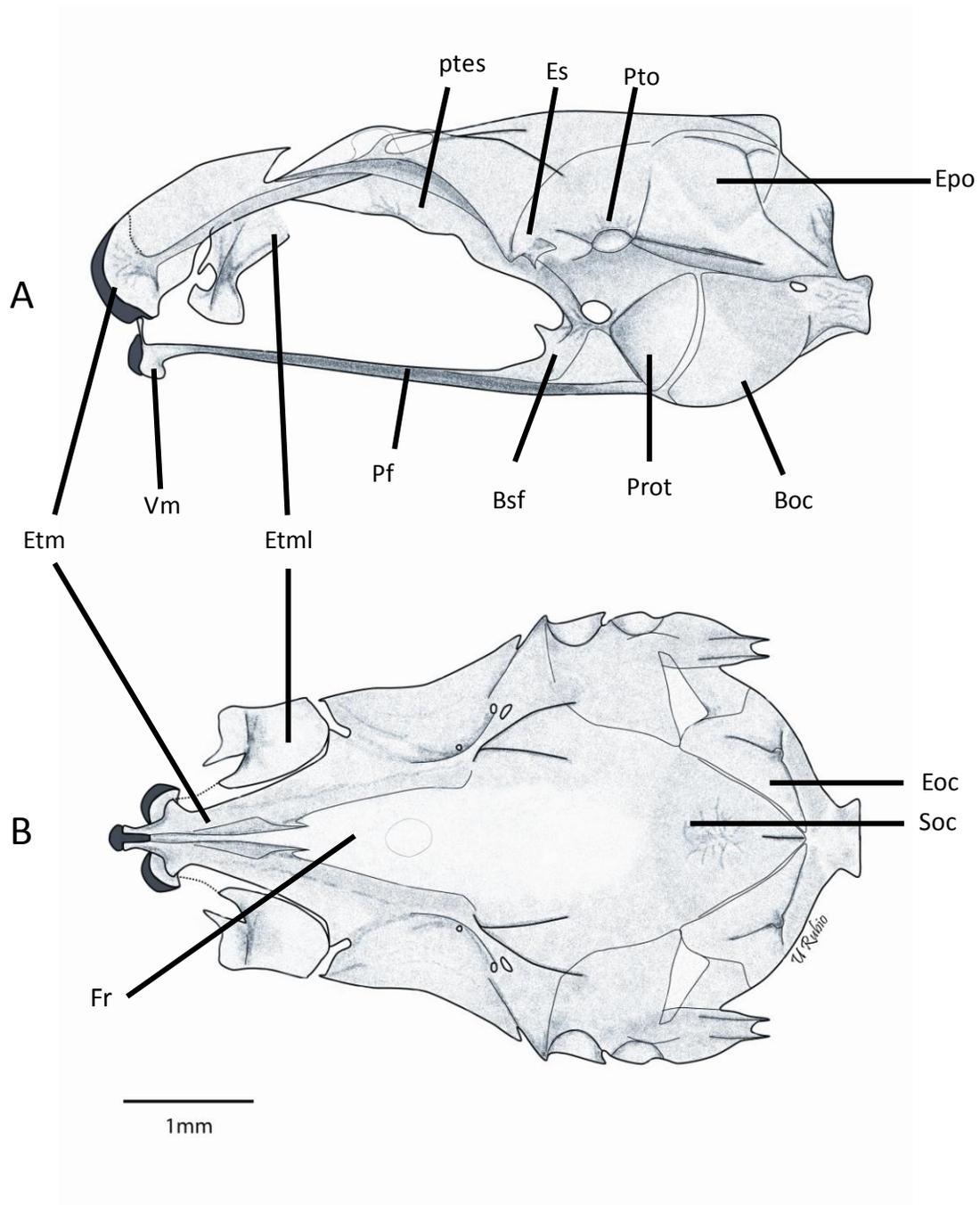
De manera general, en el presente estudio se establece que la caja craneana del género *Triphoturus* es más larga que alta, con el espacio orbital amplio. Muchas de las piezas óseas que la componen, presentan pobre osificación que se manifiesta en el adelgazamiento total o parcial de las mismas. Existe además el desarrollo de una ventana pineal; asimismo, poseen dentición en la parte anterior (Figs. 4, 5 y 6).

La porción anterior del neurocráneo en *T. nigrescens* es más inclinada que en *T. oculus* y *T. mexicanus*, mientras que en los frontales el domo de la ventana pineal de *T. oculus* es más alto que en las demás especies. Los huesos de esta estructura aportan poca información discriminante entre las especies de *Triphoturus*, por lo que se hace una descripción general de cada uno de los elementos que la componen.

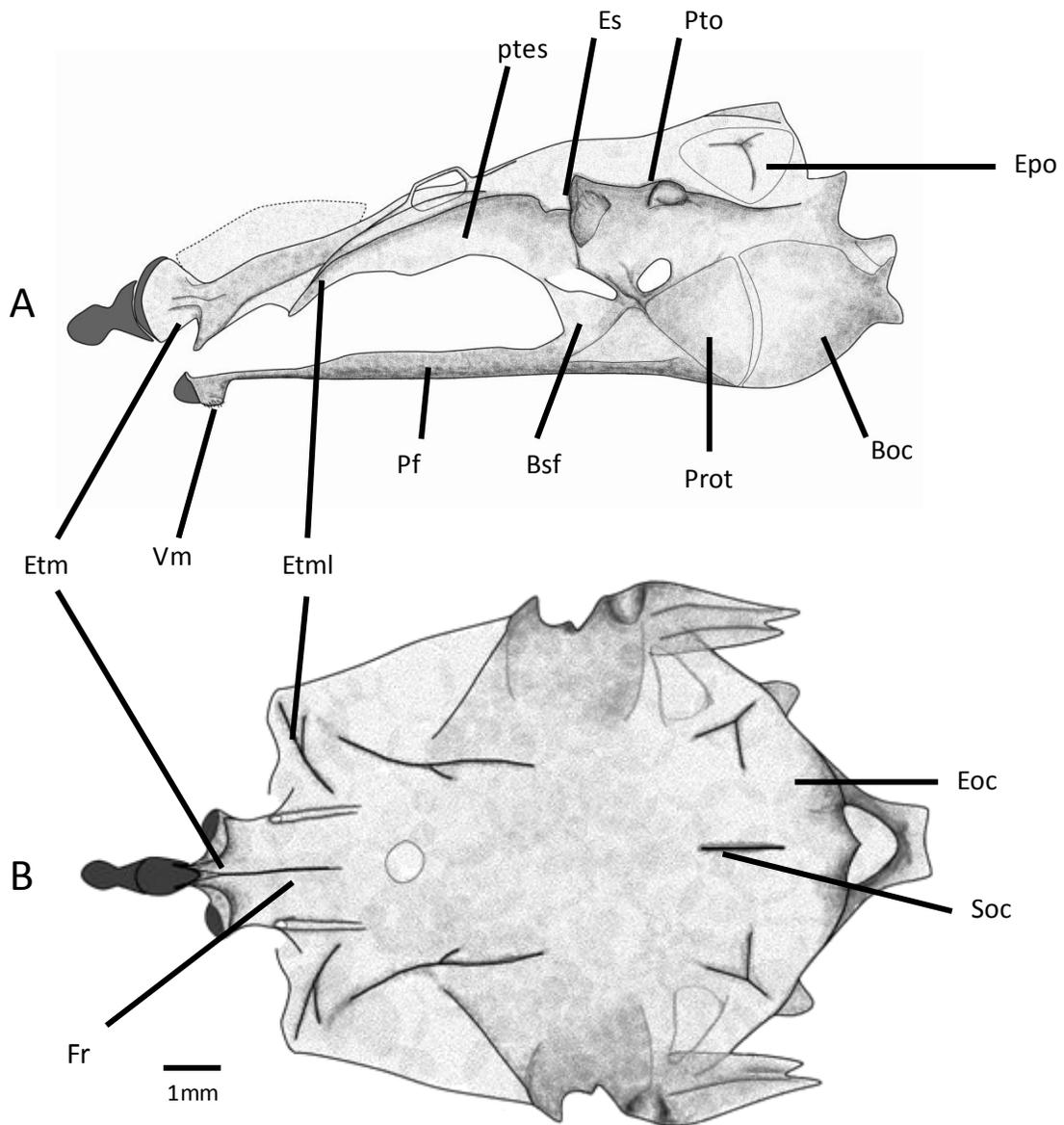
#### 1.1 Región etmoidal.

Es la región anterior del neurocráneo y comprende el etmoides, los etmoides laterales, el vómer y huesos dérmicos superficiales, como los nasales y los anterorbitales (Figs. 4, 5, 6, 7 y 8).

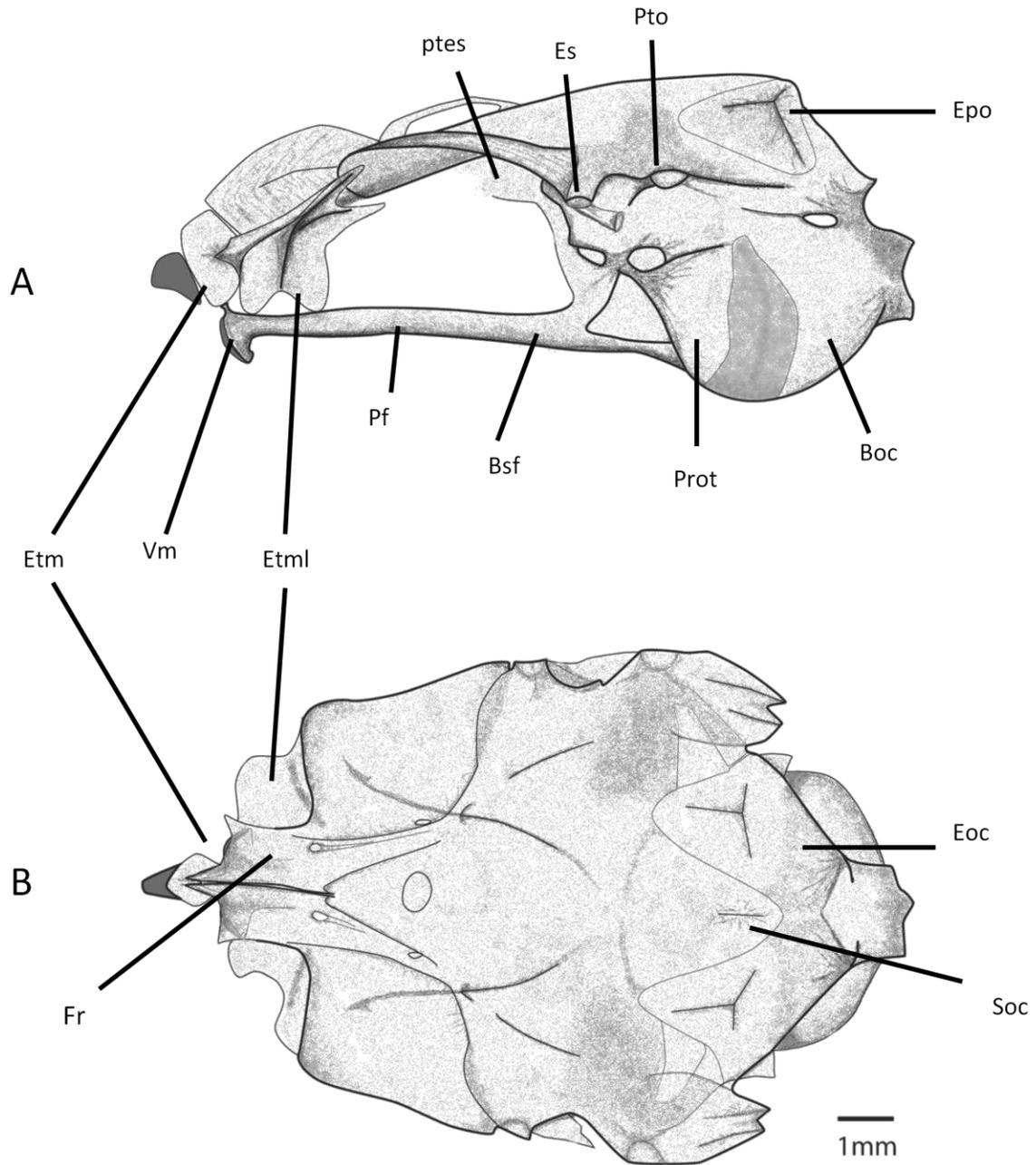
**Etmoides** (Etm).- Es el hueso más anterodorsal del cráneo, es impar y muestra variación en la proporción de cartílago que presentan los organismos adultos. Su forma es irregular, presenta un eje transversal y uno medio, lo que en su conjunto le da la forma de "T" al eje principal del hueso; al frente desarrolla la cresta etmoidal con el borde anterior casi siempre de consistencia cartilaginosa, inclusive la totalidad de la cresta puede estar compuesta por este tipo de tejido. El eje posterior se une a través de un área cartilaginosa con la región anterior del frontal,



**Figura 4.-** Neurocráneo de *T. oculus* (SIO 05-156) A) Vista lateral y B) Vista dorsal. La simbología se describe en el texto.



**Figura 5.-** Neurocráneo de *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2626) A) Vista lateral y B) Vista dorsal. La simbología se describe en el texto.



**Figura 6.-** Neurocráneo de *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647) A) Vista lateral y B) Vista dorsal. La simbología se describe en el texto.

pasando por debajo de la cresta frontal; los ápices distales del eje transversal se unen mediante un área cartilaginosa irregular, con cada uno de los etmoides laterales. El margen dorsal de la cresta etmoidal se une a la cresta frontal, por lo que en ocasiones aparentan formar un solo elemento, el margen anterior se articula con el cartílago rostral; mientras que la parte inferior de la cresta se une con el proceso anterodorsal del vómer.

**Vómer (Vm).**- Hueso impar que se ubica en la parte anterior media de la región ventral del neurocráneo. La región anterior se encuentra expandida hacia los lados, con dos cartílagos que se localizan frente a cada uno de los extremos y que articulan con el maxilar. Existe un delgado proceso que se desarrolla en la región anterodorsal, sobre el cual descansa el cartílago de la cresta etmoidal. En su cara ventral presenta dos parches de dientes cónicos situados en los extremos de la porción anterior, en algunos ejemplares pueden estar unidos por una delgada línea dentada localizada en el borde anterior; su cara ventral presenta una depresión en la parte media. En su parte posterior se ensambla en la parte media de la cara frontal del paraesfenoides. En cada uno de los extremos laterales de la porción anterior, el vómer se sujeta por medio de ligamentos delgados a los palatinos.

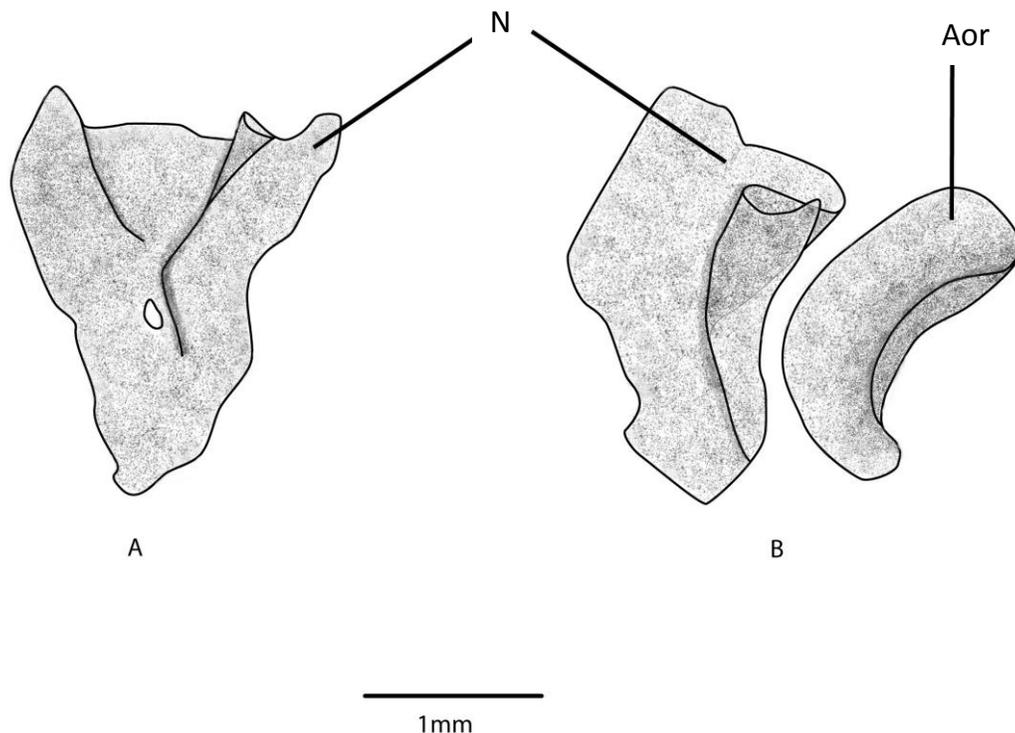
**Etmoides laterales (Etm).**- Cada uno de estos huesos son de forma irregular y se localizan en la cara lateral de la porción anterior, que se unen mediante tejido cartilaginoso con el frontal y el etmoides. Constituye un hueso con extensión variable de cartílago, sin embargo, su eje principal está osificado y da forma al borde óseo anterodorsal que protege a la órbita, por lo que su cara posterior es curva. El extremo superior se encuentra por debajo de la curvatura de la concavidad orbital del frontal.

**Nasales (N).**- Son un par de huesos pequeños y delgados, de origen dérmico y situados en la porción anterior del cráneo. Su forma es curva y se localizan entre los huesos frontal, etmoides, anterorbital, el proceso anterodorsal de los premaxilares y el lacrimal. El margen posteroventral de los nasales se articula con fuerza al proceso anterior del lacrimal, mientras que su borde dorsal

se encuentra unido al frontal por medio de tejido conectivo. En conjunto con el anterorbital forman la capsula nasal olfatoria, la cual alberga unas estructuras olfatorias gran tamaño a manera de rosetas, la superficie interna rodea la porción anterior del bulbo olfatorio (Fig. 7).

**Anterorbital (Aor).**- Son huesos pareados de tamaño pequeño, con margen curvo y de forma laminar (forma de hoja), se localizan entre el etmoides lateral y el nasal y forman parte de la capsula olfatoria. La pared interna o anterior protege al bulbo olfatorio. La región ventral se encuentra cerca del borde posteroventral del nasal (Fig. 7).

**Cartílago rostral.**- Es el cartílago más anterior del cuerpo y su forma es irregular. Se sujeta en su borde posterior con el cartílago etmoidal y a sus costados se articula mediante fuertes ligamentos con el par de premaxilares.



**Figura 7.-** A) Vista frontal del hueso nasal (N) y B) Vista lateral del arreglo estructural entre el nasal y el anterorbital (Aor).

## 1.2 Región circumorbital

La región circumorbital (Co) está compuesta por seis huesos laminares que delimitan el globo ocular (Fig. 8).

**Lacrimonal** (Co1).- Es el hueso más largo de esta serie, su borde anterior se encuentra cerca de los huesos anterorbital, nasal y etmoides lateral; mientras que su extremo posterior se sitúa por debajo del ápice del infraorbital. Es muy común que el lacrimonal presente una mayor extensión en su parte anterior, aunque es en esta región donde presenta la menor osificación; esto debido a que en la región anterodorsal presenta un proceso en dirección al etmoides lateral, en tanto que en la región dorsal presenta un pliegue que representa el inicio del margen de la órbita ocular.

**Infraorbital** (Co2).- Es un hueso más largo que ancho que se encuentra paralelo al maxilar, su longitud representa tres cuartos de la longitud del lacrimonal, su parte anterior se encuentra por encima del borde posterior del lacrimonal y la región posterior se encuentra por detrás del yugal. Su pliegue dorsal continúa con el margen orbital, por lo que conserva el ángulo que forma el lacrimonal.

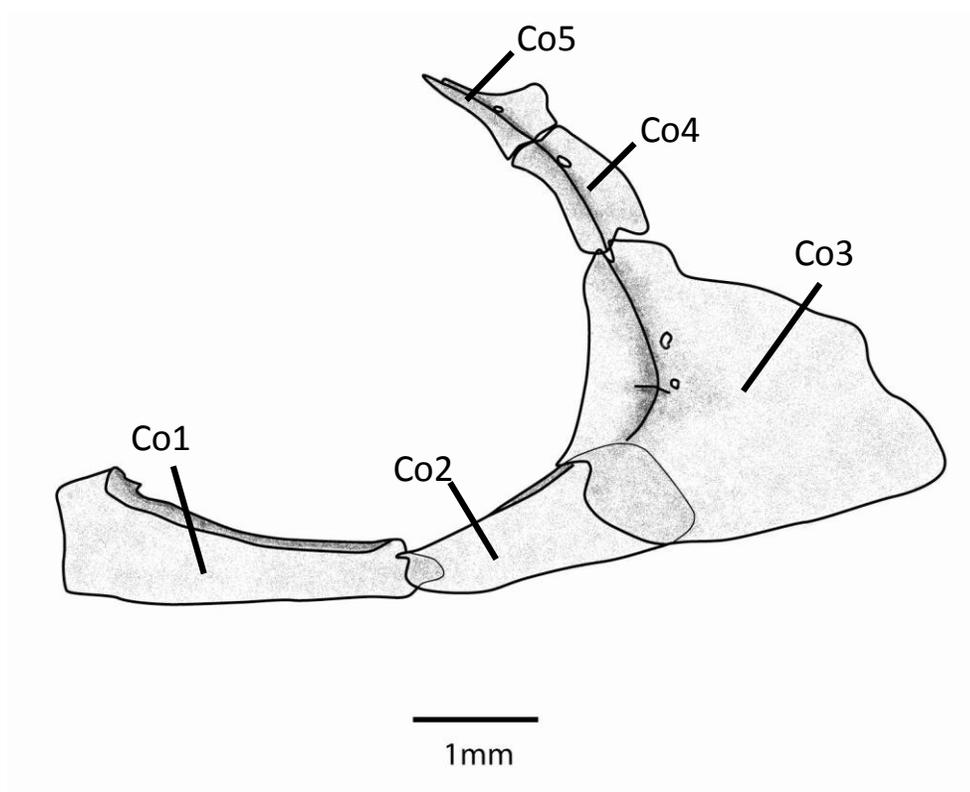
**Yugal** (Co3).- Es el elemento con mayor área de esta región, es más ancho que largo, su eje principal marca el ángulo que siguen los circumorbitales superiores, en su región posterior presenta una gran placa de forma triangular y con margen lateral variable, fusionada al eje que se extiende desde la esquina posteroventral de la órbita y llega hasta la altura del área posterior del maxilar. El pliegue dorsal de los huesos anteriores que representa el margen orbital, incrementa su curvatura y aparece como un borde anterior en el yugal, el cual presenta una pequeña quilla en su cara lateral. El margen orbital alcanza el borde superior de este hueso, sin embargo, puede o no hacerlo hacia la región ventral. El margen lateral de la porción orbital es sólido y ligeramente cóncavo.

**Postorbital** (Co4).- Es un hueso más alto que largo, su extensión abarca desde la parte anterodorsal del yugal hasta la parte inferior del intertemporal; la placa o margen orbital se desarrolla igual o más que la placa que se proyecta

hacia la región posterior. Su margen ventral se puede encontrar muy cerca o ligeramente por encima del extremo dorsal del yugal, mientras que su porción dorsal se sitúa junto al intertemporal.

**Intertemporal (Co5).**- Ligeramente más pequeño que el postorbital, es de forma triangular, más ensanchado en el margen ventral que en el dorsal donde es reducido; en su ápice se une mediante un ligamento al esfenótico, el eje principal es recto y no presenta ningún tipo de quilla, la placa posterior se desarrolla más que la placa orbital.

**Supratemporal (Co6).**- Hueso laminar muy pequeño que se encuentra unido al esfenótico, representa el elemento más dorsal y más delgado de esta serie. En vista dorsal esta tiene una forma de pequeña hoja ósea, la cual abarca el espacio existente entre el esfenótico y el pterótico. Se sujeta al cóndilo articular del esfenótico, donde inicia el ligamento que lo une al intertemporal.



**Figura 8.**- Vista lateral de la serie circunorbital (Co) en *T. oculus* (SIO 05-156). La simbología se describe en el texto.

### 1.3 Región temporal

Se compone por dos frontales, dos parietales, un basiesfenoides y un paraesfenoides (Figs. 4, 5 y 6).

**Frontales (Fr).**- Estos componentes óseos son quizás los menos osificados de toda la estructura neurocraneal. Son huesos de forma irregular que se unen a lo largo de su línea media. En la porción anterior presentan un proceso llamado cresta frontal que se encuentra sobre una parte del etmoides y es la continuación de la cresta etmoidal, en su región media (la región menos osificada) presenta un adelgazamiento interno que se exhibe a manera de anillo denominado ventana pineal, es en este espacio donde se encuentra la glándula pineal; en vista lateral el domo formado por la ventana pineal es más alto en *T. oculeus* que en las otras especies. En los costados de la parte media presentan un incremento en la osificación y una fuerte concavidad ventral que cubre el borde superior de las grandes orbitas que presentan las especies de *Triphoturus*, el borde anterior de dicha concavidad se encuentra por encima del borde posterior del etmoides lateral. La parte posterior de estos huesos se une al supraoccipital y a los parietales. Pueden encontrarse algunos pequeños forámenes, uno de ellos es bilateral y se localiza en la base donde se forma la concavidad orbital, otro se localiza en la parte anterodorsal a la altura de la región posterior de la cresta frontal. Sobre la superficie dorsal de la concavidad orbital se forman delgadas elevaciones que se unen a manera de puente con otras elevaciones desarrolladas en la parte anterior de los parietales.

**Parietales.**- Son huesos laminares de forma triangular que forman parte del techo del neurocráneo. La región anterolateral externa de estos se encuentra por encima del esfenótico, el borde de la región posterior aparece sobre el borde anterior del supraoccipital. La porción anterior desarrolla una delgada elevación que se une con la elevación del frontal, formando un puente óseo delgado.

**Basiesfenoides (Bsf).**- Es un hueso que forma parte del área ventral del neurocráneo, se localiza en la parte media interna de este último. Forma un

foramen en la unión con el proótico por el que sobresale una rama neural en la parte posteroventral del hueso. Su parte anterior desarrolla un proceso dirigido hacia adelante con el cual se une al paraesfenoides. Su región posteroventral que es cercana a la unión con los proóticos, muestra una notoria reducción en la densidad del hueso.

**Paraesfenoides (Pf).**- Esta estructura se desarrolla en la parte ventral del neurocráneo, su forma es alargada y en “Y”, los dos brazos anteriores son puntiagudos y abrazan la parte posterior del vómer; la parte dorsal de la región posterior se une con el basiesfenoides y enseguida con los proóticos. La porción posterior del paraesfenoides se expande lateralmente formando una lámina que pasa por debajo del extremo posterior de los proóticos.

#### **1.4 Región ótica**

Se encuentra formada por cuatro huesos pares: proóticos, epióticos, esfenóticos y pteróticos (Figs. 4, 5 y 6).

**Proóticos (Prot).**- Son parte de la cara ventrolateral del cráneo y presentan una forma irregular. En su porción dorsal se unen al esfenótico y al pterótico. En su parte media se unen con el basiesfenoides y con el pteroesfenoides, con los que comparte un foramen. Hacia la región posteroventral se vuelven cóncavos y encierran el utrículo del oído interno, junto con el basioccipital. La unión entre el basioccipital y el proótico es muy delgada, en ocasiones esta área es cartilaginosa (Fig. 8). En la parte anteroventral delgadas láminas óseas se desarrollan hacia el espacio que existe entre estos huesos y el basiesfenoides.

**Epióticos (Epo).**- Presentan una forma piramidal con base cóncava. Se sitúan entre la porción ventral del supraoccipital, la porción lateral del pterótico y la porción anterodorsal de los exoccipitales. En su cara dorsal presentan proyecciones laminares perpendiculares a la base, las cuales en su parte media sujetan un ligamento que articula al hueso con la porción distal del posttemporal.

**Esfenóticos (Es).**- Son estructuras que se localizan en la superficie dorsolateral de la caja craneana. Están conectados en su parte dorsal con los huesos frontales, parietales y pteróticos; posteriormente se unen con el proótico y pteroesfenoides. En su cara lateral presentan dos cavidades glenoideas, en la cara posterior se articula el cóndilo anterior del hiomandibular; mientras que la anterior es mucho más reducida y se une el ligamento que sujeta al intertemporal. El borde anterior pasa por debajo de la concavidad orbital del frontal.

**Pteróticos (Pto).**- Son huesos de forma irregular que forman parte de la región dorsolateral del neurocráneo. La región dorsal forma parte lateral del techo craneal y se une a huesos como el frontal y el esfenótico, mientras que su región ventral se encuentra unida al intercalar y al proótico; esto lo hace un hueso de forma angulada en su cara interna para dar espacio al sistema nervioso central. En vista dorsal el borde posterolateral presenta una rama laminar acanalada y se proyecta hacia la parte posterior; la cara ventral es en forma de "V", comprende de dos soportes que se fijan a los huesos ventrales del neurocráneo y de un espacio intermedio, el soporte anterior es el que presenta mayor ensanchamiento, mientras que el soporte posterior es más alargado y desarrolla unos pequeños procesos laminares triangulares en su margen exterior. En el borde distal de la cara ventral se insertan los cóndilos posteriores de los hiomandibulares.

### **1.5 Región occipital**

Se encuentra ubicada en la parte posterior del cráneo, la región occipital está compuesta por cuatro estructuras óseas: un supraoccipital, dos exoccipitales y un basioccipital (Figs. 4, 5 y 6).

**Supraoccipital (Soc).**- Hueso localizado en la región postero-dorsal del neurocráneo, se muestra de forma triangular en vista dorsal y cóncavo en vista lateral ya que cubre una parte del sistema nervioso central. Hacia la región posterior desarrolla una extensión laminar prependicular denominada cresta supraoccipital, la cual es de tamaño pequeño en todas las especies examinadas

de *Triphoturus*. Hacia la región anterior se ensancha lateralmente y se adelgaza en el borde anterior donde se une a los frontales.

**Exoccipitales (Eoc).**- Huesos pares de forma irregular que se ubican en la región posterior del cráneo. Se encuentran unidos en su parte inferior al basioccipital y en la superior al supraoccipital; cada uno se extiende en su parte superior para unirse a su homólogo del lado opuesto, delimitando junto con el basioccipital al foramen magnum. Su borde posterior es casi recto y perpendicular al basioccipital.

**Basioccipital (Boc).**- Hueso localizado en la región posteroventral del neurocráneo, que forma parte del piso craneal. En vista inferior se encuentra unido a la mitad al paraesfenoides y la parte anterior, que es de forma cóncava, se bifurca para unirse a cada uno de los proóticos. En vista lateral se observa en su región anterior, la unión a los proóticos por medio de un amplio espacio sutural compuesto de cartílago. En su región posterior se presenta una fuerte proyección que forma la articulación con la primera vértebra. Se observa el desarrollo de un foramen entre el punto de unión entre el basioccipital, los exoccipitales y los epióticos, a través de los cuales pasan enervaciones en dirección a la cintura pectoral.

**Intercalar.**- Es un hueso par con forma rectangular que se ubica en la parte superior de la cámara óptica, en muchos de los ejemplares aquí analizados sus límites no son muy claros, en la unión de este elemento con los exoccipitales se forma un foramen de tamaño mediano, por donde salen ramificaciones neurales hacia la región dorsal del esqueleto axial.

## 2.- Branquiocráneo

Algunos huesos que componen esta porción del cráneo aportan información discriminante entre las especies del género *Triphoturus*, como lo es el caso del hueso mesopterigoides, el ceratohial, el urohial y el opérculo.

### 2.1 Región oromandibular

Se comprende de dos partes, una superior constituida por una serie de huesos pareados: palatinos, cuadrados, simplécticos, ectopterigoides, metapterigoides, mesopterigoides, premaxilares y maxilares; además de una porción inferior constituida por dentarios, articulares, cronomeckelianos y angulares, también en números pares (Figs. 9, 10 y 11).

**Premaxilares** (Prm).- Son huesos largos y ligeramente curvos, son paralelos entre sí y más grandes que los maxilares (Fig. 9). En la fracción anterodorsal de este hueso se desarrolla un amplio proceso que se une y sobrepasa al cartílago rostral, este proceso es ligeramente cóncavo en su cara lateral interna donde también se encuentra sujeto por dos ligamentos al maxilar. Presenta un área con dientes cónicos de tamaño similar, a todo lo largo del borde ventral. Su extremo posterior es delgado y finaliza a la misma altura que el premaxilar.

**Maxilares** (Max).- Son huesos pares que se localizan en la parte superior de la mandíbula, su extensión va desde la parte anterior del cráneo hasta la parte media del mismo (una vez alcanzado el margen posterior de la órbita se extiende a una distancia equivalente a un diámetro ocular). Cada maxilar presenta una forma alargada y curva, el ángulo de curvatura aumenta hacia la parte anterior de la estructura, en el extremo de la fracción anterior la cara lateral se hace curva para dar sosten y sujetar al borde posterior del proceso premaxilar. En su borde anterodorsal se desarrollan dos procesos ascendentes en medio de los cuales se articulan los cartílagos del vomer; el posterior es más ancho y ligeramente más bajo con respecto al de la parte anterior, se encuentra unido mediante ligamentos a los procesos anteriores de los palatinos, el proceso anterior es más estrecho y

más alto, por lo general se le encuentra anclado a un fuerte ligamento que lo conecta con el etmoides. La porción posterior del maxilar cubre la última parte del premaxilar, en este extremo se desarrollan ensanchamientos laminares cortos; uno situado en la superficie dorsal de forma ascendente y otro ventral de tipo descendente. La fracción medioventral se ensancha por una corta y delgada lámina.

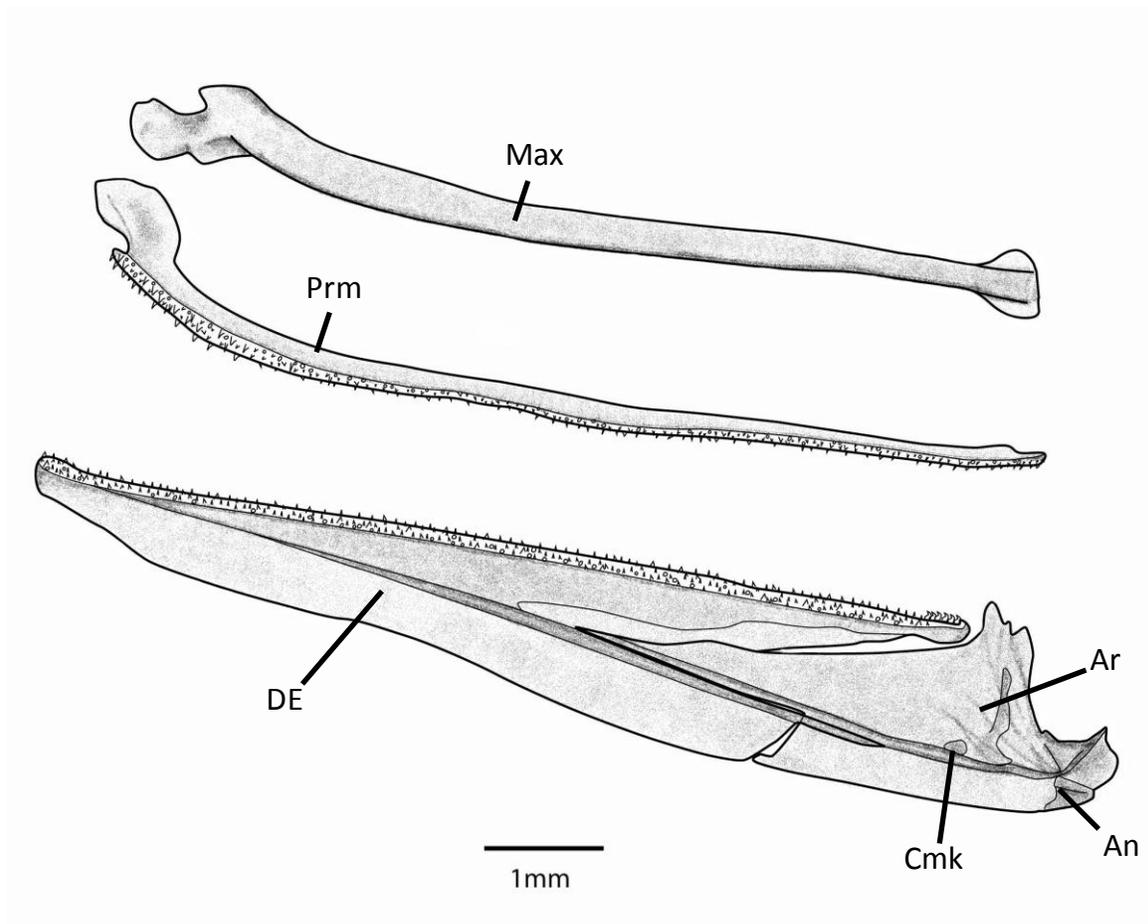
**Dentarios (DE).**- Son los huesos pares de mayor tamaño de la mandíbula inferior, los cuales se unen en el extremo anterior de esta. Son más largos que altos y poseen forma de “Y”. En su margen dorsal poseen dientes cónicos similares a los del premaxilar; sin embargo, en el segmento posterodorsal de la región dentada existen de tres a seis dientes planos y curvos dirigidos hacia adelante (algunos organismos pueden desarrollar estas piezas dentales muy curvas, a manera de gancho, o poco curvas como espada apuntando hacia arriba). Detrás de los últimos dientes se presenta un fragmento posterodorsal que se expande de manera poco pronunciada. En vista lateral se distinguen dos secciones: una porción ventral de forma laminar y delgada, además de una porción dorsal con mayor volumen y densidad, ambas estructuras se unen en el extremo anterior del hueso. En el área posterior intermedia del dentario se introduce la proyección anterior del angular.

**Articulares (Ar).**- Son huesos pares de forma irregular, que comprenden la parte posterior de la mandíbula inferior. El segmento anterior del articular, constituye una proyección angulada que se introduce en una oquedad del dentario, que a su vez se intercala con las dos ramas del mismo hueso. Su porción inferior es laminar al igual que el dentario. En su borde posterior se forma un surco articular engrosado, que une a la mandíbula con el cuadrado, por medio de fuertes ligamentos. En el borde dorsal del articular se forma un proceso puntiagudo que lo une a la fracción posterior de la premaxila, a través de ligamentos sujetos al ápice. En la cara interna de este hueso existe una depresión sobre la cual descansa el cronomeckeliano; mientras que en la parte media se observa un aumento en la densidad ósea, por la calcificación del cartílago de Meckel. El hueso angular,

como su nombre lo dice, se encuentra suturado al ángulo posteroventral del articular.

**Angulares (An).**- Son huesos pareados de tamaño pequeño y forma irregular. Se encuentran unidos a la fracción ventral del cartílago de Meckel, sobre el hueso articular. Presentan un pequeño ligamento que se une al extremo anteroventral del interopérculo.

**Cronomekeliano (Cmk).**- Es un hueso par y de tamaño pequeño, con forma curva como un medio círculo, se encuentra unido a una depresión en la parte media de la cara interna del articular.



**Figura 9.-** Vista lateral de los huesos mandibulares de *T. oculus* (SIO 05-156). angular (An), articular (Ar), cronomekeliano (Cmk), dentario (DE), maxila (Max), premaxila (Prm).

**Palatinos (Pal).**- Huesos largos de forma irregular, su porción anterior presenta un borde irregular que es denominado proceso prepalatino y que sirve para anclar los ligamentos que lo unen a distintos huesos como son: vómer, etmoides lateral, maxilar y mesopterigoides. En su margen dorsal se junta por medio de tejido epitelial con el ectopterigoides y mesopterigoides. Presenta un proceso postpalatino de forma plana, una porción de su borde interno se encuentra por encima del ectopterigoides. Presenta una placa dentaria, la cual en su borde externo es lisa aunque en algunos ejemplares fue irregular u ondulada. En su cara interna presenta pequeños dientes cónicos que se distribuyen desde la porción anterior a la posterior del hueso; el mayor número de dientes se puede observar a lo ancho de la parte media, pero disminuyen de manera progresiva hacia las regiones anterior y posterior del hueso (Figs. 10 y 11).

**Cuadrados (C).**- Son huesos triangulares con sus márgenes anterior y posterior engrosados, mientras que del centro a la parte superior del hueso es de forma plana y laminar. La mitad posterior del cuadrado se encuentra muy cerca de la punta posterior del ectopterigoides; su borde superior apunta al metapterigoides, aunque ambos huesos se encuentran separados. En el borde posterior de este hueso se forma un surco por donde embona alrededor de tres cuartos del simpléctico, así también, en el margen posteroventral de dicho surco se sujeta el extremo ventral del preopérculo. En el ángulo engrosado que forma la fracción ventral, se desarrolla un cóndilo articular que se une fuertemente al articular a través de ligamentos. No se observó ningún tipo de foramen en esta estructura (Fig. 11).

**Simplécticos (Si).**- Son huesos pares, altos y delgados, que presentan forma de bastón. Se desarrollan en paralelo con el borde posterior del cuadrado, desde la parte media hasta el ángulo dorsal de ese hueso (Fig. 11). La mayoría de la longitud del simpléctico, está cubierta por el pliegue posterior del cuadrado.

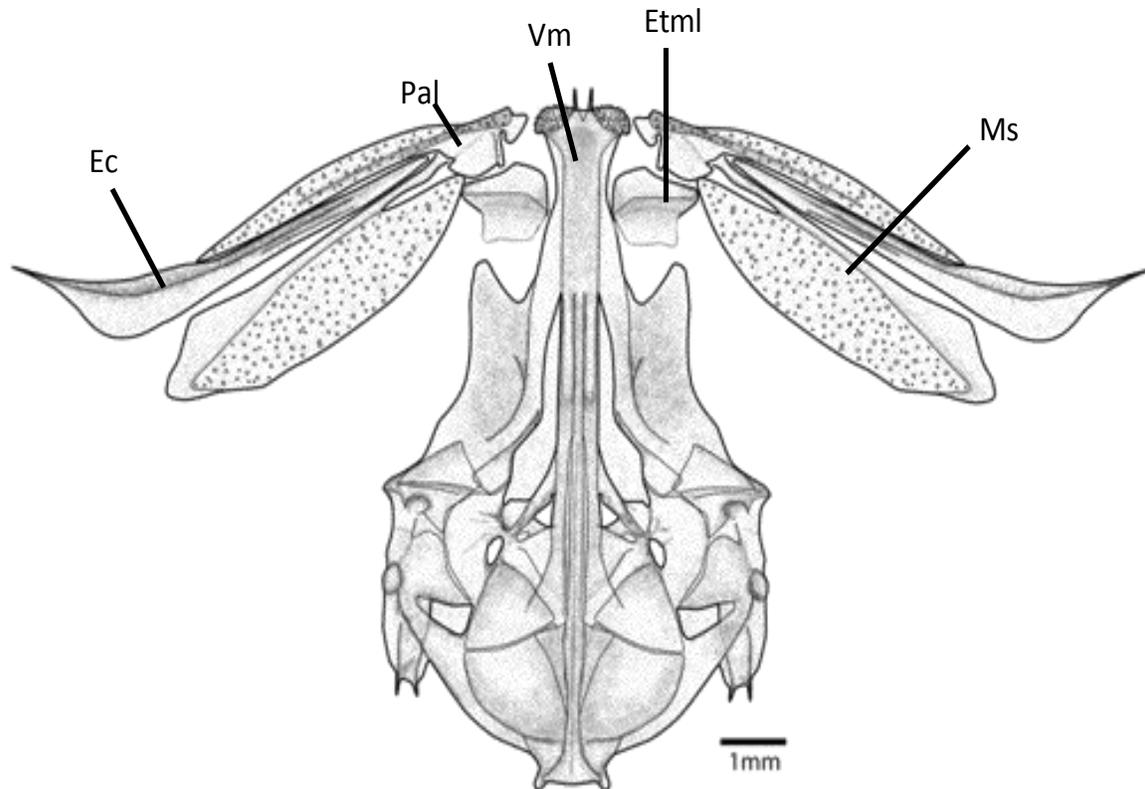
**Ectopterigoides (Ec).**- Son huesos alargados y curvos, forman parte del margen lateral del techo de la cavidad bucal. La región anterior de este hueso se ubica entre el borde superior del proceso postpalatino y el borde inferior del

mesopterigoides, mientras que en la región posterior que es de forma puntiaguda, el eje se une al costado del borde anterior del cuadrado. En ocasiones la porción anterior se traslapa con el mesopterigoides. Los ectopterigoides desarrollan una extensión laminar que sobresale del eje en dirección dorsal, esta es más alta hacia la región media (el ápice se encuentra por debajo del metapterigoides), mientras que la región posterior se mantiene al margen del borde anterior del cuadrado, y se adelgaza progresivamente hacia el frente.

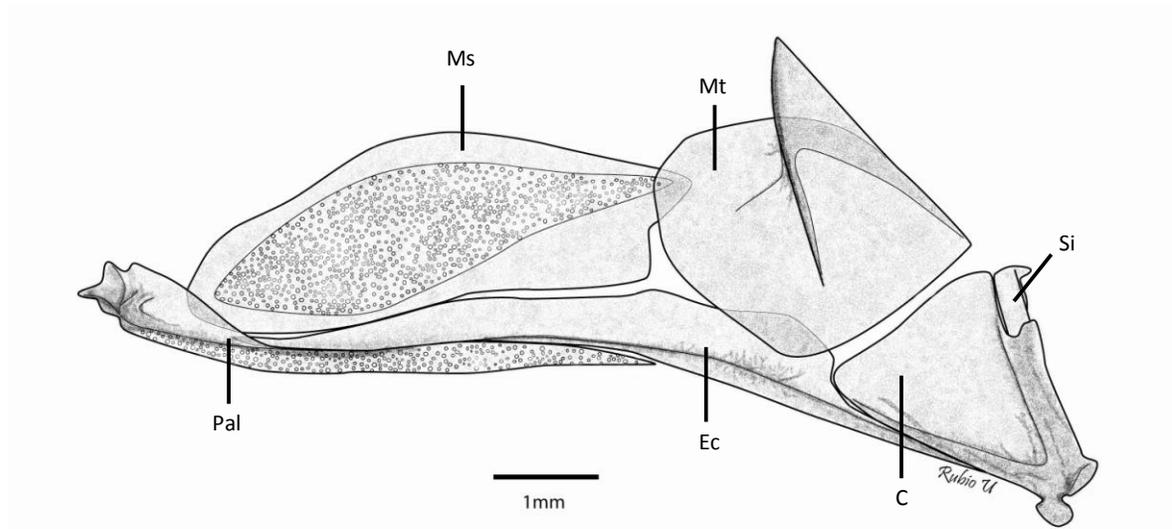
**Metapterigoides (Mt).**- En el arco palatino, el metapterigoides representa uno de los huesos con mayor superficie, es de forma laminar y se localiza entre los huesos hiomandibular, cuadrado, ectopterigoides y mesopterigoides. En la porción posterior de la cara externa se forma una estructura angulada que abarca gran parte del hueso, dicha estructura se proyecta y une a la porción intermedia del hiomandibular. La lámina ósea de la parte anterior del metapterigoides, se sitúa por encima de la porción posterior del mesopterigoides; mientras que en la región ventral de dicha lámina, se encuentra sobre un pequeño extremo del ectopterigoides. El margen inferior del metapterigoides se encuentra separado del cuadrado, ya que en ocasiones se observan los bordes cartilagosos juntos (Fig. 11).

**Mesopterigoides (Ms).**- Es una de las estructuras óseas que forman parte del techo de la boca, es delgado y laminar y de contorno irregular. Desarrollan una placa dentaria en el centro, la cual está compuesta por dientes cónicos muy pequeños y con desarrollo muy variable, el más grande de estos dientes no alcanza la longitud de alguno de los dientes mandibulares, aunque son parecidos a los encontrados en los palatinos. El área dentada presenta dos formas: una que es característica de la especie *T. oculeus*, la cual desarrolla un borde en forma de navaja de bisturí (con su porción anterior un tanto ovalada, la porción intermedia ensanchada hacia la región superior y la posterior, reducida y alargada) (Figs. 10 y 11) y otra en forma ovalada (sin la región posterior reducida). El margen dorsal del mesopterigoides se une con el paraesfenoides, en tanto que el área posteroventral se ensancha para cubrir el espacio entre el metapterigoides y el ectopterigoides, el

ápice de la región posterior se encuentra por debajo del metapterigoides y se compone por la parte terminal de la placa dentaria y un borde óseo.



**Figura 10.-** Vista ventral de la suspensión del arco palatino en *T. oculus* (SIO 05-156). Ectopterigoides (Ec), etmoides lateral (Etml), mesopterigoides (Ms), palatinos (Pal) y vómer (Vm).



**Figura 11.-** Vista lateral de los elementos óseos que forman el techo de la cavidad bucal de *T. oculus* (SIO 05-156). cuadrado (C), ectopterigoides (Ec), mesopterigoides (Ms), metapterigoides (Mt), palatino (Pal) y simpléctico (Si).

## 2.2 Región hioidea

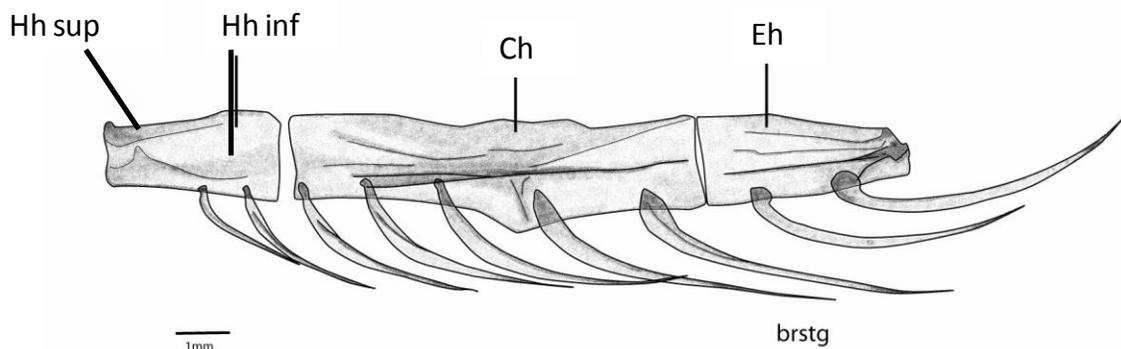
El conjunto de huesos que componen esta región son el hiomandibular, interhial, dos hipohiales, ceratohial, epihial y el urohial; además de nueve radios branquióstegos, de los cuales los últimos cuatro son más anchos en su base y de curvatura más pronunciada (Fig. 12).

**Hipohiales (Hh).**- Cada arco hioideo presenta dos huesos hipohiales, uno encima de otro. El superior es más pequeño y de forma irregular, con una pobre osificación; hacia su extremo anterodorsal presenta un proceso, que le es útil para la articulación de su margen anterior con el primer basibranquial. Se encuentran unidos por medio de cartílago, con el borde dorsal del hipohial inferior.

El hipohial inferior es el de mayor tamaño, su margen anterior se articula junto con el margen anterior del hipohial superior, al primer basibranquial; mientras que su margen posterior se une al ceratohial. Su margen dorsal se encuentra delimitado por el margen inferior del hipohial superior.

**Ceratohial (Ch).**- Es un hueso par, rectangular y con un proceso ventral en la parte media. El área intermedia sobre la cual cruzan estrías, es más fuerte y osificada, se debilita hacia los costados. Su parte anterior se une al hipohial inferior y parte posterior del epihial, por medio de márgenes lisos y de consistencia cartilaginosa; este hueso da soporte a cinco radios branquiostegos, de los cuales los dos últimos son más grandes y ensanchados. En *T. mexicanus* y *T. oculus*, algunas veces se puede observar un foramen de tamaño variable en el centro de esta estructura; sin embargo, en *T. nigrescens* no es clara la presencia de dicho foramen, debido a la porosidad que caracteriza a este elemento.

**Epihial (Eh).**- Representa uno de los huesos pares de la región posterior del arco hioideo. Es de forma triangular, su margen anterior se une por medio de cartilago al margen posterior del ceratohial. En el margen anterior superior aumenta la densidad ósea y se forma una depresión donde se une al intehial. En las superficies laterales se forman estrías que se despliegan desde la porción posterior a la anterior del hueso. Da soporte a los dos últimos radios branquiostegos.

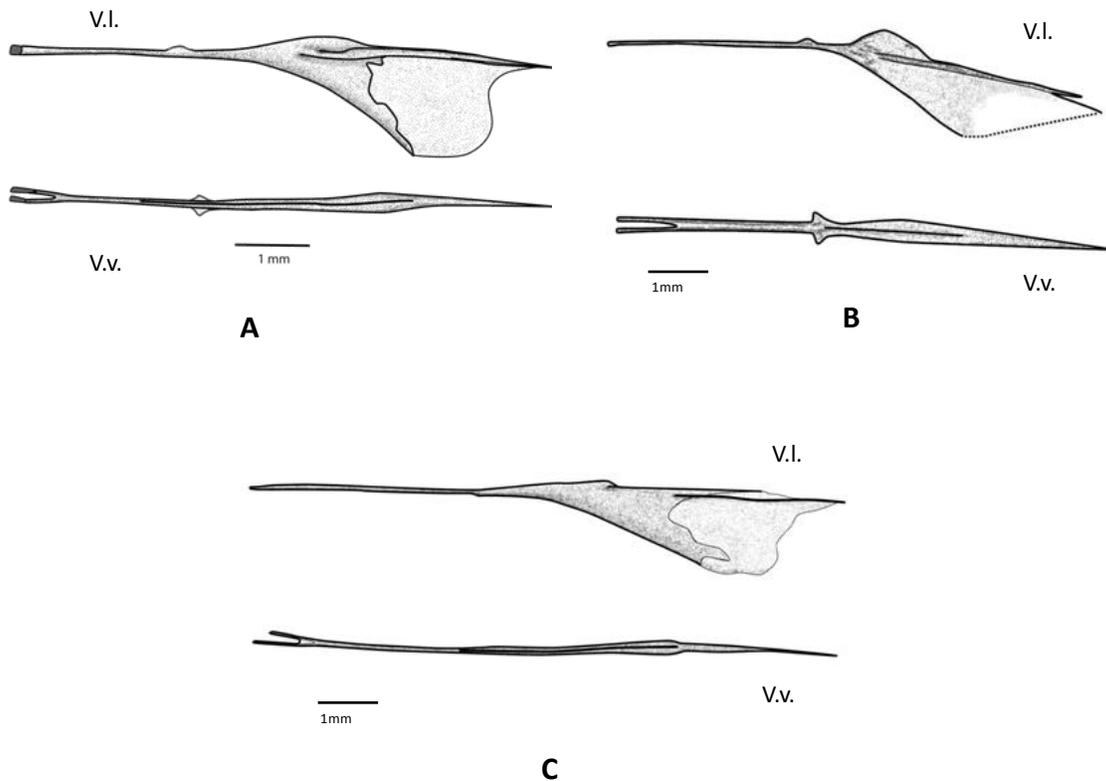


**Figura 12.-** Vista lateral del arco hioideo en *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2646). ceratohial (Ch), epihial (Eh) e hipohial (Hh).

**Interhial (Ih).**- Son huesos pares, pequeños y cilíndricos, con forma de bastón y que forman la suspensión del arco hioideo. Desarrollan una fuerte articulación en la región superior con el hiomandibular, con el cuadrado y el simpléctico y en su extremo inferior se articula con el epihial.

**Urohial (Uh).**- Es un hueso impar en forma de "P", que se encuentra en la parte inferior de la cavidad bucal, se sitúa en posición vertical por debajo de los basibranchiales. La mitad anterior de este hueso forma un brazo sumamente proyectado hacia adelante, en cuya punta se presenta una bifurcación donde se adhieren los ligamentos que lo unen con los hipohiales; en las especies *T. mexicanus* y *T. oculeus* estas dos ramas son alargadas, mientras que en *T. nigrescens* son cortas (Fig. 13). La porción posterior se ensancha y toma la forma de una placa vertical, la cual es estrecha y poco osificada en comparación con otros géneros; forma un triángulo rectángulo. En el margen dorsal del urohial se desarrollan dos procesos; el primero es pequeño y piramidal a cada lado del hueso con un canal intermedio, en vista dorsal luce como una silla de montar, su ápice dorsal se localiza justo por debajo de la unión del segundo y tercer basibranchial; el segundo proceso es más grande y es producto de una elevación del borde dorsal, que articula con el tercer hipobranquial. Ambos procesos dorsales se encuentran más desarrollados en *T. mexicanus* y *T. oculeus*, que en *T. nigrescens* donde apenas es perceptible su presencia (Fig. 13).

El hueso urohial presenta una morfología diferente para *T. mexicanus* del Golfo de California, donde la proyección de la parte anterior cubre casi la mitad de toda la estructura, además de que las dos ramas de la bifurcación anterior llegan a estar separadas o unidas por una delgada capa de hueso, hasta la mitad de la parte anterior del urohial. Por lo que respecta a la forma con distribución en la costa occidental en la península de Baja California Sur y California, la proyección de la parte anterior es más pequeña (casi 2/6 de la longitud del hueso), además de que la bifurcación comienza y culmina en la porción distal de esta región.



**Figura 13.-** Vista lateral (V.I.) y ventral (V.v.) del hueso urohial. A) *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647), B) *T. oculus* (SIO 05-156) y C) *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2646).

**Hiomandibular (Hm).**- Es un hueso pareado de forma irregular, que se curva desde la parte inferior a la superior para dar soporte a la mandíbula inferior, junto con el simpléctico y el interhial. La forma del eje principal en este hueso es como “Y”, donde la parte superior presenta en su margen dorsal dos cóndilos articulares cubiertos distalmente por cartílagos; el cóndilo anterodorsal se articula con el esfenótico y el posterosuperior al pterótico, entre la abertura de los dos cóndilos se forma un foramen e inmediatamente después se forma un puente óseo, por medio

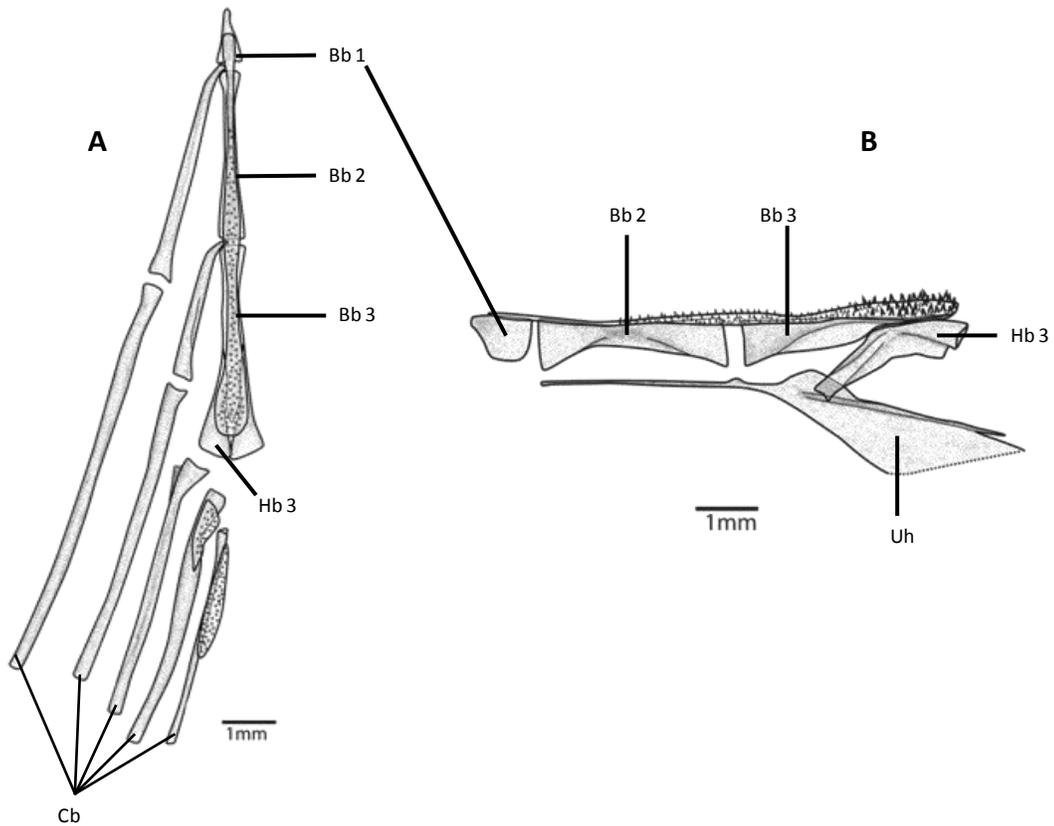
del cual se unen los cóndilos articulares. En el margen posterior, a la altura de la bifurcación de los cóndilos antes mencionados, se desarrolla un tercer cóndilo que ayuda a la articulación del opérculo. Entre el cóndilo posterodorsal y el cóndilo posterior se forma un ángulo de 180°. La mitad inferior del hiomandibular se denomina tallo, es una estructura fuerte y se articula en su extremo inferior con dos huesos (el simpléctico y el interhial) en el mismo cóndilo. El margen anterior del Hm, está conformado por una amplia lámina triangular denominada proceso orbital, que inicia a la altura de la base del cóndilo anterosuperior, hasta más allá de la mitad del tallo. Otra extensión laminar se desarrolla entre el cóndilo posterior y el borde posterolateral del tallo, este proceso no es tan grande como el anterior y es en esta región donde se articula el preopérculo.

### **2.3 Región branquial**

El género *Triphoturus*, al igual que toda la familia Myctophidae, presenta un total de cinco arcos branquiales, los cuales se encuentran por dentro del arco hioideo y forman parte del piso de la porción posterior de la cavidad oral; presentan además, parches autógenos de dientes que se desarrollan en la superficie de toda esta región (Fig. 14).

**Basibranquiales (Bb).**- Existen tres basibranquiales situados en la línea media ventral de la boca. El primero es pequeño y cuadrado en vista lateral, se une con el borde anterior a los hipohiales y con el borde posterior al segundo basibranquial; el segundo Bb está más osificado en su región media, su forma es rectangular, aunque en la articulación anterior y posterior se ensancha. El tercer elemento presenta una forma irregular, la articulación que presenta con el segundo Bb es plana y ancha, aunque se reduce de manera progresiva hacia la porción posterior para quedar cubierto por una placa dentaria y el tercer hipobranquial. Sobre los tres elementos se fusiona una placa, que se encuentra dentada en la mayor parte de su extensión, la placa es oblicua y más grande en su margen posterior, pero se reduce de manera paulatina hacia su región frontal, a pesar de lo anterior, en la unión entre el tercer y segundo Bb, se observó un ligero ensanchamiento de dicha placa que termina sobre la parte distal del primer

basibranquial. Todos los dientes aquí presentes son cónicos, sin embargo, en la región posterior la dentición es de mayor tamaño y termina a la mitad del segundo Bb con dientes más pequeños. Cabe hacer mención que la especie *T. nigrescens* puede presentar o no divisiones en la porción anterior de la placa dentaria.



**Figura 14.-** Región branquial de *T. oculus* (SIO 05-156). A) vista superior y B) vista lateral. basibranquial. (Bb), ceratobranchial (Cb), hipobranquial (Hb) y urohial (Uh).

**Hipobranquiales (Hb).**- A diferencia de los basibranquiales, los Hb son tres huesos pares. En su porción anterior se conectan con los basibranquiales y en la posterior con un ceratobranquial. Los dos situados en posición anterior son rectangulares, el tercero de ellos presenta forma de gancho; su proyección ventral se une con el proceso dorsal del urohial. El margen dorsal de la cara interna del Hb, se une al tercer basibranquial; mientras que la proyección posterior lo hace con el tercer ceratohial.

**Ceratobranquiales (Cb).**- Son cinco huesos pares de forma rectangular, cuya función es dar soporte a los arcos branquiales, los tres anteriores se unen a los hipobranquiales y los dos posteriores se acoplan al cartílago basibranquial, que a su vez se articula con el tercer hipobranquial, el quinto par hace contacto en su porción anterior con su similar del lado opuesto y con el cartílago basibranquial. Tanto el cuarto como el quinto ceratobranquial, poseen placas dentadas en la superficie dorsal de su porción anterior, donde se pueden observar dientes cónicos de tamaño regular; por otra parte, la cara interna de la placa del quinto ceratobranquial, tiene dientes más grandes y afilados.

**Epibranquiales (Eb).**- Son cuatro pares de huesos con forma alargada, los cuales están articulados en su extremo posterior con los primeros cuatro ceratobranquiales. La morfología de la porción anterior en estos huesos es variable, sin embargo en los cuatro es bifurcada y con presencia de cóndilos ventrales articulados con los faringobranquiales. El cóndilo superior del segundo Eb, se articula con el cóndilo inferior del tercer Eb, por medio de ligamentos y así de forma sucesiva hasta que el cóndilo superior del cuarto Eb, se articula con el supracleitro.

**Faringobranquiales (Fb).**- Son cuatro pares de huesos unidos ventralmente a los epibranquiales, sobre los cuales se desarrollan placas dentarias. El primero es el más pequeño y con forma de cuña y su placa dentaria es en forma de pulgar, este hueso se articula en su ápice posterior con el cóndilo inferior del primer epibranquial. El segundo es alargado y su placa dentaria es de forma sigmoidea, presenta tres cóndilos articulares, el anterior se une paralelo al

cóndilo del tercer Fb, el intermedio se articula directamente con el cóndilo superior del primer Fb y el posterior se conecta con el segundo Fb. El Fb3 es de forma irregular, la región anterior está formada por un cóndilo articular que se une de forma paralela con el Fb2; la región posterior es plana y ancha, aunque algo cóncava, en el borde interno de la cara superior se une a los epibranquiales 2 y 3, su placa dentaria es de mayor tamaño y con forma irregular, su porción posterior esta expandida. El cuarto Fb es reducido en tamaño (más ancho que largo), se articula con el cóndilo inferior del cuarto epibranquial, la cuarta placa es más ancha que larga y supera por mucho el tamaño del hueso, los dientes de las placas 3 y 4 son de las más grandes que se pueden encontrar en la cavidad bucal.

## **2.4 Región opercular**

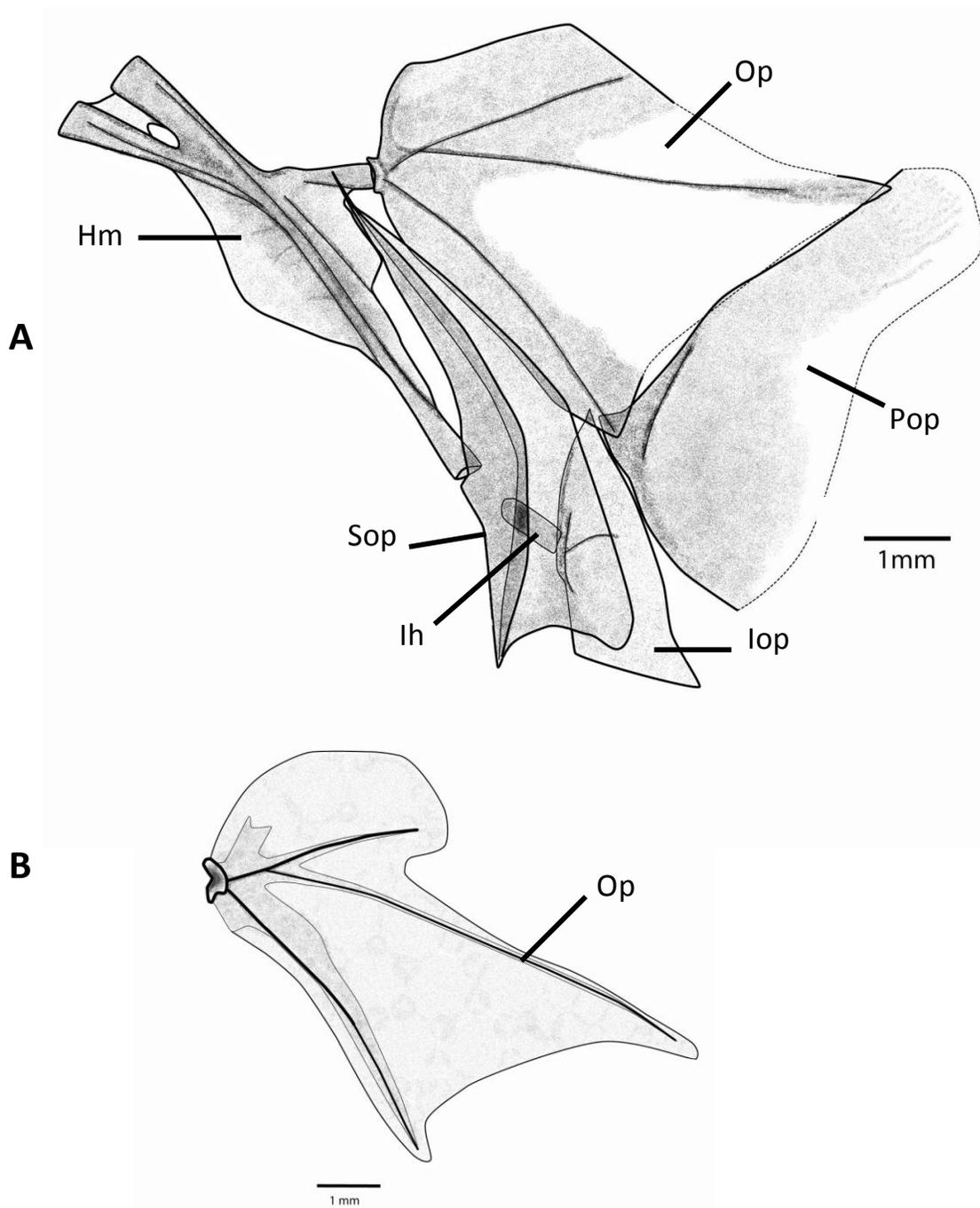
Es la región más posterior de todo el cráneo y cubre gran parte de la cara lateral del mismo. Está conformada por un opérculo, preopérculo, subopérculo e interopérculo, situados a cada lado del cráneo (Fig. 15).

**Preopérculo (Pro).**- Es un hueso par en forma de luna, que se encuentra en la región anterior de la serie opercular. Para la comprensión de esta estructura, en el presente estudio su descripción se dividió en dos partes: 1) la parte anterior que es de consistencia fuerte y forma plana, con mayor amplitud en el área de la curvatura debido a que se une con la articulación formada por el complejo óseo cuadrado-simpléctico-hiomandibular-interhial, esta porción del preopérculo reduce su extensión hacia los extremos superior e inferior; 2) la parte posterior se bifurca hacia atrás en dos láminas, la lamina distal no es muy extendida y conserva la forma lunada, mientras que la lamina proximal se encuentra en línea con la parte anterior del hueso y una porción se encuentra directamente sobre el margen anterior del interopérculo. El ápice dorsal del preopérculo es agudo y se adhiere en su margen anterior con el hiomandibular; mientras que el ápice ventral, es agudo y se ancla con el cuadrado.

**Opérculo (Op).**- Son huesos laminares y tricúspides, ligeramente cóncavos, que muestran una débil osificación en sus bordes posteriores; solo engrosados en tres trabéculas o crestas localizadas en la región media del hueso. Las trabéculas superior e inferior, se desarrollan a partir del engrosamiento del extremo anterodorsal del opérculo, donde existe una superficie de articulación de forma cóncava que aloja al cóndilo posterior del hiomandibular. La trabécula intermedia, que es la de mayor longitud, se origina desde la trabécula superior, esta trabécula es recta en las especies *T. mexicanus* y *T. oculus*, mientras que en *T. nigrescens* es curva y dirigida hacia abajo (Fig. 15). La trabécula inferior junto a su respectivo borde laminar anterior, cubre el borde posterior del subopérculo y forma parte del área anterior de dicho hueso; la otra mitad de la parte anterior, la conforman la concavidad articular y la extensión laminar anterior de la trabécula superior, que en *Triphoturus* spp. es oblicua y no se encuentra proyectada hacia adelante.

**Subopérculo (Sop).**- Es un hueso laminar, muy delgado y con forma de “ala”, su porción posterior dorsal es larga y afilada, mientras que la porción posteroventral es oblicua y más corta que la anterior. Se encuentra unido a los huesos opércular e interopércular en su extremo anterior. Su margen anterior esta ligeramente más osificado, mientras que el margen posterior que cubre una porción de la cintura pectoral tiene una menor osificación, que lo hace difícil observar al microscopio.

**Interopérculo (Iop).**- Son huesos laminares y delgados, con forma triangular. Se localizan por debajo de las láminas distal y proximal del subopérculo; su región anterior es más fuerte, asimismo su cara interna se une con el interhial. Un ligamento en la parte inferior conecta a este hueso con el angular.



**Figura 15.-** A) vista lateral del hiomandibular (Hm), interhial (lh) y la serie opercular en *T. oculus* (SIO 05-156), B) vista lateral del opérculo de *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2565) . La simbología se describe en el texto.

## Esqueleto axial

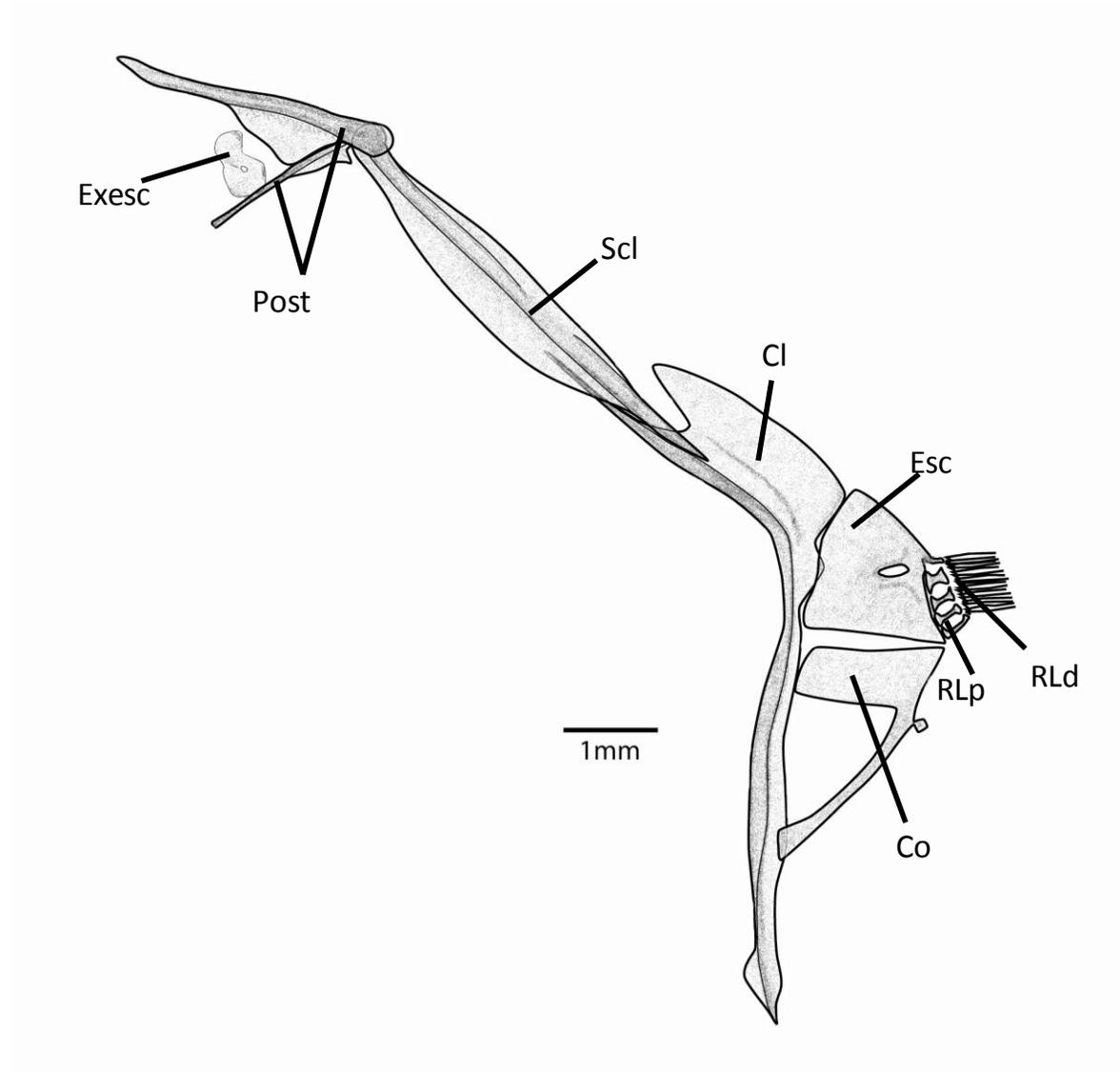
### 1.- Cintura pectoral

En el mecanismo de suspensión de la cintura pectoral, hay varios huesos de origen dérmico involucrados: cleitro, coraciodes, extraescapulares, radios proximales, posttemporal, escápula, supracleitro y postcleitros, los cuales son descritos a continuación (Fig. 16). Los huesos de la cintura pectoral aportan poca información que distinguen a cada una de las especies, por lo que se hace una descripción general para *Triphoturus* spp.; de cada una de las estructuras que la componen.

**Posttemporal (Post).**- Es un hueso bifurcado que se localiza en la región dorsal de la cintura pectoral, el cual sujeta al conjunto de huesos que forman la cintura pectoral con el cráneo. En la parte media del posttemporal, es posible observar una sutura que une las porciones dorsal y ventral del hueso. El segmento dorsal es el que exhibe el mayor tamaño, se desarrolla en dirección diagonal al eje del cuerpo y en su ápice muestra un ligamento que lo articula con el hueso epiótico del neurocráneo. En la base del segmento dorsal se desarrolla una extensión ósea hacia el espacio formado por los fragmentos dorsal y ventral, esta expansión disminuye de forma gradual hacia el ápice dorsal del pterigoides. El segmento ventral es largo y delgado, cuenta con una ligera extensión ósea en su base (no tan desarrollada como la que se presenta en el segmento dorsal) que va desde la parte dorsal a la ventral; en el segmento ventral no se observó ningún tipo de pliegue o tubo, ya que es plano y reducido desde la parte anterior hasta cubrir la punta dorsal del supracleitro, este segmento del posttemporal se desarrolla en sentido paralelo al eje del cuerpo y en su ápice anterior se articula con el hueso intercalar.

**Extraescapulares (Exesc).**- Son unos de los huesos con menor grado de osificación. En las especies del género *Triphoturus*, fue posible observar un solo hueso extraescapular a cada lado del cuerpo. Dicha estructura se localiza en el espacio que se forma entre los dos segmentos que caracterizan al posttemporal,

nunca se superponen con estos. En lo general, se trata de un hueso amorfo aunque en algunos ejemplares se pudo observar una morfología triangular. En aquellos ejemplares donde se observó el sistema nervioso parcialmente teñido (SIO 52-404), no fue notoria la convergencia de los canales sensoriales que se localizan entre el extraescapular o el posttemporal.



**Figura 16.-** Vista lateral de la cintura pectoral de *T. oculus* (SIO 05-156). cleitro (Cl), coracoides (Co), escapula (Esc), extraescapular (Exesc), postcleitro (Post), radiales distales (RLd), radiales proximales (RLp) y supracleitro (Scl).

**Supracleitro (Scl).**- Representa uno de los huesos más grandes de esta región, es liso en sus bordes, de forma elongada y engrosado en su parte media. Su ápice superior se sitúa por debajo del ápice ventral del posttemporal; este último descansa sobre la parte dorsal del cleitro. Pueden presentarse expansiones que corren desde el eje principal del hueso, ya sea en la parte media o en toda su longitud. Se pudo observar un ligamento fuerte, que se adhiere a la región ventral del hueso y lo une con el proceso articular de la primer vértebra.

**Cleitro (Cl).**- Es el hueso más grande de la cintura pectoral, tiene forma de “Y”. La región dorsal del cleitro es ancha y está bifurcada, se ubica por debajo de la parte inferior del supracleitro; la furca anterior marca la curvatura de más de 90° en la región media del cleitro; en la cara lateral externa de la furca posterior se forma la lámina posterior a manera de abanico y que en ocasiones es cóncava, la cual se extiende hasta cubrir el margen dorsal de la escápula. La región ventral del cleitro está dirigida anteriormente, sobre su eje principal tiene un pliegue que se localiza a nivel de la cara lateral interna; dicho pliegue inicia en el extremo ventral del hueso, cerca de la sínfisis y finaliza en la cercanía de la curvatura del cleitro, el cual se torna más ancho en su parte media. La cara lateral de esta porción ensanchada se articula con los procesos anterodorsal y anteroventral del coracoides. El ápice inferior del coracoides se une a su homólogo del lado opuesto.

**Postcleitro superior (PclS).**- Es un hueso laminar pequeño, de tamaño medio y con forma rectangular. Como su nombre lo indica, se encuentra detrás del cleitro y la escápula, aunque su extremo inferior puede estar situado por detrás de la coyuntura escápula-coracoides. Su extremo inferior puede estar dirigido hacia adelante o hacia la parte ventral del cuerpo. La parte superior de la cara externa, del postcleitro superior se une mediante tejido conectivo y su región ventral se articula con el poscleitro inferior.

**Postcleitro inferior (PclI).**- Hueso de forma alargada, se localiza por detrás de la escápula y del coracoides; se articula en su extremo superior con el postcleitro superior. El extremo superior el eje del hueso es curvo y desarrolla

crecimientos laminares de tamaño variable, en dirección al borde posterior de la escápula. El extremo inferior es estrecho y se encuentra dirigido hacia la región posterior ventral del hueso, este extremo sobrepasa el borde posterior del coracoides.

**Escápula (Esc).**- Hueso de forma irregular, angulado en sus bordes dorsal y horizontal, su borde ventral se une con el coracoides. La escápula presenta un foramen elíptico, su margen anterior se articula con el eje principal del cleitro; una parte del borde dorsal se une mediante cartílago con la parte inicial del abanico posterior dorsal del cleitro. El borde ventral de la escápula se une a la parte dorsal del coracoides, por medio de tejido cartilaginoso. La escápula da soporte a los radiales y radios de la aleta pectoral, los cuales se encuentran adheridos al margen posterior del hueso; dicho margen es ligeramente curvo y presenta una muesca en su parte media, delimitada en su porción superior por un pequeño proceso del tamaño de un radial donde se articula el primer radio pectoral.

**Coracoides (Co).**- Es un hueso con forma de "n", situado en la parte inferior de la cintura pectoral. La región dorsal del coracoides tiene un margen rectangular y se articula con la escápula; en su porción posteroventral, surge un brazo delgado y obtuso dirigido hacia adelante que se articula junto con la región dorsal del cleitro. Sobre el borde posterior de este hueso se pueden observar láminas óseas cuya morfología muestra un alto grado de variación intraespecífica. El último radial se posiciona sobre la coyuntura escápula-coracoides.

**Radiales proximales (RLp).**- En las especies del género *Triphoturus* se observan cuatro actinostos o radiales proximales. Su morfología es irregular, aunque se vuelven más altos en sus extremos anterior y posterior. Todos se articulan en su porción anterior con la escápula; sin embargo, numerando a partir del radial dorsal al ventral, el último se sujeta a la coyuntura escápula-coracoides. El primer radial proximal es de mayor altura que los demás, de manera gradual los últimos se vuelven más largos.

**Radiales distales (RLd).**- Son estructuras que se localizan entre los radiales proximales y los radios pectorales, esta hilera de radiales consta de 13 elementos de consistencia cartilaginosa y de tamaño pequeño. La primera de estas estructuras articula con el proceso lateral de la escápula

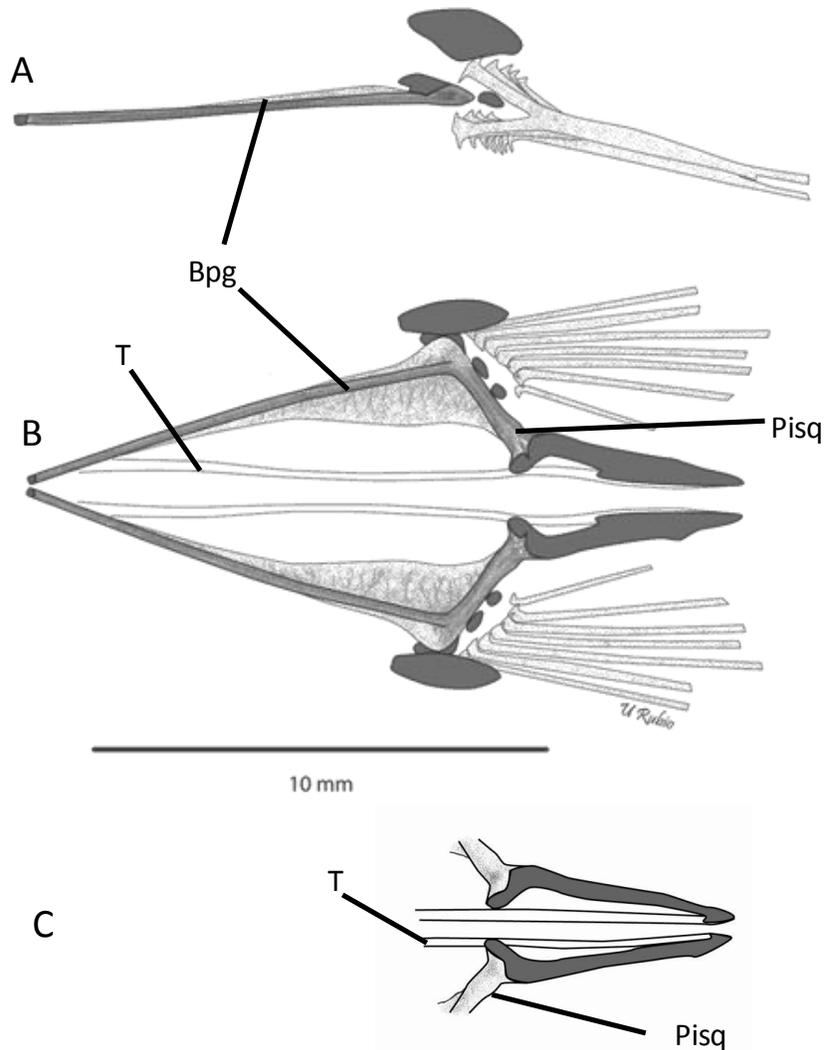
**Radios pectorales.**- Ninguna especie del género *Triphoturus* presenta espinas en la aleta pectoral, por lo que estos apéndices están formados por radios ramificados; de estos, el primero, se articula con una lamina ósea en la parte superior de los radiales distales superiores, el resto de los radios se articulan con los actinostos pectorales.

## 2.- Cintura pélvica

Esta estructura se compone de un par de **basipterigios** (Bpg) (Fig. 17). Ambos huesos se juntan a una corta distancia en su parte anterior a través de los procesos pélvicos, siguiendo el eje se forman unas placas óseas hacia el área intermedia que se denominan placas pélvicas; dichas placas están ligeramente osificadas, pero no alcanzan el ápice anterior de la cintura pélvica. Hacia la parte posterior de la cintura pélvica, se forma una articulación entre los dos **procesos isquiales** (Pisq), cada uno de los cuales terminan en un cartílago que se despliega hacia la parte posterior. En las especies *T. mexicanus* del Golfo de California y *T. nigrescens*, tales cartílagos se ensanchan hacia la parte media del abdomen del pez, en su ápice se sujetan a los tendones (T) “ventrales espinales” que se inician desde las puntas inferiores del cleitro y llegan hasta los extremos posteriores de estos cartílagos pélvicos. Por otra parte, en *T. mexicanus* de la costa occidental de la península de Baja California y *T. oculeus*, dichas prolongaciones cartilagosas no están ensanchadas, en consecuencia los tendones se sujetan solo en las puntas de estos cartílagos (Fig. 17).

En la parte posterior de la cintura pélvica, existen otros cartílagos de gran tamaño. Uno de ellos se desarrolla de manera perpendicular al margen exterior, sobre la base de los primeros radios externos y se despliega en forma de abanico

hacia su porción superior. Otra estructura cartilaginosa que sobresale de la parte posterior de la cintura pélvica, se localiza sobre la región del margen externo, rodeando la parte posterior del hueso pélvico; este cartílago le da soporte a los radios. La aleta pélvica de *Triphoturus* spp., se compone únicamente de radios (alrededor de ocho o nueve).



**Figura 17.-** Cintura pélvica de *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2565). A) vista lateral, B) Vista ventral y C) vista ventral de los cartílagos pélvicos posteriores en *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2565). basipterigios (Bpg), tendón ventral (T) y proceso isquial (Pisq).

### 3.- Columna vertebral

Fue en la región axial donde se observó el mayor número de diferencias entre las especies bajo estudio, mismas que son descritas de modo particular en los siguientes párrafos y en el orden de las estructuras analizadas.

**Columna vertebral.-** La columna vertebral de la especie *T. mexicanus* presenta un número de vértebras con frecuencia bimodal: los organismos procedentes del Golfo de California, desarrollan 32 o menos vértebras que incluyen al urostilo, 14 o 15 precaudales y de 16 a 18 (moda 17) caudales; mientras que aquellos con distribución a lo largo de la costa occidental de la península de Baja California Sur, presentan 34 o más centros vertebrales, de los cuales 16 (a veces 15) son precaudales y 18 (a veces 19 o 20) caudales.

Por otro lado, en la especie *T. oculus* se presentan de 33 a 35 centros vertebrales (moda 34), 15 a 17 vértebras precaudales (moda 16) y de 17 a 19 (moda 18) vértebras caudales. En tanto que para *T. nigrescens* se desarrollan de 29 a 33 (moda 32) vértebras, 13 o 15 (moda 14) precaudales y de 17 a 19 (moda 18) caudales.

Los centros vertebrales son anficélicos, son más cortos en las primeras vértebras precaudales y las últimas caudales (Fig. 14). El atlas se articula con el basioccipital y con los cóndilos de los exoccipitales, cuenta además con un proceso que se desarrolla en la parte media de la región ventral de esta vertebra, para formar una estructura a manera de cáliz que se une mediante el ligamento de Baudelot a la parte inferior del supracleitro.

En los márgenes dorso laterales de las vértebras, las **prezigapófisis neurales** se encuentran bien desarrolladas y unidas a través de un puente óseo con las espinas neurales, las cuales son altas en las primeras vértebras precaudales. Las Prezigapófisis neurales de las últimas vértebras caudales son más largas que altas, debido a que en estas las espinas neurales se localizan en la parte posterior del centrum, lo que vuelve más largo el puente óseo que une a ambas estructuras. Las **postzigoapofisis neurales** son de forma triangular y de menor tamaño que

las prezigapófisis neurales, se encuentran más desarrolladas en las primeras vértebras precaudales, los últimos centros caudales no las presentan (Fig. 14).

En los márgenes ventro laterales, las **prezigapófisis hemales** se encuentran menos desarrolladas que sus homólogas neurales y aparecen en las vértebras caudales, con excepción de los tres últimos elementos. No se observan **postzigoapofisis hemales**.

Las **espinas neurales** son proyecciones puntiagudas, sin ningún tipo de crestas, que se encuentran en todas las vértebras; se desarrollan en las primeras 26 vértebras sobre la parte anterior del centrum y en la región posterior, hacia las últimas vértebras caudales; la primer espina neural es autógena, es decir, su origen no depende del centro vertebral. Las últimas tres o cuatro espinas neurales son aplanadas y en ocasiones presentan ápices cartilagosos en algunos organismos. En las especies *T. mexicanus* y *T. oculus*, además de las expansiones laminares de la espina neural del cuarto centro pleural, de modo ocasional se desarrollan procesos que son denominados placas medias neurales; dichas placas se ubican entre la base de la espina neural y la prezigapófisis neural del antepenúltimo centro preural, que cuenta con una altura no mayor de aquella del extremo anterior del primer uroneural (Fig. 18). En cambio, en *T. nigrescens* el mencionado proceso tiene su origen sobre la espina neural, por lo que se desarrolla a lo largo de ésta, por lo general, sin rebasar en línea recta el extremo anterior del primer uroneural (Fig. 18). En los organismos de *T. oculus* se observó el desarrollo de una pequeña placa ósea situada sobre la espina neural del cuarto centro preural, estructura que en ocasiones también se pudo observar en *T. mexicanus*, pero nunca en *T. nigrescens*. En los ejes de las espinas neurales y hemales se pueden formar nódulos óseos, que aparecen de manera variable tanto en número de elementos, como en su altura y grosor.

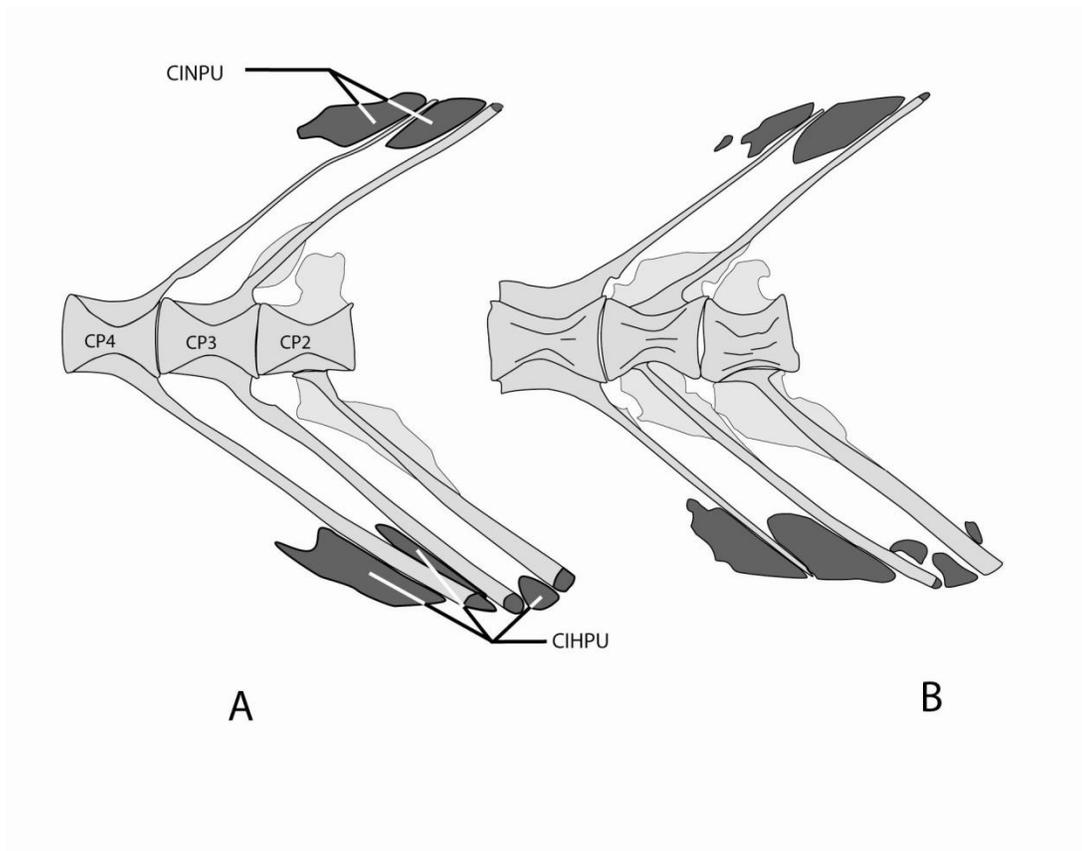
Las **espinas hemales** se encuentran en todas las vértebras caudales, las primeras se desarrollan en la parte anterior del centrum, cerca de las espinas hemales y en las últimas vértebras caudales, se encuentran sobre la región posterior reduciendo la altura de las prezigapofisis y aumentando la longitud del

punteo óseo que une a estos dos procesos. Las espinas hemales de los centros preurales (CP) 2, 3 y 4 de la cauda, son de forma aplanada y presentan extensiones o procesos en su base que se denominan placas medias hemales. En el caso de *T. mexicanus* y *T. oculus*, dichos procesos tienen lugar en las espinas del penúltimo y antepenúltimo CP, en esta última especie se observó el desarrollo de un foramen en la proyección ósea del penúltimo centro pleural. En la especie *T. nigrescens*, únicamente la espina hemal del segundo centro preural es la que presenta dicha prolongación y es raro que se presente un foramen (Fig. 18).

Sobre la espina hemal del centro preural cuatro y, no en su base, se pueden desarrollar placas óseas en las espinas, algo notorio en *T. mexicanus* y *T. oculus*; sin embargo, dichas prolongaciones no son visibles en *T. nigrescens*.

Existen dos cartílagos libres en la región dorsal de los últimos centros vertebrales para *Triphoturus* spp., el primero de ellos se ubica entre las espinas neurales del tercer y cuarto centro preural, al que se le denomina cartílago interneural de la espina del cuarto centro preural (CINPU4); un segundo cartílago (CINPU5) se localiza entre las espinas neurales del cuarto y quinto centro preural (Figs. 18 y 20).

En la región ventral de las últimas vértebras caudales, se pueden observar tres o en ocasiones cuatro cartílagos libres, el primero de ellos se ubica entre el parahipural y la espina hemal del segundo centro preural; aunque este atributo solo se observó en un ejemplar de *T. mexicanus*, el cual fue denominado como cartílago interhemal de la espina del segundo centro preural (CIHPU2). Entre las espinas hemales del segundo y tercer centro preural, se encuentra un segundo cartílago libre que se denomina cartílago interhemal de la espina del tercer centro preural (CIHPU3). El tercero se localiza entre las espinas del tercer y cuarto centro preural (CIHPU4) y, por último, el cartílago (CIHPU5) se encuentra entre las espinas del cuarto y quinto centro preural (Figs. 18, 26 y 28).



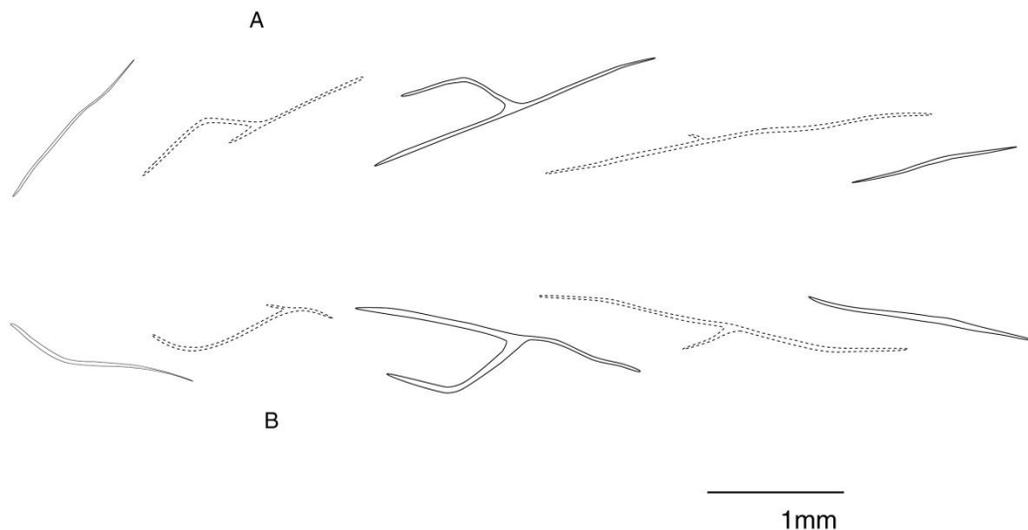
**Figura 18.-** Vista lateral de los últimos elementos vertebrales de *Triphoturus* spp. A) *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2646) y B) *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647). Cartilagos interhemales de los centros preurales (CIHPU), cartílagos interneurales de los centros preurales (CINPU) y centros preurales (CP).

**Costillas pleurales (CPI).**- Estas tienen su origen a partir de la tercer vértebra precaudal y llegan hasta las vértebras 15 o 16. En la parte proximal descansan sobre las apófisis vertebrales. La mayoría de estos elementos presentan en su porción proximal una extensión laminar ventral, mientras que la porción distal es delgada y puntiaguda; las últimas costillas son delgadas y afiladas en todo su eje. Cabe mencionar que las costillas pleurales anteriores son

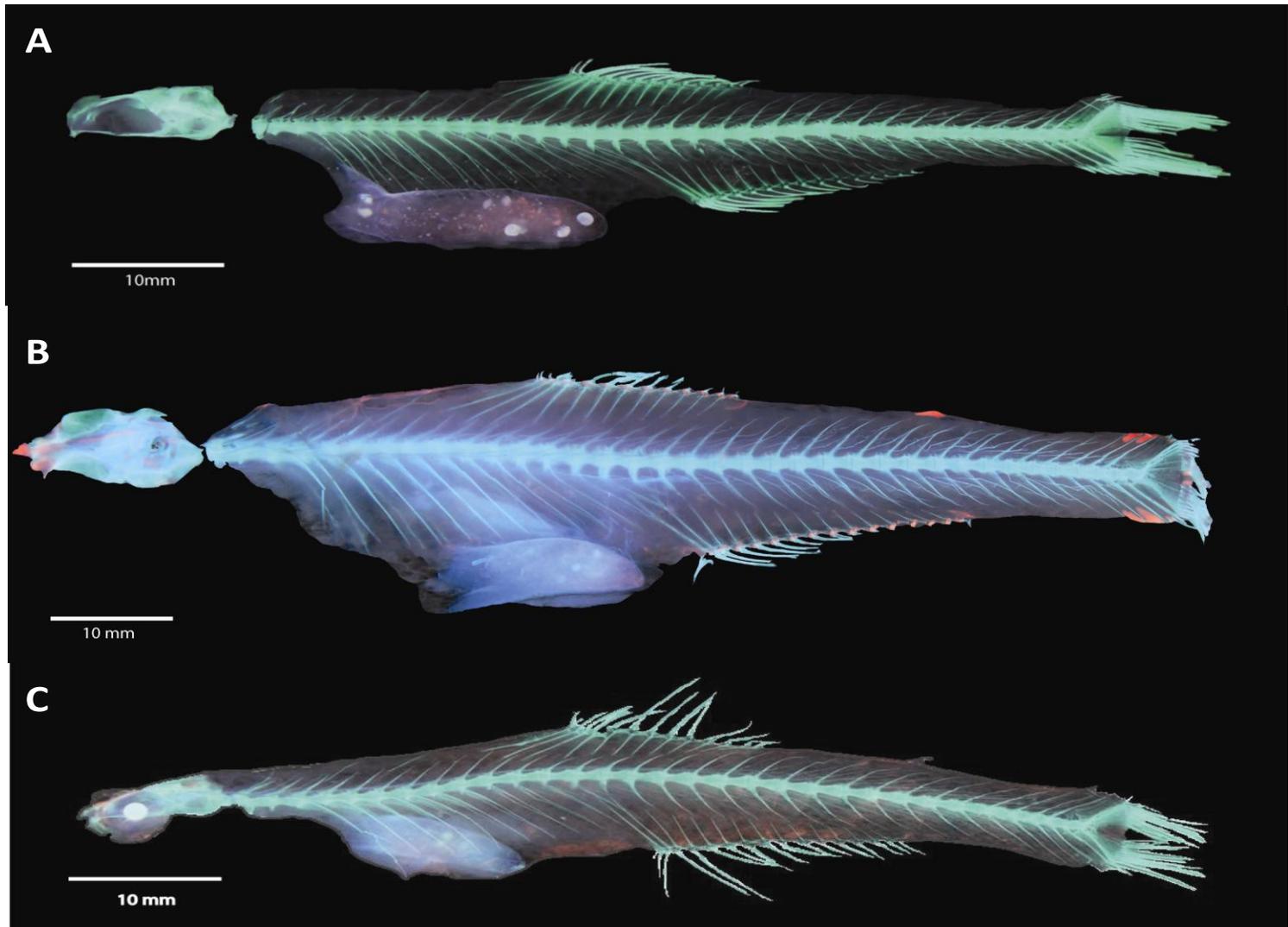
más largas y reducen su longitud de forma progresiva; en las especies *T. mexicanus* y *T. oculus* se presentan 12 a 13 costillas pleurales, en tanto que *T. nigrescens* presenta de 9 a 12 (Fig. 20).

A nivel de la región del tronco y en correspondencia con la cavidad abdominal, los arcos neurales se presentan abiertos para constituir a las parapófis hemales, las cuales tienen forma de procesos ventro laterales que soportan el techo de dicha cavidad en las vértebras precaudales, con excepción de la primera vértebra denominada **Atlas**. Estas vértebras aumentan de tamaño en forma gradual hacia la región posterior del vientre. Las parapófis se unen a partir de las vértebras 13 a 17 (dependiendo la especie), para formar los arcos y la espinas hemales. Las costillas pleurales inician a partir de la tercer vértebra y se unen con las parapófis mediante ligamentos.

**Huesos intermusculares.**- Las especies del género *Triphoturus* presentan una serie de estructuras intermusculares como: las costillas epineurales, costillas epipleurales e intraneurales predorsales.



**Figura 19.-** Vista lateral de la transición de las costillas A) epineurales y B) epipleurales. Localizadas en dirección de la región anterior a la posterior (izquierda a derecha).



**Figura 20.-** Vista lateral de la columna vertebral de *Triphoturus* spp. A) *T. oculus* SIO 05-156, B) *T. mexicanus* CICIMAR-CI 2647 y C) *T. nigrescens* CICIMAR-CI 2565.

Las **costillas epineurales** se insertan en la musculatura axial, a lo largo de todo el cuerpo, las más anteriores presentan forma de “J” y se encuentran en la parte lateral de los centros vertebrales, pero sin llegar tener contacto con estos. Alrededor de la decimo quinta vértebra, se ubican en una posición más dorsal entre el centro vertebral y la espina neural. Alrededor de la vértebra 18, se encuentran ramificadas dando la apariencia de un “trinche bifurcado” que comienza a degenerarse de forma gradual en el ápice más horizontal, aunque prevalece el brazo vertical. Estas últimas vértebras se inclinan tomando una posición de “S” aproximadamente a la altura de la vértebra 25, a partir de aquí adquieren una forma de “J” hasta alcanzar el centro vertebral 28. Las tres últimas vértebras, incluyendo el urostilo, no presentan dichas costillas (Figs. 19 y 20).

Por otro lado, las **costillas epipleurales** comienzan a presentarse en el margen superior de las últimas vértebras pleurales, alrededor de la vértebra 11 se encuentran muy cerca de los centros vertebrales de la cavidad visceral e incrementan su tamaño de forma gradual hasta llegar a la vértebra 16 aproximadamente. Alrededor de la vértebra 19 se comienza a generar una proyección a una distancia de dos tercios de la estructura, dando forma a un trinche bifurcado en posición de “S”. Al final, se reduce dicha ramificación y a partir de la vértebra 25 ó 26 y hasta la vértebra 28 las costillas son lisas y muestran una forma de “J” invertida; estas costillas se encuentran más separadas de los centros vertebrales, a una distancia aproximada de la mitad de los paquetes musculares caudales. Sobre las vértebras caudales estas costillas constituyen estructuras especulares de las costillas epineurales. Cabe añadir que es posible observar nódulos óseos en los ejes de las costillas epineurales y epipleurales, los cuales aparecen de forma esporádica y varían tanto en el número de elementos, como en su altura y grosor (Figs.19 y 20).

Entre el cráneo y la aleta dorsal, se desarrollan tres huesos **supraneurales** (de manera ocasional cuatro), los cuales son estructuras poco elaboradas y en forma de tubo. El primero de ellos se localiza en posición diagonal entre el cráneo y la espina autógena del atlas; el segundo conserva la misma forma, sin embargo, se encuentra retorcido en su parte media; el tercer predorsal es el más posterior y presenta la misma forma tubular aunque con una torsión más conspicua en su parte media, su ápice distal se ensancha sutilmente, es de los tres predorsales el elemento que más variación presenta en su inserción con respecto a las espinas neurales.

#### 4.- Aletas impares

**Aleta dorsal.-** Esta estructura en los peces del género *Triphoturus*, carece de espinas y se compone de 12 a 14 (raramente 15 o 16) radios blandos; estas estructuras están formadas por dos ejes laterales que se juntan en la parte media formando una espiga que se ramifica en la punta. Los radios están sostenidos por tres tipos de pterigióforos (proximales, intermedios y distales).

Los primeros tres o cuatro **pterigióforos proximales** (Pfp) son largos y están proyectados en dirección anteroventral; el primer Pfp puede estar bifurcado con uno de sus ejes en posición paralela al dorso del organismo y dirigido hacia adelante, mientras que el otro tiene una proyección anteroventral, en la cual ambos ejes se unen mediante una delgada lamina ósea. Cada Pfp presenta un ápice distal de forma tubular y crestas en la región anterior y posterior de su base; estos procesos son más ensanchados en la base del hueso cerca del cono articular y se adelgazan en la zona media del eje, la longitud de las crestas sobre los ejes disminuye en dirección a los Pfp's posteriores. El último pterigióforo proximal presentó una forma de abanico en la mayoría de los casos analizados, sin embargo, muestra un alto grado de variación entre individuos de la misma especie. El patrón de inserción varía dependiendo de la especie (Fig. 21).

Los **pterigióforos intermedios** (Pfm) son de morfología muy similar al de un centro vertebral, están compuestos por dos conos articulares, uno anterior y

otro posterior, unidos por un istmo; su extremo anterior se encuentra separado y articulado de su correspondiente Pfp por medio de tejido cartilaginoso, su extremo posterior articula con un Pfd. Los primeros radios no cuentan con estas estructuras, las cuales aparecen a partir del quinto radio. Es posible encontrar un número aproximado de ocho a diez Pfm en la aleta dorsal. El último elemento de esta serie presenta tres articulaciones: el cono anterior que se articula con el penúltimo Pfp, un proceso articular de más en el borde posteroventral donde articula con el último Pfp y finalmente, el cono articular posterior que se une al último Pfd del último radio (Fig. 22).

*T. oculus* SIO 05-156

0/-/-/0/-/-/0/-/-/1/1/1/1/1/2/**1**/1/3/1/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/1/c  
 1/1/1/2/1/2/2/2/2/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/1/c

*T. mexicanus* (costa occidental de la península de BC) CICIMAR-CI 2665

0/-/-/0/-/-/0/-/-/1/1/1/1/2/**1**/2/2/1/1/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/1/c  
 1/1/1/2/2/1/2/2/2/2/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/1/c

*T. mexicanus* (Golfo de California) CICIMAR-CI 2647

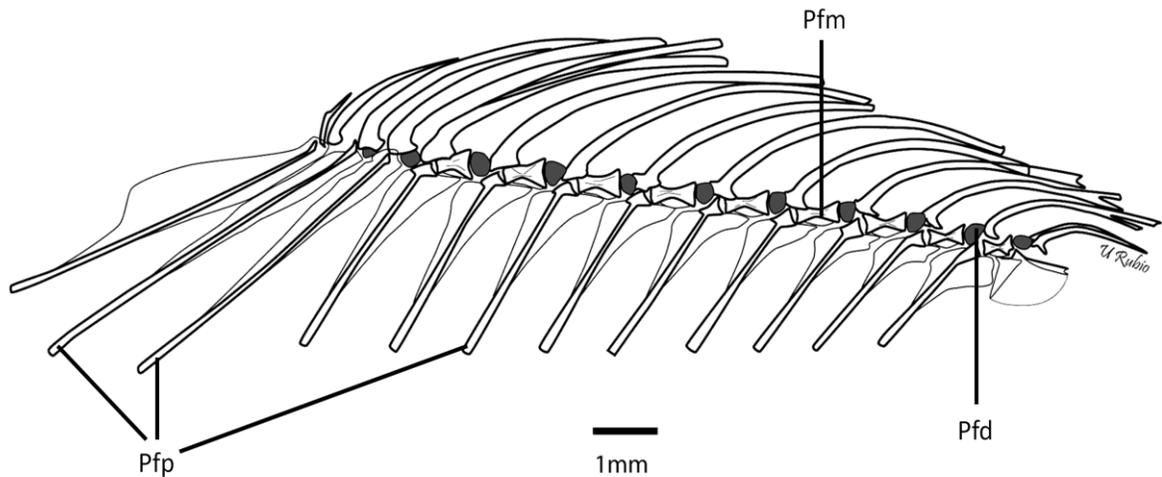
0/-/-/0/-/0/-/1/1/1/-/2/1/2/1/**2**/1/1/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/1/c  
 1/2/1/2/1/2/2/1/2/1/1/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/1/c

*T. nigrescens* CICIMAR-CI 2565

0/-/-/0/-/0/-/-/1/1/1/1/1/**2**/1/3/1/1/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/1/c  
 2/1/2/1/2/2/1/3/1/1/-/-/-/-/-/-/-/-/-/-/1/c

**Figura 21.-** Patrones de inserción de las aletas impares, en las especies del género *Triphoturus*; supraneural (0), número de pterigióforos distales insertados en un espacio intervertebral (1,2,3...) (el número en rojo indica la posición de la columna (o vértebra) en donde se inserta el primer elemento de la aleta anal), ausencia (línea diagonal) y urostilo (c).

Los **Pteriogóforos distales** (Pfd) son estructuras esféricas compuestas únicamente de cartílago, las cuales se articulan directamente con el radio, que a su vez se articula con el pterigióforo intermedio. En lo general existe un Pfd por cada radio, con excepción del primer Pfd que soporta hasta dos o en ocasiones tres radios.



**Figura 22.-** Vista lateral de los soportes (pterigióforos) de la aleta dorsal de *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647). pterigióforo distal (Pfd), pterigióforo intermedio (Pfm) y pterigióforo proximal (Pfp).

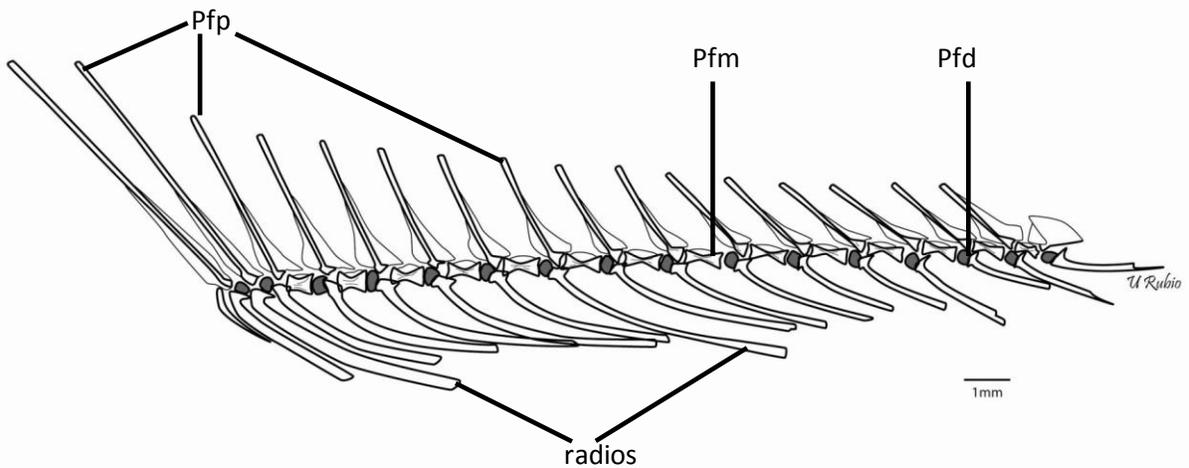
**Aleta anal.-** Esta aleta carece de espinas, se compone de 14 a 18 (raramente 13 o 19) radios blandos ramificados en su extremo distal. Con excepción de los primeros dos o tres radios, los radios anales anteriores son los que presentan una mayor longitud, aunque se reducen de manera progresiva hacia los radios posteriores (Fig. 23).

La morfología de los pterigióforos proximales son una imagen especular de los encontrados en la aleta dorsal; sin embargo, el primer Pfp no es bifurcado pero si es el de mayor tamaño, disminuyen su dimensión en aquellos que lo preceden; el patrón de inserción observado, depende según la especie (Fig. 21). El último

Pfp se desarrolla en forma de abanico. En el eje de los Pfp de ambas aletas, es posible observar nódulos óseos que aparecen de manera intermitente y varían tanto en el número de elementos, como en su altura y grosor.

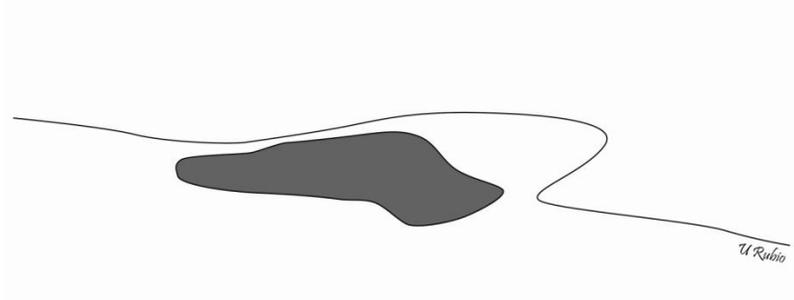
Al igual que en la aleta dorsal, los pterigióforos intermedios se encuentran separados de los Pfp. Su forma y articulación es similar a sus homólogos de la aleta dorsal. Pueden existir de 10 a 14 de estas estructuras en la aleta anal el último presenta tres articulaciones; la parte anterior se articula con el penúltimo Pfp, la posterior que se articula con el último Pfm y una última depresión articular con el margen posterodorsal donde se une el último Pfp.

Los pterigióforos distales son estructuras con matrices cartilagosas que se articulan con los radios anales. El primer Pfd soporta dos radios, cada uno de los otros soportan a un solo radio.



**Figura 23.-** Vista lateral de los soportes (pterigióforos) y elementos de la aleta anal de *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647). La simbología se describe en el texto.

**Aleta adiposa.-** Localizada sobre el dorso, entre la aleta dorsal y la aleta caudal, es una aleta impar sostenida únicamente por un cartílago, el cual es de forma irregular y se encuentra fuertemente anclado al músculo supracarinalis posterior, su posición es en diagonal al eje del cuerpo en tanto que su lóbulo anterior es el más largo (Fig. 24).



**Figura 24.-** Vista lateral del cartílago dorsal que soporta la aleta adiposa de *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647).

### Esqueleto caudal

El sistema óseo de la región caudal de *Triphoturus* spp., se caracterizó por la ausencia de huesos urodermales, así como por la presencia de tres huesos epurales, donde el primer epural se origina sobre la porción anterior del urostilo; el parahipural puede ser de tamaño moderado o estar bien desarrollado; los radios procurrentes son poco flexibles (Fig. 19, 20, 21).

En esta sección algunas estructuras esqueléticas como los hipurales, epurales y cartílagos medios caudales, aportan información valiosa en el reconocimiento de las especies del género *Triphoturus*.

**Urostilo (UR).**- Hueso de morfología cónica, representa la fusión del primer centro preural con un número indeterminado de centros urales. Se articula con el segundo centro preural en su porción anterior, su borde dorsal con el uroneural 1 y su borde ventral con el parahipural y los primeros hipurales.

**Hipurales (HY).**- En las especies *T. mexicanus* y *T. oculus* los hipurales 1+2 se encuentran fusionados; del mismo modo, en la porción dorsal los hipurales 3+4+5 se encuentran fusionados en una sola placa, excluyendo de manera clara al hipural 6 de dicha placa. La especie *T. nigrescens* presenta una configuración distinta, en donde se muestra una separación de los hipurales dorsales y ventrales (Fig. 28).

En el borde inferior del hipural 3 o en su caso la placa hipúrica dorsal (hipurales 3+4+5), existe una osificación secundaria laminar de cierto grosor en el diastema hipural entre la serie de hipurales ventrales y dorsales, la cual exhibe una morfología intraespecífica distinta, que va desde puntiagudas, como abanico o en forma paleta. En algunos especímenes principalmente de *T. mexicanus*, se observaron algunos pequeños procesos laminares en el borde distal superior de los hipurales 2 ó 1+2.

En todas las especies examinadas se observó un par de forámenes ubicados en la región basal de los hipurales, el primero por lo general presenta una mayor dimensión y se localiza entre la base del parahipural y el hueso hipural 1 (ó 1+2 según sea el caso), mientras que el segundo se ubica en la base de la unión de los hipurales 1 y 2.

**Parahipural (PH).**- Esta estructura se localiza en el costado anterior del primer hipural. El eje principal es en forma de remo con un borde laminar en la parte anterior, el cual presenta una elevación hacia la región distal que descansa sobre el borde del eje principal. La base de este hueso está densamente osificada y presenta siempre un foramen en la unión con el primer hipural. En organismos con el sistema hemal parcialmente teñido, fue posible observar el final del cordón hemal sobre esta estructura. La presencia de un foramen en el área laminar puede o no ser constante, aunque este patrón es constante en *T. oculeus* donde este foramen es grande y bastante conspicuo.

**Uroneurales (UN).**- En *Triphoturus* spp. se desarrollan dos uroneurales. La base del primer hueso uroneural (UN1) se encuentra sobre el urostilo, se torna denso tanto en la base como en los bordes cercanos a los hipurales, dando la apariencia de la presencia de una espina en el urostilo. La porción anterior es aplanada y de forma tricúspide, con ligeras variaciones morfológicas entre organismos de la misma especie; esta estructura no se superpone al arco neural especializado del segundo centro preural. El segundo hueso uroneural (UN2) es denso y presenta una forma lanceolada, se encuentra siempre separado de la placa hipúrica, aún si los hipurales se encuentran fusionados.

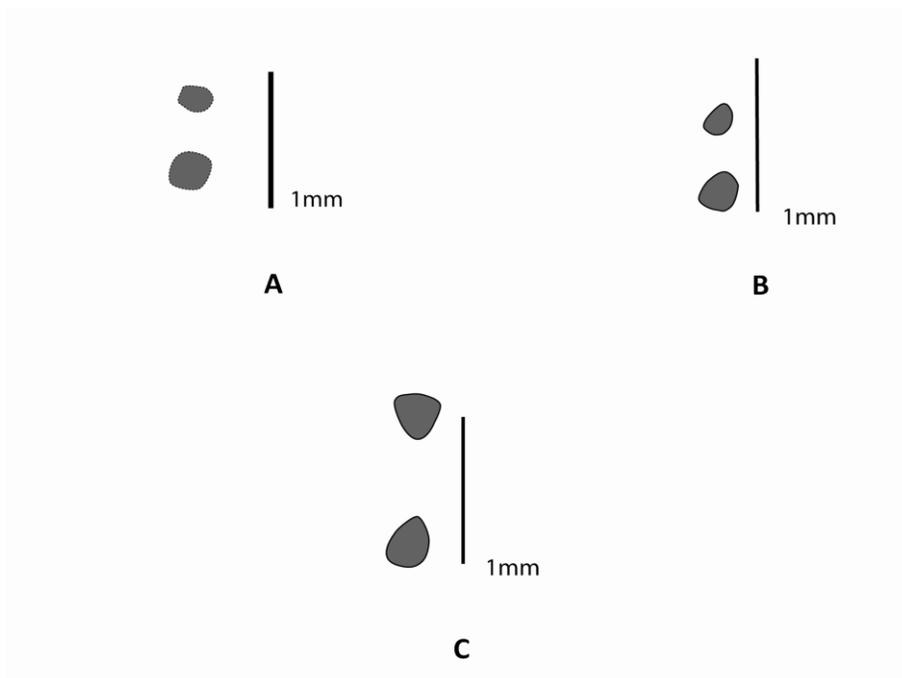
**Epurales (EP).**- Los dos primeros epurales presentan una forma de “d”. En todas las especies de *Triphoturus*, los epurales están rodeados en su margen inferior por osificaciones secundarias, las cuales en *T. nigrescens* se vuelven más desarrolladas en el segundo epural (EP2), en contraste con las osificaciones que se observan en el primer y tercer epural. En *T. mexicanus* y *T. oculus*, es el primer epural y no el segundo, el que presenta las osificaciones secundarias más desarrolladas, lo cual hace que se perciban los epurales más juntos a la primera espina neural (Figs. 26 y 27). En estas mismas especies, el primer hueso epural se encuentra más cerca de la espina neural de la penúltima vértebra, lo que contrasta con *T. nigrescens* donde se observa una mayor distancia entre dichas estructuras. El tercer epural presenta forma de cuña en *T. mexicanus* y *T. oculus*, aunque por lo general este patrón es variable y dichos procesos pueden estar o no presentes.

**Radios procurrentes (RP).**- Son radios insertos en la musculatura de los extremos del pedúnculo caudal, los cuales se encuentran sostenidos por los cartílagos interneurales e interhemales. Se componen de dos ejes puntiagudos y aparentemente no segmentados fusionados en su porción distal, lo que genera que no sean flexibles. Su forma varía de curva a sigmoide, los radios anteriores son pequeños y aumentan de tamaño hacia la parte posterior, la forma de los elementos de la serie dorsal y la serie ventral es similar; sin embargo, presentan de cinco a siete en el dorso (a veces cuatro) y de cinco a ocho ventrales (a veces cuatro).

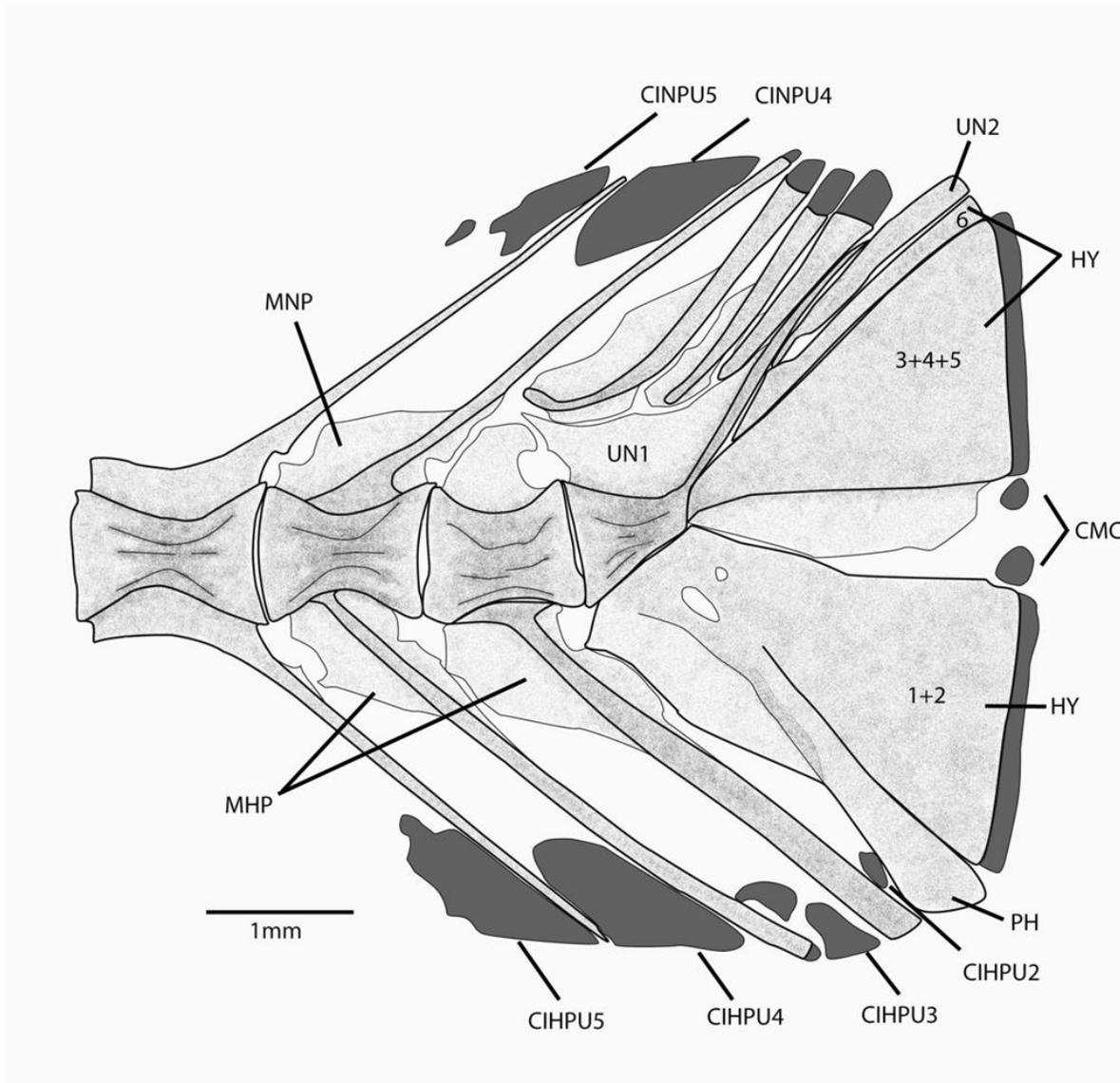
**Radios caudales principales (RC).**- Son radios ramificados, cuyo conteo en *Triphoturus* spp., fue de diez dorsales y nueve ventrales; su disposición es en forma de una cola ahorquillada, donde los más grandes tanto en diámetro como en longitud, se encuentran en los extremos y a medida que se acercan a la línea media reducen su tamaño.

**Cartílagos medios caudales (CMC).**- Todos los ejemplares de las especies analizadas mostraron la presencia de un par de cartílagos medios caudales situados en el diastema caudal. En *T. mexicanus* dichos cartílagos se

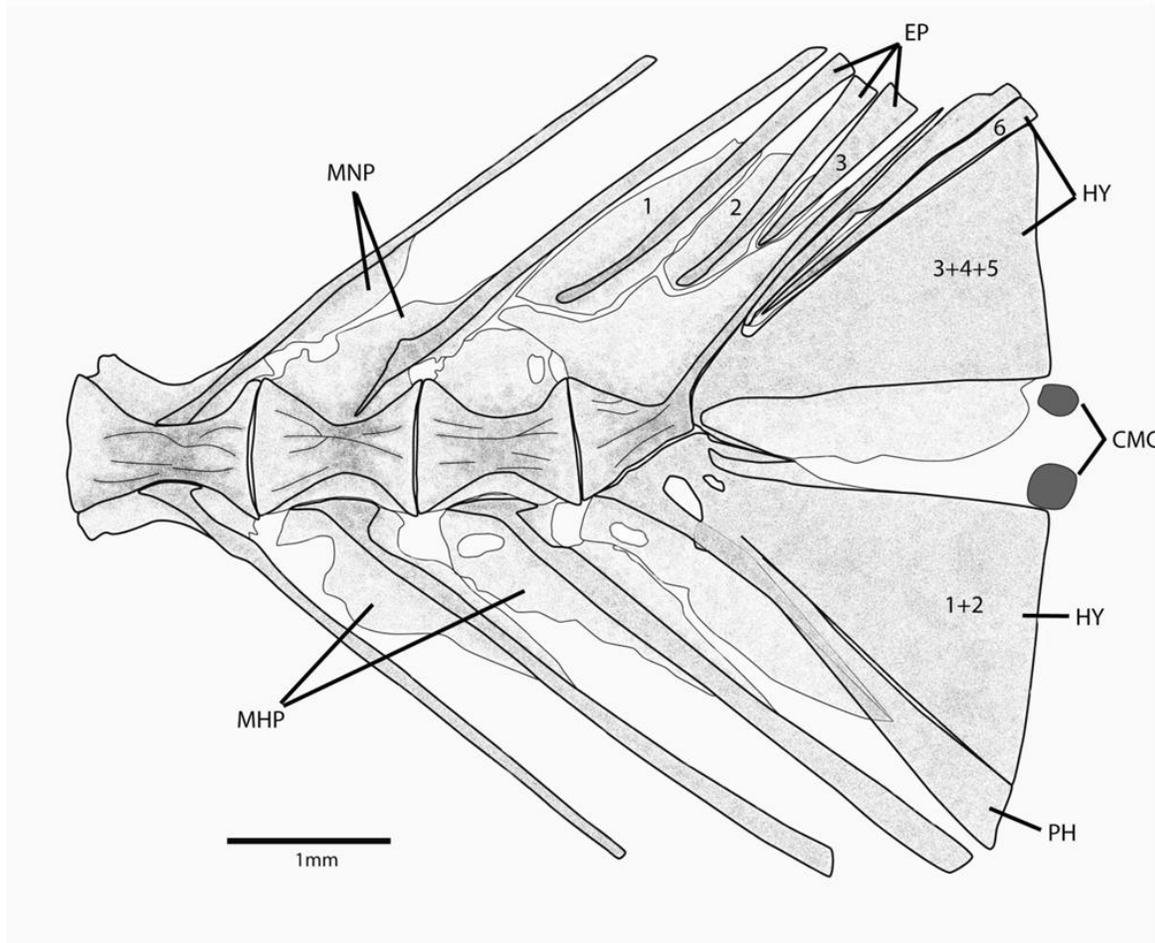
encuentran relativamente juntos, a una distancia que equivale a un tercio de la altura del urostilo. Esta distancia en *T. nigrescens* es mayor y equivale a más de la mitad de la altura del urostilo. En ninguno de los ejemplares de *T. oculeus*, se pudo observar la correcta tinción de los cartílagos caudales, a pesar de esto fue posible distinguir una ligera silueta de los cartílagos medios caudales, de manera que es posible dar una aproximación de la distancia entre estos elementos (Fig. 25).



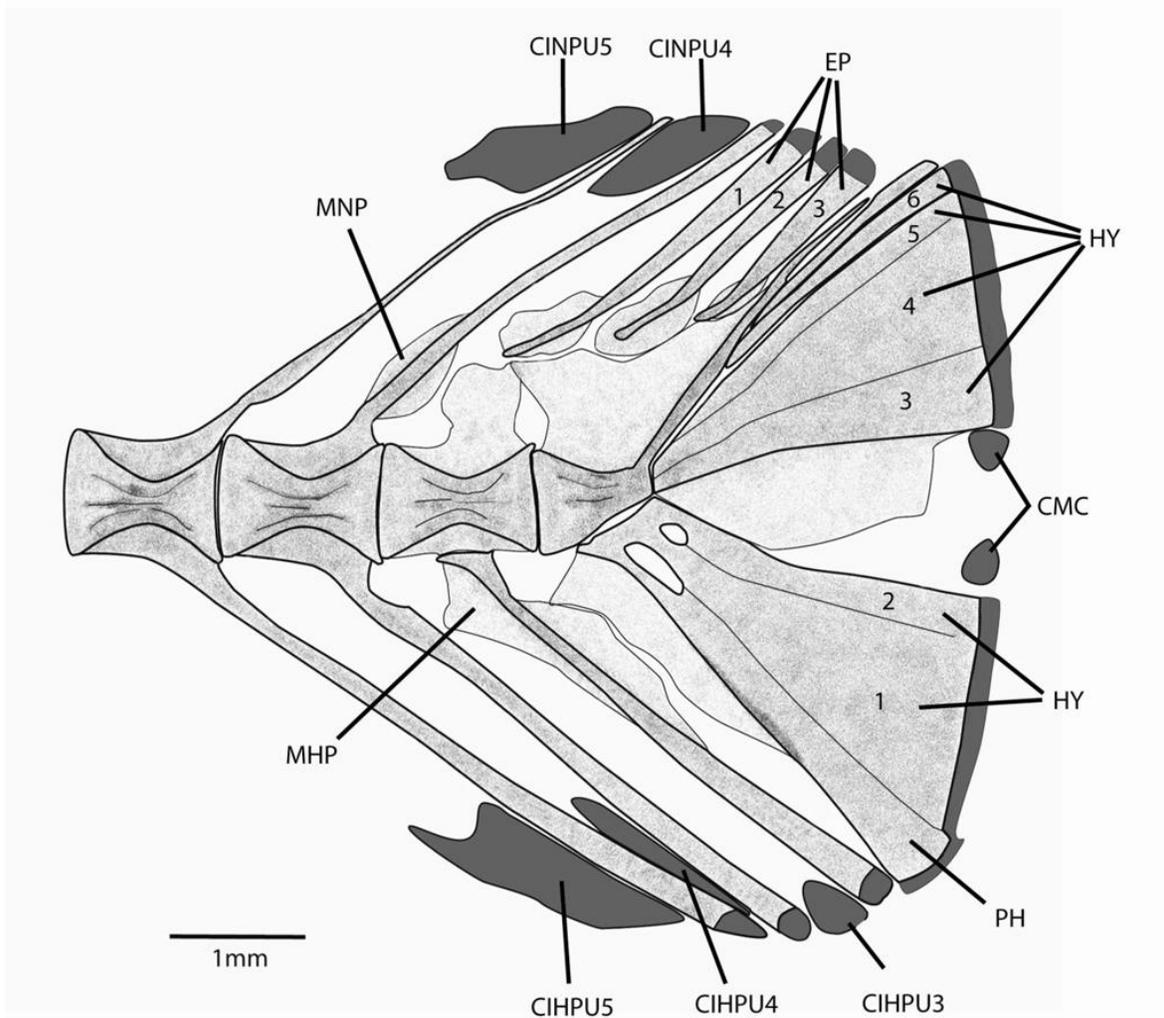
**Figura 25.-** Distancia entre los cartílagos medios caudales (CMC) inferiores y superiores de *Triphoturus* spp. A) *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647), B) *T. oculeus* (SIO 05-156) y C) *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2646).



**Figura 26.-** Vista lateral del esqueleto caudal de *T. mexicanus* (CICIMAR-CI 2647). La simbología se describe en el texto.



**Figura 27.-** Vista lateral del esqueleto caudal de *T. oculus* (SIO 05-156). La simbología se describe en el texto.



**Figura 28.-** Vista lateral del esqueleto caudal de *T. nigrescens* (CICIMAR-CI 2646). La simbología se describe en el texto.

Durante mucho tiempo, las relaciones sistemáticas entre las especies de la familia Myctophidae han estado sustentadas en el arreglo y la morfología de los órganos luminosos que caracterizan a estos peces (e.g., Bolin, 1939; Fraser-Brunner, 1949). Sin embargo, también existen antecedentes enfocados al estudio de algunas estructuras internas como ligamentos, músculos y elementos óseos, cuya evaluación han permitido proponer hipótesis sobre el estado taxonómico y sistemático a nivel de género, además han contribuido al establecimiento de relaciones de la familia con taxa superiores (e.g., Greenwood *et al.*, 1966; Paxton, 1972; Stiassny, 1996). Por lo anterior, en este apartado se discuten aspectos sobre la interpretación de los caracteres observados en el género *Triphoturus* en dos grandes rubros, el osteológico y el arreglo de los órganos luminosos.

### **Osteología**

En el género *Triphoturus*, es de particular importancia la ausencia notoria de huesos supraorbitarios y una placa dentaria en el quinto ceratobranquial, sumado al ensanchamiento de los dos radios posteriores del ceratohial; es común observar tales caracteres en todos los géneros de la familia y es la causa por la que se les incluye a los mictófidios dentro de la sección Ctenosquamata de la subcohorta Neoteleostei (Nelson *et al.*, 2010).

La presencia de un proceso en el etmoides, también llamado quilla rostral, en las especies de este género, aunado a la presencia de una placa dentaria en el cuarto ceratobranquial y a la inserción del soporte cartilaginosa de la aleta adiposa en la masa muscular del supracarinalis posterior, constituyen parte de la evidencia osteológica que sustenta el reconocimiento de las familias Myctophidae y Neoscopelidae, como grupos exclusivos del orden de los Myctophiformes (Regan, 1911; Stiassny, 1996).

La presencia de tres supraneurales es una condición presentada en todos los mictófididos, esto caracteriza a la mayoría de los linajes de los Eurypterigios y representa una condición plesiomórfica que diferencia entre otras cosas a la familia Myctophidae, de una de las familias más cercanas a ella como son los Neoscopelidae (Stiassny, 1996). Los supraneurales encontrados entre el cráneo y la aleta dorsal, no soportan ningún radio y se cree que tienen una función de soporte muscular homóloga a las espinas neurales (Mabee *et al.*, 2002).

El cartílago de la aleta adiposa es una estructura comprimida y delgada que abarca en su totalidad la longitud de la base de dicha aleta, según Matsuoka e Iwai (1983) este cartílago en la familia Myctophidae se compone de cartílago hialino y difiere de aquel que presenta la familia Neoscopelidae donde solo se reduce a tejido condroideo. Dentro del orden de los Mictofiformes, esto resulta un carácter importante en la sustentación de que Neoscopelidae es un grupo más evolucionado.

La información generada sobre la anatomía ósea de las especies del género *Triphoturus*, permite confirmar el arreglo a nivel de subfamilias propuesto por Paxton (1972). Pues por una parte la presencia de un solo hueso extraescapular y de una placa posteromedial en el cleitro, representan los elementos que caracterizan a los miembros de la subfamilia Lampanyctinae. De la misma forma, la presencia de basipterigios de tamaño reducido, dientes curvos a manera de gancho o moderadamente curvos de la región posterior del dentario y la ausencia de algún radial distal osificado en la aleta pectoral, son características que distinguen a la tribu de Lampanyctini (Paxton, 1972), donde se encuentra el género de interés del presente estudio.

Las diferencias esqueléticas permiten observar tres formas distintas de *Triphoturus* spp.: la especie *T. nigrescens* es la que exhibe un mayor número de rasgos característicos como una ventana pineal reducida en comparación con las otras especies del género, la ausencia de un foramen en los ceratohiales, el tamaño de los procesos anterior y dorsal del urohial, la morfología del opérculo y del cartílago pélvico, las placas medias en las espinas neurales y hemales de los

últimos centros preurales, la distancia entre los cartílagos medios caudales y la separación de los seis hipurales, la especie *T. mexicanus* se distingue por la presencia en ejemplares pequeños, de un foramen en el ceratohial, la morfología del urohial, expansiones de las espinas hemales de los últimos centros preurales sin forámenes y un parahipural sin foramen y la especie *T. oculus* presenta como rasgos característicos la presencia de un domo y una ventana pineal grande, un área dentada en el mesopterigoides en forma de bisturí, el desarrollo de forámenes en las expansiones de las espinas hemales de los últimos centros preurales y la presencia de un foramen conspicuo en el parahipural.

La ventana pineal localizada en la parte anterior del neurocráneo, es prominente en todas las especies estudiadas, aunque es más grande y alta en *T. oculus* ; algunos estudios realizados sobre la ultra estructura celular de la glándula pineal en *T. mexicanus*, indican que existe secreción de partículas de glicógeno y otras sustancias hacia el fluido cerebroespinal, lo que quizá tenga influencia en las actividades reproductivas o de migración vertical de los mictófidios, sin embargo, son necesarios los estudios que permitan corroborar este asunto (Mc Nulty, 1976).

En este estudio se presenta por primera vez la descripción del hueso urohial de *Triphoturus* spp., a partir de lo cual se establece la importancia de esta estructura cuya particular morfología distingue al orden de los Myctophiformes. La forma general del urohial de los organismos de este orden, es de una estructura delgada con una expansión que forma la placa vertical mediante la cual se sujeta al basibranchial; en adición, presentan una amplia proyección hacia el ápice anterior del hueso y un margen ventral no expandido que es propio de los Myctophidae (Kusaka, 1974; Paxton, 1972).

De modo particular, se observó que el proceso dorsal del urohial que se encuentra inmerso en la articulación con el tercer hipobranquial, fue útil para diferenciar a las especies *T. mexicanus* y *T. oculus* de *T. nigrescens*. En esta última especie el proceso dorsal está poco desarrollado y es similar a la que caracteriza a algunas especies del género *Lampanyctus* (Kusaka, 1974, figs. 156,157). Los procesos descendentes en el tercer hipobranquial que conectan con el urohial observados

en *Triphoturus*, ha sido considerada por Stiassny (1996) como una condición derivada para Myctophidae.

En la región del arco hioideo, la marcada reducción de tamaño que caracteriza al primer hipohial y el espacio que separa a los dos últimos radios branquiostegos, es considerado como un carácter sinapomórfico dentro de los Myctophidae (Stiassny, 1996). Por otra parte, Paxton (1972, fig. 9A) mencionó que el foramen del ceratohial presente en los géneros *Notolychnus* y *Triphoturus* (solo presente en *T. mexicanus*) se vuelve cada vez más pequeño a medida de que el espécimen incrementa en talla, por lo que en algunos ejemplares no fue posible observarlo.

A la altura de la cintura pectoral, entre los radios pectorales superiores y el proceso posterior de la escápula, tiene lugar la calcificación de una pequeña lámina ósea que se ubica en el espacio de los radiales distales dorsales, esta lámina pareciera representar la fusión de varios de estos elementos. En géneros como *Diogenichthys*, se ha reportado la calcificación en numerosos radiales distales superiores, lo que inclusive sugiere un origen pareado de estos (Paxton, 1972). Sin embargo, es necesario la realización de trabajos que aborden el desarrollo ontogenético de estas especies para corroborar lo observado en ejemplares adultos.

Por otro lado, existen estructuras esqueléticas en la región axial que protegen y delimitan a la cavidad visceral como lo son las costillas pleurales y el número de vértebras precaudales, en las cuales se observó una variación merística entre *T. mexicanus* y *T. nigrescens*. Al respecto, la variación en el número de estos elementos podría estar relacionada al tamaño de dos órganos en especial en cada una de estas especies, la vejiga natatoria y el estómago. Ya que algunos estudios anatómicos de la vejiga natatoria en peces de mar profundo, reportan que este órgano es importante dentro de la actividad alimenticia de especies más abundantes, pertenecientes a las familias Gonostomatidae, Sternoptychidae y Myctophidae (Ozawa *et al.*, 1977). Asimismo, Paxton (1967) estableció que en especial *T. mexicanus* presenta una vejiga gaseosa llena y robusta, argumentando que los peces de aguas profundas que realizan migraciones verticales largas

gastan demasiada energía en la natación, por lo que es importante la presencia de vejigas de gas grandes que les proporcionen una flotabilidad neutral.

Del mismo modo, el hecho de que los ejemplares de *T. mexicanus* por lo general sean recolectados en profundidades mayores de 500 m, incluso hasta los 1800 m, no descarta la idea de que debido a las migraciones verticales que realizan, su estancia en la zona fótica durante la noche sea reducida y por ende necesiten tomar raciones grandes de alimento en poco tiempo antes de volver a descender, esto puede explicar el por qué Lavenberg y Fitch (1966) encontraron los estómagos de *T. mexicanus* siempre llenos de alimento, principalmente de decápodos y restos de peces pequeños de la misma especie. En trabajos donde se ha tomado en cuenta la proporción de la longitud del alimento, se ha observado que para *T. nigrescens* sería físicamente imposible ingerir algunos de los grandes eufáusidos comunes en los estómagos de *T. mexicanus* pero esta última especie si puede contener presas del tamaño de *T. nigrescens*, la diferencia puede no estar dictada por una preferencia en el tamaño de la presa sino por las especies de eufáusidos que se encuentran en el hábitat (Imsad, 1981).

En contraste, *T. nigrescens* proviene de profundidades de 500 m o menores, esto le permitiría una mayor estancia en la zona fótica, dándole el tiempo suficiente para alimentarse y digerir parte del alimento antes de que tenga que volver a migrar a aguas más profundas, esto puede ser la razón principal para no requerir un mayor espacio visceral que albergue un estómago o una vejiga de gas tan grande y por ende traducida en un menor número de estructuras que los protejan como lo son las costillas pleurales y las vértebras precaudales.

El número de radios de las aleta dorsal y anal, representan un carácter merístico importante, el cual es empleado para discriminar entre especies y poblaciones de peces (Rojo, 1991). De este modo, se determinó que en la aleta dorsal de todas de las especies bajo estudio, el primer pterigióforo se muestra más ensanchado como consecuencia de la fusión de los dos primeros pterigióforos, tal como se ha observado en otras especies de peces del género *Anchoa* (Yáñez-Arancibia y Ruiz, 1977).

El género en estudio, presentó una débil tinción de los cartílagos libres caudales, inclusive nula en el caso de *T. oculus*. Esta es una característica de *Triphoturus* que contrasta con otros géneros de la familia, donde se observa una pobre osificación de todo el sistema esquelético; esta particularidad aunada al pequeño foramen observado en el ceratohial, solo ha sido reportada en los géneros *Triphoturus* y *Notolychnus* (Paxton 1972). En algunos de peces de mar profundo se presenta una reducción en la densidad de su estructura esquelética debido a dos factores principales como son: la acumulación de agua en el tejido óseo y una reducida mineralización, que reducen de manera significativa el peso del pez (Randall *et al.*, 1997).

La terminología empleada por Gosline, (1961) considera a la última espina hemal como el primer hipural. Esta nomenclatura es retomada por Paxton (1972), quien mencionó que la terminología propuesta por Nybelin (1963), resulta ambigua para algunos géneros de Myctophidae. Trabajos más recientes han demostrado una interpretación convincente, donde se mencionó que la estructura básica de la aleta caudal consiste en dos centros urales, de los cuales el primero posee dos elementos hipoaxiales conocidos como hipurales y el segundo posee dos o más hipurales (Schultze y Arratia, 1989). De acuerdo con lo anterior, lo correcto sería denominar al primer hipural de Gosline (1961) y Paxton (1972) como parahipural, ya que de acuerdo con Rojo (1991) este término se emplea para la espina hemal modificada del urostilo que representa al último arco hemal atravesado por la aorta dorsal. Además de *Triphoturus*, otros géneros de mictófidios como *Lampanyctus* y *Stenobranchius*, pueden presentar una fusión entre los dos hipurales ventrales, pero mantienen al parahipural como un hueso independiente (Paxton, 1972).

La placa en el borde anterior del parahipural se encuentra fusionada en la base a pesar de que en la región distal se encuentre desprendida, lo anterior es propio de las especies del género *Triphoturus*, aunque se conocen otros géneros como *Centrobranchius* donde incluso llegan a presentar un todo el margen fusionado (Paxton, 1972: fig. 14), existen otros grupos de Actinopterygii como los clupeiformes, que ostentan estructuras, con la misma función, posición y variación

morfológica que en Myctophidae (Castro-Aguirre *et al.*, 2002: fig. 5). Lo anterior no implica necesariamente que se trate de un carácter ancestral o derivado entre ambos grupos, ya que el grado de fusión o separación de algunos elementos óseos puede variar mucho entre los grupos de peces (Gosline, 1961).

La condición sobre la presencia de dos epurales en el género *Triphoturus* (Paxton, 1972), es descartada a partir de los resultados que se presentan, dado que ninguno de los organismos presentó tal condición, aún apeándose al criterio de fusión de huesos propuesto por este autor. Solamente un ejemplar mostró la unión del epural 1 y 2, los cuales se mostraban claramente divididos por una sutura lo que no representa una condición suficiente para considerarlo como un carácter distintivo del género.

Ningún organismo de las especies aquí estudiadas presentó huesos urodermales, situación que contrasta con otros géneros de la familia Myctophidae, tales como: *Diaphus*, *Lampanyctus* y *Taaningichthys*, que se caracterizan por el desarrollo de estos huesos dérmicos en la aleta caudal (Miyake y Uyeno, 1987).

De manera general, la configuración de las estructuras esqueléticas en las distintas regiones del cuerpo es muy similar entre las especies *T. mexicanus* y *T. oculus*, no sucede de la misma manera con la especie *T. nigrescens*, donde existen más elementos óseos característicos de la especie. En este sentido, morfología de algunas estructuras óseas como los procesos del urohial, los procesos y forámenes en las expansiones de las espinas hemales y neurales de los últimos centros preurales, permiten diferenciar de manera clara a las tres especies reconocidas. Asimismo, la anatomía esquelética que caracteriza a la forma de *T. mexicanus* con distribución en Golfo de California y la correspondiente con la forma que habita en la corriente de California, no indica una variación consistente que sustente la existencia de otra especie o incluso subespecie como se ha sugerido en la literatura. De este modo, la variación en el número de vértebras y radios de la aleta anal, sugieren que *T. mexicanus* podría presentar distintas poblaciones con niveles intraespecíficos de variación anatómica y

genética, como se ha demostrado que sucede en otras especies de agua profundas del Pacífico nororiental (Silva-Segundo *et al.*, 2010).

La variación en el número de los caracteres merísticos entre las formas de *T. mexicanus* y *T. nigrescens* separadas por su cuenca de distribución, también ha sido observada en otras especies de mictófidios (e.g., *Lampadena anomala* y *Ceratoscopelus warmingii*), las cuales muestran diferencias morfológicas entre océanos y regiones (Badcock y Araujo, 1988; Niass y Ozawa, 2000), a este fenómeno se le ha denominado como “politipia”, el cual considera que las especies ampliamente distribuidas están compuestas de distintas poblaciones genéticamente separadas (Jhonshon, 1986). Esto de algún modo podría explicar los cambios en el número de elementos merísticos a lo largo de las áreas de distribución de *T. nigrescens* y *T. mexicanus*.

### **Órganos luminosos**

En la actualidad, la taxonomía de los Myctophidae está basada en el número, naturaleza y arreglo de las series de fotóforos, con un mínimo cambio en la posición individual que guarda cada órgano (Wisner, 1974). Es por este motivo que las variaciones en el número de los mismos, han dado lugar a confusiones en la identificación de las especies de algunos géneros como *Triphoturus*.

Por la particularidad en el establecimiento de la especie *T. oculus*, hasta el momento son escasas las obras donde se describa la morfología y arreglo de los fotóforos que definen a esta especie, Chirichigno y Vélez (1998) mencionaron que la posición del tercer órgano ventral (VO<sub>3</sub>) y un espacio existente entre la serie precaudal (Prc) y los órganos anales posteriores (AOp) permiten discriminar anatómicamente a *T. oculus* de *T. mexicanus*. Sin embargo, la utilidad para discernir entre una y otra especie con base en dichos caracteres es cuestionable, ninguno de los ejemplares de *T. oculus* aquí analizado presentó de forma exclusiva el VO<sub>2</sub> elevado y la variación intraespecífica de AOp determina si existe espacio entre esta serie con Prc, en adición a tal observación la descripción

original de *Myctophum oculateum* (ahora *T. oculateus*) no cuenta con mención de dicho espacio entre estas series del pedúnculo caudal, al grado de describir a todos estos fotóforos como parte de un solo grupo (Garman, 1899). Esta variación intraespecífica en algunos órganos luminosos se ha documentado en otros géneros de la familia (e.g., *Lampanyctus*) y no representa algún valor taxonómico (Nafpaktitis *et al.*, 1977; Hulley, 1986).

De acuerdo con lo observado aquí con los caracteres óseos y al reconocimiento de tres formas de *Triphoturus*, es posible expresar que los fotóforos como caracteres anatómicos externos no son factores discriminantes entre *T. oculateus* y *T. mexicanus*. Algo similar sucede en otros géneros como *Nanobranchium*, donde el patrón de fotóforos de *N. gibbsi* es idéntico o muy similar al patrón que presentan *N. nigrum* y *N. atrum*, sin embargo, difiere de las anteriores de manera consistente en estructuras anatómicas internas como el número de branquiespinas presentes en el primer arco branquial y en el número de parches dentados de la región inferior del segundo arco branquial (Zahuranec, 2000).

Por otro lado, en *T. nigrescens* se observó variación en la posición de los órganos subpectorales entre algunos ejemplares de los océanos Índico y Pacífico occidental, donde el segundo órgano subpectoral (PVO<sub>2</sub>) se puede encontrar detrás de la vertical con el PVO<sub>1</sub>, lo anterior contrasta con descripciones para la especie sinónima *T. microchir*, donde el PVO<sub>1</sub> se encuentra directamente por debajo del PVO<sub>2</sub> (Masuda *et al.*, 1984); otras pequeñas diferencias en las series VO, SAO y Prc han sido documentadas, sin embargo no son consideradas de valor taxonómico (Hulley 1986). Un punto hasta ahora no registrado para *T. nigrescens* es la presencia de una aleta pectoral alargada en algunos ejemplares del Pacífico occidental, la cual supera la base de la aleta pélvica debido a la prolongación de los radios superiores.

Las características anatómicas internas (huesos) y externas (fotóforos) revisadas en el presente estudio para las especies del género *Triphoturus*, apuntan a una mayor afinidad filogenética entre las especies *T. mexicanus* y *T. oculateus*, apartando de manera clara de estas dos a *T. nigrescens*. Del mismo modo, esta

idea se apoya en la similitud observada en particularidades a nivel larval y de distribución (Wisner, 1974; Hulley, 1986; Rodríguez-Graña *et al.*, 2004; Evseenko, 2008). Sin embargo resulta necesario la realización de un estudio con enfoque filogenético que muestre la historia evolutiva existente entre este grupo de especies.

## CONCLUSIONES

- La disposición y morfología de los elementos óseos y cartilagosos encontrados en las especies de *Triphoturus* spp., corresponden a una configuración típica del orden de los Myctophiformes.
- Los elementos óseos permiten reconocer tres formas distintas de *Triphoturus* spp.
- La anatomía esquelética de *T. nigrescens* se caracteriza por una ventana pineal reducida en comparación con las otras especies del género, la ausencia de un foramen en los ceratohiales, el tamaño de los procesos anterior y dorsal del urohial, la morfología del opérculo y del cartílago pélvico, las placas medias en las espinas neurales y hemales de los últimos centros preurales, la distancia entre los cartílagos medios caudales y la separación de los seis hipurales.
- Las estructuras óseas que diferencian a *T. mexicanus* son la presencia en ejemplares pequeños, de un foramen en el ceratohial, la morfología del urohial, expansiones de las espinas hemales de los últimos centros preurales sin forámenes y un parahipural sin foramen.
- El esqueleto de *T. oculeus* presenta como rasgos característicos la presencia de un domo y una ventana pineal grande, un área dentada en el mesopterigoides en forma de bisturí, el desarrollo de forámenes en las expansiones de las espinas hemales de los últimos centros preurales y la presencia de un foramen conspicuo en el parahipural.
- *Triphoturus mexicanus* de la región de la Corriente de California presenta un número vertebral (34-36) diferente al de aquellos recolectados en el Golfo de California (32); no obstante, no presentan diferencias significativas en la distribución, forma, tamaño, punto de inserción y número de los elementos del esqueleto caudal axial o cefálico; por lo tanto no presentan condiciones que permitan separarlos como entidades independientes a nivel de especie o subespecie.

- La distribución de fotóforos no son caracteres útiles para la discriminación entre *T. mexicanus* y *T. oculus*.
- La nomenclatura del primer hipural cambia por el término de parahipural.
- El esqueleto caudal de *Triphoturus* spp. posee un máximo de seis hipurales. Del mismo modo, seis es el mayor número de hipurales que presenta la familia Myctophidae.

## **RECOMENDACIONES**

Con la información generada en el presente estudio y aunada a la existente en la literatura, resulta necesario revisar el estatus taxonómico de las especies del genero *Triphoturus*.

Las ligeras variaciones morfológicas en algunos elementos óseos, así como el numero bimodal de vértebras encontrado en distintas cuencas de distribución de *T. mexicanus*, sugieren realizar estudios que contemplen aspectos biogeograficos que ayuden en un futuro al entendimiento y buen manejo de esta especie.

- Afanasyev, K.I., Bekker, B.E. y Fetisov, A.N. 1990. Electrophoretic investigations of the isozymes of three species of the family Myctophidae. *Journal of Ichthyology*, **30** (1): 28-37.
- Badcock, J. y Araujo, T. M. H. 1988. On the significance of variation in a warm water cosmopolitan species. Nominally *Ceratoscopelus warmingii* (Pisces, Myctophidae). *Bulletin of Marine Science*, **42**: 16-43.
- Barceló-Márquez, A. 1998. Osteología de *Diapterus rhombeus* (Valenciennes, 1830) (Pisces:Gerreidae). Tesis profesional de Licenciatura. Universidad de Oriente, 99 p.
- Barnett, M.A. 1975. Studies on the patterns of distribution of mesopelagic fish faunal assemblages in the Central Pacific and their temporal persistence in the gyres. Tesis profesional de Doctorado. Scripps Institution of Oceanography, Universidad de California, 145 p.
- Bolin, R.L. 1939. A review of the myctophid fishes of the Pacific coast of the United States and of lower California. *Stanford Ichthyological Bulletin*, **1**(4): 89-156.
- Bouck, L. y Thistle, D. 1998. A computer-assited method for producing illustrations for taxonomic descriptions. *Vie et Milieu*, **49** (2/3) : 101-105.
- Brauer, A. 1906. Die Tiefsee-Fische. I. Systematischer Teil. In C. Chun. Wissenschaftl. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition 'Valdivia', 1898-99. *Jena*, **15**: 1-432.
- Castro-Aguirre, J.L., Ruiz-Campos, G. y Balart, E.F. 2002. A new species of the genus *Lile* (Clupeiformes:Clupeidae) of the eastern tropical pacific. *Bulletin of the Soutern California Academy of Sciences*, **101**(1):1-12.
- Catul, V., - Gauns, M. y Karuppasamy, P. K. 2011. A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Rev Fish Biol Fisheries*, **21**:339–354.

- Chirichigno, N.F. y Vélez J. 1998. *Clave para identificar los peces marinos del Perú*, 2da. Edición. Instituto del Mar del Perú, Perú. 496 pp.
- Deli Antoni, M.Y., González, M. y Díaz de Astarloa, J.M. 2008. Análisis de la morfología ósea de peces de la laguna costera Mar Chiquita, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, **43**(2): 355-380.
- Eveling, A.W., Cailliet, G.M., Ibarra, R.M., Dewitt, F.A. y Brown D.W. 1970. Pelagic communities and sound scattering off Santa Barbara, California. *In: Proceedings of an International Symposium on Biological Sound scattering in the Ocean* (ed. G. B. Farguhar). Maury Center Ocean Science, E.U.A. 5 1-19 pp.
- Evseenko, S.A. 2008. On the morphology of the early life history stages of lanternfish genus *Triphoturus* (Myctophidae) and distribution of *T. oculum* larvae in southeastern waters of the Pacific ocean, *Journal of Ichthyology*, **48** (2): 231-245.
- Fraser, T.H. 1968. Comparative osteology of the Atlantic snooks (Pisces, *Centropomus*). *Copeia*, **3**: 433-460.
- Fraser-Brunner, A. 1949. A classification of the family Myctophidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **188**:1019-1106.
- Fujita, K. 1989. Nomenclature of cartilaginous elements in the caudal skeleton of teleostean fishes. *Japanese Journal of Ichthyology*, **36** (1): 22-29.
- Funes-Rodríguez, R., Hinojosa-Medina, A., Aceves-Medina, G., Jiménez-Rosemberg, S. y Bautista-Romero, J. 2006. Influences of El Niño on assemblages of mesopelagic fish larvae along the Pacific coast of Baja California Sur. *Fisheries Oceanography*, **15** (3): 244-255.
- Funes-Rodríguez, R., Zárata-Villafranco, A., Hinojosa-Medina, A., González-Armas, R. y Hernández-Trujillo, S. 2011. Mesopelagic fish larval assemblages during El Niño-southern oscillation (1997–2001) in the southern part of the California Current. *Fisheries Oceanography*, **20** (4): 329–346.
- Garman, S. 1899. The Fishes. *In: Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, Central and South America and off the Galapagos Islands by the U. S.*

- Fish Commission steamer "Albatross," during 1891. No. XXVI. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, **24**: 1-431 pp.
- Gjosæter, J. y Kawaguchi, K. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO. Fisheries Technical Paper*, 193 pp.
- Gosline, W.A. 1961. The perciform caudal skeleton. *Copeia*, **3**: 265-270.
- Greenwood, P.H., Rosen, D.E., Weitzman, S.H. y Myers, G.S. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **131**: 341-455.
- Gregory, W.K. 1933. *Fish Skulls: A study of the evolution of natural mechanisms*. 23(2). Transactions of American Philosophical Society. E.U.A. 75-481pp.
- Hulley, P.A. 1986. A taxonomic review of the lanternfish genus *Triphoturus* Fraser-Brunner, 1949 (Myctophidae, Osteichthyes), *Annals of the South African Museum*, **97** (4): 71-95.
- Hulley, P.A. 1990. *Fishes*, Weldon Owen. USA. 240 pp.
- Imsad, S. 1981. Comparison of the food of *Triphoturus mexicanus* and *T. nigrescens*, two lanternfishes of the Pacific ocean, *Marine Biology* **63**: 87-100.
- Johnson, G.D. 1975. The procurrent spur: and undescribed perciform caudal character and its phylogenetic implications. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, **121**: 1-23.
- Johnson, G.D. y Patterson, C. 1993. Percomorph phylogeny: a survey of acanthomorphs and a new propose. *Bulletin of Marine Science*, **52**: 554-626.
- Johnson, R.K. 1986. Polytypy, boundary zones and the place of broadly-distributed species in mesopelagic zoogeography. *in Pelagic biogeography*. Unesco technical papers in marine science 49, Unesco.156-165 pp.
- Kendall, A.W. Jr. 1976. Predorsal and associated bones in serranil and grammistid fishes. *Bulletin of Marine Science*, **26**: 585-592.
- Kusaka, T. 1974. *The urohyal of fishes*. University of Tokyo Press, Japón, 320pp.
- Lauder, G.V. y Liem, K.F. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **150**: 95-197.

- Lavenberg, J.R. y Fitch, J.E. 1966. Annotated List of Collected by Midwater Trawl in the Gulf of California, March-April 1964. *Los Angeles County Museum of Natural History*, **52** (2): 92-110.
- Loeb, V.J. y. Rojas O. 1988. Interannual variation of ichthyoplankton composition and abundance relations off northern Chile, 1964-83. *Fishery Bulletin*, **86**(1):1-24.
- Mabee, P.M., Crotwell, P.L., Bird, N.C. y Burke, A.C. 2002. Evolution of Median Fin Modules in the Axial Skeleton of Fishes. *Journal of Experimental Zoology (molecular development evolution)*, **294**: 77-90.
- Masuda, H., Amaoka, K., Araga, C., Uyeno, T., Yoshino, T. 1984. *The Fishes of the Japanese Archipelago*. Tokai University Press, Japón. 437pp.
- Matsuoka, M. e Iwai, T. 1983. Adipose fin cartilage found in some teleostean fishes. *Japanese Journal of Ichthyology*, **30**(1): 37-46.
- McNulty, J.A. 1976. Comparative Study of the Pineal Complex in the Deep-Sea Fishes *Bathylagus Wesethi* and *Nezumia liolepis*. *Cell and Tissue Research*, **172**: 205-225.
- Miyake, T. y Uyeno, T. 1987. The urodermals in lanternfish family Myctophidae (Pisces: Myctophiformes). *Copeia*, **1**: 176-181.
- Moser, H.G. 1996. *The early stages of fishes in the California Current region. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Atlas No. 33*. Allen Press, E.U.A. 1505 pp.
- Moser, H.G. y Ahlstrom, E.H. 1974. Role of larval stages in systematic investigations of marine teleosts. The Myctophidae, a case study. *Fishery Bulletin of the National Oceanic and Atmospheric Administration*, **72** (2): 391-413.
- Nafpaktitis, B.G. 1973. A review of the lanternfishes (family Myctophidae) described by A. Vedel Taning. *Dana Report* **83**:1-46.
- Nafpaktitis, B.G. y Nafpaktitis, M. 1969. Lanternfishes (family Myctophidae) collected during cruises 3 & 6 of the R-V Anton Brunn in the Indian Ocean. *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County*. SCI. **5**:1-79.
- Nafpaktitis, B.G., Backus, R. H., Craddock, J. E., Haedrich, R. L., Robison, B. H. y Karnella, C. 1977. Family Myctophidae. *In: Fishes of the western North Atlantic. Memoir Sears Foundation Marine Research*, **7**: 13-265.

- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world*, 4ta. Edición. John Wiley, E.U.A. 601 pp.
- Nelson, J.S., Shultze H.P. y Wilson M.V.H. 2010. *Origin and phylogenetic interrelationships of teleosts*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Alemania. 182pp.
- Niass, F. y Ozawa T. 2000. Morphological differences between North Pacific and Atlantic specimens of *Lampadena anomala* (Family Myctophidae). *Ichthyological Research*, **47**(3): 299-302
- Nybelin, O. 1963. Zur Morphologie und terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier. *Arkiv for zoology*, **15**(35): 485-516.
- Nybelin, O. 1973. Comments in the caudal skeleton of actinopterygians. *In: Interrelationships of fishes*. (eds. P.H. Greenwood, R.S. Miles, and C. Patterson,), Academic Press, U.S.A. 369-373 pp.
- Ozawa, T., Fuji K., y Kawaguchi, K. 1977. Feeding chronology of the vertically migrating gonostomatid fish, *Vinciguerria nimbaria* (Jordan and Williams), off southern Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, **33**: 320-327.
- Pakhomov, E.A., Perissinotto, R. y McQuaid, C.D. 1996. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, **134**: 1-14.
- Paxton, J.R. 1967. A distributional analysis for the lanternfishes (Family Myctophidae) of the San Pedro basin, California. *Copeia*, **2**: 422-440.
- Paxton, J.R. 1972. Osteology and relationships of the lanternfishes (Family Myctophidae). *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County*, **13**: 1-81.
- Paxton, J.R. Ahlstrom, E.H. y Moser, H.G. 1984. Myctophidae: Relationships. *In: Ontogeny and Systematics of fishes* (eds. H.G. Moser, Richards W.J., Cohen D.M., Fahay M.P., Kendall, Jr A.W. and S.L. Richardson). American Society of Ichthyologists and Herpetologists, E.U.A. 239-244 pp.
- Potthoff, T. 1975. Development and structure of the caudal complex, the vertebral column, and the pterygiophores in the blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*, Pisces, Scombridae). *Bulletin of Marine Science*, **25**: 205-231.
- Potthoff, T. 1984. Clearing and Staining Techniques. *In: Ontogeny and Systematics of fishes* (eds. H.G. Moser, Richards W.J., Cohen D.M., Fahay M.P., Kendall, Jr

- A.W. and S.L. Richardson). *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*. E.U.A. 35-37 pp.
- Rainwater, C.L. 1975. An ecological study of midwater fishes in Santa Catalina basin off southern California, using cluster analysis, Tesis profesional de Doctorado. Universidad del Sur de California, 159 p.
- Randall, A. J., Farrell, A.P. y Randall, D. J. 1997. *Deep-Sea Fishes*. Academic Press Inc, E.U.A. 388 pp.
- Regan, C.T. 1911. The anatomy and classification of the teleostean fishes of the order Iniomii. *Annals and magazine of Natural.History*, **7** (8): 120-133.
- Robison, B.H. 1972. Distribution of the midwater fishes of the Gulf of California. *Copeia*, (3): 448-461.
- Rodríguez-Graña, L. y Castro, L.R. 2000. Estudios en ecología de larvas de mictófidios (Pisces, Myctophidae): una propuesta para nuevas líneas de investigación en la corriente de Humboldt. *Gayana*, **64**: 21-20.
- Rodríguez-Graña, L., Herrera, G., Herrera, L. y Castro, L.R. 2004. Divergence of two forms of *Triphoturus* in the eastern Pacific based on mtDNA cytochrome *b* gene sequences and larval morphology. *Journal of Fish Biology*, **64**: 1455-1461.
- Rojo, A.L. 1991. *Dictionary of evolutionary fish osteology*. CRC Press, E.U.A. 273 pp.
- Sanchez-Velasco, L., Jimenez-Rosenberg, S.P.A. y Lavín, M.F. 2007. Vertical distribution of fish larvae and its relation to water column structure in the southwestern Gulf of California. *Pacific Science*, **61**(4): 533-548.
- Shultze, H.P. y Arratia, G. 1989. The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii: Osteichthyes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **97**(3): 189-231.
- Silva-Segundo, C. A., Brito-Chavarria, M., Balart, E. F., Barriga-Sosa, I. A., Rojas-Esquivel, R., Roldán, M.I., Murugan, G. y García-De León, F.J. 2010. Clarifying the taxonomic status of *Merluccius* spp. in the northeastern Pacific: a combined morphological and molecular approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, DOI 10.1007/s11160-010-9166-6.
- Springer, V.G. y Smith-Vaniz, W.F. 2008. Supraneural and pterygiophore insertion patterns in carangid fishes, with description of a new Eocene carangid tribe,

- Paratrachinotini, and a survey of an anterior anal-fin pterygiophore insertion patterns in Acanthomorpha. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, **16**(1): 1-73.
- Stiassny, M.L.J. 1996. Basal ctenosquamate relationships and the interrelationships of the myctophiform (scopelomorph) fishes. *In: Interrelationships of Fishes* (eds. M.L.J. Stiassny, Parenti, L.R. and G.D. Johnson). Academic Press, E.U.A. 405-426 pp.
- Taylor, W.R. 1967. An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. *Proceedings of U.S. National Museum*, **122**: 1-17.
- Tyler, J.C. 1983. Osteology, phylogeny and higher classification of the fishes of the order Plectognathi (Tetraodontiformes). *NOAA Technical Report. NMFS Circulation*. 434- 422.
- Valinassab, T., Pierce, G. J. y Johannesson, K. 2007. Lantern fish (*Benthoosema pterotum*) resources as a target for commercial exploitation in the Oman Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, **23**: 573–577.
- Wisner, R.L. 1974. The taxonomy and distribution of lanternfishes (family Myctophidae) on the eastern Pacific Ocean. *US Navy Ocean Research and Development Activity Report*, **3**: 1-229.
- Yáñez-Arancibia, A. y Ruiz, J.L. 1977. Osteología de *Anchoa parva* (Meek & Hildebrand) y su discusión comparada con seis especies de la familia. (Pisces: Engraulidae). *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología UNAM*, **5** (1): 7-26.
- Zahuranec, B.J. 2000. Zoogeography and systematics of the lanternfishes of the genus *Nannobranchium* (Myctophidae: Lampanyctini). *Smithsonian Contribution to Zoology*, **607**: 1-69.

**ANEXO A.-** Listado de los principales caracteres óseos examinados en los ejemplares transparentados de *Triphoturus* spp.

1. Foramen en la osificación secundaria de la espina hemal del segundo centro preural.
2. Foramen ventral de los hipurales más grande.
3. Foramen en la osificación secundaria del parahipural.
4. Costillas intermusculares delgadas.
5. Primer epural más desarrollado que los demás.
6. Hipurales fusionados.
7. Osificación secundaria en la parte superior del hipural 2 (1+2).
8. Base de la espina neural del tercer centro preural expandida.
9. Base de la espina neural del cuarto centro preural expandida.
10. Espina neural del cuarto centro preural con incremento óseo.
11. Base de la espina hemal del cuarto centro preural expandida.
12. Espina hemal del cuarto centro preural con incremento óseo.
13. Superficie ventral del posttemporal expandida.
14. Proceso articular en la parte inferior de la primer vértebra.
15. Primer pterigióforo dorsal bifurcado.
16. Segundo predorsal retorcido.
17. Tercer predorsal con un ensanchamiento en la parte superior.
18. Arco inferior del coracoides delgado.
19. Puente de la osificación isquial libre.

20. Puente de la osificación isquial cubierto a la mitad por la osificación de la placa púbrica.
21. Puente de la osificación isquial cubierto hasta su ápice por la osificación de la placa púbrica.
22. Cartílago isquial ensanchado los últimos 2/3.
23. Cartílago isquial ligeramente ensanchado en su ápice.
24. Postcleitro superior rectangular.
25. Postcleitro inferior alargado.
26. Postcleitro superior e inferior ensanchado desde la parte superior de la escapula hasta el borde posterior de la misma.
27. Postcleitro superior en dirección a la parte anterior del cuerpo.
28. Postcleitro inferior curvo
29. Postcleitro superior ensanchado desde su origen hasta una altura poco por debajo de los huesos de radios pectorales.
30. hueso extraescapular amorfo.
31. hueso extraescapular grande y de forma triangular.
32. foramen en el escapular.
33. Ensanchamiento en la parte media del supracleitro
34. Ensanchamiento en todo el eje del supracleitro.
35. Porción ventral del post temporal alargada y delgada con ligero ensanchamiento en la base.
36. Nódulos óseos en los huesos.
37. Borde exterior de los palatinos liso.
38. Borde exterior de los palatinos ondulado.
39. Forma del área dentada mesopterigoides ovalada con el extremo posterior reducido
40. Forma del área dentada del mesopterigoides como bisturí (ensanchado en la primera mitad y después reducido).
41. Dientes mesopterigoideos pequeños.
42. Dientes mesopterigoideos muy pequeños.
43. Área dentada del vómer extensa.

44. Área dentada del vómer reducida.
45. Primer faringobranquial en forma de pulgar.
46. Segundo faringobranquial de forma sigmoidea.
47. Cuarto faringobranquial mas ancho que alto.
48. Dientes del tercer y cuarto faringobranquial grandes.
49. Dientes de la cara interna de la placa dentaria del quinto ceratobranquial muy grandes.
50. Altura del primer basibranquial es un tercio o menos del largo del segundo basibranquial.
51. Altura del primer basibranquial es un cuarto del largo del segundo basibranquial.
52. Placa dentaria de los basibranquiales continua.
53. Placa dentaria de los basibranquiales dividida.
54. Fin de la placa dentaria de los basibranquiales en el segundo basibranquial.
55. Articulación del urohial con el 3er hipobranquial alta.
56. Tercer hipobranquial en forma de gancho.
57. En vista ventral del urohial un ligero ensanchamiento en la parte media en la base de porción anterior.
58. Las dos proyecciones anteriores del urohial ampliamente separadas hasta la mitad o cerca de la base de la región anterior del hueso o unidas por una delgada capa de hueso.
59. Proyecciones de la parte anterior del urohial cortas.
60. Proyecciones de la parte anterior del urohial alargadas.
61. Región anterior del urohial a la mitad o más larga que la posterior.
62. Región anterior del urohial 1/3 de la longitud total.
63. Región anterior del urohial más corta que la mitad.
64. Ala inferior del urohial muy ensanchada.
65. Ala inferior del urohial poco ensanchada.

66. Trabécula intermedia del opérculo en línea recta.

67. Trabécula intermedia del opérculo apuntando hacia arriba.

68. Trabécula intermedia del opérculo apuntando hacia abajo.

69. Trabécula inferior del opérculo más grande que la trabécula intermedia.

70. Borde superior del subopérculo muy por encima de la cintura escapular.

71. Foramen pequeño en el ceratohial.

72. Proyección en la región ventral del ceratohial.

73. Circumorbita 2 largo (3/4 del 1 circumorbita).

74. Últimos dientes del dentario curvos.

75. Últimos dientes del dentario en forma de espada.

76. Quilla rostral o proceso en el etmoides alto.

77. Cresta del etmoides larga.

78. Ventana pineal extensa.

79. Ventana pineal pequeña.

80. Hembra.

**ANEXO B.-** Relación de presencia y ausencia los principales caracteres óseos revisados. Números del 1 al 80 en la fila superior corresponden al número de carácter en el anexo A. presencia (X), carácter no distinguible (0) y ausencia (Espacio libre).

No. DE CATALOGO	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40			
CICIMAR-CI 2473 1		x		x	x	x		x		x		x		x	0	0	0	0		x		0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x		x		x		x			
CICIMAR-CI 2473 2		x	x	x	x	x	x	x		x		x	0	x	0	0	0	0		x		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x		0		0	0	x			
CICIMAR-CI 2473 3	0	x		0	0	x		x		0		0	x	0	0	0	0	0	x			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x		0	0	0	0		
CICIMAR-CI 2473 4	x	x		x	x	x		x				0	x	0	0	0	0	0	x			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x			
CICIMAR-CI 2473 5		x		x	x	x		x		x		x	x	x	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	0	0	0			x		x		
CICIMAR-CI 2478 1		x		x						x		x	x			x	x		x		x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x		x		x			
CICIMAR-CI 2478 2		x	x	x	x								x	x		x	x	x	x			0	0	x	x		x	x	0	0	0	x	x		x		x		x		x		
CICIMAR-CI 2478 3		x		x	x			x					x	x		x	x	x	x				x	x	x		x	x		0	0	x	x		x	x		x	x		x		
CICIMAR-CI 2478 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	x			x	x	x				x	x	x	x		x	x	0	0	x	x		x	x		x	x		x	
CICIMAR-CI 2478 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		x	x	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CICIMAR-CI 2478 6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CICIMAR-CI 2478 7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CICIMAR-CI 2478 8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	x	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CICIMAR-CI 2565 1	x	x	x										x	x	x	x		x		x		0	0	x	x		x	x		x		x		x	x	x	x		x		x		
CICIMAR-CI 2565 2		x	x	x			x						x	x			x	x		x		x		x	x		x	x		0	0	x	x		x				x	x		x	
CICIMAR-CI 2565 3		x		x						x			x	x	x	x	x	x	x			x		x	x		x	x		x		x		x	x		x		x		x		
CICIMAR-CI 2624 1	x	x	x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	x	0	x		x		0	0	x	x	x		0	x	0	0	x		x	x	x	x		x		x		
CICIMAR-CI 2624 2		x		x	x	x		x		x		x	x	x	0	0	0	0		x		0	0	x	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	
CICIMAR-CI 2624 3		x		x	x	x		x		x		x	x	x	0	0	0	0	x			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	
CICIMAR-CI 2624 4		x	x	x	x	x		x					x	x		x	0	0	x			0	0	x	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	
CICIMAR-CI 2627 1	x	x		x	x	x						x	x	x		0	0		0	0	0	0	0	0	x	x	x		0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x		
CICIMAR-CI 2627 2		x		x	x	x		x		x		x	x	x	0	x	x	0			x		x	0	0	0	0	0	0	0	x		0	x		x				x	x		
CICIMAR-CI 2627 3	x	x		x	x	x	x						x		x	x	x		x				x	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	
CICIMAR-CI 2627 4	x	x	x	x	x	x		x					x	x	0	0	0	x		x			x	x	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	
CICIMAR-CI 2628 1		x	x	x	x	x	x	x					x	x	0	0	0	0		x		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	
CICIMAR-CI 2628 2	0	0	0	x	0		0	0	0	0	0	0	x	0	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	x	0	0	x	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x
CICIMAR-CI 2628 3	0	x	0	x	x		0	x	0			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	x	0	x	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x
CICIMAR-CI 2645 1	x	x		x	x	x	x	x					x	x	x	x	x	x		x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x		x		x	
CICIMAR-CI 2646 1		x		x	x			x					x	x	x	x	x	x		x				x	x		x	x	x	0	0	x		x	x		x	x		x		x	
CICIMAR-CI 2646 2		x		x									x	x		0	x	0	x			x		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	
CICIMAR-CI 2647 1	x	x			x			x		x		x	x	x	x	x				x				x	x	x	x	x			x	x			x	x			x		x		x
CICIMAR-CI 2647 2		x		x	x		x			x		x	x	x	x	x				x			x		x	x		x	x		x		x	x		x	x			x		x	
CICIMAR-CI 2665 1		x		x	x			x				x	x	x	x	x	x	x	x					x	x	x	x	x	x	x	0	0	x		x	x	x		x		x		x
CICIMAR-CI 2665 2	x	x			x	x	x	x					x	x	x	x	x	x		x				x	x	x	x	x	0	0		x	x	x		x		x			x		x
CICIMAR-CI 2665 3		x	x	x	x	x		x				x	x	x	x	x	x	x		x				x	x	x		x	x		x		x	x		x	x		x		x		x

ANEXO B.- Continuación

42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	No. DE CATALOGO						
x		x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x		x	x				x	0	0	0	0		x	x	0	x		x	x	0	0	0	CICIMAR-CI 2473 1						
x	0	0	x	x	x	x	x	0	0	x		x	x	x	x	x		x	0	0	0		x	0	0	0	0	0	x	x	0	x		0	0	0	0	0	CICIMAR-CI 2473 2						
0	0	0	x	x	x	x	x	0	0	x		x	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x		0	0	0	0	0	CICIMAR-CI 2473 3						
x	0	0	x	x	x	x	x	0	0		x	x	x	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x		0	0	0	0	0	CICIMAR-CI 2473 4						
x		x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x		x	x				x	0	0	0	0	0	0	x	x	0	x		0	0	0	0	0	CICIMAR-CI 2473 5					
x	x		x	x	x	x	x		x		x	x		x	x		x		x			x				x			x	x	x			x	x		x		CICIMAR-CI 2478 1						
x	x		x	x	x	x	x		x	x		x		x	x	x	x		x			x			x				x	0	x			x	x		0		CICIMAR-CI 2478 2						
x		x	x	x	x	x	x		x		x	x		x	x		x		x			x		x				0		x	0		x		x	x		x		CICIMAR-CI 2478 3					
x	x		x	x	x	x	x	x		x	x		x	x		x	x		x			x		x				x	x	0		x		x	x		x		CICIMAR-CI 2478 4						
0	x	0	0	x	0	x	x	0	0	0	x	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	x	0	x	0	0	0	x	0	0	CICIMAR-CI 2478 5					
0	0	x	0	x	0	x	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	CICIMAR-CI 2478 6					
0	0	x	x	x	0	x	x	0	0	0	x	x		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	CICIMAR-CI 2478 7					
0	0	x	x	x	0	x	x	0	0	0	x	x		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	CICIMAR-CI 2478 8				
		x	x	x	x	x	x	x			x	x		x		x	x		x			x		0	0	0	0	0	0	x	x	0		x		x	x		x		CICIMAR-CI 2565 1				
x		x	x	x	x	x	x		x		x	x		x	x		x		x			x				x		0		x	0	x			x	x		x		CICIMAR-CI 2565 2					
x		x	x	x	x	x	x		x	x		x		x	x		x		x			x				x			x	x	0		x					x		CICIMAR-CI 2565 3					
x		x	x	x	x	x	x		x		x	x		x		x			x			x	x				0	x	x	0	x			x	x	x		0		CICIMAR-CI 2624 1					
x		x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x		x	x			x		x			x	0		x	0	x			x	x	x		x		CICIMAR-CI 2624 2				
x		x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x		x	x			x	x				0	x	x	x	x			x	x		0		0		CICIMAR-CI 2624 3				
x		x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x		x		x			x	x				0	x	x	0	x					x		0		0		CICIMAR-CI 2624 4			
x	x		x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	0	x	x	0	x		0	0	x		x		CICIMAR-CI 2627 1			
x	0	0	x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	x		x	x			x				x	0	0	x	x	0	x			0	0	0	0	0	x		CICIMAR-CI 2627 2			
x	0	0	x	x	0	x	x		x	x		x	x	x	x	x		x	x			x				x	x	0	x	x	0	x			0	0	0	0	0	x		CICIMAR-CI 2627 3			
x	0	0	0	0	0	x	x	x		x		x	x	x	x	x		x	x			x				x	x	0	x	x	0	x			0	0	x		0	0	0	CICIMAR-CI 2627 4			
	x	x	x	x	x	x	x		x	x		x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	x	0	x		0	0	x		x		CICIMAR-CI 2628 1		
	x	x	x	x	x	x	x		x	x		x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	x	0	x		0	0	x		x		CICIMAR-CI 2628 2		
x		x	0	x	x	x	x	x		x		x	x	x	0	0		x	x			x		0	0	0	0	0	0	x	0	x			0	0	x		x		CICIMAR-CI 2628 3				
x		x	x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x			x	x			x	x						x	x	x	x					x		x		CICIMAR-CI 2645 1				
	x		x	x	x	x	x	x			x	x		x				x				x					x	0		x	0	x				x	x		0		0		CICIMAR-CI 2646 1		
x		x	x	x	x	x	x		x		x	x		x	x			x	x			x				x	0	0		x	0	x				x	x				0		CICIMAR-CI 2646 2		
	0	0	x	x	x	x	x		x		x	x		x	x		x		x			x			x			0		x	x			x	x	x		x	x	x		0		CICIMAR-CI 2647 1	
x		x	x	x	x	x	x		x	x			x	x		x		x				x				x				x	x	x	x			x	x		x	0		0		CICIMAR-CI 2647 2	
x		x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	x	x		x	x			x	x				x	x	x	x	x	x						x	x		0		0		CICIMAR-CI 2665 1
x		x	x	x	x	x	x		x	x		x	x		x	x		x	x			x	x				x	0		x	x	x				x	x		0		0		0		CICIMAR-CI 2665 2
x	x		x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x		x		x			x	x				0	x	x	x			x	x	x		x	x	x		0		0		CICIMAR-CI 2665 3

**ANEXO B.- Continuación**

No. DE CATALOGO	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40							
SIO 5-156 1	x	x	x	x	x	x		x		x		x		x	x	x	x	x	0		0	0	0	x	x	x			x	x		x	x		x		x			x							
SIO 5-156 2	x	x		x	x	x		x		x		x		x	x	x	x	x	0		0			x	x	x		x		x		x						x			x						
SIO 52-367 1	x	x	x	x	x	x		x		x			x	x		x	x	x		x		0	0	x	x	x	x		x		x	x	x		x				x			x					
SIO 52-367 2	x	x		x	x	x	x	x	x	x			x	x		x	x	x		x		0	0	x	x	x	x		x	x		x	x		x	x		x	x	x			x				
SIO 52-367 3	x	x			x	x		x		x		x	0	x	x	0	x	x		x			x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	x		0			x				x				
SIO 52-372 1	x	x		x	x	x		x	x	x			x	x	0	x	0	x		x		x		x	0	0	x	0	0	x		x	x		x					x			x				
SIO 52-372 2	x	x	x	x	x	x		x				x	x	x	x	x	x	x			x	x		x	x	x	x	x	x	x	x		x	x		x	x		x	x		x			x		
SIO 52-372 3	x	x	x	x	x	x		x		x		x	x	x		x	x	x			x	x		x	x	x		0	x	x		x	x		x			x			x				x		
SIO 52-372 4	x	x	x	x	0	x	0	x	x	x			x	x	x	x	x	x	x			x		x	x	0			x	0		x	x		x			x			x				x		
SIO 52-404 1	x	x	x	x	x	x		x		x		x	0	x	0	0	0	x		x			x	x	x	0		x	0	0	0	0	x		x			x			x				x		
SIO 52-404 2		x		x	x	x		x		x		x	x	x			0	x		x			x	x	x	x			x		x	x	x		x			x			x					x	
SIO 52-404 3	x	x	x	x	x	x		x					x	x		x	x	x		x		0	0	x	x	x		x	x	0	0	x	x		x			x			x				x		
SIO 52-404 4	x	x		x	x	x		x	x	x			x	x		x	x				x		x	x	x	0	x		0	0	0	x	x		x			x	x	x						x	
SIO 52-409 1	x	x	x	x	x	x	x	x		x		x	x	x		x		x		x		0	0	x	0	x		x	x	x		x	x		x	x		x	x	x					x		
SIO 52-409 2		x		x	x	x		x					x	x	x	x	x	x			x			x	x	x		x	x	0	0	x	x		x			x				x				x	
SIO 52-409 3	x	x	x	x	x	x	x	x		x			x	x		x	x	x		x			x	x	x	0		x	0	0	0	x	x		x			x			0	0					x
SIO 52-409 4	x	x	x	x	x	x							x	x		x	x	x		x		x		x	x	x	x		x	x		x	x		x			x								x	

**ANEXO B.- Continuación**

41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	No. DE CATALOGO			
	x	x		x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	x		x			x	x			x			x	x	x	x		x	x	x		0	SIO 5-156 1				
x			x	x	x				x				x	x		x	x			x			x								x	x				x	x	x		x	SIO 5-156 2		
	x	x		x	x	x	x	x		x	0	0	x	x	x	x			x	x			x		x			x	x		x	x		x	x	x		x	0	SIO 52-367 1			
	x	x		x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x			x	x			x	0	0	0	0	0	0	x	x	0		x	x	x	0	0	0	SIO 52-367 2		
	x		x	x	x	x	x	x	0	0	x		x	x	x	x	x			x	x			x	0	0	0	0	0	x	x	0	x		x	x	x		0	0	SIO 52-367 3		
	x	x		x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	x			x	x			x		x			0	0	x	x	0	x		0	0	x		0	SIO 52-372 1		
	x		x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x			x	x			x	0	0	0	0	0	0	x	x	x	x					x		0	SIO 52-372 2		
x		x		x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	x			x			x	x		x			x	0		x	x	x			x	x	x		0	SIO 52-372 3	
	x	x		x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x			x	x			x				x			x	x	0	x			0	x		0	SIO 52-372 4		
	x		x	x	x	x	x	x		x		x		x	x	x	x			x	x			x				x		0	x	x	0	x					x		x	SIO 52-404 1	
	x	x		x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	x			x	x			x	0	0	0	0			x	x		x			x	x		x	x	x	SIO 52-404 2
	x	x		x	x	x	x	x		x	x		x		x	x	x			x	x			x	0	0	0	0	0			x	x							x		0	SIO 52-404 3
x			x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x			x	x			x	x			0	0	x	x	0		x	0	0	x		x	x	x	SIO 52-404 4	
	x	x		x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x	0	0	0	0	0	0		x	0	0	0	0	0	x	x	0	x			x	x	x		0	SIO 52-409 1	
	x		x	x	x	x	x	x	x		x		x	x	x		0	0	0	0	0	0		x	0	0	0	0	0	x	x	0	x			x	x	x		0	SIO 52-409 2		
	x		x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x	x					x	0	0	0	0	0	0	x	x	x	x				0	x		x	SIO 52-409 3		
	x		x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x			x	x			x		x			0	0		x	x	x			x	x	x		0	SIO 52-409 4	

**ANEXO C.-** Datos generales de los números de catálogo de donde pertenecen los organismos procesados mediante la técnica de transparentación.

<b>No. catalogo</b>	<b>Localidad</b>	<b>No. transparentados</b>	<b>Longitud patrón (mm)</b>
CICIMAR-CI 2473	Costa Occidental B.C.S., México	5	57-65
CICIMAR-CI 2478	Costa Occidental B.C.S., México	8	62-80
CICIMAR-CI 2565	Costa Occidental B.C.S., México	3	65-78
CICIMAR-CI 2627	Golfo de California, México	4	50-54
CICIMAR-CI 2628	Golfo de California, México	3	54-67
CICIMAR-CI 2645	Costa Occidental B.C.S., México	1	69
CICIMAR-CI 2646	Costa Occidental B.C.S., México	2	68-74
CICIMAR-CI 2647	Costa Occidental B.C.S., México	2	84-93
CICIMAR-CI 2665	Costa Occidental B.C.S., México	3	62-69
SIO 05-156	Mar abierto frente a Perú	2	54-59
SIO 52-367	Mar abierto frente a Perú	3	64-68
SIO 52-372	Fuera de Perú	4	61-74
SIO 52-404	Isla San Cristóbal, fuera de Islas Galápagos, Ecuador	4	56-66
SIO 52-409	Aguas cercanas a islas Galápagos, Ecuador	4	59-72

**ANEXO D.-** Datos merísticos de las regiones axiales y caudales examinados en los ejemplares de *Triphoturus*. costillas preurales (CP), epurales (EP), espinas predorsales (PD), longitud patrón expresada en centímetros (LP), No. de catálogo del ejemplar, número total de fotóforos anales (AO), número total de vértebras (NV), pterigioforos intermedios de la aleta anal (PfmA), pterigioforos intermedios de la aleta dorsal (PfmD), radios anales (RA), radios caudales superiores (RCs), radios caudales inferiores (RCi), radios dorsales (RD), radios procurrentes superiores (RPs), radios procurrentes inferiores (Rpi) y vértebras precaudales+caudales (Pcdl+cdl).

Ejemplar	RCs	Rci	EP	RPs	Rpi	NV	Pcdl+ Cdl	RD	RA	PD	CP	PfmD	PfmA	LP	AO
CICIMAR-CI 2454 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2458 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2473 (1)	10	9	3	-	7	34	16+18	13	16	3	3-15	8	12	-	-
CICIMAR-CI 2473 (2)	10	9	3	4?	6	34	16-18	14	16	3	3-15	9	12	-	-
CICIMAR-CI 2473 (3)	9	7	3	-	-	34	16-18	-	-	3	3-15	10	11	-	-
CICIMAR-CI 2473 (4)	10	9	3	-	5	34	16-18	14	15	3	2-15	9	11	-	-
CICIMAR-CI 2473 (5)	10	9	3	6	6	34	16-18	14	15	3	3-16	9	11	-	-
CICIMAR-CI 2478 (1)	10	9	3	6	6	31	13+18	12	17	3	3-12	8	13	7.6	-
CICIMAR-CI 2478 (2)	10	9	3	-	-	31	13+18	13	16	3	3-13	10	13	7.7	-
CICIMAR-CI 2478 (3)	10	9	3	-	-	31	14+17	12	16	3	3-14	8	12	8	-
CICIMAR-CI 2478 (4)	-	-	-	-	-	29	13+16	-	-	3	3-13	8	-	-	-
CICIMAR-CI 2478 (5)	-	-	-	-	-	32	14+18	12	16	3	-	-	-	6.2	-
CICIMAR-CI 2478 (6)	-	-	-	-	-	32	13+19	-	-	-	-	-	-	-	-
CICIMAR-CI 2478 (7)	-	-	3	-	-	32	14+18	-	-	3	-	-	-	-	-
CICIMAR-CI 2478 (8)	-	-	3	-	-	32	14+18	-	-	3	-	-	-	-	-
CICIMAR-CI 2483 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2483 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2483 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2525 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2525 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
CICIMAR-CI 2525 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2525 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2525 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
CICIMAR-CI 2525 (6)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
CICIMAR-CI 2525 (7)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2525 (8)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
CICIMAR-CI 2525 (9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2525 (10)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2525 (11)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
CICIMAR-CI 2562 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2562 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2562 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2562 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
CICIMAR-CI 2562 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2562 (6)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2562 (7)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2562 (8)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2562 (9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2562 (10)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2562 (11)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2565 (1)	10	9	3	-	-	32	15+18	13	17	3	3-15	9	13	7.8	-
CICIMAR-CI 2565 (2)	10	9	3	7	7	32	14+18	14	18	3	3-14	9	14	6.5	-
CICIMAR-CI 2565 (3)	10	9	3	7	7	33	14+19	13	17	3	3-13	9	13	6.5	-
CICIMAR-CI 2624 (1)	10	9	3	7	7	32	15+17	14	15	3	-	9	11	4.7	10
CICIMAR-CI 2624 (2)	10	9	3	6	7	32	15+17	15	15	-	-	9	11	4.7	10
CICIMAR-CI 2624 (3)	10	9	3	7	7	32	15+17	14	15	-	-	9	10	4.1	10
CICIMAR-CI 2624 (4)	10	9	3	5	6	32	14+18	13	15	3	3-14	8	11	4.3	9
CICIMAR-CI 2624 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
CICIMAR-CI 2624 (6)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2624 (7)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8
CICIMAR-CI 2624 (8)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
CICIMAR-CI 2624 (9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2624 (10)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2624 (11)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2624 (12)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2624 (13)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2624 (14)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
CICIMAR-CI 2624 (15)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7

## Anexo D.- Continuación

Ejemplar	RCs	Rci	EP	RPs	Rpi	NV	Pcdl+ Cdl	RD	RA	PD	CP	PfmD	PfmA	LP	AO
CICIMAR-CI 2625 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2625 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2625 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
CICIMAR-CI 2625 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2625 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2625 (6)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
CICIMAR-CI 2625 (7)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2627 (1)	10	9	3	7	7	32	15+17	14	15	3	3-15	9	11	5.3	-
CICIMAR-CI 2627 (2)	10	9	3	7	7	32	15+17	14	15	3	3-15	9	11	5	-
CICIMAR-CI 2627 (3)	10	9	3	6	6	32	15+17	14	15	3	3-15	9	11	5.4	-
CICIMAR-CI 2627 (4)	10	9	3	7	7	32	15+17	13	15	3	3-15	8	11	5.2	-
CICIMAR-CI 2627 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2627 (6)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8
CICIMAR-CI 2627 (7)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8
CICIMAR-CI 2627 (8)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2627 (9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2627 (10)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
CICIMAR-CI 2627 (11)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2627 (12)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2627 (13)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
CICIMAR-CI 2627 (14)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
CICIMAR-CI 2627 (15)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2628 (1)	10	9	3	6	6	32	15+17	15	16	3	3-16	10	12	-	-
CICIMAR-CI 2628 (2)	10	9	3	6?	6	31	14+17	14	15	3	-	9	10	-	-
CICIMAR-CI 2628 (3)	10	9	3	6	6	31	15+16	13	14	3	3-15	9	10	-	-
CICIMAR-CI 2628 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2628 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2628 (6)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
CICIMAR-CI 2628 (7)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2628 (8)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2628 (9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
CICIMAR-CI 2628 (10)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2628 (11)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2628 (12)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2628 (13)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
CICIMAR-CI 2628 (14)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2644 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2644 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2644 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2644 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2645 (1)	10	9	3	6	6	34	16+18	14	15	3	3-15	9	11	6.9	-
CICIMAR-CI 2646 (1)	10	9	3	8	8	32	14+18	12	17	3	3-13	8	13	7.4	-
CICIMAR-CI 2646 (2)	10	9	3	7	-	33	15+18	12	16	3	2-15	8	12	6.8	-
CICIMAR-CI 2647 (1)	10	9	3	-	-	36	16+20	14	17	3	3-16	8	13	9.3	-
CICIMAR-CI 2647 (2)	10	9	3	-	-	36	16+20	14	18	3	3-16	9	14	8.4	-
CICIMAR-CI 2665 (1)	10	9	3	6	7	34	15+19	14	16	3	3-15	9	12	6.9	-
CICIMAR-CI 2665 (2)	10	9	3	6	7	34	15+19	14	17	3	3-15	9	13	6.2	-
CICIMAR-CI 2665 (3)	10	9	3	6	6	34	16+18	13	15	3	3-15	9	11	6.7	-
CICIMAR-CI 2671 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2671 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2671 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
CICIMAR-CI 2671 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
CICIMAR-CI 2671 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
CICIMAR-CI 2671 (6)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2671 (7)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2671 (8)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
CICIMAR-CI 2671 (9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
CICIMAR-CI 2671 (10)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
CICIMAR-CI 2671 (11)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11

## Anexo D.- Continuación

Ejemplar	RCs	Rci	EP	RPs	Rpi	NV	Pcdl+ Cdl	RD	RA	PD	CP	PfmD	PfmA	LP	AO
MNHN 1976-0038 (1)	10	9	-	5	4	-	-	15	-	-	-	-	-	2.5	10
MNHN 1976-0038 (2)	10	8?	-	5	-	-	-	14	15	-	-	-	-	1.9	11
MNHN 1976-0038 (3)	10	9	-	-	5	-	-	14	15	-	-	-	-	2.3	11
MNHN 1976-0038 (4)	-	-	-	6	4	-	-	13	16	-	-	-	-	2.9	11
MNHN 1976-0038 (5)	-	-	-	4	6	-	-	13	15	-	-	-	-	1.8	10
MNHN 1991-1313 (1)	10	9	-	6	6	-	-	14	17	-	-	-	-	3.3	11
MNHN 1991-1313 (2)	10	9	-	6	6	-	-	13	16	-	-	-	-	3.4	10
MNHN 1991-1642 (1)	10	9	-	6	6	-	-	13	15	-	-	-	-	3.6	10
MNHN 1991-1642 (2)	10	9	-	6	5	-	-	14	16	-	-	-	-	3.5	10
MNHN 1991-1649 (1)	10	9	-	7	6	-	-	14	17	-	-	-	-	3.5	10
MNHN 1991-1660 (1)	10	9	-	6	5	-	-	16	19	-	-	-	-	3.5	11
MNHN 1991-1660 (2)	10	-	-	5	6	-	-	13	17	-	-	-	-	3.6	-
MNHN 1991-1668 (1)	9	9	-	5	6	-	-	13	17	-	-	-	-	3.5	10
MNHN 1991-1668 (2)	10	9	-	6	6	-	-	13	17	-	-	-	-	3.4	11
MNHN 1991-1669 (1)	10	9	-	5	5	-	-	13	16	-	-	-	-	3.2	11
MNHN 1991-1669 (2)	10	9	-	6	6	-	-	14	16	-	-	-	-	3.4	11
MNHN 1991-1679 (1)	10	9	-	6	5	-	-	12	14	-	-	-	-	2.7	10
MNHN 1991-1688 (1)	10	9	-	6	6	-	-	13	17	-	-	-	-	3	10
MNHN 1991-1688 (2)	-	-	-	5	5	-	-	-	-	-	-	-	-	2.5	-
MNHN 1991-1698 (1)	10	9	-	6	6	-	-	13	16	-	-	-	-	3.1	10
MNHN 1991-1698 (2)	10	9	-	5	5	-	-	13	16	-	-	-	-	2.4	11
MNHN 1991-1711 (1)	10	9	-	6	5	-	-	11	16	-	-	-	-	2.9	10
MNHN 1991-1711 (2)	10	9	-	5	6	-	-	12	16	-	-	-	-	2.5	11
MNHN 1991-2996 (1)	10	9	-	5	5	-	-	13	15	-	-	-	-	3.4	10
MNHN 1991-2996 (2)	10	9	-	5	5	-	-	14	16	-	-	-	-	3.4	10
MNHN 1991-2996 (3)	9	9	-	6	5	-	-	13	16	-	-	-	-	3.5	10
MNHN 1991-3013 (1)	10	9	-	6	5	-	-	13	15	-	-	-	-	3.2	10
MNHN 1991-3013 (2)	10	9	-	6	5	-	-	13	16	-	-	-	-	3.5	12
MNHN 1991-3013 (3)	10	9	-	6	6	-	-	13	17	-	-	-	-	3.3	12
MNHN 1991-3014 (1)	10	9	-	5	6	-	-	13	16	-	-	-	-	3.4	11
MNHN 1991-3014 (2)	10	-	-	6	6	-	-	13	15	-	-	-	-	3.5	11
MNHN 2002-2839 (1)	10	9	-	4	5	-	-	13	15	-	-	-	-	3.4	10
MNHN 2002-2840 (1)	10	9	-	5	4	-	-	13	16	-	-	-	-	3	11
MNHN 2002-2840 (2)	10	9	-	5	6	-	-	12	15	-	-	-	-	3.3	10
MNHN 2002-2840 (3)	11	9	-	5	5	-	-	13	15	-	-	-	-	3.2	11
MNHN 2002-2840 (4)	10	9	-	4	5	-	-	12	16	-	-	-	-	3.4	-
MNHN 2002-2841 (1)	10	9	-	5	6	-	-	13	15	-	-	-	-	3.7	11
MNHN 2002-2841 (2)	11	9	-	5	5	-	-	13	17	-	-	-	-	3.5	11
MNHN 2002-2842 (1)	10	9	-	5	6	-	-	11	17	-	-	-	-	2.5	12
MNHN 2002-2843 (1)	10	9	-	6	6	-	-	12	15	-	-	-	-	-	10
MNHN 2002-2845 (1)	10	9	-	5	4	-	-	15	17	-	-	-	-	2.7	10
MNHN 2002-2845 (2)	10	9	-	4	4	-	-	13	19	-	-	-	-	2.4	11
MNHN 2002-2846 (1)	10	9	-	5	5	-	-	13	14	-	-	-	-	3.1	11

## Anexo D.- Continuación

Ejemplar	RCs	Rci	EP	RPs	Rpi	NV	Pcdl+ Cdl	RD	RA	PD	CP	PfmD	PfmA	LP	AO
SIO 05-156 (1)	10	9	3	-	-	34	17+17	15	16	3	-	10	12	-	11
SIO 05-156 (2)	-	-	3	-	-	35	16+19	15	16	3	-	9	11	-	11
SIO 52-363 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
SIO 52-363 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
SIO 52-363 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
SIO 52-367 (1)	10	9	3	6	7	34	16+18	15	16	3	-	9	11	6.4	-
SIO 52-367 (2)	-	-	2	-	-	34	16+18	14	14	3	-	9	11	-	-
SIO 52-367 (3)	-	-	4	-	-	34	16+18	-	-	3	3-16	9	11	-	11
SIO 52-372 (1)	10	9	-	-	7	34	16+18	14	14	3	3-16	9	10	-	11
SIO 52-372 (2)	10	9	3	-	-	33	16+17	13	15	3	-	9	12	-	12
SIO 52-372 (3)	10	9	3	5	7	34	16+18	14	15	3	3-16	9	11	-	11
SIO 52-372 (4)	10	9	3	6	4?	34	16+18	13	-	2	3-16	9	-	-	11
SIO 52-404-25 (1)	-	-	-	-	-	33	16+17	14	16	3	-	-	-	-	10
SIO 52-404-25 (2)	10	9	3	5	7	33	16+17	14	16	3	-	9	10	-	11
SIO 52-404-25 (3)	-	-	3	6	6	33	15+18	-	-	3	-	9	11	-	11
SIO 52-404-25 (4)	10	9	-	-	7	33	15+18	-	-	2	3-15	10	12	-	11
SIO 52-404-25 (5)	-	-	-	-	-	34	16+18	-	-	-	-	9	11	-	11
SIO 52-409 (1)	-	-	3	6	6	35	16+19	14	16	3	-	9	12	-	10
SIO 52-409 (2)	-	-	3	-	-	34	16+18	-	-	-	-	9	11	-	11
SIO 52-409 (3)	-	-	3	-	-	34	16+18	13	-	-	-	9	11	-	10
SIO 53-367 (1)	-	-	-	5	5	-	-	14	18	-	-	-	-	3.4	14
SIO 55-258 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
SIO 58-293 (1)	-	-	-	-	-	34	16+18	14	14	-	-	9	10	-	11
SIO 59-256 (1)	-	-	-	5	5	-	-	-	15	-	-	-	-	7	11
SIO 59-256 (2)	-	-	-	6	5	-	-	14	14	-	-	-	-	6.3	13
SIO 59-256 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13
SIO 59-256 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
SIO 61-35-25 (1)	-	-	-	-	-	-	-	12	14	-	-	-	-	2.7	12
SIO 61-35-25 (2)	-	-	-	-	-	-	-	14	18	-	-	-	-	2.9	12
SIO 61-323 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
SIO 61-323 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
SIO 61-323 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
SIO 61-313 (1)	-	-	-	-	6	-	-	13	16	-	-	-	-	5.9	13
SIO 65-606 (1)	-	-	-	7	8	-	-	13	16	-	-	-	-	5.9	11
SIO 65-606 (2)	-	-	-	6	7	-	-	14	16	-	-	-	-	7.2	11
SIO 65-606 (3)	-	-	-	7	7	-	-	13	15	-	-	-	-	5.4	11
SIO 65-606 (4)	-	-	-	7	7	-	-	13	15	-	-	-	-	-	9
SIO 65-606 (5)	-	-	-	6	6	-	-	15	16	-	-	-	-	6.1	12
SIO 65-606 (6)	-	-	-	6	6	-	-	-	15	-	-	-	-	2.6	12
SIO 69-334 (1)	-	-	-	7	7	-	-	12	13	-	-	-	-	3.6	12
SIO 69-334 (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.2	12
SIO 072-193 (1)	-	-	-	7	7	-	-	16	15	-	-	-	-	6.4	12
SIO 072-193 (2)	-	-	-	-	7	-	-	12	15	-	-	-	-	4.9	11
SIO 072-193 (3)	-	-	-	7	7	-	-	15	16	-	-	-	-	5.7	10?
SIO 072-193 (4)	-	-	-	6	6	-	-	15	16	-	-	-	-	5.8	12
SIO 71-71 (1)	-	-	-	-	-	-	-	13	15	-	-	-	-	3.3	12
SIO 71-71 (2)	-	-	-	-	-	-	-	12?	18	-	-	-	-	-	12
SIO 71-71 (3)	-	-	-	-	-	-	-	13	17	-	-	-	-	1.9	14
SIO 77-171 (1)	10	9	-	5	6	-	-	11	18	-	-	-	-	3.4	14
SIO 77-171 (2)	-	-	-	-	-	-	-	13	19	-	-	-	-	2.9	14
SIO 77-171 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.1	9
SIO 77-171 (4)	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-	2.95	-
SIO 81-109 (1)	-	-	-	-	-	-	-	13	14	-	-	-	-	2.3	11