



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

CAMPUS IZTACALA

BO 1252/96
Ej. 2

" RELACIONES DE PARENTESCO Y SIMILITUD
ENTRE OCHO ESPECIES DE LA SUPERFAMILIA
DASYATOIDEA (Pisces: Batoidea) "

400282



61060

T E S I S

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A

HECTOR MARCOS MONTES DOMINGUEZ

DIRECTORA DE TESIS: BIOL. MONICA GONZALEZ ISAIS

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, EDO. DE MEX. 1996



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Con cariño a mi madre por lo que ha significado en mi vida

A mi hermana

AGRADECIMIENTOS

A Mónica, por todo.

A Rosy, Leo y Lalo por ser amigos.

A Mario Alberto Aponte.

A mis amigos de la Carrera: Omar, Toño, Nacho, Juan, Saúl y Pablo.

Al Dr. Manuel Balcazar Lara por el conocimiento.

Al Biol. Jorge Ricardo Gersenowies Rodríguez por el apoyo brindado para la realización de este trabajo.

A los profesores Biól. Alba Márquez Espinosa, Biól. José Antonio Martínez Pérez y Biól. Acela de C. Rodríguez Varela.

A los pescadores con los que tuve la oportunidad de convivir y aprender cosas que no están escritas en los libros.

CONTENIDO

| | |
|---|----|
| RESUMEN..... | 1 |
| INTRODUCCION..... | 2 |
| Paleontología..... | 4 |
| Sistemática..... | 4 |
| ANTECEDENTES..... | 6 |
| UBICACION TAXONOMICA..... | 8 |
| OBJETIVO GENERAL..... | 9 |
| METODOLOGIA..... | 10 |
| I. Determinación y cuantificación de caracteres..... | 12 |
| II. Determinación de las relaciones de similitud..... | 14 |
| III. Filogenia..... | 15 |
| RESULTADOS..... | 17 |
| Descripción de caracteres..... | 17 |
| Caracteres Cuantitativos..... | 29 |
| Análisis Cladístico..... | 34 |
| ANALISIS DE RESULTADOS..... | 38 |
| Feneticismo..... | 38 |
| Cladismo..... | 39 |
| Análisis de caracteres..... | 39 |
| Relaciones genológicas (análisis del cladograma)..... | 42 |
| CONCLUSIONES..... | 44 |
| Apéndice 1..... | 46 |
| Apéndice 2..... | 47 |
| Apéndice 3..... | 48 |
| Apéndice 4..... | 49 |
| Apéndice 5..... | 50 |
| BIBLIOGRAFIA..... | 52 |

RESUMEN

Se estudiaron 8 especies de la superfamilia Dasyatoidea (*Dasyatis americana*, *D. sabina*, *Gymnura marmorata*, *G. micrura*, *Urolophus concentricus*, *Urotrygon nana*, *U. asterias* y *U. rogersi*), con el objeto de definir las posibles relaciones de parentesco y similitud entre ellas con base en características anatómicas. Los organismos se colectaron en diferentes puntos de las costas de México, tanto del océano Pacífico, como del Golfo de México. Se registraron algunos caracteres de morfología externa y posteriormente se procedió a obtener los esqueletos, de los cuales se registraron sus caracteres; los especímenes pequeños se procesaron con la técnica de transparentación y tinción diferencial, en organismos grandes se obtuvo por descarnamiento.

Se aplicaron dos tipos de análisis para establecer las relaciones de similitud (fenético) y parentesco (cladístico). Los datos para ambos análisis fueron ingresados y codificados en el programa DELTA. Para el análisis fenético se obtuvieron dos matrices de similitud: la primera utilizando el índice de distancias euclidianas y la segunda empleando el índice de Gower. Las matrices fueron procesadas con el programa NTSYS-Pc para hacer un análisis de agrupamiento con el método UPGMA. Para el análisis de parentesco se empleó el método cladista propuesto por Hennig (1968); los datos se procesaron con el programa Hennig'86. En este último análisis se incluyeron tres especies de los géneros *Aetoplatea*, *Himantura* y *Taeniura*, con la finalidad de tener el mayor número de géneros de la superfamilia Dasyatoidea.

En el análisis de similitud se obtuvo que las especies de las familias Dasyatidae y Urolophidae son las más parecidas, en tanto que las de la familia Gymnuridae son las más diferentes. Además se observó que dentro de los urolófidios, *Urolophus concentricus* es muy parecido a *Urotrygon asterias*, mientras que *U. nana* es el más diferente.

Con el análisis filogenético se obtuvo un árbol con un índice de consistencia de 0.79. En el cladograma se observó que los urolófidios presentaron los caracteres más plesiomórficos, y los gimnúridos los más derivados. Contrario a lo que propone Nishida (1990), estos últimos resultaron ser el grupo hermano de los dasiátidos. Los géneros de la familia Dasyatidae resultaron ser parafiléticos, ya que *Himantura* quedó excluida del grupo. Los géneros de la familia Gymnuridae resultaron ser monofiléticos. En urolófidios se consideró que *Urolophus concentricus* debe de ser reubicado taxonómicamente en el género *Urotrygon*, a reserva de realizar más estudios, ya que en este análisis, quedó incluido entre las especies del género *Urotrygon*, compartiendo tres sinapomorfias.

En los caracteres empleados en el análisis cladista se observaron las siguientes tendencias: 1) migración del proceso postorbital a la región orbital; 2) fusión de los ceratobranquiales; 3) fusión de los forámenes linfáticos; 4) reducción de los procesos iliacos; 5) incremento de los radios dorsales y ventrales de pseudohial; 6) incremento del número de radios de las aletas pectorales; 7) incremento de la región caudal en dasiátidos y 8) pérdida de la aleta caudal.

INTRODUCCION

Los elasmobranquios actuales son un grupo pequeño de peces gnatostomados que incluye de 700 a 800 especies, entre tiburones, quimeras y rayas (Compagno, 1973). Dentro de estas últimas se encuentra el grupo de los Myliobatiformes, que es el grupo de batoideos de mayor importancia comercial en México, ya que en algunos lugares de la República su carne es comercializada (Montes y González, 1995). Este orden comprende a más de 150 especies que se distribuyen en los océanos Atlántico, Indico y Pacífico, en aguas tropicales, subtropicales y templadas. La mayoría de las especies son bentónicas de aguas someras, unas pocas pelágicas y otras son habitantes de aguas profundas (Nishida, 1990).

Dentro de los batoideos, los Myliobatiformes son el grupo más avanzado y especializado que se caracteriza por poseer una espina en la cola (ausente en algunas especies); con una fusión aparente de la supraescápula a ambos lados de la sinarcualia; sin rostrum en el neurocráneo y con un esqueleto basibranchial altamente modificado (Compagno, 1973, 1977).

Tradicionalmente, los miliobatidos se han dividido en tres grupos: los Dasyatoidea que son el grupo más generalizado, los Myliobatoidea que son formas intermedias y los Mobuloidea que son los más especializados (Compagno 1977). Los organismos que pertenecen a la superfamilia Dasyatoidea, incluyen a 10 géneros y aproximadamente 90 especies y se caracterizan, por presentar los márgenes externos anteriores de las aletas pectorales continuos a ambos lados de la cabeza; no tiene aletas subrostrales o cefálicas separadas, ni aletas dorsales distintivas y la mayoría de las especies tienen una o más espinas en la cola (Nelson, 1984).

La superfamilia Dasyatoidea está integrada por tres familias: Dasyatidae, Urolophidae y Gymnuridae (Compagno, 1973). La primera familia incluye organismos marinos, dulceacuicolas y de agua salobre, que habitan en los océanos Atlántico, Indico y Pacífico (Fig. 1a). Se caracterizan por tener un disco 1.3 veces más ancho que largo; no tienen aleta caudal, la cola es muy larga y la distancia del hocico a la cloaca es mucho más larga que el ancho del disco (Nelson, 1994).

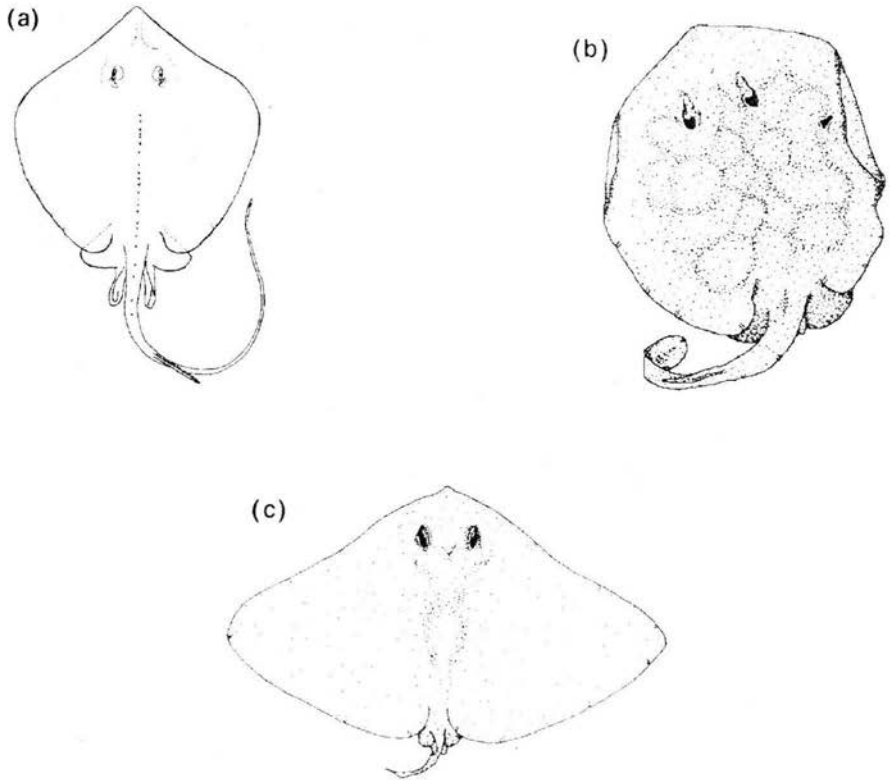


Fig. 1. Integrantes de la superfamilia Dasyatoidea: a) *Dasyatis sabina* (Dasyatidae), b) *Urolophus concentricus* (Urolophidae); c) *Gymnura marmorata* (Gymnuridae).

Las especies pertenecientes a la familia Urolophidae se distribuyen en aguas tropicales y subtropicales, en los océanos Atlántico, Indico y Pacífico (Fig. 1b) y se caracterizan por tener un disco 1.3 veces más ancho que largo, la aleta caudal está bien desarrollada y la cola es moderadamente larga. Esta familia incluye a dos géneros: *Urolophus* y *Urotrygon*. En este último género existe gran confusión para identificar a estos organismos, debido a la similitud que hay en la morfología externa de las especies que habitan en el Pacífico (Nelson, 1984; Miyake y McEachran, 1986).

Los miembros de la familia Gymnuridae son organismos marinos (raramente estuarinos) que habitan en los océanos Atlántico, Índico y Pacífico (Fig. 1c). Tienen un disco extremadamente ancho (1.5 veces más ancho que largo); no presentan aleta caudal y la cola es corta; la distancia del hocico a la cloaca es mucho más corta que el ancho del disco (Nelson, 1994).

Paleontología

Los batoideos más antiguos proceden del Jurásico; son formas poco especializadas, que presentan caracteres intermedios con los seláceos: cuerpo redondeado con grandes aletas pectorales que no están unidas a la cabeza, aletas dorsales y anal bien desarrolladas. *Rhinobatis*, comúnmente llamado "pez banjo", es una forma vestigial de este grupo (Meléndez, 1978).

En el registro fósil, los dasiatoideos aparecen en el Cretácico y han sido considerados por Compagno (1977) como los parientes más próximos de los Rajoidei, debido a que ambos grupos tienen expandidas las aletas pectorales a ambos lados del cuerpo. Sin embargo, hay varios caracteres que sugieren derivaron a partir de los rinobatoideos y no de los rajoideos.

Sistemática

Las relaciones evolutivas se definen como un proceso de genealogía entre grupos ancestrales y descendientes. Esto quiere decir que todos los seres vivos están relacionados en mayor o menor grado y, el taxónomo, mediante el planteamiento de una hipótesis intenta descifrar los aspectos de tal relación, es decir su historia evolutiva (Villaseñor y Dávila, 1992).

Se han desarrollado diversos métodos de análisis para proponer hipótesis genealógicas o relaciones filogenéticas entre los organismos, así como sistemas de clasificación que reflejan tales relaciones. Una corriente es la taxonomía fenética, abanderada principalmente por P. Sneath y R. Sokal, los cuales definieron las relaciones entre los organismos con base en la semejanza fenotípica de todos sus caracteres. Para ella la clasificación se basa en el mayor número de semejanzas observadas (Villaseñor y Dávila, op. cit.).

Otra corriente es la taxonomía evolucionista, con representantes como E. Mayr, G. G. Simpson y V. Grant, que propone las relaciones filogenéticas con base en características ancestrales compartidas. Para esta escuela, la clasificación refleja tanto la genealogía como las semejanzas adaptativas y le da mucho peso a los procesos evolutivos y adaptativos tratando que la clasificación refleje la historia evolutiva de los grupos (Villaseñor y Dávila, op. cit.).

Finalmente, la taxonomía cladista, cuyo origen radica básicamente en las ideas de W. Hennig (1968), el cual propone las relaciones filogenéticas con base en las características derivadas compartidas. Para esta escuela, las relaciones genealógicas son la base de la clasificación (Villaseñor y Dávila, op. cit.).

Hasta la fecha, las relaciones de los batoideos se han estudiado, de acuerdo con el método cladista. Estos trabajos empezaron con los estudios de Compagno (1977); posteriormente, McEachran y Compagno (1982) y McEachran (1984), que han realizado estudios de filogenia, enfocados principalmente a la familia Rajidae.

Para el grupo de los miliobatoideos, sólo se ha realizado el trabajo de Nishida (1990). Este investigador trabajó con diversas especies, incluyendo a algunas de las especies de las familias Gymnuridae, Dasyatidae y Urolophidae. En su análisis propone que las familias Urolophidae y Dasyatidae son grupos hermanos (Fig. 2), en tanto que la familia Gymnuridae queda como grupo hermano de la familia Myliobatidae.

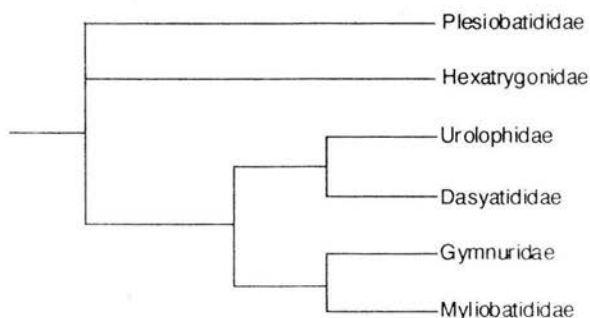


Fig. 2. Cladograma obtenido por Nishida (1990).

ANTECEDENTES

Los estudios que se han realizado en Myliobatoideos y particularmente en Dasyatoideos sobre filogenia y taxonomía son escasos, comenzándose a realizar en la década de los 70. Los primeros trabajos efectuados sobre anatomía y filogenia de Myliobatiformes, son los de Compagno (1973, 1977), quién estudió de manera muy general la anatomía del cráneo y de la cintura pectoral a nivel de familia, incluyendo a los miembros de la Superfamilia Dasyatoidea. En estos estudios menciona las estructuras más evidentes de los cráneos y realiza un análisis filogenético (cladista) a nivel de subórdenes incluyendo a los miliobatidos como un grupo.

Compagno y Roberts (1984), trabajaron con tres géneros y doce especies marinas y de agua dulce, de la familia Dasyatidae que habitan en el oeste de Africa. En su trabajo presentan la diagnosis de cada especie e incluyen una clave de identificación.

Miyake y McEachran (1986) hacen un trabajo sobre taxonomía del género *Urotrygon*, para lo cual realizan un análisis de componentes principales con 14 especies. En este estudio se basaron únicamente en la morfología externa. En 1988, estos mismos autores describen tres nuevas especies del género *Urotrygon*, que habitan al este del Pacífico Tropical, incluyendo a *Urotrygon nana* que se encuentra en las costas de México. En su trabajo incluyen una clave para identificar a 10 especies del género *Urotrygon*.

Taniuchi e Ishihara (1990) hacen una comparación anatómica de gonopterigios de las familias Dasyatidae y Potamotrygonidae y los comparan con los de *Himantura*, además hacen algunos comentarios sobre filogenia con base a esa estructura.

Monkolprasit y Roberts (1990), elaboran una clave de identificación para el género *Himantura*, y describen una nueva especie: *Himantura chaophraya* de Tailandia.

Nishida y Nakaya (1990) realizan un trabajo sobre taxonomía del género *Dasyatis* del Pacífico Norte, reconociendo 19 especies válidas, incluidas dos no nombradas de Taiwan, además presentan una clave y una breve descripción del grupo.

Nishida (1990) realizó el único trabajo conocido sobre filogenia de miliobatidos. Para este análisis se basa en algunas estructuras del esqueleto y de los músculos, concluyendo que la familia Gymnuridae debe de ser transferida de la superfamilia Dasyatoidea y debe ser reubicada dentro de la superfamilia Myliobatoidea. Esto no está de acuerdo con lo reportado por Compagno (1973) y por Nelson (1984), ya que el primero coloca a las tres familias dentro de la superfamilia Dasyatoidea, en tanto

que Nelson las ubica a nivel de subfamilia y, las coloca dentro de la familia Dasyatidae. No obstante, este último autor en 1994 retoma lo reportado por Nishida (1990) y cambia su clasificación.

Posteriormente Miyake *et al.*, (1991), realizaron un trabajo sobre el rostrum de elasmobranquios, en el cual menciona que los Myliobatiformes presentan un cartilago rostral durante sus primeras etapas de desarrollo; además indica que algunas especies de miliobatoideos presentan Apéndice rostral separado del cráneo. Miyake y McEachran (1991) realizaron un trabajo sobre evolución de los arcos branquiales de batoideos, en el que incluyen algunas especies pertenecientes a la superfamilia Dasyatoidea, y mencionan algunas de las características que comparten estos organismos.

Ishihara, *et al.* (1993) trabajaron en una re-descripción sobre la morfología externa de *Himantura granulata*, en su trabajo incluyen datos del hábitat y de la alimentación.

En México, Ruíz (1993), realiza un análisis descriptivo del esqueleto de tres especies de rayas, incluyendo a *Gymnura micrura*.

Dunn y Morrissey (1995), efectúan uno de los primeros trabajos de cladismo en elasmobranquios a partir de datos moleculares. En su trabajo *Urolophus jamaicensis* es el representante de los batoideos, el cual en este análisis resulta ser uno de los grupos mas plesiomórficos. En este mismo año Chang *et al.*, trabajan con contenido celular de ADN y volumen celular en batoideos, obteniendo un cladograma a nivel de suborden que comparan con el obtenido por Compagno en 1977.

El resto de los trabajos realizados con batoideos se enfocan a la familia Rajidae, siendo muy pocos los estudios hechos con especies mexicanas.

Como se observa, los trabajos realizados con Myliobatiformes son escasos, siendo aún mas raros los realizados con la Superfamilia Dasyatoidea. Además, los estudios realizados hasta el momento generalmente no consideran a las especies que habitan en las costas mexicanas.

UBICACION TAXONOMICA

Existe una gran controversia con respecto a la ubicación taxonómica de las familias Urolophidae, Dasyatidae y Gymnuridae, motivo por el cual no existe una clasificación bien establecida para estos grupos. Quizás la más generalizada sea la que propone agrupar a estas tres familias juntas. Compagno (1977) los ubica dentro de la superfamilia Dasyatoidea, dándoles la categoría de familia. Esta clasificación es muy importante ya que se basa principalmente en morfología interna, siendo el esqueleto la base.

Nelson (1984), los ubica dentro de la familia Dasyatidae y, a cada grupo le da la categoría de subfamilia. Posteriormente Nishida (1990), basado en características de morfología externa e interna (esqueleto y músculos), propone una clasificación filogenética, en la cual separa a los gimnúridos, colocándolos con los miliobatoideos en la superfamilia Myliobatidoidea, en tanto que a los dasiátidos y urolófidos los coloca dentro de la superfamilia Dasyatidoidea. Nelson (1994), retoma esta última clasificación, sin embargo, menciona que es una "...clasificación muy provisional...". A continuación se presentan, en la tabla 1, las tres clasificaciones:

Clasificación según Compagno (1973):

| |
|---------------------------------|
| Clase: Chondrichthyes |
| Subclase: Elasmobranchii |
| Cohorte: Euselachii |
| Superorden: Batoidea |

Tabla 1. Clasificaciones propuestas para los urolófidos, dasiátidos y gimnúridos.

| | Compagno (1977) | Nelson (1984) | Nishida (1990) |
|--------------|---|---|---------------------------|
| Orden | Myliobatiformes | | |
| Suborden | | Myliobatoidei | Myliobatidoidei |
| Superfamilia | Dasyatoidea | | Dasyatidoidea |
| Familia | Dasyatidae Urolophidae Gymnuridae | Dasyatidae | Dasyatidae Urolophidae |
| Subfamilia | | Dasyatinae Gymnurinae Urolophinae | |
| Superfamilia | | | Myliobatoidea |
| Familia | | | Gymnuridae |

OBJETIVO GENERAL

Proponer una hipótesis sobre las relaciones de parentesco y similitud tomando como modelo ocho especies de la superfamilia Dasyatoidea con base en características anatómicas.

Objetivos particulares

1. Elaborar una lista de las características esqueléticas (cráneo, sinarcualia, cinturas pectoral y pélvica y radios de las aletas) con importancia taxonómica de cada especie.
2. Hacer un análisis fenético utilizando el índice de distancias euclidianas y el índice de similitud de Gower.
3. Demostrar que *D. sabina*, *D. americana*, *U. concentricus*, *U. asterias*, *U. nana*, *U. rogersi*, *G. micrura* y *G. marmorata* forman un grupo monofilético.
4. Realizar un análisis cladístico para evaluar las relaciones genealógicas.

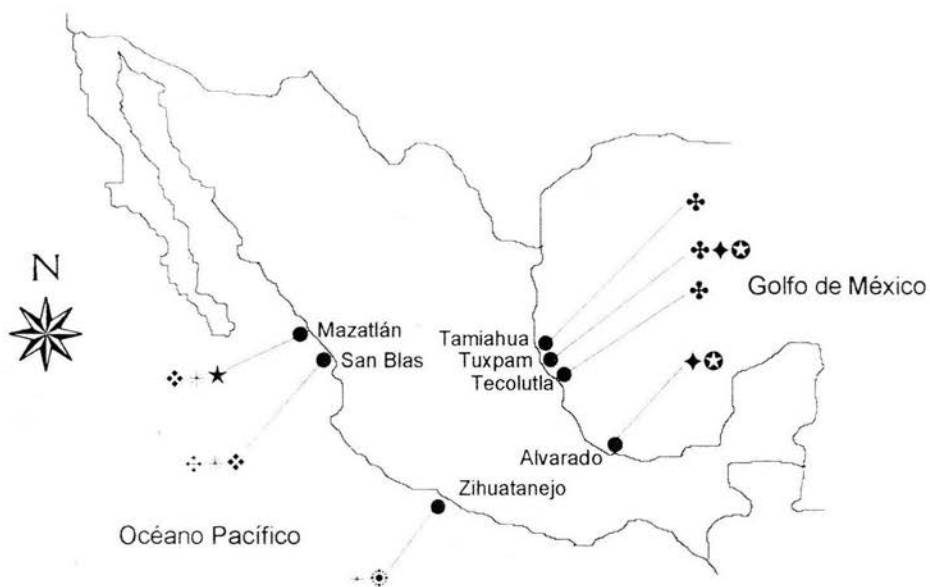
METODOLOGIA

Para la realización del presente estudio se trabajó con 8 especies (66 especímenes) de la Superfamilia Dasyatoidea:

- ♦ Familia Dasyatidae Jordan, 1888:
Dasyatis sabina (Bloch y Schneider) 1801.
Dasyatis americana Hildebrand y Schroeder 1928.
- ♦ Familia Gymnuridae Fowler, 1934:
Gymnura mycrura (Blochy Schneider) 1801.
Gymnura marmorata (Cooper) 1863.
- ♦ Familia Urolophidae Gray 1851:
Urolophus concentricus (Osburn y Nichols).
Urotrygon nana Miyake y McEachran 1988.
Urotrygon asterias (Jordan y Gilbert) 1883.
Urotrygon rogersi (Jordan y Starks, 1895).

Los organismos se colectaron en las costas de Veracruz, en los puertos de Tuxpam, Alvarado, Tamiahua y Tecolutla; y en las costas San Blas, Nay., Zihuatanejo Gro. y en el puerto de Mazatlán, Sin. (Fig. 3). Los organismos fueron capturados por medio de arrastres en barcos camaroneros, así como por chinchorreos. Posteriormente, fueron sacrificados por asfixia y fijados en formaldehído al 10% neutralizado con borato de sodio.

En el laboratorio, los organismos fueron determinados de acuerdo con las claves de Bigelow y Schroeder (1953), Secretaría de Industria y Comercio (1976), Castro-Aguirre (1978), Compagno (1984) y Miyake y McEachran (1988). Para la obtención del esqueleto los organismos se procesaron con la técnica de transparentación y tinción diferencial diseñada por Dingerkus y Ulher (1977) la cual se modificó sustituyendo la digestión enzimática por una digestión alcalina con hidróxido de potasio. En organismos mayores de 800 mm de longitud total el esqueleto se obtuvo por descarnamiento manual.



- ◆ *Dasyatis americana*
- ✦ *Dasyatis sabina*
- ✧ *Gymnura marmorata*
- ⊛ *Gymnura micrura*
- ⊙ *Urolophus concentricus*
- ⊕ *Urotrygon asterias*
- ⊞ *Urotrygon nana*
- ★ *Urotrygon rogersi*

Fig. 3 Localización de las zonas de colecta de las especies de este estudio.

Para la elaboración de los árboles de filogenia y similitud se siguieron los siguientes pasos:

I. Determinación y cuantificación de caracteres

Para este trabajo se midieron con un vernier las siguientes estructuras:

I.1 Del cráneo (Fig. 4) (Hubbs e Ishiyama, 1968; McEachran y Compagno, 1979):

1. Longitud del cráneo
2. Ancho del cráneo
3. Longitud de la fontanela anterior
4. Ancho de la fontanela anterior
5. Ancho interorbital
6. Ancho internarinal
7. Ancho mayor de apertura nasal
8. Ancho de las mandíbulas

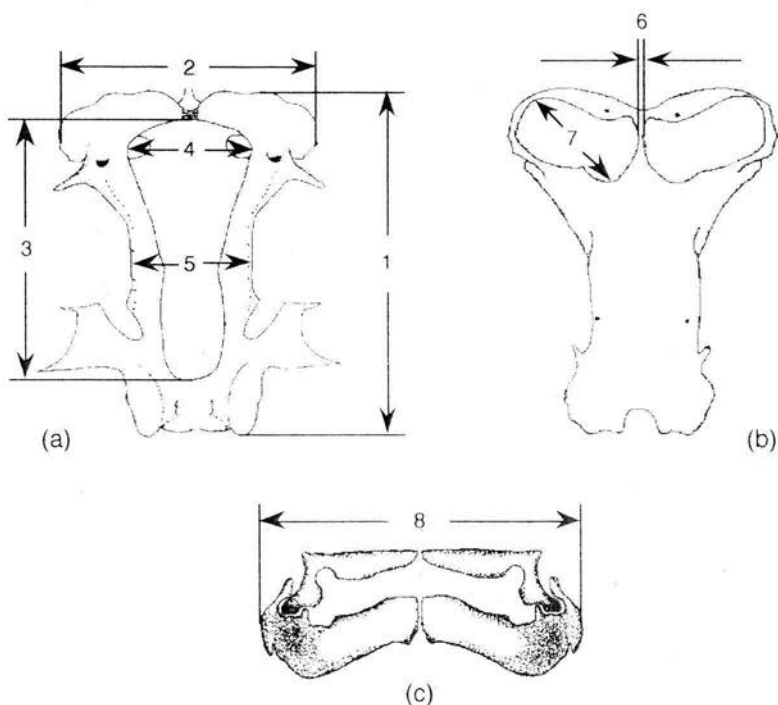


Fig. 4. Caracteres medidos del cráneo: a) Vista dorsal del neurocráneo; b) vista ventral del neurocráneo; c) vista labial de las mandíbulas.

I.2 De la cintura escapular (Fig. 5) (McEachran y Compagno, 1979):

- 9. Longitud mayor
- 10. Altura mayor
- 11. Premesocóndilo
- 12. Postmesocóndilo
- 13. Mesocóndilo

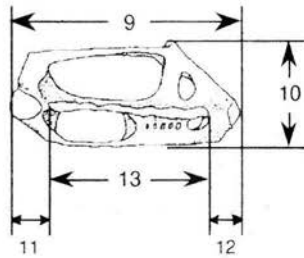


Fig. 5. Vista lateral izquierda del escapulacoracoides.

I.3 De la columna vertebral:

- 14. Longitud de la sinarcualia (Fig. 6).

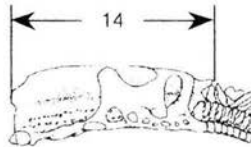


Fig. 6. Vista lateral izquierda de la sinarcualia.

I.4 De las aletas:

- ♦ Número de radios de las aletas pectorales
- ♦ Número de radios de las aletas pélvicas

I.5 De acuerdo con la forma, ubicación y dimensión se caracterizaron las estructuras del cráneo, del escapulacoracoides y de la cintura pélvica, para lo cual se empleó la terminología propuesta por Compagno (1977), Nishida (1990) y Miyake y McEachran (1991).

1.6 Todos los caracteres fueron ingresados en el programa DELTA (Dallwitz *et al.*, 1993), en una computadora personal, en donde fueron codificados para formar una base de datos. Posteriormente, fueron importados para llevar a cabo los análisis fenético y cladista.

II. Determinación de las relaciones de similitud

II.1 Índice de distancias euclidianas

Para calcular la matriz de similitud (Apéndice 1) fueron importados (DELTA) al programa NTSYS-Pc (Rohlf, 1989), 20 caracteres cuantitativos, en donde fueron procesados utilizando el índice de distancias euclidianas (Crisci y López 1983).

Lista de caracteres empleados en este análisis:

1. Ancho del cráneo
2. Longitud de la fontanela anterior
3. Ancho de la fontanela anterior
4. Ancho interorbital
5. Ancho internarinal
6. Ancho mayor de apertura nasal
7. Ancho de las mandíbulas
8. Radios branquiales dorsales
9. Radios branquiales ventrales
10. Longitud mayor del escapulacoracoides
11. Altura mayor del escapulacoracoides
12. Premesocóndilo
13. Postmesocóndilo
14. Mesocóndilo
15. Longitud de la sinarcualia
16. Radios pectorales
17. Radios pélvicos de la hembra
18. Radios pélvicos del macho
19. Número de forámenes linfáticos
20. Número de vértebras intersinarcuales.

II.2 Índice de similitud de Gower

Se calculó una matriz de similitud (Apéndice 2) con el índice de Gower modificado según DELTA SYSTEM (Dallwitz *et al.*, 1993), empleando 41 caracteres cualitativos [ver caracteres codificados para el análisis cladístico (Tabla 5)] y 14 cuantitativos.

Caracteres cuantitativos:

1. Ancho del cráneo
2. Longitud de la fontanela anterior
3. Ancho de la fontanela anterior
4. Ancho internarinal
5. Ancho mayor de apertura nasal
6. Ancho de las mandíbulas
7. Radios branquiales dorsales
8. Radios branquiales ventrales
9. Longitud mayor del escapulacoracoides
10. Altura mayor del escapulacoracoides
11. Premesocóndilo
12. Postmesocóndilo
13. Mesocóndilo
14. Longitud de la sinarcualia

III.3 Análisis de agrupamientos

Las dos matrices de similitud obtenidas (III.1 y III.2) fueron procesadas con el programa NTSYS-Pc (Rohlf, 1989), para obtener los fenogramas. Cada fenograma se construyó usando el método de ligamento promedio, utilizando como media UPGMA ("unweighted pair-group method using arithmetic averages", método de pares no ponderados utilizando la media aritmética) (Scrocchi y Domínguez, 1992).

Para los dos análisis antes mencionados se obtuvo el índice de correlación cofenético (Sneath y Sokal, 1973), para ver la concordancia que hubo entre los valores de similitud y los fenogramas.

III. Filogenia

Para establecer las relaciones de parentesco se empleó el método cladista propuesto por Hennig (1968). En este estudio, se llevaron a cabo los siguientes pasos:

1. Selección de caracteres
2. Codificación de caracteres
3. Construcción de relaciones filogenéticas

III.1 Selección de caracteres

Se utilizaron caracteres internos y externos. Los internos fueron tomados del esqueleto, incluyendo neurocráneo, arcos viscerales, escapulacoracoides (cintura pectoral), cintura pélvica, vértebras y radios de las aletas. Los caracteres externos que se emplearon fueron algunos de los utilizados en estudios taxonómicos. Los caracteres que varían dentro de las especies (variación individual y dimorfismo sexual) fueron omitidos. Para este análisis se seleccionaron 41 caracteres, los cuantitativos fueron expresados en intervalos (Tabla 5).

III.2 Codificación de los caracteres

El cladograma obtenido se enraizó utilizando el método de grupo externo, lo que dio como resultado la codificación de los caracteres (Wiley *et al.*, 1991; Scrocchi y Domínguez, 1992). En este caso, el grupo externo estuvo formado por: *Raja texana* y *Rhinobatos lentiginosus*. Estas especies fueron seleccionados como representantes de los subordenes Rajoidei y Rhinobatoidei, respectivamente, de acuerdo con lo propuesto por Compagno (1977) y Nishida (1990).

III.3 Construcción de relaciones filogenéticas

En este análisis se trabajó con 8 especies, pertenecientes a tres familias (Dasyatidae, Urolophidae y Gymnuridae). Para que el análisis incluyera a la mayoría de los géneros de la superfamilia Dasyatoidea (excepto *Urogymnus* y *Urolophoides*), se revisaron bibliográficamente los 41 caracteres, empleados en el análisis cladista, de los siguientes géneros:

- ♦ *Aetoplatea* de la familia Gymnuridae, basado en la descripción de *Aetoplatea zonura* (Nishida, 1990).
- ♦ *Taeniura* de la familia Dasyatidae, basado en la descripción de *Taeniura meyeri* (Nishida, 1990).
- ♦ *Himantura* de la familia Dasyatidae, basado en la descripción de *Himantura bleekeri*, *H. chaophraya* y *H. impracata* (Nishida, 1990; Monkolprasit y Roberts, 1990; Miyake y McEachran, 1991).

Posteriormente, utilizando el módulo de traducción de DELTA se obtuvo una matriz de datos (Apéndice 3), la cual fue importada al programa de Hennig'86 (Farris, 1989a), para la construcción del cladograma. Este programa nos proporciona también el índice de consistencia del árbol y de cada carácter. El valor de este índice va de 0 a 1. En un cladograma, el índice decrece cuando aumenta el número de homoplasias; en un carácter nos indica que tan bueno es éste (Wiley *et al.*, 1991). La terminología que se empleó en estos análisis se presenta en el Apéndice 5.

RESULTADOS

Descripción de caracteres

Para realizar los análisis fenéticos y cladista, se seleccionaron en primer lugar los caracteres que se iban a utilizar, los cuales participaron al menos en uno de los tres análisis. A continuación se describe brevemente cada uno de los caracteres cualitativos empleados. En este caso se consideró el cráneo, cintura pectoral, cintura pélvica, vértebras y otras partes del cuerpo. Adicionalmente se presenta una lista de los caracteres cuantitativos medidos.

Cráneo

El esqueleto de la cabeza está compuesto por un cráneo cartilaginoso completo denominado neurocráneo, al cual están incorporadas las cápsulas óticas y olfatorias, y por el esqueleto de los arcos branquiales también conocido como esplanocráneo.

Cartílago rostral. Es la parte más anterior del neurocráneo, que sale de la parte media de las cápsulas nasales; puede ser una estructura alargada; sin embargo, en las especies estudiadas puede ser un cartílago pequeño como en *D. sabina*, *D. americana*, *Himantura*, *G. micrura*, *G. marmorata* y *Aetoplatea*, o puede ser sólo un esbozo como en urolófidios (Fig. 7a).

Cápsulas nasales. Forman la parte anterior del neurocráneo. Cada cápsula se expande ventrolateralmente. En vista ventral, las aberturas de las cápsulas nasales las podemos ubicar en el margen, como en *D. sabina*, *D. americana*, *U. concentricus*, *U. asterias*, *U. rogersi*, *U. nana* y *Himantura* (Fig. 9b, c), o pueden estar posteriores al margen, como en *G. micrura*, *G. marmorata* y *Aetoplatea* (Fig. 9a).

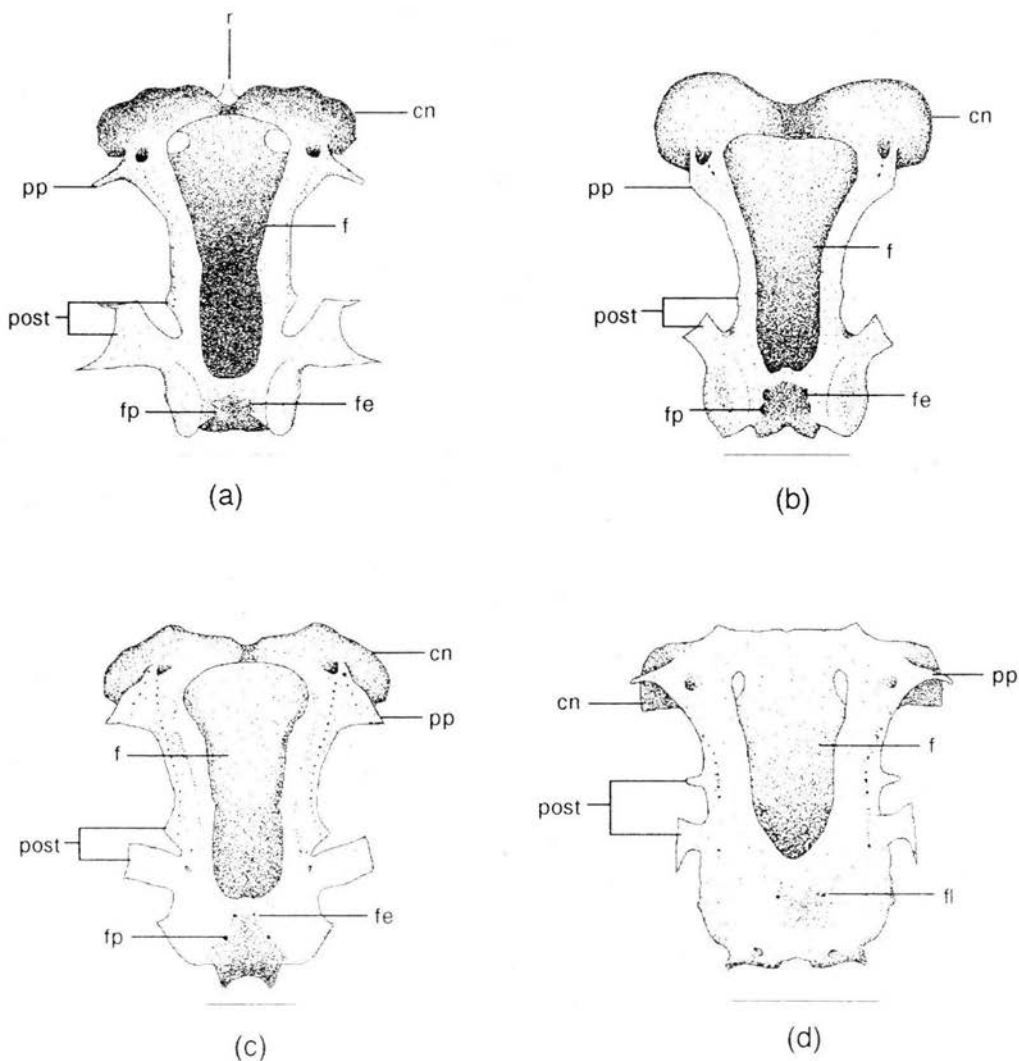


Fig. 7. Vista dorsal del neurocráneo de: a) *Urolophus concentricus*, b) *Urotrygon nana*, c) *Dasyatis sabina*, d) *Gymnura micrura*; cn = cápsulas nasales, f = fontanela, fe = foramen endolinfático, fp = foramen perilinfático, pp = proceso preorbital, post = procesos postorbitales, r = cartilago rostral. Escala = 10 mm.

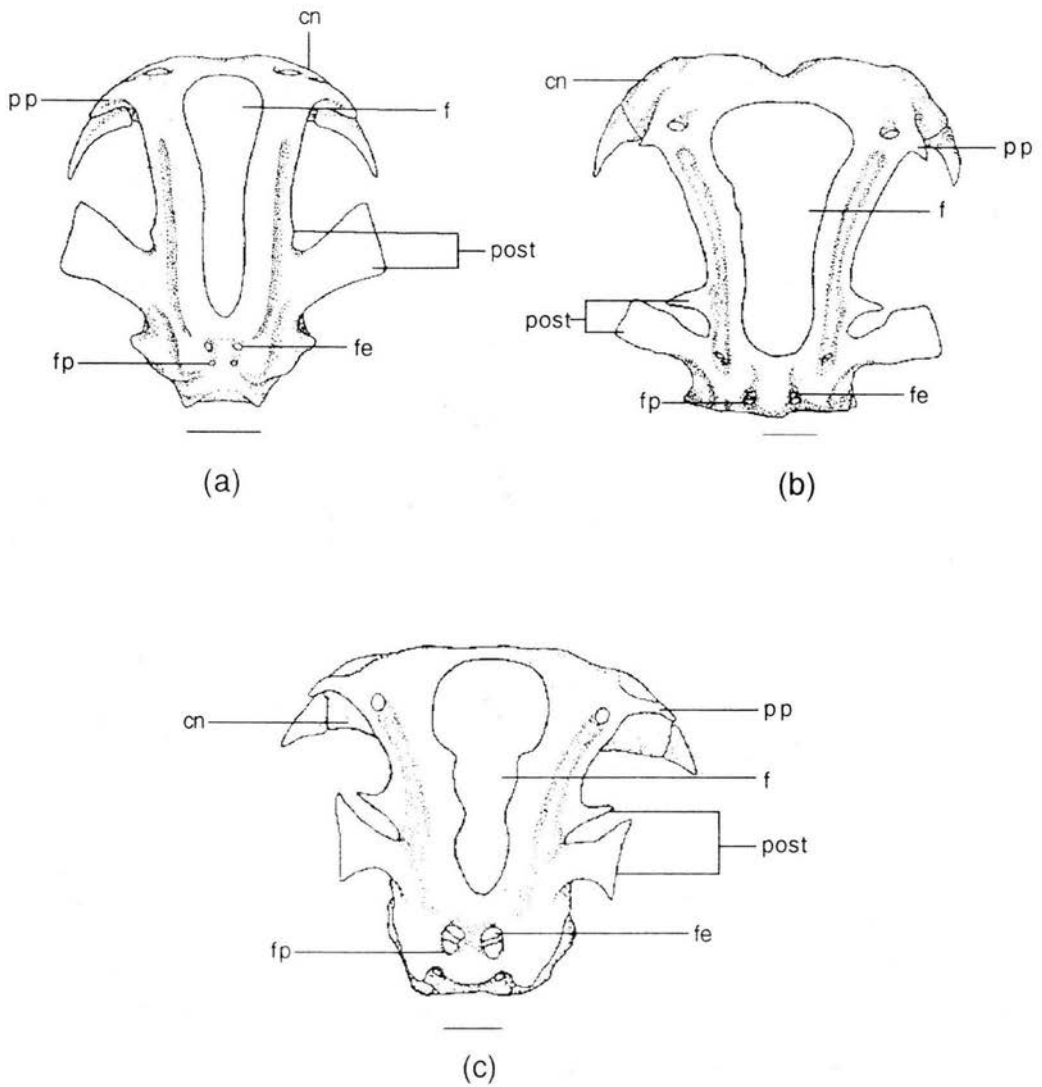


Figura 8. Neurocráneo de a) *Himantura bleekeri*, b) *Taeniura meyeri*, c) *Aetoplatea zonura*; cn = cápsulas nasales, f = fontanela, end = foramen endolinfático, peri = foramen perilinfático, pp = proceso preorbital, post = proceso postorbital. (Tomados de Nishida, 1990). Escala = 10 mm.

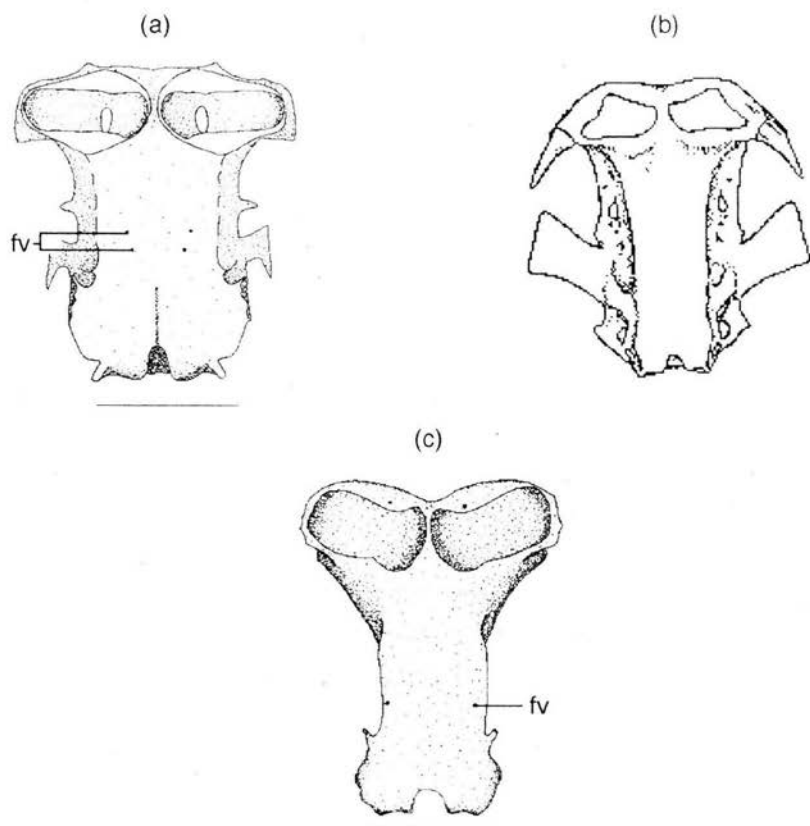


Fig. 9. Vista ventral del neurocráneo de a) *Gymnura micrura*, b) *Himantura bleekeri* (Tomado de Nishida, 1990), c) *Urotrygon nana*; fv = forámenes ventro-orbitales. Escala = 10 mm.

Procesos preorbitales. Se encuentran sobre la parte dorsal posterior de las cápsulas nasales. Estas estructuras pueden estar poco desarrolladas, en cuyo caso sobresalen muy poco del neurocráneo, como en *Urotrygon nana* y *Taeniura* (Figs. 7b y 8b); o pueden estar muy desarrolladas sobresaliendo del cráneo, como en *Gymnura*, *Aetoplatea*, *Dasyatis*, *Himantura*, *Urolophus*, *Urotrygon asterias* y *U. rogersi* (Figs. 7a, c, d y 8a, c).

Región interorbital. Es usualmente plana y delgada; en urolófidos es del 32 al 34 por ciento de la longitud nasobasal (Tabla 2), en *D. americana*, *D. sabina* *Himantura* y *Taeniura* es del 38 al 45 por ciento de la longitud total del cráneo (Tabla 3), en tanto que en *G. micrura*, *G. marmorata* y *Aetoplatea* es mayor del 55 por ciento de la longitud total del cráneo (Tabla 4).

Procesos postorbitales. Están alargados lateralmente; se localizan en las esquinas anteriores, dorsolaterales de la región ótica, en *Gymnura* y *Aetoplatea* están localizados muy anteriormente (en la región orbital) (Figs. 7d y 8c). Los procesos postorbitales comprenden dos partes, una anterior que puede ser reducida como en *U. concentricus*, *U. asterias*, *U. nana* *U. rogersi*, *Himantura* *D. americana* y *D. sabina* (Figs. 7a, b, c y 8a), o puede estar muy desarrollada como en *Taeniura*, *Aetoplatea* *G. micrura* y *G. marmorata* (Figs. 7d y 8b, c).

Fontanela. Se encuentra en la region dorsal-orbital del cráneo. En *Dasyatis sabina* esta zona tiende a calcificarse en su parte media.

Forámenes linfáticos. Se localizan en la parte posterior de la región ótica, en una depresión llamada fosa endolinfática. Cuando tienen dos pares, al primer par, que se ubica anteriormente, se le conoce como forámenes endolinfáticos y al segundo par ubicado posteriormente, se les llama forámenes perilinfáticos, como es el caso de *D. sabina*, *D. americana* *Taeniura*, *Himantura*, *U. concentricus*, *U. asterias*, *U. nana*, *U. rogersi* y *Aetoplatea* (Figs. 7a, b, c y 8a, b). Si presentan un solo par, se les llama forámenes linfáticos, como en *G. micrura* y *G. marmorata* (Fig. 7d).

Forámenes de la región ventro-orbital. Existe gran confusión en cuanto a los nombres que reciben los forámenes de la región ventro-orbital del neurocráneo, por lo cual en este trabajo sólo se consideró el número de forámenes. En *U. asterias*, *U. nana*, *U. rogersi*, *U. concentricus*, *D. americana*, *D. sabina* y *Taeniura* presentan un par de forámenes (Fig. 9c); en *Aetoplatea*, *G. micrura* y *G. marmorata* hay dos pares (Fig. 9a), en tanto que en *Himantura* están ausentes (Fig. 9b).

Mandíbulas. El arco mandibular comprende el palatoc cuadrado y el cartilago de Meckel. En *D. americana*, *D. sabina*, *U. concentricus* y *Taeniura* se proyectan dos procesos a ambos lados de la mandíbula (cartilago de Meckel), por lo que se les ha llamado procesos ventrolaterales (Fig. 10b). Las mandíbulas pueden ser menores a la longitud total del cráneo, como en *U. concentricus*, *U. asterias*, *U. nana*, *U. rogersi*, *D. americana*, *D. sabina*, *Himantura* y *Taeniura*; sin embargo, en *G. micrura*, *G. marmorata* y *Aetoplatea* las mandíbulas son mayores que la longitud total del cráneo.

Ligamento entre los cartílagos hiomandibular y mandibular. En *U. concentricus*, *U. rogersi*, *U. nana*, *U. asterias*, *Taeniura*, *D. americana*, *D. sabina* y *Himantura*, el cartilago hiomandibular no está sosteniendo directamente al cartilago mandibular, ya que existe un ligamento entre ellos. En *Aetoplatea* *G. micrura* y *G. marmorata* no existe este ligamento, por lo que los cartílagos se articulan directamente.

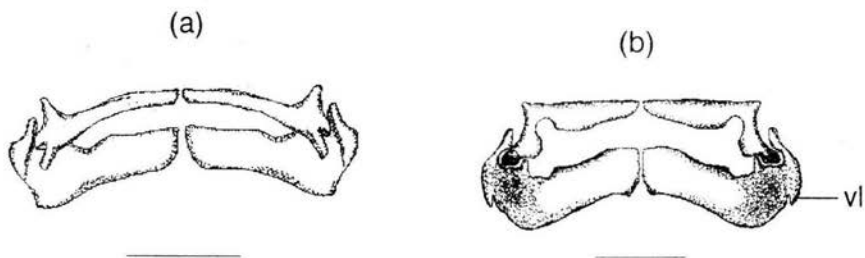


Fig. 10. Mandíbulas de a) *Urotrygon asterias*, b) *Dasyatis americana*; vl = procesos ventrolaterales. Escala = 10 mm.

Basihial. Forma parte del arco hioideo (segundo arco branquial), se localiza entre las mandíbulas y el basibranchial, y se articula con el primer hiobranquial. En *G. micrura*, *G. marmorata* y *Aetoplatea* está formado por un elemento (Fig. 11d); en *U. concentricus*, *U. asterias*, *D. americana*, *D. sabina*, *Himantura* y *Taeniura* está fragmentado (Fig. 11b, c), en tanto que en *U. nana* y *U. rogersi* está ausente (Fig. 11a).

Arcos branquiales. Los arcos branquiales (cuarto a octavo) comprenden a los cartílagos basibranchial, hiobranquial, ceratobranquial, epibranchial y ceratobranquial. En *U. concentricus*, *U. asterias*, *U. rogersi*, *U. nana*, *Taeniura*, *Himantura*, *D. americana* y *D. sabina*, los ceratobranquiales se encuentran articulados (Fig. 11a, b, c); en tanto que en *G. micrura*, *G. marmorata* y *Aetoplatea* están fusionados (Fig. 11d).

En los organismos examinados, los cartílagos hiobranquiales (2°, 3° y 4°) y basibranchial están fusionados formando una sola placa. En *U. concentricus*, *U. asterias*, *U. rogersi*, *U. nana*, *Taeniura*, *Himantura*, *G. micrura*, *G. marmorata* y *Aetoplatea* presentan un orificio en la parte anterior de esa placa (Fig. 11a, b, d). Adicionalmente, en *G. micrura*, *G. marmorata* y *U. rogersi* presentan un puente (Fig. 11d) en la parte posterior del orificio, por el cual pasa la rama aferente de la aorta ventral (Miyake y McEachran 1991).

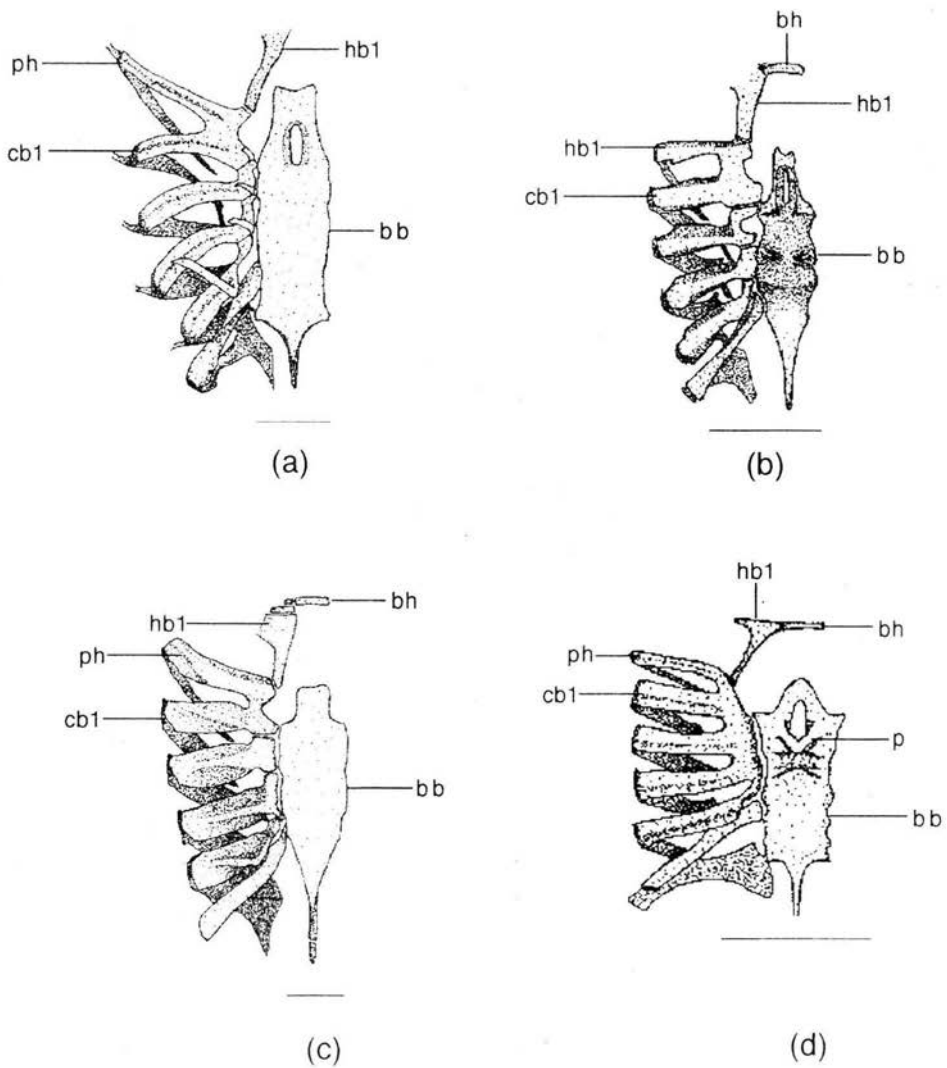


Fig. 11. Esquelto hiobranquial de a) *Urotrygon nana*, b) *Urolophus concentricus*, c) *Dasyatis americana*, d) *Gymnura marmorata*; bb = basibranchial, bh = basihial, cb1 = primer ceratobranchial, hb1 = primer hiobranquial, p = puente, ph = pseudohial. Escala = 10 mm.

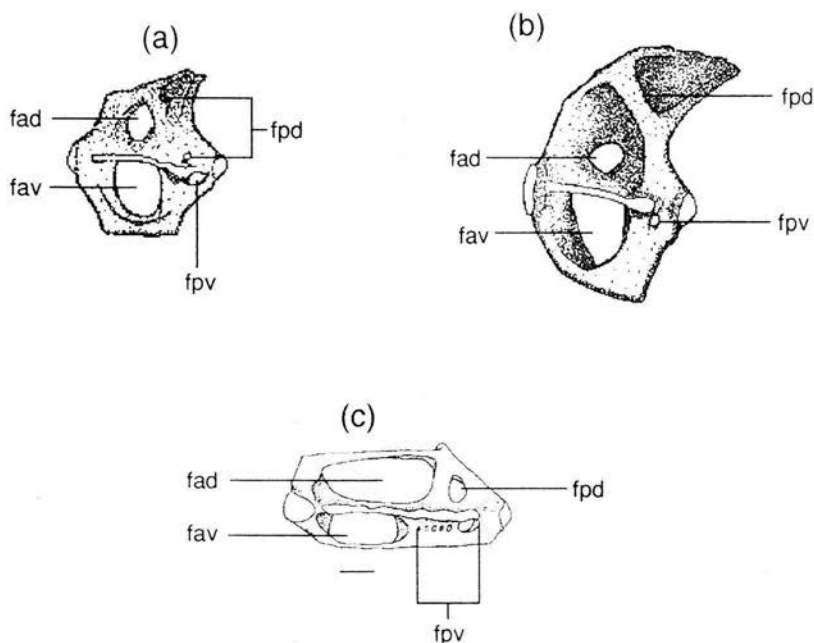


Fig. 12. Escapulacoracoides, vista lateral de: a) *Dasyatis sabina*, b) *Urotrygon asterias*, c) *Gymnura micrura*; fad = fenestra anterodorsal, fav = fenestra anteroventral, fpd = fenestra posterodorsal, fpv = fenestra posteroventral.

Cintura pectoral (escapulacoracoides)

El escapulacoracoides o cintura pectoral está formado por el cartilago coracoideo, el proceso escapular y la supraescápula. El cartilago coracoides está dorsoventralmente aplanado y se localiza debajo de la sinarcualia, donde sostiene a las aletas pectorales.

Fenestras. En vista lateral del escapulacoracoides se observan cuatro fenestras: dos dorsales (anterodorsales y posterodorsales) y dos ventrales (anteroventrales y posteroventrales). Esta condición se observó en *Urolophus*, *Urotrygon asterias* y *Urotrygon rogersi* y *Aetoplatea* (Fig. 12b). En *Dasyatis*, *Himantura* y *Taeniura* tienen tres dorsales y dos ventrales (Fig. 12a), donde aparentemente la posterodorsal se dividió en dos. *Urotrygon nana* presentó dos dorsales y una ventral (pérdida de la posteroventral), en tanto que *Gymnura marmorata* y *G. micrura* presentaron dos dorsales y seis y siete ventrales, respectivamente (Fig. 12c).

Mesopterigio lateral. El mesopterigio lateral se encuentra entre el protopterigio lateral y el metapterigio lateral. Esta estructura puede ser, redondeado como en *Urotrygon nana* o puede ser alargado como en el resto de los organismos estudiados (Fig. 13).

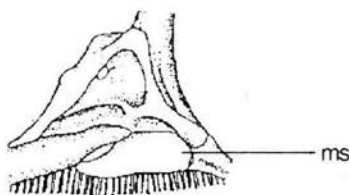


Fig. 13. Vista dorsal del escapulacoracoides de *Himantura bleekeri*; ms = mesopterigio (Tomado de Nishida, 1990).

Cintura pélvica

La cintura pélvica consiste de una barra isquiopúbica, procesos prepélvicos, procesos iliacos y procesos prepélvicos laterales (Fig. 14).

Cintura pélvica (arqueamiento). La barra isquiopúbica está muy arqueada en *Urotrygon nana*, *Gymnura*, *Aetoplatea* y *Himantura*, en tanto que en el resto de los urolófidos, *Taeniura* y *Dasyatis* el arqueamiento no es tan marcado.

Procesos prepélvicos. Los procesos prepélvicos son proyecciones anteromediales del margen anterior de la barra isquiopúbica. Estos procesos están ausentes en *Himantura* y en urolófidos (Fig. 14b); están presentes y poco desarrollados en *D. sabina*, *D. americana*, *G. micrura*, *G. marmorata*, *Aetoplatea* y *Taeniura* (Fig. 14a, c).

Procesos prepélvicos laterales. Están dirigidos anterolateralmente y se localizan en cada esquina anterolateral de la barra isquiopúbica, en *U. concentricus*, *Himantura* y *Aetoplatea* están reducidos; en *G. micrura* y *G. marmorata* están desarrollados y son redondeados, en tanto que en *D. sabina*, *D. americana*, *U. asterias*, *U. nana* y *U. rogersi* son agudos y están desarrollados, en *Taeniura* no se observan.

Procesos iliacos. Se localizan en los extremos posterolaterales de la barra isquiopúbica. Estas estructuras están poco desarrolladas en *G. micrura*, *G. marmorata* y *Aetoplatea* (Fig. 14c), en tanto que en urolófidos, *Dasyatis*, *Taeniura* y *Himantura*, son muy grandes (Fig. 14a, b).

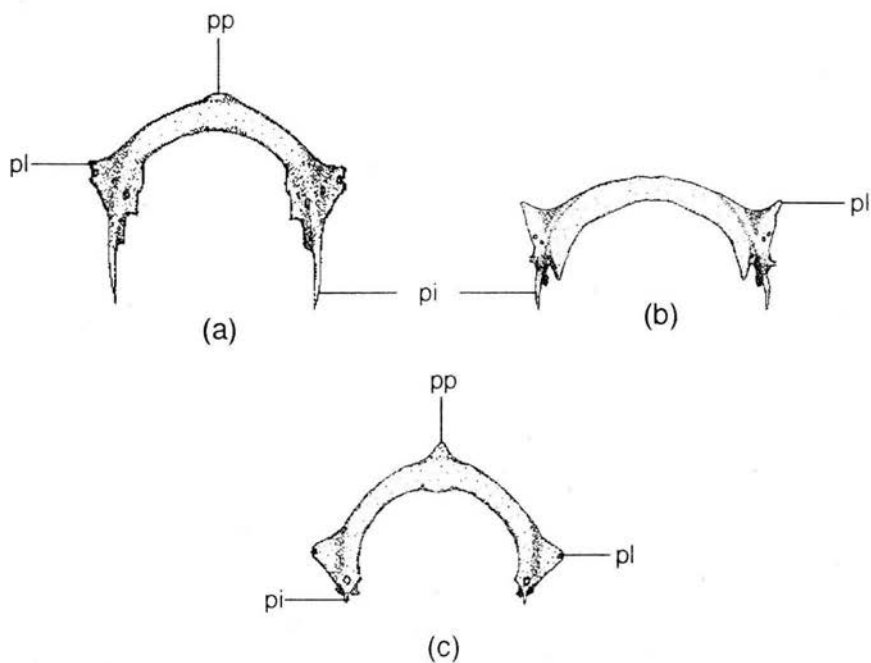


Fig. 14 Cintura p lvica de a) *Dasyatis sabina*. b) *Urotrygon asterias*; c) *Gymnura micrura*; pp = procesos prep lvicos, pi = procesos iliacos. pl = procesos prep lvicos laterales.

V rtebras

Las v rtebras pueden ser agrupadas en varias categor as: primera sinarcualia, v rtebras intersinarcuales, segunda sinarcualia, v rtebras monosp ndilas y v rtebras diplosp ndilas.

V rtebras intersinarcuales. Estas v rtebras se localizan entre la primera y segunda sinarcualia, en *U. asterias*, *U. nana*, *U. rogersi* y *Aetoplatea* hay dos, en *U. concentricus*, *D. americana*, *D. sabina*, *G. micrura* y *G. marmorata* hay tres, y en *Taeniura* hay m s de siete.

Ultima secci n de la cola. La secci n posterior de la columna vertebral est  segmentada en *U. asterias*, *U. nana*, *U. rogersi*, *U. concentricus* *G. marmorata* y *G. micrura*, en tanto que en *D. sabina*, *D. americana*, *Himantura* y *Taeniura* las v rtebras caudales est n fusionadas.

Procesos neurales. Justo en la parte posterior de la primera sinarcualia los procesos neurales están reducidos en *G. micrura*, *G. marmorata*, *Aetoplatea*, *U. nana*, *U. rogersi* y *U. concentricus*. En *U. asterias*, *D. sabina*, *D. americana*, *Himantura* y *Taeniura* los procesos están bien desarrollados (Fig. 15).



Fig. 15. Sinarcualia de *Taeniura* en vista lateral; pn = procesos neurales.

Otras partes del cuerpo

Denticulos dérmicos. Algunos organismos como *D. sabina*, *D. americana*, *U. concentricus*, *U. asterias*, *U. nana*, *U. rogersi*, *Taeniura* y *Himantura* presentan denticulos a lo largo de la superficie dorsal del cuerpo, ya sea que estén ordenados en la línea media dorsal y/o que presenten pequeños denticulos dispersos. En *G. micrura* y *G. marmorata* la piel es desnuda.

Aleta caudal. Esta estructura se localiza en la región posterior de la cola y está presente únicamente en urolófididos (Fig. 16b).

Relación longitud-ancho del disco. El ancho del disco puede ser mayor de 1.5 veces que la longitud del disco, como en *Gymnura* y *Aetoplatea*; en los demás organismos la longitud del disco es menor que 1.3 veces el ancho del disco.

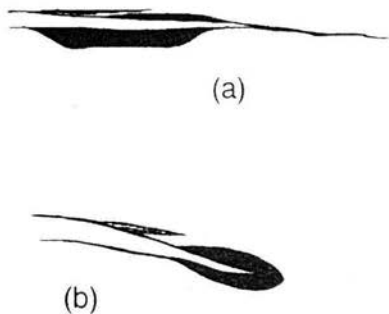


Fig. 16. Esquematización de: a) pliegues en la región caudal de *Dasyatis*, b) aleta caudal presente en urolófididos.

Pliegues en la región caudal. En *Dasyatis*, *Himantura* y *Taeniura* existen pliegues en la región dorsal y ventral de la cola, que no existen en *Gymnura*, *Aetoplatea*, *Urolophus* y *Urotrygon* (Fig. 16a).

Longitud de la cola. La longitud de la cola puede ser mayor del 60 por ciento de la longitud del disco, como en *D. americana*, *D. sabina*, *Taeniura* y *Himantura*; en *U. asterias*, *U. nana*, *U. rogersi*, *U. concentricus*, *Aetoplatea*, *G. micrura* y *G. marmorata* es menor que el 60 por ciento de la longitud del disco.

Caracteres Cuantitativos

Tabla 2. Valores promedio del esqueleto de las especies de la familia Urolophidae

| | <i>U. asterias</i> n = 10 | <i>U. nana</i> n = 10 | <i>U. rogersi</i> n = 2 | <i>U. concentricus</i> n = 8 |
|---|------------------------------|--------------------------|----------------------------|---------------------------------|
| CRANEO | | | | |
| Ancho del cráneo* | 77.4037 | 80.4853 | 78.4508 | 72.9460 |
| L. de la fontanela anterior* | 72.4876 | 68.0613 | 69.5134 | 73.1044 |
| A. de la fontanela anterior* | 38.7215 | 41.4765 | 33.1678 | 38.9077 |
| Ancho interorbital* | 32.7503 | 32.8329 | 33.3664 | 33.8229 |
| Ancho internarinal* | 1.9622 | 1.1343 | 4.9652 | 1.9148 |
| A. mayor de apertura nasal* | 31.0917 | 32.0851 | 25.8192 | 28.8225 |
| Ancho de las mandíbulas* | 82.7642 | 84.1609 | 83.4160 | 85.5476 |
| Radios branquiales dorsales | 10 | 10 | 11 | 10 |
| Radios branquiales ventrales | 8 | 6 | 9 | 8 |
| CINTURA ESCAPULAR | | | | |
| Longitud mayor* | 38.0499 | 30.9119 | 40.9136 | 36.6069 |
| Altura mayor* | 52.3527 | 46.2053 | 49.6524 | 54.1146 |
| Premesocóndilo* | 12.3354 | 7.1515 | 8.1429 | 12.784 |
| Postmesocóndilo* | 7.9463 | 5.9108 | 11.4200 | 7.8895 |
| Mesocóndilo* | 17.768 | 17.8495 | 21.3505 | 15.9333 |
| Longitud de la sinarcualia | 65.0232 | 56.3349 | 67.1300 | 66.9559 |
| Radios pectorales | 82 | 58 | 86 | 82 |
| Radios pélvicos h/m | 22/18 | 18/15 | 24/? | 24/19 |
| Longitud total del cuerpo (mm) + | 221-382 | 72-239 | 145-443 | 146-378 |
| Promedio de la longitud total del cuerpo (mm) | 254.66 | 163.2 | 294.0 | 230.0 |

*Medidas expresadas en porcentaje de la longitud total del neurocráneo.

+ Rango en el que fluctuó el tamaño de los organismos estudiados.

n = número de organismos medidos; h = hembra; m = macho

Tabla 3. Valores promedio del esqueleto de las especies de la familia Dasyatidae.

| | <i>D. sabina</i> n = 8 | <i>D. americana</i> n = 9 |
|---|---------------------------|------------------------------|
| CRANEO | | |
| Ancho del cráneo* | 87.0632 | 89.4801 |
| L. de la fontanela anterior* | 70.3307 | 73.2616 |
| A. de la fontanela anterior* | 38.7157 | 38.2602 |
| Ancho interorbital* | 42.5153 | 44.5837 |
| Ancho internarinal* | 3.4137 | 4.0192 |
| A. mayor de apertura nasal* | 33.2118 | 30.2182 |
| Ancho de las mandíbulas* | 85.8983 | 85.6741 |
| Radios branquiales dorsales | 11 | 11 |
| Radios branquiales ventrales | 9 | 9 |
| CINTURA ESCAPULAR | | |
| Longitud mayor* | 46.6911 | 62.9107 |
| Altura mayor* | 51.5534 | 60.0547 |
| Premesocóndilo* | 7.3714 | 10.6568 |
| Postmesocóndilo* | 10.0753 | 14.3078 |
| Mesocóndilo* | 29.2442 | 38.2422 |
| Longitud de la sinarcualia | 71.5799 | 78.5200 |
| Radios pectorales | 102 | 119 |
| Radios pélvicos h/m | 25/20 | 26/22 |
| Longitud total del cuerpo (mm) + | 348-508 | 642-2100 |
| Promedio de la longitud total del cuerpo (mm) | 414.25 | 1131.5 |

*Medidas expresadas en porcentaje de la longitud total del neurocráneo.

+ Rango en el que fluctuó el tamaño de los organismos estudiados.

n = número de organismos medidos; h = hembra; m = macho

Tabla 4. Valores promedio del esqueleto de las especies de la familia Gymnuridae.

| | <i>G. micrura</i> n = 10 | <i>G. marmorata</i> n = 9 |
|---|-----------------------------|------------------------------|
| CRANEO | | |
| Ancho del cráneo* | 92.8224 | 96.0853 |
| L. de la fontanela anterior* | 63.8912 | 66.5366 |
| A. de la fontanela anterior* | 35.1583 | 34.4638 |
| Ancho interorbital* | 55.9487 | 55.2804 |
| Ancho internarinal* | 4.2999 | 5.2638 |
| A. mayor de apertura nasal* | 35.6789 | 34.9327 |
| Ancho de las mandíbulas* | 135.3008 | 130.7449 |
| Radios branquiales dorsales | 15 | 16 |
| Radios branquiales ventrales | 11 | 11 |
| CINTURA ESCAPULAR | | |
| Longitud mayor* | 105.2222 | 103.6415 |
| Altura mayor* | 42.0329 | 42.9183 |
| Premesocóndilo* | 13.91 | 14.5402 |
| Postmesocóndilo* | 16.0873 | 15.0581 |
| Mesocóndilo* | 75.1245 | 74.043 |
| Longitud de la sinarcualia | | |
| Radios pectorales | 76 | 73 |
| Radios pélvicos h/m | 16/16 | 18/15 |
| Longitud total del cuerpo (mm) + | | |
| Promedio de la longitud total del cuerpo (mm) | 236.45 | 223.0 |

*Medidas expresadas en porcentaje de la longitud total del neurocráneo.

+ Rango en el que fluctuó el tamaño de los organismos estudiados.

n = número de organismos medidos; h = hembra; m = macho

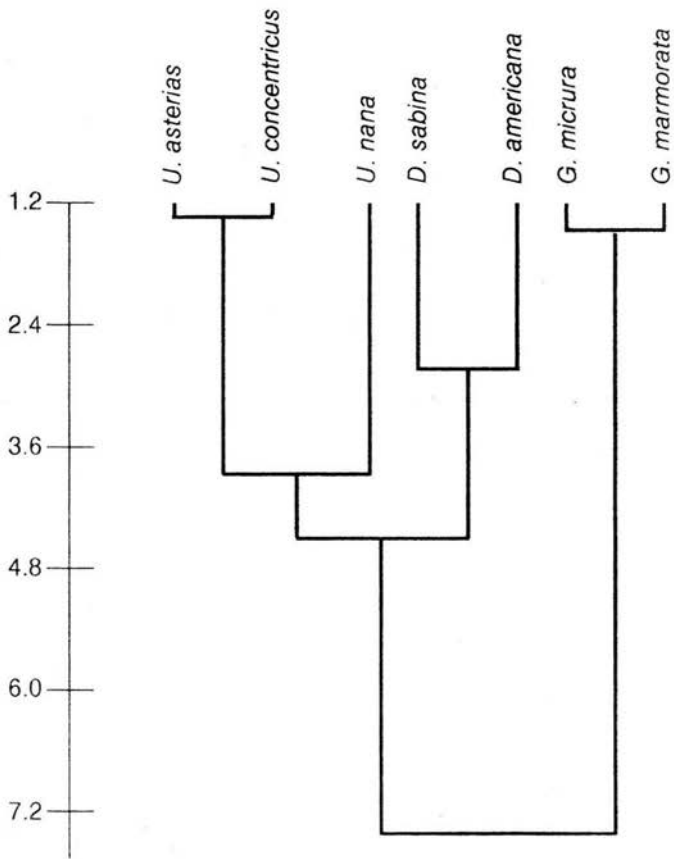


Fig. 17 Fenograma obtenido con el método de agrupamiento UPGMA, usando 7 taxones y 20 caracteres, aplicando el índice de distancias euclidianas ($r=0.095021$)

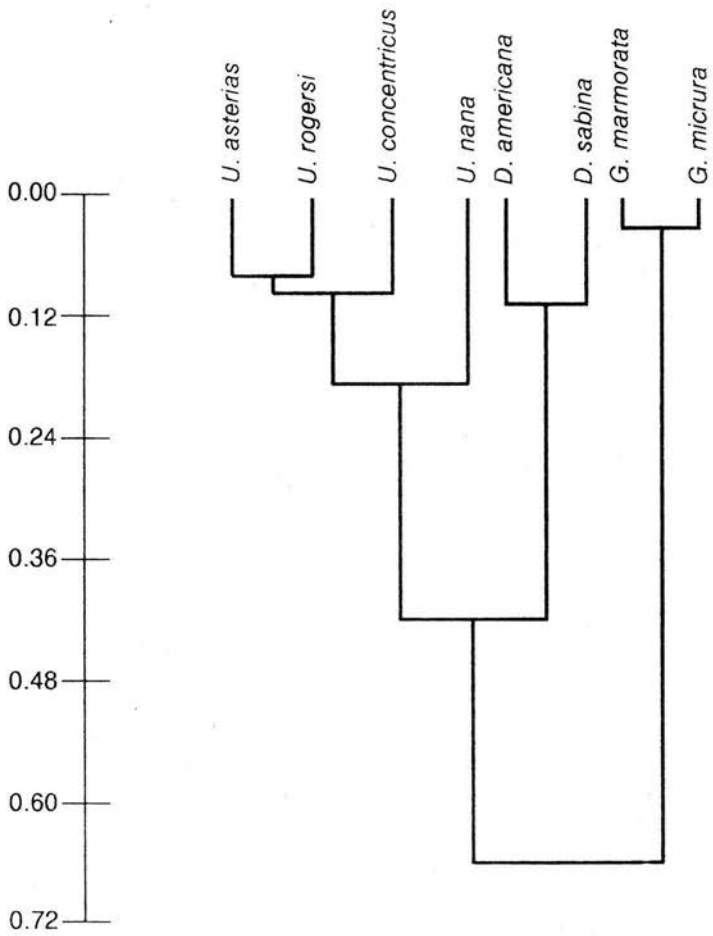


Fig. 18. Fenograma obtenido con método de agrupamiento UPGMA, usando 8 taxones y 55 caracteres, aplicando el índice de Gower ($r=0.99177$)

Análisis Cladístico

Tabla 5. Codificación de los caracteres empleados en el análisis cladístico.

| Caracter | Estado | Descripción |
|----------|--------|---|
| 0 | 0 | Cartilago rostral largo |
| | 1 | Cartilago rostral pequeño |
| | 2 | Esbozo del cartilago rostral |
| 1 | 0 | Localización de las cápsulas nasales anteriores al margen |
| | 1 | Localización de las cápsulas nasales en el margen |
| | 2 | Localización de las cápsulas nasales posteriores al margen |
| 2 | 0 | Expansión de las cápsulas nasales lateralmente |
| | 1 | Expansión de las cápsulas ventrolateralmente |
| 3 | 0 | Procesos preorbitales poco desarrollados y no sobresalen del neurocráneo |
| | 1 | Procesos preorbitales poco desarrollados y sobresalen del neurocráneo |
| | 2 | Procesos preorbitales desarrollados |
| 4 | 0 | Ancho interorbital del neurocráneo de 32-38% de la longitud total del cráneo |
| | 1 | Ancho interorbital del neurocráneo de 39-41% de la longitud total del cráneo |
| | 2 | Ancho interorbital del neurocráneo mayor que el 45% de la longitud total del cráneo |
| 5 | 0 | Ubicación del primer proceso postorbital en la parte posterior de la región orbital |
| | 1 | Ubicación del primer proceso postorbital en la región orbital |
| 6 | 0 | Grado de desarrollo del primer proceso postorbital reducido |
| | 1 | Grado de desarrollo del primer proceso postorbital desarrollado |
| 7 | 0 | Fontanela no calcificada |
| | 1 | Fontanela calcificada |
| 8 | 0 | Dos pares de forámenes linfáticos |
| | 1 | Un par de forámenes linfáticos |
| 9 | 0 | Un foramen impar en la región ventro-orbital |
| | 1 | Un foramen par y uno impar en la región ventro-orbital |
| | 2 | Un par de forámenes en la región ventro-orbital |
| | 3 | Dos pares de forámenes en la región ventro-orbital |
| 10 | 0 | Mandíbulas más pequeñas que la longitud nasobasal |
| | 1 | Mandíbulas mayores que la longitud nasobasal |
| | 2 | Mandíbulas iguales a la longitud nasobasal |
| 11 | 0 | Procesos ventrolaterales de la mandíbula ausentes |
| | 1 | Procesos ventrolaterales de la mandíbula presentes |
| 12 | 0 | Proceso ventral sobre el cartilago mandibular reducido |
| | 1 | Proceso ventral sobre el cartilago mandibular desarrollado |
| 13 | 0 | Ligamento entre los cartilagos mandibular e hiomandibular ausente |
| | 1 | Ligamento entre los cartilagos mandibular e hiomandibular presente |
| 14 | 0 | 6 radios dorsales del pseudohial |
| | 1 | 9-11 radios dorsales del pseudohial |
| | 2 | 13 radios dorsales del pseudohial |
| | 3 | 15-17 radios dorsales del pseudohial |

Tabla 5. Codificación de los caracteres empleados en el análisis cladístico (Continuación)

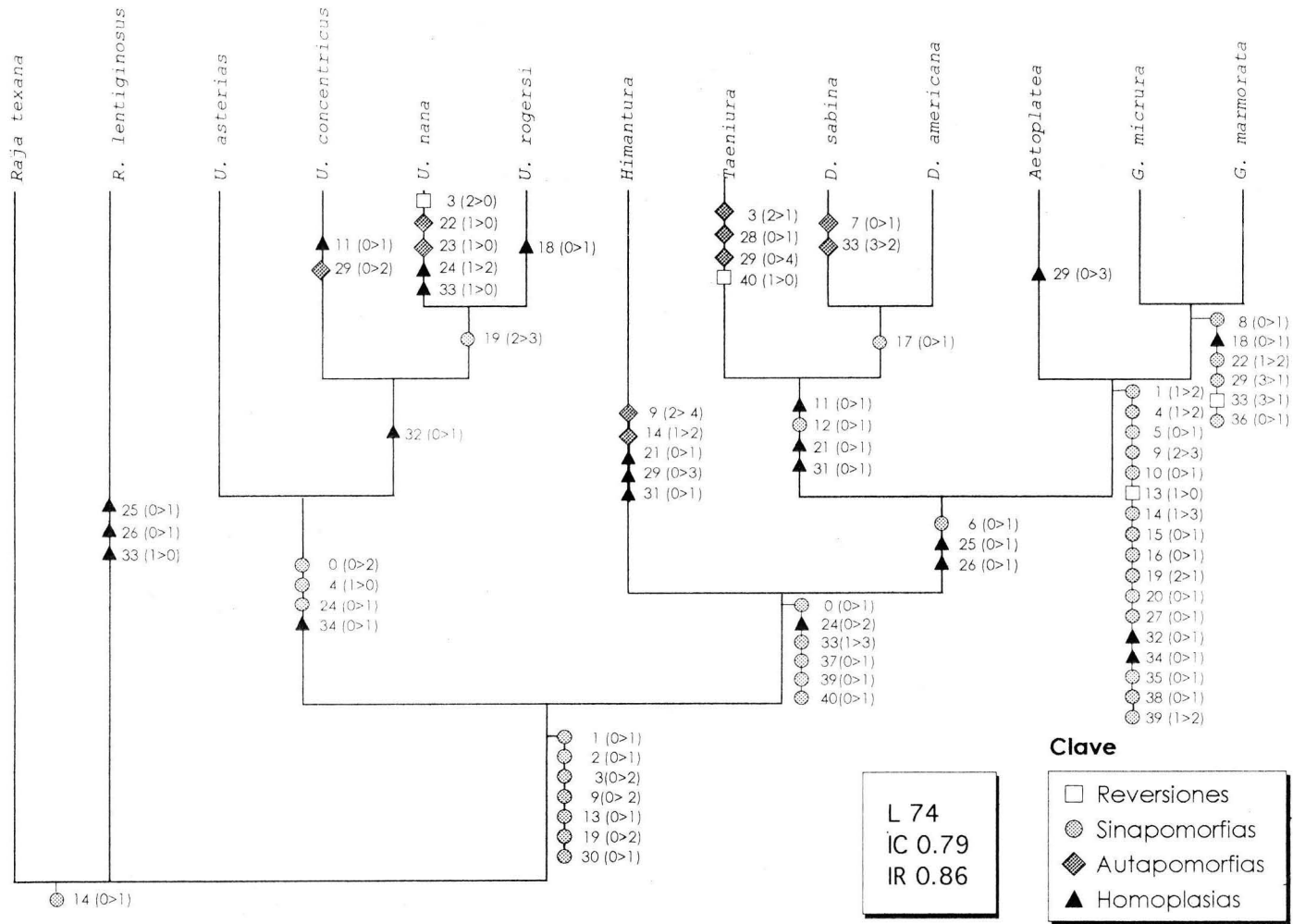
| Caracter | Estado | Descripción |
|-----------------|---------------|--|
| 15 | 0 | Menos de 10 radios ventrales del pseudohial |
| | 1 | Mas de 10 radios ventrales del pseudohial |
| 16 | 0 | No hay fusión del primero y segundo ceratobranquial |
| | 1 | Sí hay fusión del primero y segundo ceratobranquial |
| 17 | 0 | Presencia del orificio en el basibranquial |
| | 1 | Ausencia del orificio en el basibranquial |
| 18 | 0 | Puente ausente en la región anterior del basibranquial |
| | 1 | Puente presente en la región anterior del basibranquial |
| 19 | 0 | Basihial formado por un elemento fusionado al primer hiobranquial |
| | 1 | Basihial formado por un elemento articulado al primer hiobranquial |
| | 2 | Basihial formado por un elemento fragmentado |
| | 3 | Basihial ausente |
| 20 | 0 | Del segundo al cuarto ceratobranquial sin fusionar |
| | 1 | Del segundo al cuarto ceratobranquial fusionados |
| 21 | 0 | Dos ventanas dorsales en el escapulacoracoides |
| | 1 | Tres ventanas dorsales en el escapulacoracoides |
| 22 | 0 | Una ventana ventral en el escapulacoracoides |
| | 1 | Dos ventanas ventrales en el escapulacoracoides |
| | 2 | De 6-7 ventanas ventrales en el escapulacoracoides |
| 23 | 0 | Mesopterigio lateral redondeado |
| | 1 | Mesopterigio lateral alargado |
| 24 | 0 | Cintura pélvica poco arqueada |
| | 1 | Cintura pélvica arqueada |
| | 2 | Cintura pélvica muy arqueada |
| 25 | 0 | Proceso prepélvico ausente |
| | 1 | Proceso prepélvico presente |
| 26 | 0 | Grado de desarrollo del proceso prepélvico nulo |
| | 1 | Poco desarrollo del proceso prepélvico |
| | 2 | Proceso prepélvico desarrollado |
| 27 | 0 | Procesos iliacos desarrollados |
| | 1 | Procesos iliacos reducidos |
| 28 | 0 | Procesos prepélvicos laterales presentes |
| | 1 | Procesos prepélvicos laterales ausentes |
| 29 | 0 | Procesos prepélvicos laterales desarrollados agudos |
| | 1 | Procesos prepélvicos laterales desarrollados redondeados |
| | 2 | Procesos prepélvicos laterales poco desarrollados redondeados |
| | 3 | Procesos prepélvicos laterales reducidos |
| 30 | 4 | Procesos prepélvicos laterales ausentes |
| | 0 | Más de 7 vértebras después de la primera sinarcualia |
| | 1 | 2-3 vértebras después de la primera sinarcualia |
| 31 | 3 | Sin vértebras después de la primera sinarcualia |
| | 0 | Ultima sección de la región caudal segmentada |
| | 1 | Ultima sección de la región caudal fusionada |

Tabla 5. Codificación de los caracteres empleados en el análisis cladístico (Continuación)

| Caracter | Estado | Descripción |
|-----------------|---------------|---|
| 32 | 0 | Procesos neurales desarrollados |
| | 1 | Procesos neurales reducidos |
| 33 | 0 | De 55-66 radios en las aletas pectorales |
| | 1 | De 73-86 radios en las aletas pectorales |
| | 2 | De 100-105 radios en las aletas pectorales |
| | 3 | Más de 110 radios en las aletas pectorales |
| 34 | 0 | Más de 20 radios en las aletas pélvicas |
| | 1 | Menos de 19 radios en las aletas pélvicas |
| 35 | 0 | Punta distal de los radiales pectorales no articulados con los radiales circundantes |
| | 1 | Punta distal de los radiales pectorales articulados distalmente con los radiales circundantes |
| 36 | 0 | Piel con denticulos |
| | 1 | Piel lisa |
| 37 | 0 | Aleta caudal presente |
| | 1 | Aleta caudal ausente |
| 38 | 0 | Longitud del disco menor que 1.3 veces el ancho del disco |
| | 1 | Longitud del disco mayor que 1.3 veces el ancho del disco |
| 39 | 0 | Longitud de la cola igual a la longitud del disco |
| | 1 | Longitud de la cola mayor que la longitud del disco |
| | 2 | Longitud de la cola menor que el 60% de la longitud del disco |
| 40 | 0 | Pliegues dorsal y ventral en la región caudal ausentes |
| | 1 | Pliegues dorsal y ventral en la región caudal presentes |

El 0 generalmente corresponde al carácter ancestral presente en el grupo externo (*R. texana* y *R. lentiginosus*).

Fig. 19. Cladograma Obtenido con el Programa Hennig '86, Versión 1.5



ANÁLISIS DE RESULTADOS

Feneticismo

Análisis del fenograma obtenido utilizando el índice de Distancias Euclidianas

Para la realización del análisis de agrupamiento utilizando el índice de distancias euclidianas, se emplearon siete especies obteniéndose un fenograma donde se observan tres grupos. El primer grupo está formado por los urolófidios, dentro del cual los más parecidos son *Urotrygon asterias* y *Urolophus concentricus* uniéndose en 1.296, siendo el más diferente de los tres *U. nana*, que se une en 3.790. El segundo grupo, está formado por *Dasyatis sabina* y *D. americana* las cuales son parecidas y se unen en 2.879. En el tercer grupo, *Gymnura micrura* y *G. marmorata* se unen en 1.363 (Fig. 17).

De los tres grupos que se formaron, los más parecidos son las especies pertenecientes a las familias Urolophidae y Dasyatidae que se unen en 4.402, resultando ser la familia Gymnuridae la más diferente de las tres, y se une con las otras dos en 7.399.

Se obtuvo un índice de correlación cofenético de 0.95021, lo que nos indica, de acuerdo con Sneath y Sokal (1973) que hay concordancia entre los valores de similitud y el fenograma, esto es, el fenograma representa bien a los valores de similitud.

Análisis del fenograma obtenido con el Índice de Gower

Para el análisis de agrupamiento, aplicando el índice de Gower se utilizaron ocho especies, obteniéndose un fenograma en donde se observa la formación tres grupos. El primer grupo está formado por *Dasyatis americana* y *D. sabina* las cuales son parecidas y se unen en 0.089. Dentro del segundo grupo, que incluye a las cuatro especies de urolófidios, los más parecidos son *Urotrygon asterias* y *U. rogersi* uniéndose en 0.071, siendo el más parecido a ellos *Urolophus concentricus* que une en 0.083, y el más diferente de los cuatro fue *U. nana* que se une en 0.178. En el tercer grupo, *Gymnura marmorata* y *G. micrura* que se parecen se unen en 0.023. De los tres grupos que se formaron, los más parecidos son las especies pertenecientes a las familias Dasyatidae y Urolophidae que se unen en 0.409, resultando ser la familia Gymnuridae la más diferente de las tres, que se une en 0.657 (Fig. 18).

Al aplicar los dos análisis de similitud total, se obtuvieron resultados similares y, la única diferencia fue que *U. rogersi* se incluyó únicamente en el análisis del Índice de Gower, debido a que sólo se contó con dos ejemplares no se incluyó en el de Distancias Euclidianas. Los resultados obtenidos nos indican que la familia Urolophidae es más parecida a la Dasyatiidae, siendo Gymnuridae la más diferente. Esto concuerda con la clasificación propuesta por Nelson (1994) y Nishida (1990), en donde agrupan a los urolófidos y los dasiátidos dentro de la superfamilia Dasyatoidea, en tanto que los gimnúridos se ubican dentro de la superfamilia Myliobatoidea.

En este análisis el índice de correlación cofenético fue de 0.99177, lo que nos indica que no hay distorsión entre los datos de similitud y el fenograma.

Cladismo

Al realizar el análisis cladístico se obtuvieron dos resultados:

1. Análisis de caracteres
2. Relaciones genealógicas.

Análisis de caracteres

En el cladograma (Fig. 19) podemos observar que los caracteres tienden a cambiar de una rama a otra, observándose, por lo tanto, algunas tendencias. En este análisis los caracteres más importantes, por su índice de consistencia elevado (Apéndice 4) son las sinapomorfias (Crisi y López, 1983), las cuales serán discutidos a continuación.

A diferencia del grupo externo, en estos organismos el cartilago rostral tiende a ser una estructura vestigial, hasta llegar a ser un esbozo como en urolófidos. En todas las especies del grupo interno, la función que tenía este cartilago era sostener a la porción anterior del organismo, función que fue sustituida en el grupo interno por los radios de las aletas pectorales, los cuales migran hacia la región anteromedial, a ambos lados del Apéndice rostral.

Las cápsulas nasales que en el grupo externo se expanden lateralmente en el grupo interno se expanden ventrolateralmente. En vista ventral, el borde de estas estructuras está en el margen del cráneo en dasiátidos y urolófidos; sin embargo, observamos que en los miembros de la familia Gymnuridae el borde de las cápsulas se ubica más posteriormente.

El neurocráneo en la región interorbital en el grupo externo va del 39 al 41% de la longitud total de cráneo y, a partir de este grupo, podemos observar que hay dos tendencias, una hacia la reducción de la región interorbital (urolófidos) y otra hacia la expansión de la misma región (gimnúridos).

El primer proceso postorbital, que en el grupo externo, *Himantura* y urolófidos es reducido, tiende a incrementar su tamaño en *Taeniura*, dasiátidos y gimnúridos; en estos últimos los procesos migran hacia la región orbital. Esta condición sólo se ha reportado en los miembros de la superfamilia Myliobatoidea y se ha relacionado con un cambio de hábitat (Nishida, 1990; Miyake *et al.*, 1992).

En el grupo externo, dasiátidos, urolófidos y *Aetoplatea* se observan dos pares de forámenes linfáticos, en tanto que en gimnúridos sólo se observa un par. Es probable que el foramen endolinfático y perilinfático se fusionen, ya que en los organismos pequeños de *Urolophus* no se observa una clara separación de ambos forámenes, en tanto que en el adulto de *Aetoplatea* ambos están separados por un segmento pequeño.

Las mandíbulas en gimnúridos tienden a ser superiores al 130% de la longitud total del cráneo. Esto está en relación con el incremento del ancho del cráneo. Esta última tendencia se observa en *Rhinoptera*, *Mobula*, *Manta*, *Aetobatus* y *Myliobatis* (Nishida, op. cit.).

El número de radios dorsales del pseudohial tiende a incrementar su número: en *R. texana* sólo hay seis; en *R. lentiginosus*, urolófidos y dasiátidos el número va de 9 a 11; *Himantura* presenta 13 y en los gimnúridos van de 15 a 17. En el caso de los radios ventrales, nuevamente es mayor en gimnúridos en donde tienen 11.

En el grupo externo, en los urolófidos y los dasiátidos los ceratobranquiales están articulados, en tanto que en gimnúridos se fusionan del primero al cuarto, esto parece darle menor movilidad al organismo, ya que a diferencia de las otras especies ellos tienen movimientos más rígidos, los cuales se han considerado por Nishida (1990) como un movimiento de aleteo.

El grupo externo, los urolófidos, *Himantura*, *Taeniura* y gimnúridos presentan un orificio en el basibranquial, el cual se ha perdido en *D. americana* y *D. sabina*. La pérdida de este orificio también ha sido reportada para las familias Rhinopteridae, Myliobatidae y Mobulidae (Miyake y McEachran, 1991).

El basihial es una estructura que en el grupo externo está fusionada al primer hiobranquial; al pasar al grupo interno se nota que esta estructura está articulada al primer hiobranquial y está fragmentada, es decir, está formado por tres (*Urolophus concentricus*), cuatro (*Urotrygon asterias*) o cinco cartilagos (*Dasyatis*). De aquí observamos dos tendencias. En la primera vemos que *Urotrygon nana* y *Urotrygon rogersi* pierden completamente esta estructura, lo cual sólo se ha reportado para las familias Rhinopteridae, Myliobatidae y Mobulidae (Nishida, op. cit.; Miyake y McEachran, op. cit.). Por el otro lado vemos que los gimnúridos únicamente presentan el elemento central, que se observa perfectamente articulado al primer hiobranquial.

En el escapulacoracoides del grupo externo, urolófididos (excepto *U. nana*), y dasiátidos presentan dos fenestras ventrales. En *U. nana* la fenestra posteroventral desaparece. Por el contrario, en *G. micrura* y *G. marmorata* tienden a incrementarse de seis a siete.

Los procesos ilíacos están muy desarrollados en casi todos los grupos, incluyendo al grupo externo, excepto en gimnúridos en donde estas estructuras se reducen.

La piel presenta denticulos en el grupo externo, urolófididos y dasiátidos; sin embargo, en gimnúridos la piel es totalmente lisa.

La aleta caudal está presente en el grupo externo y en urolófididos; esta estructura desaparece en dasiátidos y gimnúridos. En los organismos que carecen de esta estructura se observó que presentan pliegues en la cola.

El ancho del disco es mayor que 1.5 veces su longitud (Bigelow y Schroeder, 1953) en gimnúridos, en los cuales, como se mencionó anteriormente, el cráneo tiende a ser más ancho que en las otras especies; es muy probable que ambas características sean proporcionales en cada organismo. Algo similar ocurre en miliobatidos (Compagno, 1984; Nishida, 1990).

La longitud de la cola aumenta en dasiátidos, en tanto que en el grupo externo y urolófididos es menor o igual a la longitud del disco. En gimnúridos se da una reversión, ya que el tamaño de la cola disminuye.

De los caracteres utilizados en este análisis, los que nos reportaron menor información, debido a que presentaron un índice de consistencia bajo (ver Apéndice 4) como resultado de las homoplasias fueron: los procesos ventrolaterales de la mandíbula, el puente en la región del

basibranquial, el número de fenestras dorsales del escapulacoracoides, presencia y el grado de desarrollo de los procesos prepélvicos, la segmentación de la región caudal, el grado de desarrollo de los procesos neurales y el número de radios de las aletas pélvicas.

Relaciones genéticas (análisis del cladograma)

Al procesar los datos con el programa de Hennig'86 se obtuvo un árbol (Fig. 19) con una longitud de 74 pasos, un índice de consistencia de 0.79 y un índice de retención de 0.86.

En el cladograma obtenido, se observa que las especies utilizadas en este estudio, forman un grupo monofilético, ya que comparten siete sinapomorfias (caracteres 1, 2, 3, 9, 13, 19 y 30). Este grupo se divide a su vez en dos grupos monofiléticos, uno de los cuales está formado por *U. asterias*, *U. concentricus*, *U. nana* y *U. rogersi*, los cuales comparten tres sinapomorfias (caracteres 0, 4 y 24). Se puede observar que *U. asterias* es el que tiene los caracteres más plesiomórficos y, es el grupo hermano de *U. concentricus*. Esta última especie presenta una autapomorfia (carácter 29) y, es el grupo hermano de *U. nana* y *U. rogersi*, que son el grupo que presenta los caracteres más apomórficos, los cuales comparten una sinapomorfia (carácter 19); *U. nana* presenta dos autapomorfias (caracteres 22 y 23).

Por otro lado, el segundo grupo monofilético comparte cinco sinapomorfias (caracteres 0, 33, 37, 39 y 40) y, está dividido a su vez en dos subgrupos. El primero incluye sólo a *Himantura* que es el grupo más plesiomórfico, y presenta dos autapomorfias (caracteres 9 y 14), siendo el grupo hermano del otro subgrupo; este último incluye a *Taeniura*, *D. americana*, *D. sabina*, *Aetoplatea*, *G. micrura* y *G. marmorata*, los cuales comparten una sinapomorfia (carácter 6). Este grupo se divide en dos, teniendo por un lado a *Taeniura* que es el que presenta los caracteres más plesiomórficos, con tres autapomorfias (caracteres 3, 28 y 29) y, es el grupo hermano de *D. americana* y *D. sabina*; estas tres especies comparten una sinapomorfia (carácter 12). Los dasiátidos son los que presentan los caracteres más derivados y presentan una sinapomorfia (carácter 17); *D. sabina* presentó dos autapomorfias (caracteres 7 y 33). El otro grupo está formado por *Aetoplatea*, *Gymnura micrura* y *G. marmorata*, que comparten catorce sinapomorfias (caracteres 1, 4, 5, 9, 10, 14, 15, 16, 19, 20, 27, 30, 35 y 38), siendo el más plesiomórfico *Aetoplatea* y las gimnuras, las que presentaron los caracteres más derivados; estas últimas comparten cuatro sinapomorfias (caracteres 8, 22, 29 y 36).

De acuerdo con lo anterior, el grupo de los urolófidos es monofilético, sin embargo vemos en el cladograma, que *Urolophus concentricus*, se ubica entre las especies del género *Urotrygon*. Lo anterior nos podría indicar que las especies pertenecientes a este último género forman un grupo parafilético el cual de acuerdo con Wiley *et al.* (1991) es un grupo en el que uno o más de sus descendientes son excluidos. Por otro lado, también podría significar que la especie *Urolophus concentricus* este mal ubicada taxonómicamente y, deba ser reubicada dentro del género *Urotrygon*. Esto, de alguna manera podría verse reforzado por los análisis de similitud, ya que en ambos, empleando características cuantitativas (distancias euclidianas) y cualitativas (índice de Gower), vemos que *U. concentricus* presenta gran similitud con los urolófidos, quedando como un grupo intermedio. Es recomendable realizar más estudios con un mayor número de caracteres y de especies de la familia Urolophidae para poder confirmar o rechazar los resultados obtenidos en este análisis.

Por otro lado, vemos que los géneros que pertenecen a la familia Dasyatidae (*Himantura*, *Taeniura* y *Dasyatis*) forman un grupo parafilético, en este caso el grupo principal no incluye a *Himantura*. Esto no corresponde con lo reportado por Nishida (1990), en cuyo análisis los tres géneros aparecen como monofiléticos.

Las especies que pertenecen a la familia Gymnuridae (incluidos los dos géneros: *Aetoplaea* y *Gymnura*) forman un grupo monofilético. A diferencia de lo obtenido por Nishida (1990), quién no resuelve la filogenia de este grupo, en este caso se obtuvo que *Aetoplaea* es el género más plesiomórfico.

Finalmente, es importante mencionar que los resultados obtenidos en este análisis no concuerdan con los reportados por Nishida (1990), quién obtuvo que las familias Urolophidae y Dasyatidae forman un grupo monofilético (Fig. 2); este resultado obtenido probablemente se debió a que en su análisis incluyó a la familia Myliobatidae, resultando que la familia Gymnuridae comparte siete sinapomorfias con las especies de miliobatidos, apareciendo como grupo hermano de estos. Por lo anterior no hay que descartar la posibilidad de que si se hubiese incluido a esta familia en este análisis la familia Gymnuridae podría ser el grupo hermano de los miliobatidos.

En este estudio las familias Dasyatidae y Gymnuridae son las que forman un grupo monofilético, que está sustentado por cinco sinapomorfias. Esta división se debe en parte a que el grupo de los urolófidos presentó el mayor número de caracteres plesiomórficos, en tanto que los dasiátidos y gimnúridos presentaron un mayor número de caracteres derivados.

CONCLUSIONES

Con respecto a los análisis de similitud se puede concluir lo siguiente:

1. En los análisis de similitud de este estudio las especies de las familias Dasyatidae y Urolophidae fueron las más parecidas, en tanto que las de la familia Gymnuridae resultaron ser las más diferentes.
2. Contrario a lo que podría esperarse, *Urolophus concentricus* presentó una gran similitud con las especies del género *Urotrygon*.

De acuerdo con el análisis de parentesco se puede concluir que:

1. En los caracteres empleados en el análisis se observaron las siguientes tendencias:
 - ◆ Migración del primer procesos postorbital a la región orbital.
 - ◆ Fusión de los ceratobranquiales.
 - ◆ Fusión de los forámenes linfáticos.
 - ◆ En la cintura pélvica hay reducción de los procesos iliacos.
 - ◆ Incremento del número de radios branquiales dorsales y ventrales del pseudohial.
 - ◆ Incremento del número de radios de las aletas pectorales.
 - ◆ Incremento del tamaño de la región caudal en dasiátidos.
 - ◆ Pérdida de la aleta caudal.
2. Las especies de este estudio forman un grupo monofilético.
3. Los urolófididos presentaron los caracteres más plesiomórficos y los gimnúridos los caracteres más derivados.
4. Los géneros de la familia Dasyatidae son parafiléticos, en tanto que los de la familia Gymnuridae son monofiléticos. Estos dos grupos constituyeron un grupo monofilético.
5. A partir de los resultados obtenidos, existen evidencias que sugieren que sería conveniente reconsiderar la actual posición taxonómica de *Urolophus concentricus* y su posible reubicación dentro del género *Urotrygon*.
6. Se debe realizar un estudio más amplio de las especies de la familia Urolophidae.

A partir de la información cladista obtenida en este estudio y de los criterios establecidos para su análisis, los resultados indican que las especies de la familia *Dasyatidae* son el grupo hermano de las especies de la familia *Gymnuridae*. Por otro lado, a partir del análisis fenético, se encontró que las primeras tienen una mayor similitud anatómica con las especies de la familia *Urolophidae*, que pueden interpretarse como convergencias. Esto es fortalecido por el hecho de que ambas familias tienen hábitos semejantes.

Para finalizar, considero necesario resaltar la importancia de este tipo de estudios con especies cuya captura está limitada tanto por los requerimientos técnicos como por sus hábitats y distribución, dado que aportan información valiosa sobre los grupos en general. Ahora bien, el mejor enfoque para aprovechar la información existente con el objeto de establecer las relaciones genealógicas consiste en iniciar el análisis en las categorías taxonómicas superiores (suborden o familia) para entonces detectar los niveles inferiores en los que puede existir confusión originada por la falta de datos más específicos.

Apéndice 1

Matriz generada por el programa NTSYS para Distancias Euclidianas

| <i>U. asterias</i> | <i>U. nana</i> | <i>U. concentricus</i> | <i>D. sabina</i> | <i>D. americana</i> | <i>G. micrura</i> | <i>G. marmorata</i> |
|--------------------|----------------|------------------------|------------------|---------------------|-------------------|---------------------|
| 0.000000 | | | | | | |
| 3.580360 | 0.000000 | | | | | |
| 1.296496 | 4.331531 | 0.000000 | | | | |
| 3.210110 | 4.802439 | 3.745279 | 0.000000 | | | |
| 4.308939 | 6.859860 | 4.280432 | 2.879229 | 0.000000 | | |
| 7.834889 | 8.512862 | 8.449959 | 6.988172 | 7.589592 | 0.000000 | |
| 7.815968 | 8.710999 | 8.394244 | 6.985848 | 7.427355 | 1.363213 | 0.000000 |

Apéndice 2

Matriz generada por el programa DELTA para el índice de Gower

| <i>D. americana</i> | <i>D. sabina</i> | <i>G. marmorata</i> | <i>G. micrura</i> | <i>U. concentricus</i> | <i>U. asterias</i> | <i>U. nana</i> | <i>U. rogersi</i> |
|---------------------|------------------|---------------------|-------------------|------------------------|--------------------|----------------|-------------------|
| 0.000000 | | | | | | | |
| 0.089460 | 0.000000 | | | | | | |
| 0.629490 | 0.656199 | 0.000000 | | | | | |
| 0.631210 | 0.657920 | 0.022560 | 0.000000 | | | | |
| 0.377539 | 0.390760 | 0.674870 | 0.676590 | 0.000000 | | | |
| 0.356339 | 0.358980 | 0.663479 | 0.665200 | 0.071570 | 0.000000 | | |
| 0.467599 | 0.438820 | 0.693600 | 0.695330 | 0.211860 | 0.179920 | 0.000000 | |
| 0.428570 | 0.452380 | 0.619050 | 0.619050 | 0.095240 | 0.071430 | 0.142860 | 0.000000 |

Apéndice 3

Matriz generada en DData y que posteriormente fue procesada con el programa de Hennig'86.

```
xread
41 13
Dasyatis americana
11121010020111100102011121100011030001011
Dasyatis sabina
11121011020111100102011121100011020001011
Gymnura marmorata
12122110131000311011102121110110111111121
Gymnura micrura
12122110131000311011102121110110111111121
Urolophus concentricus
21120000020101100002001110000210111000000
Urotrygon asterias
21120000020001100002001110000010011000000
Urotrygon nana
21100000020001100003000020000010101000000
Urotrygon rogersi
2112000002000110001300111000001011?000000
Aetoplatea
121221100310003110?110112111031?1311?1121
Taeniura
111110100201111?00020111211014?1030001010
Himantura
111210000400012000020111200003?1030001011
Raja texana
0000100000000000000000001100000000010000000
Rhinobatos lentiginosus
000010000000001000000011011000000000000000
;
ccode [ 0.40;
ccode -0.40;
proc / ;
```

Apéndice 4

En la tabla se presenta el número de pasos, índice de consistencia e índice de retención de cada carácter.

| Carácter | pasos | ic | ir |
|----------|-------|------|------|
| 0 | 2 | 1 | 1 |
| 1 | 2 | 1 | 1 |
| 2 | 1 | 1 | 1 |
| 3 | 3 | 0.66 | 0.5 |
| 4 | 2 | 1 | 1 |
| 5 | 1 | 1 | 1 |
| 6 | 1 | 1 | 1 |
| 7 | 1 | 1 | aut |
| 8 | 1 | 1 | 1 |
| 9 | 3 | 1 | 1 |
| 10 | 1 | 1 | 1 |
| 11 | 2 | 0.5 | 0.66 |
| 12 | 1 | 1 | 1 |
| 13 | 2 | 0.5 | 0.75 |
| 14 | 3 | 1 | 1 |
| 15 | 1 | 1 | 1 |
| 16 | 1 | 1 | 1 |
| 17 | 1 | 1 | 1 |
| 18 | 2 | 0.5 | 0.5 |
| 19 | 3 | 1 | 1 |
| 20 | 1 | 1 | 1 |
| 21 | 2 | 0.5 | 0.66 |
| 22 | 2 | 1 | 1 |
| 23 | 1 | 1 | aut |
| 24 | 3 | 0.66 | 0.66 |
| 25 | 2 | 0.5 | 0.8 |
| 26 | 2 | 0.5 | 0.8 |
| 27 | 1 | 1 | 1 |
| 28 | 1 | 1 | aut |
| 29 | 5 | 0.8 | 0.5 |
| 30 | 1 | 1 | 1 |
| 31 | 2 | 0.5 | 0.66 |
| 32 | 2 | 0.5 | 0.8 |
| 33 | 5 | 0.6 | 0.5 |
| 34 | 2 | 0.5 | 0.8 |
| 35 | 1 | 1 | 1 |
| 36 | 1 | 1 | 1 |
| 37 | 1 | 1 | 1 |
| 38 | 1 | 1 | 1 |
| 39 | 2 | 1 | 1 |
| 40 | 2 | 0.5 | 0.8 |

aut = autapomorfia

Apéndice 5

Lista de palabras utilizadas en este trabajo (Crisci y López, 1983; Wiley, *et al.*, 1991; Scrocchi y Domínguez, 1992)

Apomorfia. Para un determinado par de homólogos es aquel carácter que evolucionó, directamente de su homólogo preexistente.

Autapomorfia. Es una apomorfia que se presenta en un solo taxón.

Cladograma. Dendrograma utilizado por la escuela de Sistemática Filogenética. Las relaciones mostradas son relaciones históricas, genealógicas, inferidas a partir de caracteres derivados compartidos.

Fenogramas. Dendrogramas utilizados por la escuela de Taxonomía Numérica. Las relaciones que se muestran están determinadas por la similitud global entre las unidades estudiadas. La similitud total se obtiene a partir de una muestra de caracteres.

Grupo externo. Es cualquier grupo usado en un análisis que no se incluye en el taxón de estudio. Se utiliza para comparar y obtener la polaridad de un par de caracteres homólogos.

Grupo hermano. Es el taxón que, a nivel genealógico está más estrechamente relacionado con el grupo interno. El ancestro del grupo interno no puede ser el grupo hermano dado que el ancestro es miembro del grupo.

Grupo interno. Es el grupo de estudio o interés.

Grupo monofilético. Es un grupo en el cual todos sus componentes tienen un solo ancestro inmediato.

Grupo parafilético. Es un conjunto de taxones u organismos provenientes de distintos linajes, es decir, miembros de más de un clado que no comparten un ancestro común.

Homoplasias. Son caracteres que muestran similitudes estructurales, pero se originaron independientemente uno de otro, cada uno a partir de diferentes caracteres preexistentes o a partir del mismo carácter preexistente, pero en épocas diferentes, en distintas especies.

Plesiomorfía. Para un determinado par de homólogos es aquel carácter que surgió anteriormente en el tiempo y que originó, por mutación el carácter apomórfico, siempre que el carácter original sea morfológicamente diferente.

Polaridad de un carácter. Es un atributo que determina que carácter es plesiomórfico y cual apomórfico.

Relaciones de parentesco. Son aquéllas que indican el grado por el cual dos o más organismos están relacionados a un antecesor común. Estas relaciones se expresan fundamentalmente por el grado de cercanía relativa con el antecesor común.

Relaciones fenéticas o de similitud. Se basan en el parecido entre los organismos o, en otras palabras, en las propiedades observadas en ellos, pero sin considerar el proceso genealógico por el cual aparecieron esas propiedades. Estas relaciones se expresan como proporción de las similitudes y diferencias existentes entre los organismos.

Reversión. Es el cambio de un estado de carácter de una condición apomórfica a una aparentemente plesiomórfica, pero es apomórfica.

Sinapomorfía. Es una apomorfía que se comparte en dos o más especies. Es un carácter derivado compartido.

Taxón. Se aplica a un grupo de organismos considerando como unidad a cualquier rango en un sistema de clasificación.

BIBLIOGRAFIA

- Bigelow, H. B. y W. C. Schroeder. 1953. Fishes of western North Atlantic, Part 2. Sawfishes, guitarfishes, skates, rays, chimaeroids. Mem. Sears Foun. Mar. Res. 588 pp.
- Castro-Aguirre, J. L. 1978. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Dirección General del Instituto Nacional de Pesca, # 17, México. 280 p.
- Compagno, L. J. V. 1973. Interrelationships of living elasmobranchs. Pages 15-61 in P. H. Greenwood, R. S. Miles, and C. Patterson, eds. Interrelationships of fishes. Academic Press.
- Compagno, L. J. V. 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. Amer. Zool., 17:303-322.
- Compagno, L. J. V. 1984. FAO species catalogue. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known to date. FAO Fish. Synop., 4(125), Pt. 1:249.
- Compagno, L. J. V. y T. R. Roberts. 1984. Marine and freshwater stingrays (Dasyatidae) of West Africa, with description of a new species. Proc. Calif. Acad. Sci., 43(18):283-300.
- Crisci, J. V. y F. López. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la Organización de los Estados Unidos Americanos, Programa de Desarrollo Tecnológico. Washington, D. C. 131 p.
- Chang, H.Y, Sang, T. K., Jan, K. Y. y Ch. T. Chen. 1995. Cellular DNA contents and cell volumes of batoids. Copeia, 3:571-576.
- Dallwitz., M. J., Paine, T. A. y E. J. Zurcher. 1993. User's guide to the DELTA system: a general system for processing taxonomic descriptions. 4.01. CSIRO, Division of Entomology, Canberra. 138 p.
- Dingerkus, G. y D. L. Ulher. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Technology, 52:229-232.
- Dunn, G. y B. S. Everitt. 1982. An introduction to mathematical taxonomy. Cambridge University Press. 152 p.

-
- Dunn, K. A. y J. F. Morrissey. 1995. Molecular of elasmobranchs. *Copeia*, 3:526-531.
- Farris, J. S. 1989a. Hennig'86. Version 1.5. Published by the author. Port Jefferson Station, New York. (Software).
- Hennig, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Eudeba, Buenos Aires. 353 p.
- Hubbs, C. L. and R. Ishiyama. 1968. Methods for the taxonomic study and description of skates (Rajidae). *Copeia*:483-454.
- Ishihara, H., Homma, K., Takeda, Y. y J. Randall. 1993. Redescription, distribution and foods habits of the Indo-Pacific Dasyatidid stingray *Himantura granulata*. *Japanese J. Ichthyology*, 40(1):23-28.
- McEachran, J. D. 1984. Anatomical investigations of the New Zeland skates *Bathyraja asperula* and *B. spinifera*, with an evaluation of their classification within the Rajoidei (Chondrichthyes). *Copeia*, 1984(1):45-58
- McEachran, J. D. and L. J. V. Compagno. 1979. A further description of *Gurgesiella furvescens* with comments on the interrelationships of Gurgesiellidae and Pseudorajidae (Pisces, Rajoidei). *Bull. Mar. Sci.*, 29(4):530-553.
- McEachran, J. D. and L. J. V. Compagno. 1982. Interrelationships of and within *Breviraja* based on anatomical structures (Pisces: Rajoidei). *Bull. Marine Sci.*, 32(2):399-425.
- Meléndez, B. 1978. Paleontología. Tomo 2. Vertebrados. Paraninfo, Madrid. 542 p.
- Miyake, T. and J. D. McEachran. 1986. Taxonomy of the stingray genus *Urotrygon* (Myliobatiformes: Urolophidae): preliminary results based on external morphology. *Indo-Pacific Fish. Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes*, 291-302.
- Miyake, T. and J. D. McEachran. 1988. Three new species of the stingray genus *Urotrygon* (Myliobatiformes: Urolophidae) from the Eastern Pacific. *Bull. Mar. Sci.*, 42(3):366-375.
- Miyake, T. and J. D. McEachran. 1991. The morphology and evolution of the ventral gill arch skeleton in batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). *Zool. J. Linn. Soc.*, 102:75-100.

-
- Miyake, T., McEachran, J. D., Walton, P. J. and B. K. Hall. 1991. Development and morphology of rostral cartilages in batoid fishes (Chondrichthyes; Batoidea), with comments on homology within vertebrates. *Biol. J. of the Linn. Soc.* 46:259-298.
- Monkolprasit, S. y T. R. Roberts. 1990. *Himantura chaophraya*, a new giant freshwater stingray from Thailand. *Japanese J. Ichthyology*, 37(3):203-208.
- Montes, D. H. y González I. M. 1995. Contribución al conocimiento del uso comercial de batoideos en México. Mem. del XV Coloquio de Investigación. ENEP Iztacala, noviembre de 1995.
- Nelson, J. S. 1984. *Fishes of the world*. 2ª ed. John Wiley & Sons. USA 523p.
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the World*. 3ª ed. John Wiley & Sons. USA 600 p.
- Nishida, K. 1990. Phylogeny of the Suborder Myliobatoidei. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1-108.
- Nishida, K. y K. Nayaka. 1990. Taxonomy of the genus *Dasyatis* (Elasmobranchii, Dasyatidae) from the North Pacific. Proceedings of the Second United States-Japan Workshop East-West Center, Honolulu, Hawai. pp. 327-346.
- Rohlf, F. J. 1989. NTSYS-Pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Exeter Publishing, LTD, Setauker, New York.
- Ruiz, C. A. 1993. Contribución al estudio osteológico de elasmobranquios hipotremados del Golfo de México a través de la técnica de transparentación. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, UNAM, México. 103 p.
- S. I. C. 1976. Catálogo de peces marinos mexicanos. Secretaría de Industria y Comercio. 462 p.
- Scrocchi, G. J. y E. Domínguez. 1992. Introducción a la escuela de sistemática y biogeografía. Fundación Miguel Lilli. República Argentina, Tucuman. 120 p.
- Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman and Company, San Francisco U. S. A. 573 p.

-
- Taniuchi, T. y H. Ishihara. 1990. Anatomical comparasion of claspers of freshwater stingrays (Dasyatidae and Potamotrygonidae). Japanese J. Ichthyology, 37(1):10-16.
- Villaseñor, J. L. y P. Dávila. 1992. Breve introducción a la metodología cladista. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 48 p.
- Wiley, E. O., Siegel-Causey, D., Brooks, D. R. y V. A. Funk. 1991. The compleat cladist. The University of Kansas, Museum of Natural History. Special Pub. No. 19.158 p.