



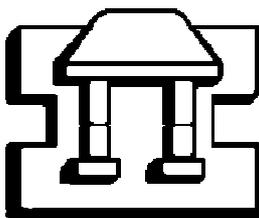
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

**CONTRIBUCIÓN AL ESTUDIO MORFOLÓGICO DEL
ENCÉFALO Y PARES CRANEALES EN TRES ESPECIES DE
RAJIFORMES (ELASMOBRANCHII: MYLIOBATOIDEI)**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A
C E S A R G U E R R E R O A V I L A

**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MÓNICA GONZÁLEZ ISÁIS**



LOS REYES IZTACALA EDO. DE MÉX., AGOSTO DEL 2008

**Todos somos muy ignorantes. Lo que ocurre es que
no todos ignoramos las mismas cosas.**

Albert Einstein (1879-1955).

**A mis Padres
Triny y Alfredo**

**A mis hermanos
Alfredo, Omar y David**

**A la mujer de mi vida
Jacky**

AGRADECIMIENTOS.

A mis padres, a quienes les debo todo, definitivamente todo, gracias por confiar en mí y por hacerme parte de la mejor familia. Mil gracias...

A mis hermanos, quienes con su apoyo me han hecho mas fuerte y con sus bromas mas feliz.

A Jackelyn Chávez Cuenca, por ser quien es y nunca soltar mi mano. "Gracias nena".

A mi directora de tesis Dra. Mónica González Isáis por su paciencia y entrega total en este proyecto, por su reconfortante sonrisa y sus fabulosas carcajadas.

Al profesor Héctor M. Montes D. por su apoyo y amistad, por sus consejos y por su experiencia.

A mis sinodales, Dra. Bertha Segura Alegría, M. en C. Alba F. Márquez Espinoza y Dr. Jaime A. Barral Caballero por sus incontables aportaciones y valiosos consejos.

A todos los pescadores que desinteresadamente me abrieron las puertas de su hogar y contribuyeron invaluablemente a este trabajo.

A todos los que nunca se bajaron del barco...

Y, por supuesto, a la **Universidad**, por haber hecho la diferencia en mi vida, por convertir mí corazón en **azul** y mi piel en **dorado**...

"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"

Los Reyes Iztacala, Agosto de 2008

ÍNDICE

RESUMEN.....	6
INTRODUCCIÓN	7
ANTECEDENTES	14
OBJETIVOS.....	19
METODOLOGÍA.....	20
RESULTADOS	25
ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	36
DISCUSIÓN	38
CONCLUSIONES	42
APÉNDICE 1.	43
APÉNDICE 2.	44
VALORES MORFOMÉTRICOS SIN ESTANDARIZAR.	44
VALORES MORFOMÉTRICOS ESTANDARIZADOS.....	45
APÉNDICE 3.	47
TELENCÉFALO.....	47
LONGITUDES MÁXIMAS.	47
ANCHURAS MÁXIMAS.....	48
DIENCÉFALO.....	49
LONGITUDES MÁXIMAS.	49
ANCHURAS MÁXIMAS.....	50
MESENCÉFALO.....	51
LONGITUDES MÁXIMAS.	51
ANCHURAS MÁXIMAS.....	52
METENCÉFALO.....	53
LONGITUDES MÁXIMAS.	53
ANCHURAS MÁXIMAS.....	54
MIELENCÉFALO.....	55
LONGITUDES MÁXIMAS.	55
ANCHURAS MÁXIMAS.....	56
BIBLIOGRAFÍA	57

RESUMEN.

Los Myliobatoideos son el grupo más avanzado y especializado de los Rajiformes, por lo que mediante la disección, esquematización, descripción y análisis estadístico del encéfalo y pares craneales de tres especies de miliobatidos: *Dasyatis americana*, *Gymnura micrura* y *Urtrygon aspidura*, podemos observar tendencias evolutivas que al comparar con otros grupos nos ayudan a descifrar la evolución del encéfalo en los cordados. En la descripción morfológica y análisis estadístico se puede destacar, que el encéfalo no ocupa la totalidad de la capsula neurocranial, aun así presentan un telencéfalo muy desarrollado, con sus hemisferios fusionados, tractos olfatorios de longitudes muy variables, un diencéfalo y mesencéfalo bien definidos pero de dimensiones variable entre las especies. El Metencéfalo es de gran tamaño en las tres especies, sin embargo solo *G. micrura* presento simetría bilateral en esta estructura. El mielencéfalo se encuentra casi cubierto por el metencéfalo, en su región dorsal, pero es una de las estructura de dimensiones mas variables entre las tres especies. Los pares craneales en general guardan la misma disposición y estructuras conocidas, aunque es *G. micrura* la especie que mostro el mayor diámetro de estos. En base a lo anterior y sustentado con trabajos previos a este se afirma a *G. micrura* como la especie mas derivada entre las estudiadas.

INTRODUCCIÓN

Los tiburones, rayas y quimeras conocidos como Chondrichthyes o peces cartilagosos (Fig. 1), representan una de las tres clases de peces contemporáneos. De las cuales se conocen más de 950 especies (Last y Stevens, 1994).

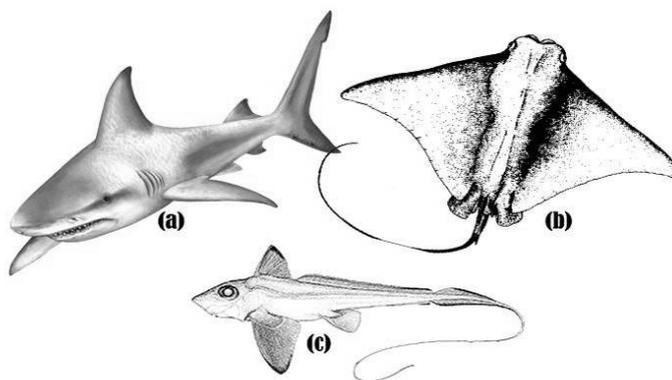


Figura 1. Formas generales en Chondrichthyes, a) tiburones, b) rayas y c) quimeras.

La característica más representativa de este grupo es su esqueleto formado por cartílago, sin embargo, otras características los distinguen, como la presencia de denticulos dérmicos, un cráneo sin suturas y dientes embebidos en las encías, los cuales muda continuamente (Last y Stevens, 1994).

Los Chondrichthyes son animales cosmopolitas altamente versátiles, adaptados a un gran número de hábitats y nichos ecológicos; su mayor abundancia se registra por encima de los 2,000 metros de profundidad en mares tropicales y subtropicales; si bien en su mayoría son organismos marinos existen especies habitantes permanentes de aguas continentales o aquellas que penetran lagunas costeras en algún momento de su ciclo vital (McEachran y Di-Sciara, 1995).

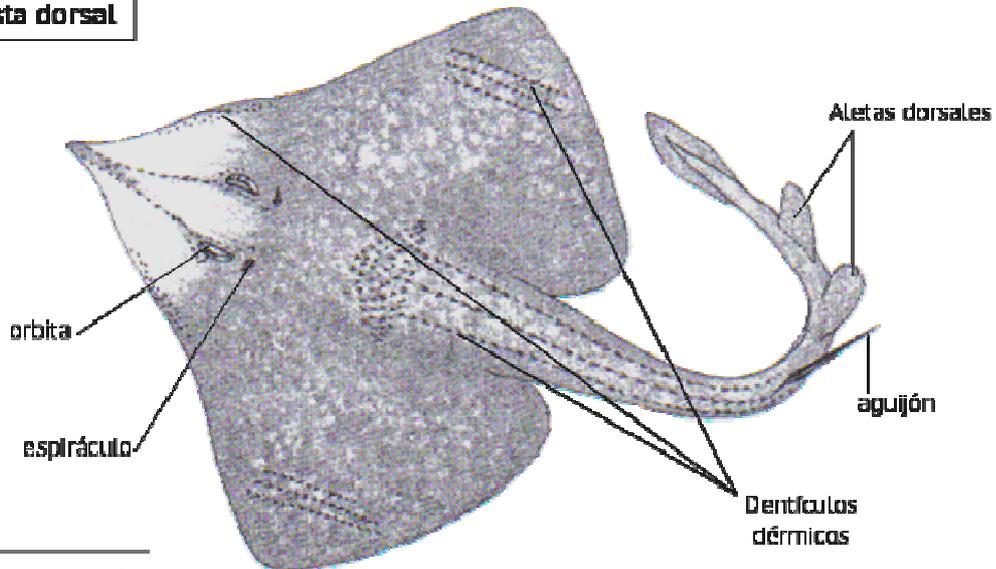
Los Chondrichthyes comprenden dos subclases fácilmente diferenciables, los Holocephalii (Quimeras) y los Elasmobranchii (Tiburones y Rayas). Este último se subdivide en cuatro superórdenes, tres de ellos agrupan a los tiburones, mientras que el restante se encuentran las diferentes especies de rayas, conocidos como Rajiformes (Last y Stevens, 1994).

Este último grupo, también conocido como batoideos, comprende una gran variedad de grupos taxonómicos, se conocen aproximadamente 600 especies (69 habitan en las costas mexicanas), pertenecientes a 18 familias. Esto es más de la mitad de todos los elasmobranquios vivos conocidos (Tricas *et al*, 1998).

Sus formas corporales son altamente modificadas y especializadas. Su cuerpo presenta aplanamiento dorso-ventral además de la fusión de las aletas pectorales en la región antero-lateral de la cabeza formando una estructura distintiva denominada disco. Este suele ser más ancho que largo y puede ser fusiforme, ovalado, circular, rómbico o triangular. La boca se encuentra en posición subterminal (excepto en *Manta sp*); las aberturas branquiales y los orificios nasales se localizan en la superficie ventral, mientras que ojos y espiráculos respiratorios en posición dorsal.

Algunas especies carecen de aletas dorsales y otras presentan una o dos, las cuales no están constituidas por espinas, sin embargo, pueden presentar una estructura de defensa, modificada de dichas espinas denominada aguijón o espina, situada en el primer tercio de la cola. No presentan aleta anal y la aleta caudal puede ser heterocerca o dificerca; los dentículos se presentan solo en la región dorsal y presentan patrones de distribución utilizados como carácter taxonómico (Fig. 2; Bigelow y Schroeder, 1953; Compagno, 1984; McEachran y Di-Sciara, 1995; Tricas *et al*, 1998).

Vista dorsal



Vista ventral

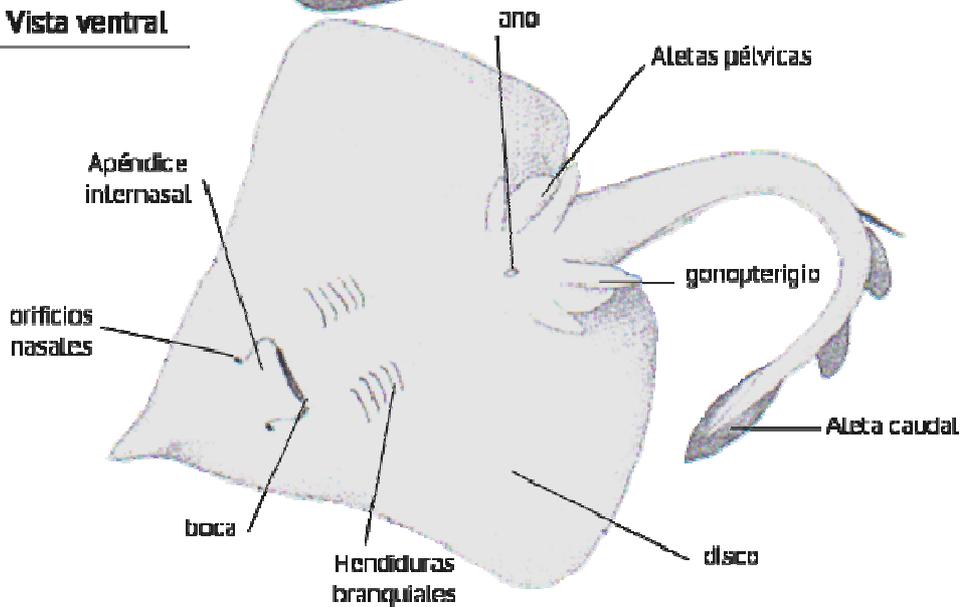


Figura 2. Morfología básica de Rajiformes. Modificado de Tricas *et al*, 1998.

En la actualidad, de acuerdo a Nelson (1994), los Rajiformes se subdividen en cinco subórdenes (Fig. 3): los Pristoideos (peces sierra), los Rhinobatoideos (peces guitarra), los Torpedinoideos (rayas eléctricas), los Rajoideos (rayas) y los Myliobatoideos (pastinacas o rayas aguijón) (Castro-Aguirre y Espinosa, 1996).

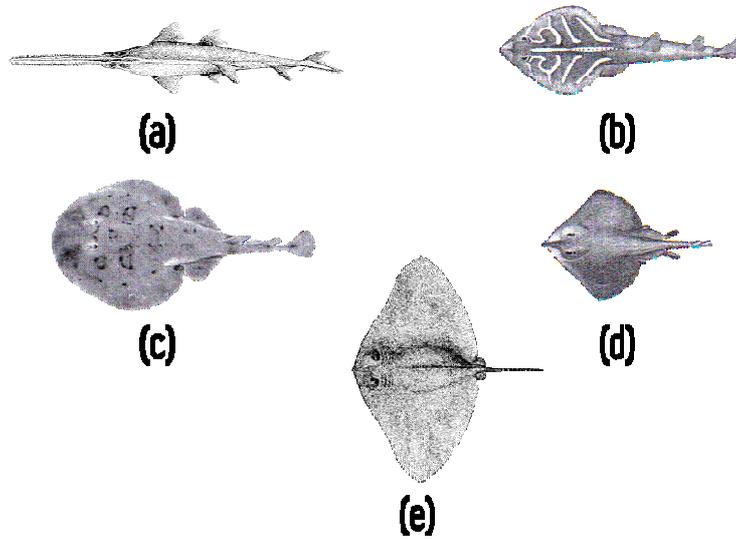


Figura 3. Subórdenes de Rajiformes. a) Pristiformes, b) Rhinobatiformes, c) Torpediniformes, d) Rajiformes, e) Myliobatiformes. Tomado de Nelson (1994).

De estos cinco grupos los Myliobatoideos son el grupo más avanzado y especializado. En México es el grupo más abundante con cerca de 40 especies, distribuidas en 11 géneros y 6 familias (Fig. 4; Castro-Aguirre y Espinosa, 1996).

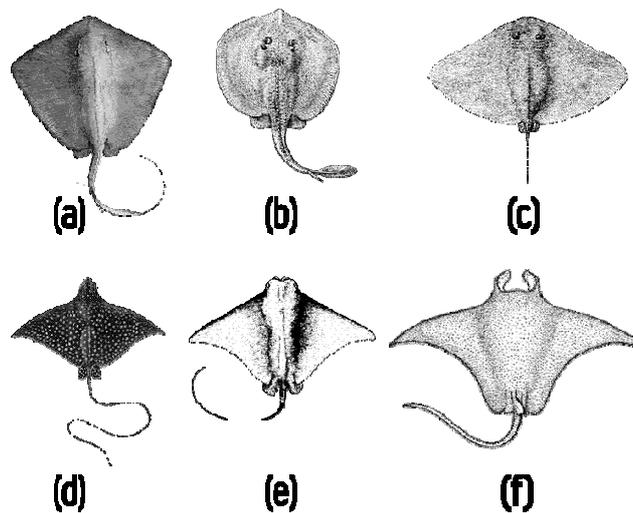


Figura 4. Familias de Myliobatoideos presentes en México. a) Dasyatidae, b) Urolophidae, c) Gymnuridae, d) Myliobatidae, e) Rhinopteridae y f) Mobulidae. Clasificación de acuerdo a Nelson (1994).

Los miliobatidos alcanzan tallas muy variadas que van desde unos cuantos centímetros como es en el caso de algunos urolófididos, hasta los mobúlidos que alcanzan una envergadura superior a los siete metros, pesando mas de tonelada y media (Bigelow y Schroeder, 1953).

La mayoría de las especies son bentónicas y confinadas a las aguas de la plataforma continental, aunque existen algunas especies epipelágicas (Miyake y McEachran, 1988). Estos organismos se desplazan ya sea por movimientos ondulantes de la parte posterior del cuerpo, por ondulaciones de la zona posterior de las aletas pectorales o por movimientos verticales de las mismas (McEachran y Di-Sciara, 1995).

Algunos organismos pertenecientes a este grupo son depredadores por lo que han desarrollado diversas adaptaciones en su sistema nervioso. Adicional a los sentidos convencionales, estos organismos detectan vibraciones a través de la línea lateral y son sensibles a impulsos eléctricos y campos magnéticos. Por ello poseen un cerebro proporcionalmente grande y especializado, que les permite procesar la gran cantidad de información sensitiva a la que son expuestos (Last y Stevens, 1994).

El desarrollo del sistema nervioso y su división anatómica es la típica de los vertebrados. En el sistema nervioso central, el cerebro se subdivide en: telencéfalo (hemisferios cerebrales), diencéfalo (cerebro intermedio), mesencéfalo (lóbulos ópticos), metencéfalo (cerebelo) y mielencéfalo (bulbo raquídeo) (Fig. 5; Eastman y Lannoo, 1998, Smeets, *et al.* 1998).

El telencéfalo de los Myliobatoideos se encuentra muy desarrollado, al igual que su metencéfalo, el cual está evertido asimétricamente y dividido en tres lóbulos, presentando una foliación similar a la de los carcarinidos. Por ello son considerados como uno de los elasmobranquios con desarrollo neural más complejo (Smeets, *et al.* 1998).

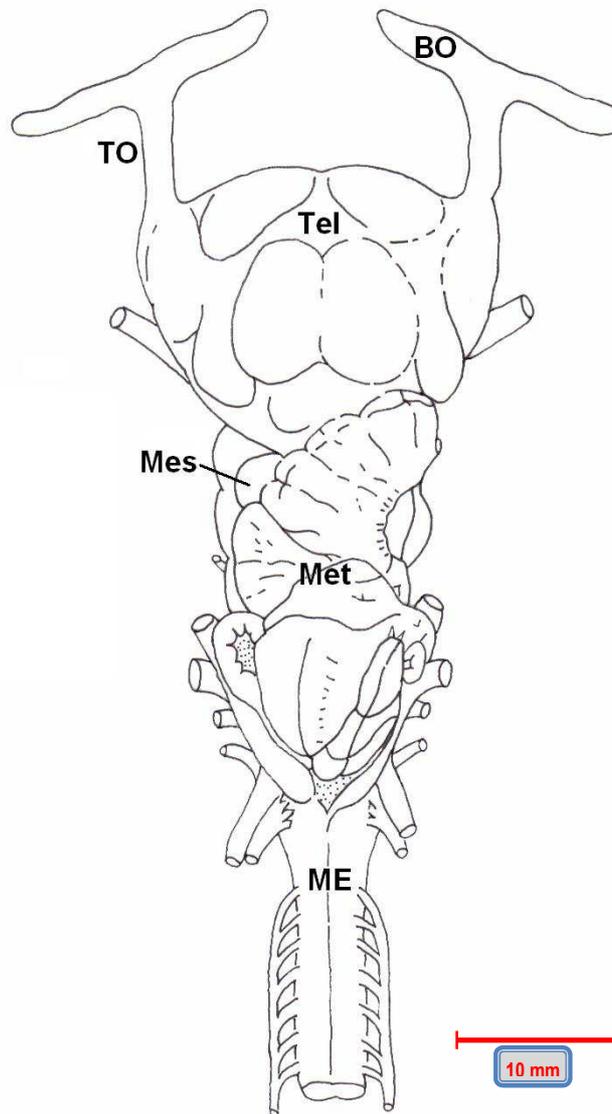


Figura 5. Vista dorsal cerebro de *Myliobatis californica*. BO, Bulbos olfatorios; TO, tractos olfatorios; Tel, telencéfalo; Mes, mesencéfalo; Met, metencéfalo; ME, médula espinal. Tomado de Smeets, *et al.* 1998.

En relación a los nervios craneales, estos están en comunicación con el encéfalo y atraviesan los orificios de la base del cráneo con el fin de inervar diferentes estructuras. Hay diez pares de ellos asociados con el cerebro de los miliobatoideos. Los cuales se nombran según la estructura a la que inervan; I, olfatorio; II, óptico; III, oculomotor; IV, troclear; V, trigémino; VI, abductor; VII, facial; VIII, acústico; IX, glosó faríngeo; X, vago (Northcutt, *et al.*, 1978).

Desde un punto de vista fisiológico, los nervios craneales se dividen en tres categorías: a) nervios sensoriales (nervios olfatorios, óptico y acústico); b) nervios motores (nervio oculomotor, troclear y abductor), y c) nervios mixtos o sensitivomotores (nervios trigémino, facial, glossofaríngeo y vago).

La diferencia en el volumen o la masa encefálica a lo largo de diferentes radiaciones, es una medida importante en la evolución del cerebro. Una comparación directa es demasiado compleja, debido al amplio rango de tamaño corporal en los vertebrados. No obstante muchas comparaciones han sido obtenidas a través de la determinación de las relaciones alométricas entre la masa del cerebro y la masa del cuerpo. Este coeficiente es una medida de la relación en la masa o volumen del cerebro para cualquier relación en la masa o volumen del cuerpo (Lisney y Collin, 2006).

Los datos para la representación de dicho coeficiente, muestran que los elasmobranquios poseen un cerebro tan grande que se compara con el de muchas aves y algunos mamíferos, además, tiene aproximadamente la misma variación en el tamaño cerebral que el encontrado en la mayoría de las clases de vertebrados superiores. Por lo que, la concepción común de que los elasmobranquios tienen un índice cerebral bajo es falsa (Northcutt, 1977).

ANTECEDENTES

Los estudios puntuales sobre sistema nervioso en batoideos no abundan, pero existen varias contribuciones de carácter general que son objeto de consulta obligada en el estudio de este grupo.

Cuestiones de índole taxonómica y biogeográfica constituyen antecedentes básicos en lo referente a diagnosis, descripción y distribución de las diversas especies que pertenecen a este grupo zoológico y que existen en las costas de México. Las más importantes, desde este punto de vista, fueron realizadas por Beebe y Tee-Van (1941), Bigelow y Schroeder (1953), Castro-Aguirre y Espinosa-Pérez (1996), Cervigón (1966), Fowler (1941 y 1944), Guitart (1974), Jordán y Evermann (1896-1900) y Roedel y Ripley (1950).

Otros autores como Christiansen y Cousseau (2005), presentan un estudio histológico de los tegumentos presentes en la espina de miliobatidos, aportando además datos sobre morfología externa y algunos aspectos ecológicos. Notarbartolo-di-Sciara (1987) trabajó con mobúlidos del Golfo de California considerando aspectos ecológicos de comportamiento, reproducción, distribución y abundancia.

En cuanto a la descripción general de las especies estudiadas, se encuentran las descripciones originales y un número considerable de contribuciones posteriores a estas, de donde se tomaron como diagnosis de referencias para este trabajo las publicadas por, González (1996) para *Dasyatis americana*, Montes (2001) para *Urotrygon aspidurus* y González (2003) para *Gymnura micrura*. Las cuales se presentan a continuación.

***Dasyatis americana* Hildebrand y Schroeder 1928.**

Disco rómbico, aproximadamente de 1.1 veces tan ancho como largo; ángulo anterior del hocico de 120 a 140 grados. Cola delgada y larga, aproximadamente el 73% de la longitud total; usualmente con una espina aserrada larga en la base de la cola; sin aletas dorsales ni caudal. Cola con una membrana bien desarrollada en la superficie ventral; superficie dorsal con una pequeña membrana; ambas se encuentran después de la espina. Aletas pectorales con 124 radios, pélvicas con 22. Superficie superior del disco con una hilera de dentículos a lo largo de la línea media desde las órbitas hasta la base de la cola. Adultos con dos hileras de dentículos paralelas en la región media del disco (Fig. 6). Color: superficie dorsal parda; superficie ventral blanquecina (González, 1996).



Figura 6. *Dasyatis americana*

***Urotrygon aspidurus* (Jordán y Gilbert, 1882).**

Disco romboide, con bordes anteriores ligeramente rectos; márgenes posterolaterales a la altura de la región nucal redondeados; aproximadamente de 1.1 a 1.3 veces tan ancho como largo; con el hocico proyectado de forma triangular y una longitud preorbital del morro de 28.7% de la longitud del disco y una longitud preoral del morro de 29.4% de la longitud del disco. El borde de las aletas pectorales no coincide con el de las aletas pélvicas. La longitud caudal es ligeramente mayor que la longitud del disco por 4.4% de la longitud del disco; con una espina aserrada en la región caudal dorsal y una distancia del morro al origen de la espina del 143.2% de la longitud del disco. La longitud de la base del lóbulo dorsal de la aleta caudal es aproximadamente el 31.1% de la longitud del disco. La superficie dorsal del disco con dentículos en la línea media del dorso, en una serie algunas veces discontinua que se origina en la parte posterior de los arcos branquiales o en la región caudal; con dentículos muy pequeños distribuidos en los márgenes externos de las aletas pectorales, así como en la región media dorsal del disco. Con 11 a 12 espirales en el intestino (Fig. 7). Color: superficie dorsal de pardo claro a pardo oscuro. Superficie ventral blanquecina (Montes, 2001).



Figura 7. *Urotrygon aspidura*.

***Gymnura micrura* (Bloch y Schneider) 1801.**

Disco rómbico de 1.5 a 1.8 veces tan ancho como largo. Hocico obtuso, con un ángulo de 100 a 120 grados. Aletas pectorales continuas a ambos lados de la cabeza; márgenes anteriores del disco ligeramente convexos. Cola bastante delgada, más corta que el disco, y constituye en promedio el 28% de la longitud total; cola sin espina aserrada, con un pliegue dérmico poco notable en la superficie ventral; sin aletas dorsales ni caudal. Aletas pectorales con 120 a 130 radios, pélvicas de 17 a 19 radios. Superficie superior del disco lisa (Fig. 8). En esta especie se observa dimorfismo sexual. En los machos la longitud preorbital es mayor que en las hembras. Color: superficie dorsal parda, cola con manchas blancas; superficie ventral blanquecina (González, 2003).



Figura 8. *Gymnura micrura*.

En sistema nervioso la escasez de información es mayor y aun más aquellos que estudian el encéfalo y pares craneales. Flores (2001) y Cuellar (2004) realizaron trabajos descriptivos sobre nervios espinales en especies de Batoideos. En la descripción del sistema nervioso central, el trabajo realizado por Smeets, *et al.* (1998) quien trabajo con peces cartilaginosos, entre ellos con miliobatidos, nos da un marco teórico confiable.

De manera tradicional, el sistema nervioso se ha estudiado a través de disecciones directas, pero debido a la gran dificultad de manejo y preservación, no se han descrito a fondo la mayoría de las especies. Por tanto es imperativo examinar la organización nerviosa de los representantes actuales, para así contribuir a lograr un entendimiento integral del ambiente marino.

El presente trabajo de investigación en ciencia básica, pretende contribuir con información estratégica que ayude a responder a la necesidad urgente de determinar tendencias evolutivas, tanto a nivel cerebral como en la evolución de los cordados en general, con el fin de lograr descifrar uno de los sistemas mas complejos en la tendencia evolutiva, el sistema nervioso.

OBJETIVOS

Con base en lo anterior, se plantean tres objetivos en este trabajo:

- 1) Realizar un estudio morfológico del encéfalo y pares craneales en tres especies de Rajiformes: *Dasyatis americana*, *Urtrygon aspidurus* y *Gymnura micrura*.
- 2) Caracterizar la anatomía del encéfalo, así como la trayectoria e innervación de los pares craneales
- 3) Realizar un análisis comparativo entre las tres especies, obteniendo sus relaciones de similitud.

METODOLOGÍA

Para cumplir con los objetivos del presente trabajo, se utilizaron tres especies de miliobatidos, que de acuerdo con la clasificación de Nelson (1994) su ubicación taxonómica es la siguiente:

Clase: Chondrichthyes

Subclase: Elasmobranchii

Superorden: Euselachii

Orden: Rajiformes

Suborden: Myliobatoidei

Familia: Dasyatidae

Dasyatis americana Hildebrand y Schroeder 1928

Familia: Urolophidae

Urotrygon aspidurus (Jordan y Gilbert, 1882)

Familia: Gymnuridae

Gymnura micrura (Bloch y Scheneider) 1801

Los organismos fueron recolectados en las costas del Golfo de México y del océano Pacífico, según las características de distribución geográfica para cada especie (cuadro 1).

Cuadro 1. Distribución geográfica de las especies a trabajar.

Especie	Distribución geográfica	Punto de colecta
<i>Dasyatis americana</i>	Desde New Jersey hasta Brasil, incluyendo al Golfo De México.	Alvarado, Ver.
<i>Urotrygon aspidurus</i>	Costa suroccidental de Baja California Sur y desde El Golfo de California hasta Panamá.	Mazatlán, Sin. Boca del cielo, Chis.
<i>Gymnura micrura</i>	Desde Chesapeake Bay, Maryland, hasta Brasil Incluyendo al Golfo de México.	Alvarado, Ver.

Las especies de mayor tamaño fueron capturadas con palangre de fondo (Fig. 9), a 50 metros de profundidad y una longitud de 4 kilómetros con anzuelos cada 6 metros. Mientras que las especies de tallas menores, se capturaron con chinchorro playero y algunas como fauna de acompañamiento en barcos camaroneros. La utilización de estos artes de pesca fue asistida siempre por pescadores locales.

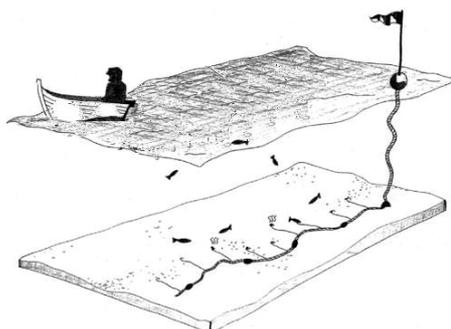


Figura 9. Palangre de fondo. Anzuelo con carnada conectado con cuerdas auxiliares a la línea principal.

Se trabajaron con diez organismos por cada especie, estos fueron fijados en formalina al 4 %, así como, inyectados con formol bufereado (apéndice. 1) en su región cefálica. Buscando de este modo una perfecta preservación.

La determinación taxonómica se logró mediante las claves de Bigelow y Shroeder (1953), Compagno (1984), Notarbartolo-di-Sciara (1987), McEachran y Di-Sciara (1995) y Castro-Aguirre y Espinosa (1996).

Ya determinados, los organismos fueron desollados para comenzar la disección por la técnica convencional (Walker, 1980; Fig. 10), retirando la musculatura craneal y efectuando la devastación del neurocraneo, el esqueleto hiobranquial, la sinercualia y parte de la columna vertebral. Exponiendo completamente el encéfalo y los nervios craneales, en cada uno de los organismos. Este proceso se llevo a cabo en proporciones similares en cuanto al número de organismos tanto para la región ventral como dorsal.

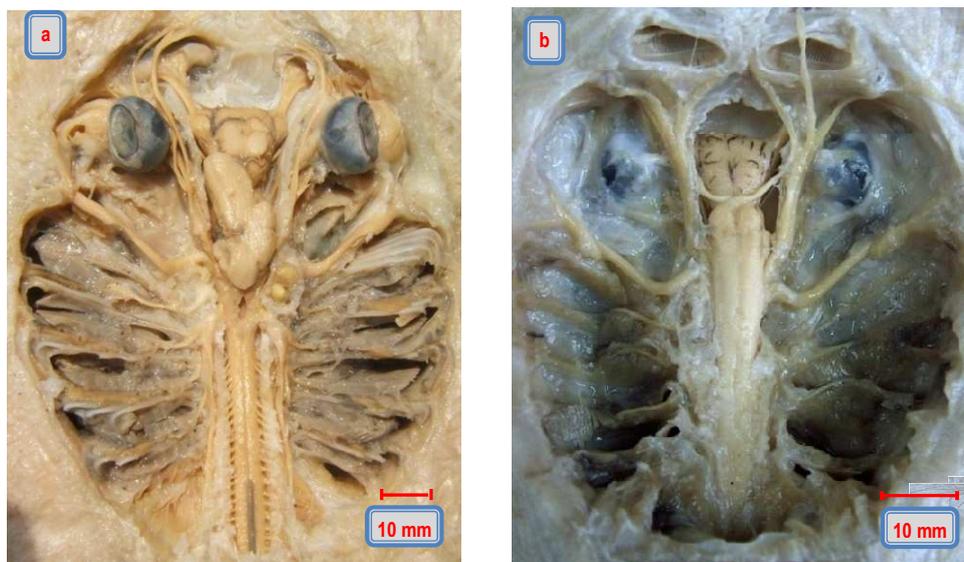


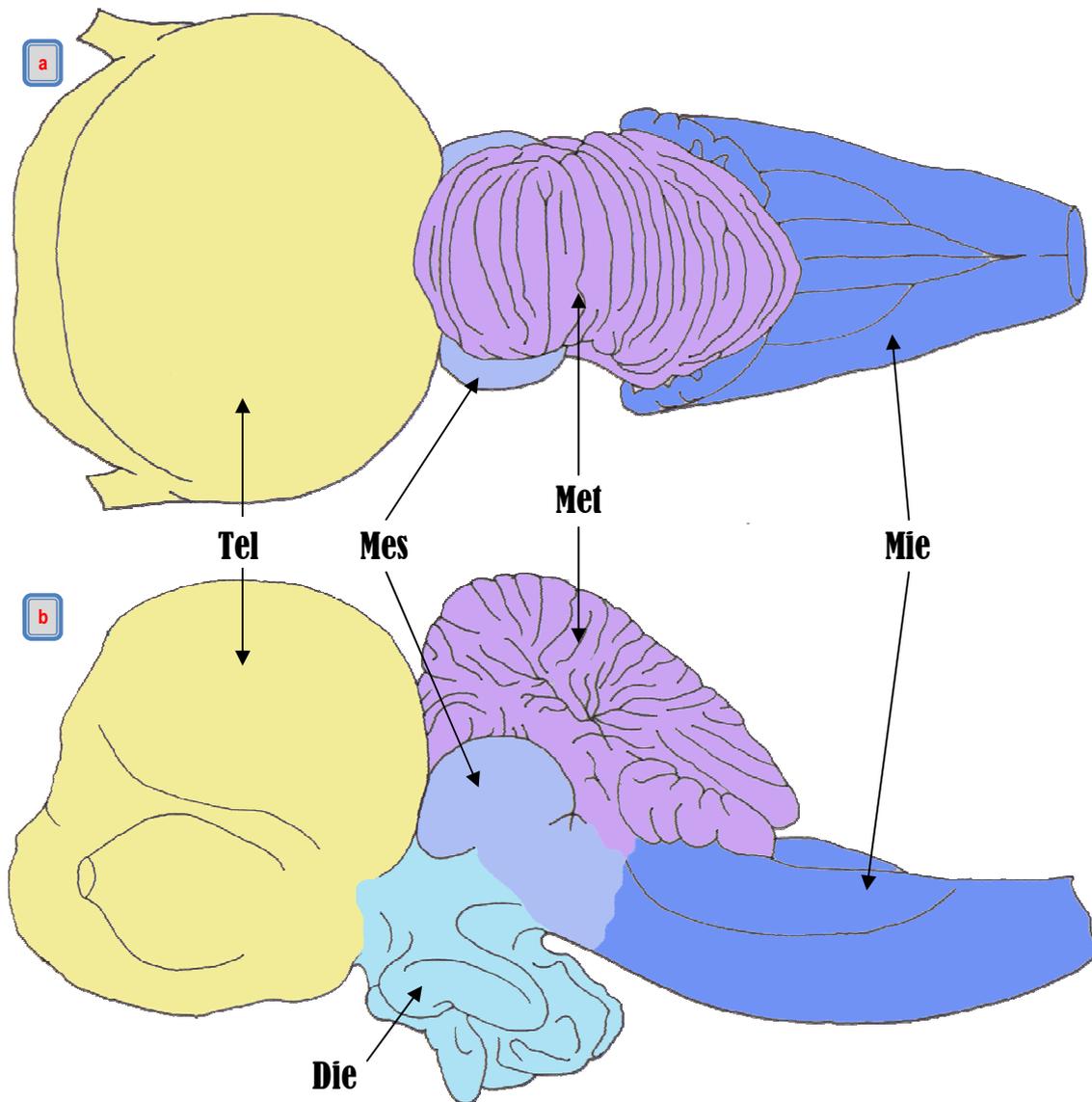
Figura 10. (a) Disección *U. aspidurus*, vista dorsal; (b) Disección *G. micrura*, vista ventral.

Se realizaron esquemas de las diferentes vistas del encéfalo y de la trayectoria de los nervios craneales, tomando las medidas necesarias para obtener la escala adecuada.

En forma simultánea se obtuvieron placas fotográficas, las cuales se utilizaron para precisar los esquemas y apoyar las descripciones anatómicas, las cuales se realizaron utilizando la nomenclatura vigente utilizada por Smeets, *et al.* (1998) y Kardong (2006).

Para la comparación entre las especies, se obtuvieron como valores morfométricos la anchura y longitud máxima de las cinco regiones diferenciables del encéfalo (telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, metencéfalo y mielencéfalo; Fig. 11; Apéndice 2). En estas medidas no fueron considerados los tractos ni bulbos olfatorios, ya que la longitud de los mismos sufre una variación considerable a razón de la talla del organismo.

Para lograr que los datos pudieran ser comparables entre las especies, estos se estandarizaron utilizando la longitud patrón del encéfalo (Fig. 12), por lo que se expresan en porcentaje de la misma y fueron analizadas longitudes y anchuras de forma separada.



Figuras 11.- Regiones morfológicas del encéfalo, sin incluir tractos olfatorios, *Orectolobus ornatus*, Vista Dorsal (a) y vista lateral (b); Tel, telencéfalo; Mes, mesencéfalo; Met, metencéfalo; Mie, mielencéfalo; Die, diencefalo. Modificado de Yopak, et al. (2007).

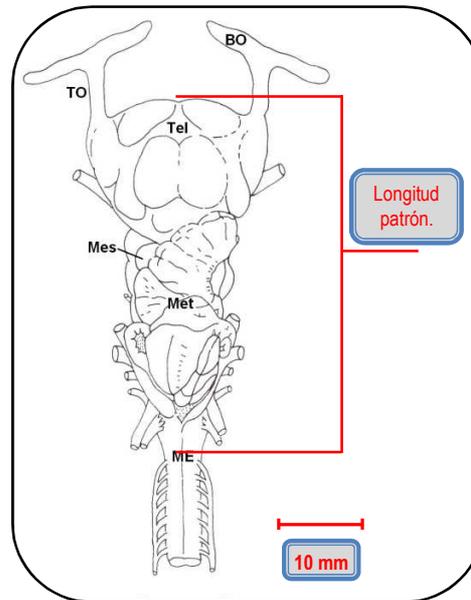


Figura 12. Longitud patrón del encéfalo. De la base del telencéfalo a la inserción del primer nervio espinal Tomado de Smeets, *et al.* 1998.

Los valores estandarizados fueron analizados buscando diferencias significativas entre las especies y entre las unidades morfofisiológicas del cerebro. Esto se logra primero por la prueba estadística de análisis de varianza con un factor (ANOVA), y posteriormente en la comparación de promedios la prueba de Tukey, mediante la aplicación de la fórmula (Castañeda, 2002):

$$W = q_{\alpha} S\bar{x}$$

En donde:

$$S\bar{x} = \text{error estándar de la media} = \sqrt{\frac{2^2}{n}};$$

S^2 = C.M. o varianza del error experimental;

n = número de repeticiones;

q_{α} = Valor tabular, t modificado.

RESULTADOS

Para obtener un mayor grado de confianza en los datos, tanto para la descripción anatómica del encéfalo y pares craneales como para la comparación estadística, se realizaron diez disecciones en cada una de las tres especies, cinco en vista dorsal y cinco más en vista ventral.

A continuación se presenta una descripción morfológica del encéfalo y pares craneales de forma general para las tres especies, destacando las diferencias entre estas.

En la región dorsal, son observables cuatro de los cinco componentes estructurales del encéfalo, siendo el diencéfalo visible solo desde la porción ventral. Para *D. americana* el encéfalo ocupa, en organismos juveniles, prácticamente el 100% de la longitud del neurocraneo; aunque en organismos adultos este solo abarca el 30% (Fig. 13). En *U. aspidurus* ocupa aproximadamente el 75% (Fig. 14), mientras que el encéfalo de *G. micrura* abarca el 65% de la longitud total de su neurocraneo (Fig. 15).

El telencéfalo se encuentra situado en el tercio distal del neurocraneo, este representa un 35% del total del cerebro en *D. americana*, siendo esta especie, donde se observo el mayor desarrollo. La división entre los hemisferios es poco notoria ya que la fisura longitudinal superior es muy tenue, ligeramente mas acentuada en su porción distal para *D. americana*. La corteza cerebral es de aspecto casi liso con pocas circunvoluciones (Fig. 13). Sus tractos olfatorios presentan un diámetro y longitud variable respecto a la talla del organismo, por lo cual, *D. americana* ostenta los de mayor longitud. Aunque no los de mayor diámetro, siendo esta característica observable en *U. aspidurus*. Los bulbos olfatorios que presentan un mayor desarrollo son los observados en *G. micrura* (Fig. 15).

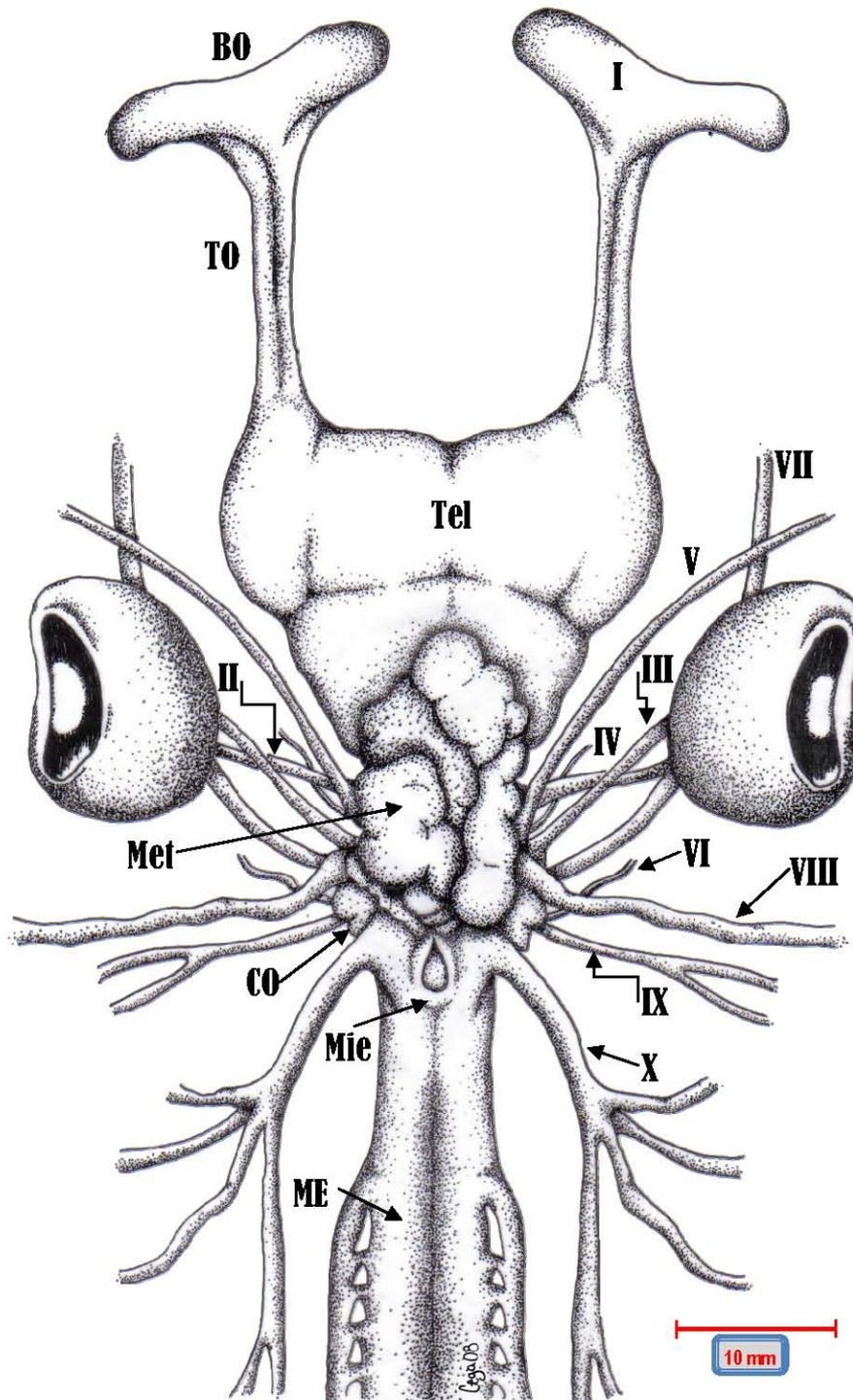


Figura 13.- Encéfalo y pares craneales, *Dasyatis americana*, vista dorsal. Tel, telencéfalo; Met, metencéfalo; Mie, mielencéfalo; BO, bulbo olfatorio; TO, tracto olfatorio; CO, cápsula ótica; ME, médula espinal; I, olfatorio; II, óptico; III, oculomotor; IV, troclear; V, trigémino; VI, abductor; VII, facial; VIII, acústico; IX, Glosofaríngeo; X, vago.

El mesencéfalo se localiza por detrás del telencéfalo, debajo al metencéfalo y por encima del diencéfalo. *G. micrura* es la especie que ostenta el mayor desarrollo, representando en promedio el 20% del encéfalo en vista dorsal para esta especie. Los lóbulos ópticos son voluminosos con evidente división entre ellos, siendo su región superior o tectum carente de circunvoluciones, de aspecto liso y turgente (Fig. 15). En *D. americana* (Fig. 13) y *U. aspidurus* (Fig. 14) esta estructura se encuentra prácticamente cubierta por el metencéfalo, dificultando su observación en vista dorsal.

G. micrura es la única especie, entre las estudiadas, con un metencéfalo de perfecta simetría bilateral, este se encuentra situado en el tercio medio sobre la parte posterior del mesencéfalo y la parte anterior del mielencéfalo (Fig. 15). Esta es la región con mayor desarrollo del encéfalo en esta especie, ocupando el 35% del tamaño total de la estructura. Como se menciona presenta simetría bilateral, caracterizada por cuatro circunvoluciones que a su vez dan forma a cuatro lóbulos fácilmente diferenciables, los cuales presentan, igualmente, pequeñas circunvoluciones. Para las especies restantes esta estructura no se encuentra tan desarrollada y no se observa un arreglo simétrico de la misma.

Por ultimo en esta vista, se observa el mielencéfalo, estructura que conforma el tercio proximal del encéfalo, por detrás del diencéfalo y anterior a la medula espinal. Esta estructura forma el 20% restante del cerebro en su región dorsal, para *G. micrura*. El bulbo raquídeo observado es relativamente reducido y se encuentra cubierto casi en su totalidad por el metencéfalo, característica que se observo en las tres especies.

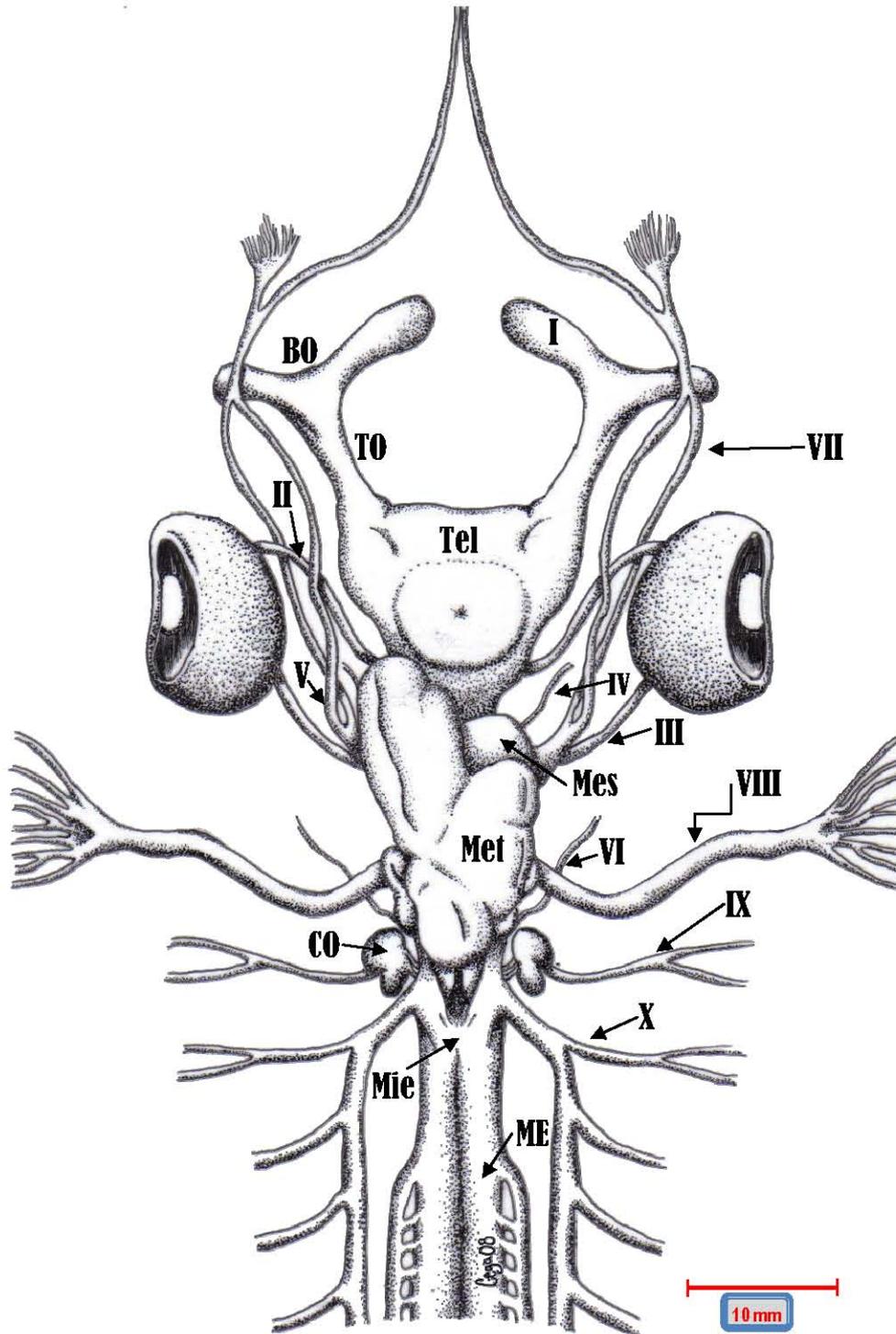


Figura 14.- Encéfalo y pares craneales, *Urotrygon aspidurus*, vista dorsal. Tel, telencéfalo; Mes, mesencéfalo; Met, metencéfalo; Mie, mielencéfalo; BO, bulbo olfatorio; TO, tracto olfatorio; CO, cápsula ótica; ME, médula espinal; I, olfatorio; II, óptico; III, oculomotor; IV, troclear; V, trigémino; VI, abductor; VII, facial; VIII, acústico; IX, Glossofaríngeo; X, vago.

En la región ventral, el encéfalo, evidencia las estructuras que conforman el diencéfalo, estructura de menor tamaño, representando no más del 15% del encéfalo en esta vista, en *D. americana* (Fig. 16) y apenas un 20% para las dos especies restantes (Fig. 17). Se encuentra por debajo del mesencéfalo cubriéndolo casi en su totalidad, en esta vista. Esta región del encéfalo presenta una mayor complejidad estructural. Se observan cuatro lóbulos bien definidos, divididos en su porción central por un lóbulo rostral y limitados en su sección distal por el quiasma óptico. En este último, para ninguna de las tres especies, se observa el entrecruzamiento característico de los nervios ópticos; sin embargo, en *G. micrura* (Fig. 18) por el destacado diámetro de este nervio su inserción se hace muy evidente.

En relación a los nervios craneales, en las tres especies se localizaron los diez reportados para el grupo. Estos son observables en ambas caras (dorsal y ventral), sin embargo, las inserciones de estos al encéfalo se encuentran, en su mayoría, en la región ventral.

Del mismo modo que en el encéfalo, a continuación se presenta una descripción detallada de sus orígenes, funciones e inserciones de cada uno de los nervios, acentuando las diferencias entre las especies.

El primero de ellos, marcado con el número romano I, es el nervio olfatorio, este es un nervio sensorial relacionado, evidentemente, con el sentido del olfato. Las células olfativas se encuentran en la membrana mucosa del saco olfativo. Desde cada una de estas células sale un axón que va hasta el bulbo olfativo. Cada axón forma una fibra olfativa y en conjunto, todas las fibras olfativas constituyen el nervio olfativo.

El segundo de los nervios sensitivos es el óptico (II). Este aunque en sentido estricto, no es un nervio sino una vía o tracto sensorial; ya que no se trata de un grupo de axones periféricos sino de un grupo de fibras del sistema nervioso central. Estas fibras se conectan con el tálamo y con el mesencéfalo, formando el quiasma óptico. Su diámetro en *G. micrura* es considerablemente mayor en relación con la talla del organismo.

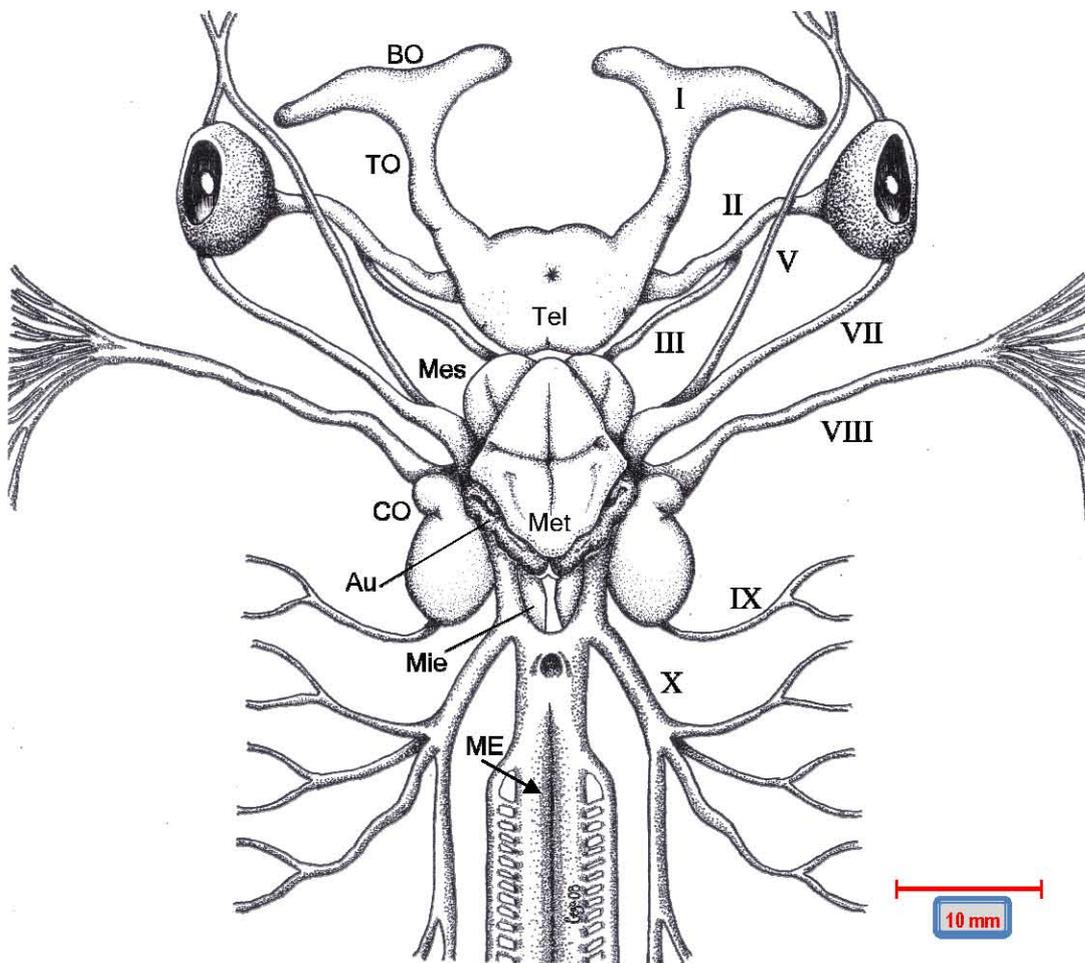


Figura 15.- Encéfalo y pares craneales, *Gymnura micrura*, vista dorsal. Tel, telencéfalo; Mes, mesencéfalo; Met, metencéfalo; Mie, mielencéfalo; BO, bulbo olfatorio; TO, tracto olfatorio; CO, cápsula ótica; Au, aurícula, ME, médula espinal; I, olfatorio; II, óptico; III, oculomotor; V, trigémino; VII, facial; VIII, acústico; IX, Glossofaríngeo; X, vago.

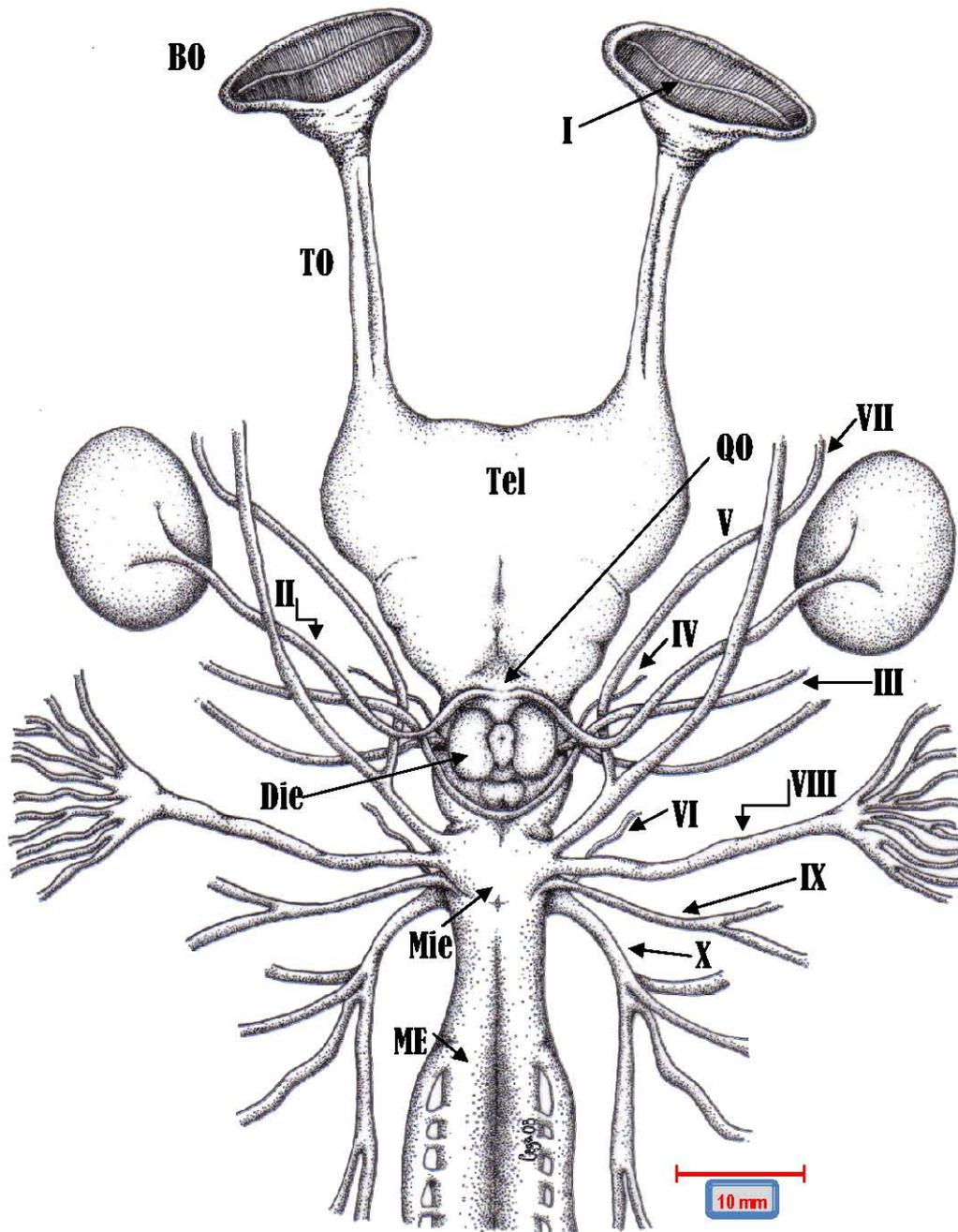


Figura 16.- Encéfalo y pares craneales, *Dasyatis americana*, vista ventral. Tel, telencéfalo; Die, diencefalo; Mie, mielencéfalo; BO, bulbo olfatorio; TO, tracto olfatorio; QO, quiasma óptico, ME, médula espinal; I, olfatorio; II, óptico; III, oculomotor; IV, troclear; V, trigémino; VI, abductor; VII, facial; VIII, acústico; IX, Glosofaríngeo; X, vago.

El primero de los nervios motores es el oculomotor (III). Sus fibras derivan del núcleo motor ocular situado en la zona inferior del mesencéfalo; e inerva fundamentalmente los músculos extrínsecos del ojo. Llevando también algunas fibras viscerales motoras hasta el iris y el cuerpo ciliar del ojo. Es un nervio de diámetro reducido y, por la morfología de las especies, de gran longitud.

Ligeramente por debajo al nervio oculomotor, se encuentra el cuarto par craneal, el troclear (IV). Este es también un nervio motor, que inerva directamente al músculo oblicuo superior extrínseco del ojo. Sus fibras migran desde el núcleo troclear del mesencéfalo. Siendo este el nervio craneal de menor diámetro en las tres especies.

El primero de los nervios mixtos o sensitivomotores, es el trigémino (V). Se considera a este como mixto ya que, cumple funciones sensitivas inervando la piel de la región cefálica y algunas áreas de la boca; y motoras ya que es el encargado de inervar los músculos de las estructuras derivadas del primer arco branquial. Su origen se reconoce en el tercio anterior del bulbo raquídeo en el mielencéfalo. Sus fibras se entrecruzan con las del séptimo par craneal (facial) uniéndose y aparentando un mismo origen.

El último de los nervios encargados del movimiento ocular es el abductor (VI). Siendo también el último de los nervios motores. Este inerva al músculo recto lateral extrínseco del ojo. Sus fibras tienen origen desde el núcleo abductor que se encuentra localizado en el bulbo raquídeo, del mielencéfalo. Su diámetro para las tres especies fue considerablemente reducido, siendo incluso no observado en todas las disecciones realizadas.

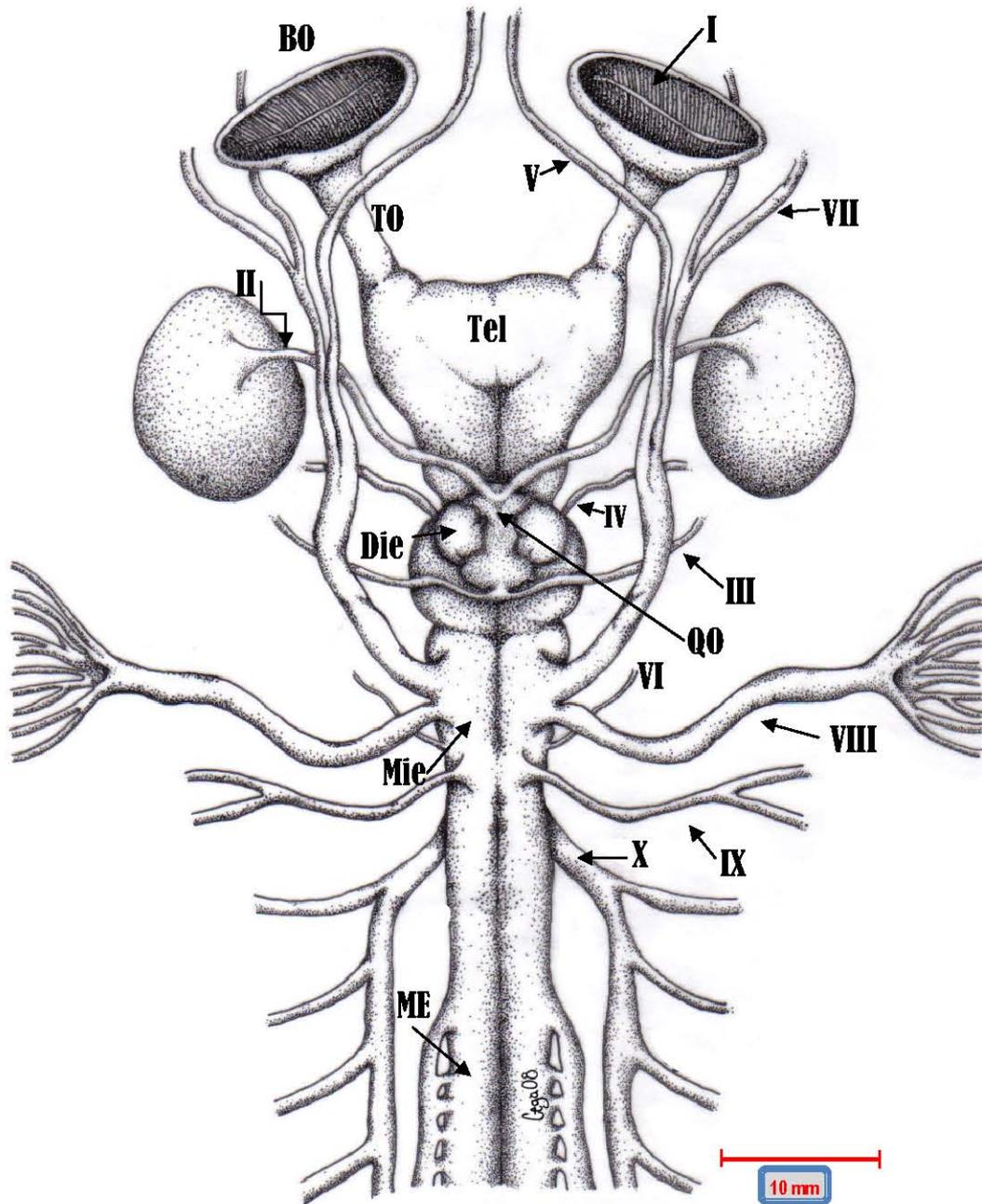


Figura 17.- Encéfalo y pares craneales, *Urotrygon aspidurus*, vista ventral. Tel, telencéfalo; Die, diencéfalo; Mie, mielencéfalo; BO, bulbo olfatorio; TO, tracto olfatorio; QO, quiasma óptico; ME, médula espinal; I, olfatorio; II, óptico; III, oculomotor; IV, troclear; V, trigémino; VI, abductor; VII, facial; VIII, acústico; IX, Glosofaríngeo; X, vago.

El nervio facial (VII), es considerado también un nervio mixto. Está formado por fibras que obtienen información sensitiva de las papilas gustativas, así como por fibras motoras que inervan al segundo arco branquial (hioideo). Tiene su inserción al encéfalo, hacia la mitad de la médula oblongada en el mielencéfalo; como se menciono, fusionando sus fibras con las del trigémino.

El nervio sensitivo restante es el acústico (VIII), el cual presenta un gran diámetro en las tres especies, pero es el mayor en *U. aspidurus*. Está formado por fibras sensoriales que rodean la capsula ótica e inervan gran parte del canal de la línea lateral. Su origen se registra en el bulbo raquídeo del mielencéfalo.

El nervio glossofaríngeo (IX), es un nervio mixto, ya que inerva parte del canal de la línea lateral y motor porque inerva los músculos de la primera apertura branquial y tercer arco branquial. Su conexión al encéfalo sucede en el bulbo raquídeo del mielencéfalo. Este nervio tiene un diámetro muy fino en las tres especies.

Por ultimo el nervio vago (X), que es también un nervio mixto, tiene su origen también en el mielencéfalo, específicamente en el bulbo raquídeo. Es el encargado de inervar áreas de la boca, la faringe y la mayor parte de los órganos internos. Está formado por la unión de varias raíces, algunas de las cuales, migran hacia la línea lateral, tiene funciones motoras viscerales y en los paquetes musculares de los arcos branquiales. Se encuentra visible en las tres especies y es muy evidente su organización.

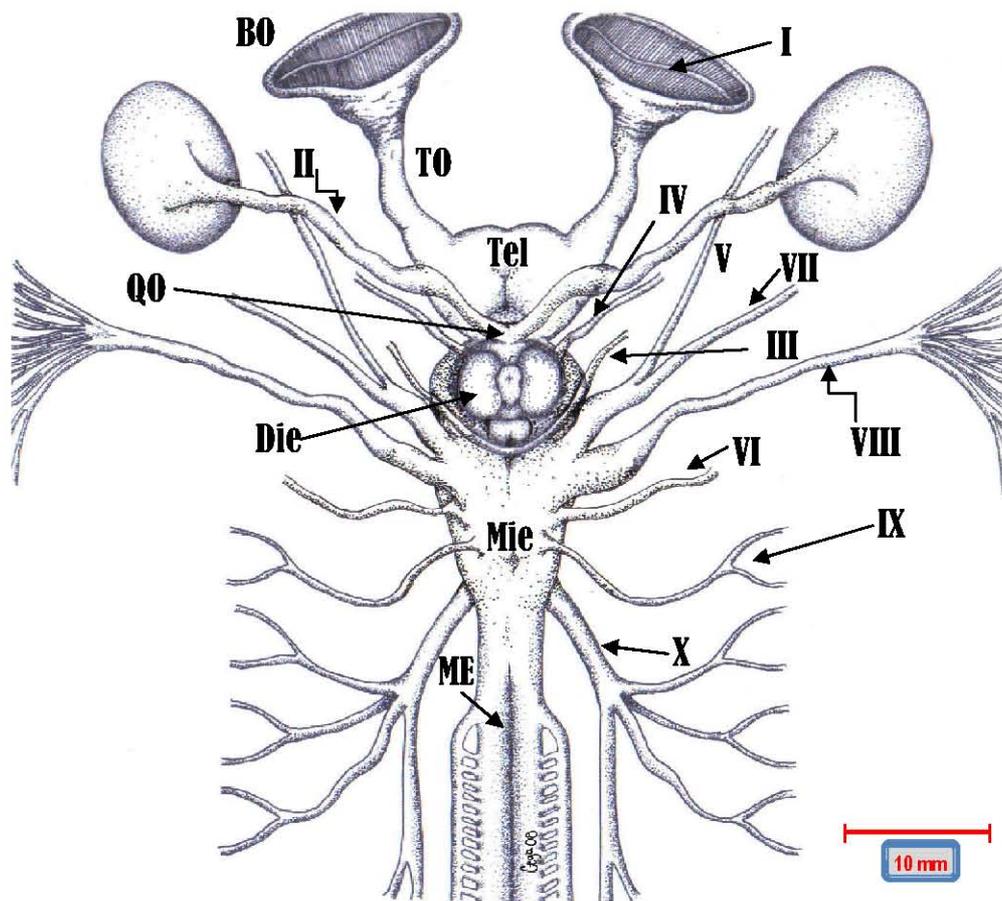


Figura 18.- Encéfalo y pares craneales, *Gymnura micrura*, vista ventral. Tel, telencéfalo; Die, diencefalo; Mie, mielencéfalo; BO, bulbo olfatorio; TO, tracto olfatorio; QO, quiasma óptico; ME, médula espinal; I, olfatorio; II, óptico; III, oculomotor; IV, troclear; V, trigémino; VI, abductor; VII, facial; VIII, acústico; IX, Glossofaríngeo; X, vago.

Análisis estadístico

Los datos obtenidos desglosados en tablas para las tres especies y las cinco estructuras de encéfalo, se presentan en el apéndice 3.

En referencia al telencéfalo, se encontraron diferencias significativas para las longitudes máximas (ANOVA con un factor α 0.005, $F_0= 35.7576$, $F_t= 3.3541$) y se determinó que dichas diferencias se encuentran entre las tres especies (Tukey, $w= 4.4594$). No así, para las anchuras máximas que no presentaron diferencias significativas (ANOVA con un factor α 0.005, $F_0= 0.1416$, $F_t= 3.3541$).

Para el diencéfalo, se encontraron diferencias significativas en las longitudes máximas (ANOVA con un factor α 0.005, $F_0= 46.0416$, $F_t= 3.3541$). Pero se observó que no hay diferencias significativas entre *D. americana* y *U. aspidurus* (Tukey, $w=2.3939$, $-\tilde{x}=2.3036$). Del mismo modo en las Anchuras máximas, se encontraron diferencias significativas entre las especies (ANOVA con un factor α 0.005, $F_0= 32.1567$, $F_t= 3.3541$), menos entre *D. americana* y *G. micrura* (Tukey, $w=2.5582$, $-\tilde{x}=0.9544$).

En el Mesencéfalo se observó para la longitud máxima diferencias significativas (ANOVA con un factor α 0.005, $F_0= 15.6958$, $F_t= 3.3541$), exceptuando entre *D. americana* y *U. aspidurus* (Tukey, $w=1.9125$, $-\tilde{x}=1.8555$). Mientras que, para las anchuras máximas (ANOVA con un factor α 0.005, $F_0= 5.0453$, $F_t= 3.3541$) la única diferencia significativa se observa entre *U. aspidurus* y *G. micrura* (Tukey, $w=4.5356$, $-\tilde{x}=5.6173$).

El cerebelo o metencéfalo presenta en su longitud máxima diferencias significativas muy amplias (ANOVA con un factor α 0.005, $F_0= 233.6850$, $F_t= 3.3541$) entre las tres especies (Tukey, $w=2.7179$). De igual forma en su anchura máxima aunque en este caso las diferencias fueron mínimas (ANOVA con un factor α 0.005, $F_0= 4.9123$, $F_t= 3.3541$), y ausentes entre *D. americana* y *G. micrura* (Tukey, $w=4.2667$, $-\tilde{x}=0.7226$).

Por ultimo, en el análisis al mielencéfalo las diferencias también fueron grandes entre las longitudes máximas (ANOVA con un factor α 0.005, $F_0= 211.7073$, $F_t= 3.3541$), exceptuando entre *D. americana* y *U. aspidurus* (Tukey, $w=2.4053$, $-\tilde{x}=2.4053$). En lo referente a las anchuras máximas, fue aquí donde se observó la mayor diferencia significativa entre las especies (ANOVA con un factor α 0.005, $F_0= 351.2355$, $F_t= 3.3541$), obteniendo diferencia significativas entre las tres especies (Tukey, $w=4.7224$).

DISCUSIÓN

El análisis descriptivo y estadístico de los datos presentados en este trabajo, muestran que la variación morfológica existente entre las especies de miliobatidos estudiadas, no radica solo en la encéfalización de las mismas, sino también, en la complejidad estructural de su organización cerebral, tanto en el encéfalo como un conjunto, como entre cada uno de los cinco bloques morfofisiológicos. Es así que en un estudio de esta naturaleza, donde el tamaño relativo es la base para la comparación, puede hacerse la siguiente suposición: existe una correlación directa entre las áreas específicas del cerebro y las funciones de estas, que a su vez, se relacionan a los hábitos característicos de las especies (Yopak, *et al.* 2007; Smeets, *et al.* 1998).

En principio, para las tres especies se observó que la encéfalización en organismos adultos no abarca la totalidad de la cavidad neurocranial, característica consistente con lo reportado por Smeets *et al.* (1998) basado en Bundgaard y Cserr (1991) para los batoideos. Lo que nos propone un crecimiento anisométrico entre el encéfalo y el resto del organismo. Por ello los tractos olfatorios presentan una gran variabilidad en su longitud tanto a nivel interespecífico como intraespecífico, mostrando una relación directa con el crecimiento corporal y no así con el crecimiento del resto del encéfalo.

En el análisis de la estructura, trayectoria e inervación de los pares craneales, estos muestran la morfología ya reportada, mostrando un patrón similar en las tres especies estudiadas. Con algunas diferencias poco notorias entre sus diámetros, siendo *G. micrura* la especie que presentó el mayor diámetro relativo de sus pares craneales, observados principalmente en los nervios óptico y el acústico.

De forma general, en cuanto a la complejidad estructural y acomodo espacial del encéfalo en las tres especies, *G. micrura* es la única especie en presentar simetría bilateral en todas sus estructuras y un acomodo espacial con un mayor grado de depresión. Esto se debe a que por sus características de comportamiento y a su forma corporal presenta un agudo aplanamiento dorso-ventral en comparación con las otras especies estudiadas.

Con respecto al telencéfalo, este se encuentra muy desarrollado en las tres especies y las paredes medias de los hemisferios se observan fusionadas casi en su totalidad. Esta característica es congruente a lo reportado por Smeets *et al.* (1998) quien denota esta característica como un mayor grado de evolución en los batoideos. Ya que por sus hábitos bentónicos, dependen considerablemente del sentido del olfato para conseguir su alimento, y es precisamente esta estructura la que se encarga de la integración de los estímulos provenientes de los bulbos olfatorios (Padilla y Cuesta, 2003; Kardong, 2006). Sin embargo, aunque el telencéfalo esta muy desarrollado en las tres especies se observo que *U. aspidurus* presenta un desarrollo mayor de esta estructura. Con lo cual es posible inferir que poca es la actividad que esta especie desarrolla separada del bentos. De forma similar puede deducirse en *G. micrura*, ya que sus bulbos olfatorios, también presentan un alto grado de desarrollo. En el caso contrario, *D. americana* es la especie que presenta menor desarrollo, en estas estructuras, lo cual puede estar relacionado a una actividad de hábitos mixtos entre el bentos y el necton.

Las características morfológicas observables en el diencefalo de las especies, es muy similar entre ellas, notándose en las tres una aparente ausencia del entrecruzamiento de los nervios ópticos que dan forma al quiasma óptico (Padilla, 2003), esta característica a sido reportada por Smeets *et al.* (1998) para *Scyliorhinus canicula*, que es una especie de tiburón con hábitos bentónicos. Para esta estructura fueron *G. micrura* y *U. aspidurus* las que presentan un tamaño relativamente mayor.

Las diferencias significativas observadas en el mesencéfalo no son tan amplias como en otras estructuras e incluso inexistentes entre algunas. Así mismo, el tamaño relativo de esta estructura no es muy amplio en comparación con las otras partes del encéfalo, sin embargo se encuentran perfectamente diferenciadas en los dos lóbulos bilaterales característicos del grupo (Smeets *et al.* (1998). Dado que es en esta zona el principal centro de integración de la información proveniente de las fibras nerviosas de la retina (Kardong, 2006) es posible inferir que la vista no es un de los sentidos con mayor importancia en estas especies.

En el caso del metencéfalo, al igual que el telencéfalo, este se encuentra muy desarrollado en las tres especies (Smeets, *et al.* 1998; Last y Stevens, 1994) y presenta ciertas diferencias entre ellas. Pero es en esta estructura donde en *G. micrura* se observa un mayor grado de organización especial, ya que a diferencia de las otras especies, el metencéfalo de esta presenta simetría bilateral y un acomodo estructural en cuatro lóbulos bien diferenciados. No así para *D. americana* y *U. aspidurus* donde se observa una disposición asimétrica en esta estructura, tal como ha sido reportado por Smeets, *et al.* (1998) para *Myliobatis californica*. En esta última especie, así como en *U. aspidurus* (Fig. 13) pese a la disposición es posible diferenciar tres lóbulos. Mientras que en *D. americana* (Fig. 12) fue imposible observar la delimitación de lóbulos. Autores como Northcutt *et al.* (1978), Sato *et al.* (1983) y Smeets, *et al.* (1998) describen la superficie del cerebelo para el genero *Dasyatis* como sinuosa y asimétrica, esta característica también fue reportada por Yopak (2007) para *Carcharhinus leucas* conocido como tiburón toro. Es por ello que a pesar de que no es *G. micrura* la especie con el metencéfalo de mayor tamaño, es factible pensar, partiendo del supuesto evolutivo de que la simetría bilateral nos marca un mayor grado de complejidad (Baguñà, 2002), que es *G. micrura* quien presenta mayor desarrollo del metencéfalo, lo que le otorga un amplio grado de especialización a sus movimientos natatorios (Kardong, 2006) y así una mejor capacidad para obtener su alimento.

En el mielencéfalo el arreglo estructural entre las especies es muy similar. No así en el tamaño relativo, en el cual se observan diferencias significativas. Siendo nuevamente *G. micrura* quien presenta el mayor desarrollo de esta estructura, tanto en su longitud máxima como en su anchura, característica que coincide con el gran desarrollo del nervio acústico en esta especie. Esto nos permite interpretar que en esta especie hay una mayor capacidad sensitiva en los órganos de la línea lateral principalmente. Como las diferencias entre *G. micrura* y *U. aspidurus* son mínimas, esto nos permite interpretar una mayor especialización del mielencéfalo en organismos de hábitos principalmente bentónicos y no mixtos como en *D. americana*.

En conjunto *G. micrura* es la especie que presento el mayor grado de desarrollo y complejidad del encéfalo, lo cual sirve para apoyar los estudios filogenéticos que se han realizado en este grupo (Nishida, 1990; González y Montes, 2004), en donde se encuentra que *G. micrura* es la especie mas derivada.

Por ultimo, las especies estudiadas muestran diferencias en sus formas corporales, lo que marca una divergencia en la organización y disposición espacial de las estructuras. De igual forma, las diferencias en sus hábitos alimenticios, estrategias de depredación, mecanismos de defensa, es decir, en el nicho ecológico que ocupan, nos dan la pauta para estudiar cuestiones comparativas del cerebro dentro de este grupo. Generando de este modo un aumento en el conocimiento sobre este grupo y apoyando así estudios de carácter ecológico y evolutivo.

CONCLUSIONES

Con base en el análisis realizado en este trabajo se desprenden las conclusiones siguientes:

- ✓ Existen diferencias significativas en las unidades morfofisiológicas del encéfalo entre *D. americana*, *U. aspidurus* y *G. micrura*.
- ✓ No existe una correlación entre la longitud máxima del encéfalo y la anchura máxima del mismo; al menos no con el número de organismos analizados en este trabajo.
- ✓ El acomodo estructural y morfología de los pares craneales, guarda proporciones similares entre las tres especies, sin embargo se observa una variación considerable en diámetro y tamaño de estos.
- ✓ Las estructuras cerebrales con la mayor semejanza entre las especies son: el telencéfalo, el diencéfalo y el mesencéfalo
- ✓ Las estructuras cerebrales con la menor semejanza entre las especies son: el metencéfalo y el mielencéfalo.
- ✓ *G. micrura* es la especie con mayor grado de desarrollo estructural y de complejidad en el encéfalo, para las especies estudiadas en este trabajo.

APÉNDICE 1.

Paraformaldehido en PBS al 4 %.

Para preparar un litro de paraformaldehido en PBS (phosphate buffer saline) al 4 %.

1. Calentar medio litro de PBS (60-70g) y agregar 40 gramos de paraformaldehido muy lentamente hasta disolver.

2. Dejar enfriar y filtrar con papel filtro simple.

3. Agregar 1% Vol. / Vol. ácido pícrico (1 ml/ 100ml)

Para preparar el PBS:

1. Se requiere disolver en agua destilada:

- 8.0 g NaCl
- 0.2 g KCl
- 1.15 g NaHPO₄.H₂O
- 0.2 g KH₂PO₄

2. Ajustar el pH a 7.2 - 7,4

3. Agregar 1 g glucosa

4. Agregar 0.5 ml CaCl₂ (1 M)

5. Agregar 0.5 ml MgCl₂ (1 M)

6. Calentar hasta disolver

APÉNDICE 2.

Valores morfométricos sin estandarizar.

Tabla 1.- *D. americana*. Valores morfométricos de los segmentos del encéfalo y longitud patrón del encéfalo (mm).

	Telencéfalo		Diencéfalo		Mesencéfalo		Metencéfalo		Mielencéfalo		Long. Patrón del encéfalo
	L-M	A-M	L-M	A-M	L-M	A-M	L-M	A-M	L-M	A-M	
1	19	26	6	8	6	10	25	14	14	9	49
2	37	45	16	22	20	26	64	25	38	18	129
3	16	23	5	7	6	11	22	11	11	6	39
4	39	48	18	25	22	29	67	27	40	21	135
5	19	25	5	8	7	12	24	15	13	8	45
6	21	28	8	10	7	13	27	16	16	11	56
7	35	42	13	19	20	26	62	25	35	16	123
8	18	23	6	8	6	12	20	11	11	8	40
9	33	41	12	18	16	21	59	19	33	14	117
10	42	51	19	27	25	31	72	30	41	22	146
Σ	279	352	108	152	135	191	442	193	252	133	
Prom.	27.9	35.2	10.8	15.2	13.5	19.1	44.2	19.3	25.2	13.3	

Tabla 2.- *U. aspidurus*. Valores morfométricos de los segmentos del encéfalo y longitud patrón del encéfalo (mm).

	Telencéfalo		Diencéfalo		Mesencéfalo		Metencéfalo		Mielencéfalo		Long. Patrón del encéfalo
	L-M	A-M	L-M	A-M	L-M	A-M	L-M	A-M	L-M	A-M	
1	12	13	4	7	5	8	19	9	10	7	31
2	11	13	5	6	5	9	19	7	9	6	29
3	13	15	5	8	6	9	21	11	11	8	35
4	12	14	4	8	5	8	18	9	10	8	30
5	14	15	7	10	7	9	21	12	10	7	35
6	11	12	3	6	4	8	18	8	8	5	27
7	12	13	4	8	5	7	19	8	9	6	30
8	13	15	5	9	5	9	20	11	10	6	33
9	12	13	3	7	4	8	18	8	8	5	28
10	14	16	7	10	7	10	20	9	11	9	35
Σ	124	139	47	79	53	85	193	92	96	67	
Prom.	12.4	13.9	4.7	7.9	5.3	8.5	19.3	9.2	9.6	6.7	

Tabla 3.- *G. micrura*. Valores morfométricos de los segmentos del encéfalo y longitud patrón del encéfalo (mm).

	Telencéfalo		Diencefalo		Mesencefalo		Metencefalo		Mielencefalo		Long. Patrón del encéfalo
	L-M	A-M	L-M	A-M	L-M	A-M	L-M	A-M	L-M	A-M	
1	8	14	7	6	4	9	13	9	15	21	33
2	9	14	8	6	4	6	14	9	16	20	36
3	8	13	7	6	4	8	12	8	14	20	31
4	8	14	7	7	4	6	13	9	15	20	33
5	6	13	5	4	3	5	9	6	13	18	25
6	9	14	8	5	4	6	14	9	16	19	36
7	8	13	7	7	4	7	13	7	15	19	33
8	8	14	7	6	4	6	13	8	16	21	34
9	6	13	5	5	4	8	8	6	13	17	24
10	8	13	7	6	4	6	12	8	14	20	31
Σ	78	135	68	58	39	67	121	79	147	195	
Prom.	7.8	13.5	6.8	5.8	3.9	6.7	12.1	7.9	14.7	19.5	

Valores morfométricos estandarizados.

Tabla 1.- *D. americana*. Valores morfométricos de los segmentos del encéfalo, expresadas en porcentaje de la longitud patrón del encéfalo.

	Telencéfalo		Diencefalo		Mesencefalo		Metencefalo		Mielencefalo	
	L-M	A-M								
1	38.78	53.06	12.24	16.33	12.24	20.41	51.02	28.57	28.57	18.37
2	28.68	34.88	12.40	17.05	15.50	20.16	49.61	19.38	29.46	13.95
3	41.03	58.97	12.82	17.95	15.38	28.21	56.41	28.21	28.21	15.38
4	28.89	35.56	13.33	18.52	16.30	21.48	49.63	20.00	29.63	15.56
5	42.22	55.56	11.11	17.78	15.56	26.67	53.33	33.33	28.89	17.78
6	37.50	50.00	14.29	17.86	12.50	23.21	48.21	28.57	28.57	19.64
7	28.46	34.15	10.57	15.45	16.26	21.14	50.41	20.33	28.46	13.01
8	45.00	57.50	15.00	20.00	15.00	30.00	50.00	27.50	27.50	20.00
9	28.21	35.04	10.26	15.38	13.68	17.95	50.43	16.24	28.21	11.97
10	28.77	34.93	13.01	18.49	17.12	21.23	49.32	20.55	28.08	15.07
Σ	347.52	449.65	125.04	174.81	149.54	230.45	508.37	242.67	285.57	160.72
Prom.	34.75	44.97	12.50	17.48	14.95	23.05	50.84	24.27	28.56	16.07

Tabla 2.- *U. aspidurus*. Valores morfométricos de los segmentos del encéfalo, expresadas en porcentaje de la longitud patrón del encéfalo.

	Telencéfalo		Diencéfalo		Mesencéfalo		Metencéfalo		Mielencéfalo	
	L-M	A-M								
1	38.71	41.94	12.90	22.58	16.13	25.81	61.29	29.03	32.26	22.58
2	37.93	44.83	17.24	20.69	17.24	31.03	65.52	24.14	31.03	20.69
3	37.14	42.86	14.29	22.86	17.14	25.71	60.00	31.43	31.43	22.86
4	40.00	46.67	13.33	26.67	16.67	26.67	60.00	30.00	33.33	26.67
5	40.00	42.86	20.00	28.57	20.00	25.71	60.00	34.29	28.57	20.00
6	40.74	44.44	11.11	22.22	14.81	29.63	66.67	29.63	29.63	18.52
7	40.00	43.33	13.33	26.67	16.67	23.33	63.33	26.67	30.00	20.00
8	39.39	45.45	15.15	27.27	15.15	27.27	60.61	33.33	30.30	18.18
9	42.86	46.43	10.71	25.00	14.29	28.57	64.29	28.57	28.57	17.86
10	40.00	45.71	20.00	28.57	20.00	28.57	57.14	25.71	31.43	25.71
Σ	396.78	444.52	148.07	251.10	168.10	272.31	618.84	292.80	306.56	213.07
Prom.	39.68	44.45	14.81	25.11	16.81	27.23	61.88	29.28	30.66	21.31

Tabla 3.- *G. micrura*. Valores morfométricos de los segmentos del encéfalo, expresadas en porcentaje de la longitud patrón del encéfalo.

	Telencéfalo		Diencéfalo		Mesencéfalo		Metencéfalo		Mielencéfalo	
	L-M	A-M								
1	24.24	42.42	21.21	18.18	12.12	27.27	39.39	27.27	45.45	63.64
2	25.00	38.89	22.22	16.67	11.11	16.67	38.89	25.00	44.44	55.56
3	25.81	41.94	22.58	19.35	12.90	25.81	38.71	25.81	45.16	64.52
4	24.24	42.42	21.21	21.21	12.12	18.18	39.39	27.27	45.45	60.61
5	24.00	52.00	20.00	16.00	12.00	20.00	36.00	24.00	52.00	72.00
6	25.00	38.89	22.22	13.89	11.11	16.67	38.89	25.00	44.44	52.78
7	24.24	39.39	21.21	21.21	12.12	21.21	39.39	21.21	45.45	57.58
8	23.53	41.18	20.59	17.65	11.76	17.65	38.24	23.53	47.06	61.76
9	25.00	54.17	20.83	20.83	16.67	33.33	33.33	25.00	54.17	70.83
10	25.81	41.94	22.58	19.35	12.90	19.35	38.71	25.81	45.16	64.52
Σ	246.87	433.23	214.66	184.35	124.82	216.14	380.95	249.90	468.80	623.78
Prom.	24.69	43.32	21.47	18.44	12.48	21.61	38.09	24.99	46.88	62.38

APÉNDICE 3.

Telencéfalo.

Longitudes máximas.

Tabla 1. Telencéfalo. Longitudes máximas (valores estandarizados).

	<i>D. americana</i>	<i>U. aspidurus</i>	<i>G. micrura</i>
1	38.7755	38.7097	24.2424
2	28.6822	37.9310	25.0000
3	41.0256	37.1429	25.8065
4	28.8889	40.0000	24.2424
5	42.2222	40.0000	24.0000
6	37.5000	40.7407	25.0000
7	28.4553	40.0000	24.2424
8	45.0000	39.3939	23.5294
9	28.2051	42.8571	25.0000
10	28.7671	40.0000	25.8065

Tabla 2. Análisis de varianza de un factor (α 0.05), Telencéfalo. Longitudes máximas.

RESUMEN

Especies	# org.	Suma	Promedio	Varianza
<i>D. americana</i>	10	347.5220	34.7522	45.9414
<i>U. aspidurus</i>	10	396.7754	39.6775	2.4609
<i>G. micrura</i>	10	246.8696	24.6870	0.5784

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	G.L.	C.M.	F	Valor crítico para F
Interespecífica	1167.6184	2	583.8092	35.7576	3.3541
Intraespecífica	440.8257	27	16.3269		
Total	1608.4441	29			

Tabla 3. Prueba de Tukey, Telencéfalo. Longitudes máximas.

	Diferencias		W	Dif. Signi.
<i>D. americana</i> - <i>U. aspidurus</i>	4.9253	>	4.4594	●
<i>D. americana</i> - <i>G. micrura</i>	10.0652	>	4.4594	●
<i>U. aspidurus</i> - <i>G. micrura</i>	14.9906	>	4.4594	●

Anchuras máximas

Tabla 1. Telencéfalo. Anchuras máximas (valores estandarizados).

	<i>D. americana</i>	<i>U. aspidurus</i>	<i>G. micrura</i>
1	53.0612	41.9355	42.4242
2	34.8837	44.8276	38.8889
3	58.9744	42.8571	41.9355
4	35.5556	46.6667	42.4242
5	55.5556	42.8571	52.0000
6	50.0000	44.4444	38.8889
7	34.1463	43.3333	39.3939
8	57.5000	45.4545	41.1765
9	35.0427	46.4286	54.1667
10	34.9315	45.7143	41.9355

Tabla 2. Análisis de varianza de un factor (α 0.05), Telencéfalo. Anchuras máximas.

RESUMEN

Especies	# org.	Suma	Promedio	Varianza
<i>D. americana</i>	10	449.6510	44.9651	118.0871
<i>U. aspidurus</i>	10	444.5192	44.4519	2.6914
<i>G. micrura</i>	10	433.2343	43.3234	28.6344

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	G.L.	C.M.	F	Valor crítico para F
Interespecífica	14.1064	2	7.0532	0.1416	3.3541
Intraespecífica	1344.7156	27	49.8043		
Total	1358.8220	29			

Diencéfalo.

Longitudes máximas.

Tabla 1. Diencéfalo. Longitudes máximas (valores estandarizados).

	<i>D. americana</i>	<i>U. aspidurus</i>	<i>G. micrura</i>
1	12.2449	12.9032	21.2121
2	12.4031	17.2414	22.2222
3	12.8205	14.2857	22.5806
4	13.3333	13.3333	21.2121
5	11.1111	20.0000	20.0000
6	14.2857	11.1111	22.2222
7	10.5691	13.3333	21.2121
8	15.0000	15.1515	20.5882
9	10.2564	10.7143	20.8333
10	13.0137	20.0000	22.5806

Tabla 2. Análisis de varianza de un factor (α 0.05), Diencéfalo. Longitudes máximas.

RESUMEN

Especies	# org.	Suma	Promedio	Varianza
<i>D. americana</i>	10	125.0379	12.5038	2.3628
<i>U. aspidurus</i>	10	148.0739	14.8074	10.9588
<i>G. micrura</i>	10	214.6637	21.4664	0.7935

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	G.L.	C.M.	F	Valor crítico para F
Interespecífica	433.2545	2	216.6273	46.0416	3.3541
Intraespecífica	127.0359	27	4.7050		
Total	560.2904	29			

Tabla 3. Prueba de Tukey, Diencéfalo. Longitudes máximas.

	Diferencias	W	Dif. Signi.
<i>D. americana</i> - <i>U. aspidurus</i>	2.3036 <	2.3939	
<i>D. americana</i> - <i>G. micrura</i>	8.9626 >	2.3939	•
<i>U. aspidurus</i> - <i>G. micrura</i>	6.6590 >	2.3939	•

Anchuras máximas.

Tabla 1. Diencéfalo. Anchuras máximas (valores estandarizados).

	<i>D. americana</i>	<i>U. aspidurus</i>	<i>G. micrura</i>
1	16.3265	22.5806	18.1818
2	17.0543	20.6897	16.6667
3	17.9487	22.8571	19.3548
4	18.5185	26.6667	21.2121
5	17.7778	28.5714	16.0000
6	17.8571	22.2222	13.8889
7	15.4472	26.6667	21.2121
8	20.0000	27.2727	17.6471
9	15.3846	25.0000	20.8333
10	18.4932	28.5714	19.3548

Tabla 2. Análisis de varianza de un factor (α 0.05), Diencéfalo. Anchuras máximas.

RESUMEN

Especies	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
<i>D. americana</i>	10	174.8079	17.4808	2.1045
<i>U. aspidurus</i>	10	251.0986	25.1099	8.0945
<i>G. micrura</i>	10	184.3517	18.4352	5.9197

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	G.L.	C.M.	F	Valor crítico para F
Interespecífico	345.5502	2	172.7751	32.1567	3.3541
Intraespecífico	145.0688	27	5.3729		
Total	490.6189	29			

Tabla 11. Prueba de Tukey, Diencéfalo. Anchuras máximas.

	Diferencias	W	Dif. Signi.
<i>D. americana</i> - <i>U. aspidurus</i>	7.6291 >	2.5582	•
<i>D. americana</i> - <i>G. micrura</i>	0.9544 <	2.5582	
<i>U. aspidurus</i> - <i>G. micrura</i>	6.6747 >	2.5582	•

Mesencéfalo.

Longitudes máximas.

Tabla 1. Mesencéfalo. Longitudes máximas (valores estandarizados).

	<i>D. americana</i>	<i>U. aspidurus</i>	<i>G. micrura</i>
1	12.2449	16.1290	12.1212
2	15.5039	17.2414	11.1111
3	15.3846	17.1429	12.9032
4	16.2963	16.6667	12.1212
5	15.5556	20.0000	12.0000
6	12.5000	14.8148	11.1111
7	16.2602	16.6667	12.1212
8	15.0000	15.1515	11.7647
9	13.6752	14.2857	16.6667
10	17.1233	20.0000	12.9032

Tabla 2. Análisis de varianza de un factor (α 0.05), Mesencéfalo. Longitudes máximas.

RESUMEN

Especies	# org.	Suma	Promedio	Varianza
<i>D. americana</i>	10	149.5439	14.9544	2.6736
<i>U. aspidurus</i>	10	168.0986	16.8099	3.8064
<i>G. micrura</i>	10	124.8237	12.4824	2.5291

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	G.L.	C.M.	F	Valor crítico para F
Interespecífica	94.2697	2	47.1348	15.6958	3.3541
Intraespecífica	81.0816	27	3.0030		
Total	175.3513	29			

Tabla 3. Prueba de Tukey, Mesencéfalo. Longitudes máximas.

	Diferencias	W	Dif. Signi.
<i>D. americana</i> - <i>U. aspidurus</i>	1.8555 <	1.9125	
<i>D. americana</i> - <i>G. micrura</i>	2.4720 >	1.9125	•
<i>U. aspidurus</i> - <i>G. micrura</i>	4.3275 >	1.9125	•

Anchuras máximas.

Tabla 1. Mesencéfalo. Anchuras máximas (valores estandarizados).

	<i>D. americana</i>	<i>U. aspidurus</i>	<i>G. micrura</i>
1	20.4082	25.8065	27.2727
2	20.1550	31.0345	16.6667
3	28.2051	25.7143	25.8065
4	21.4815	26.6667	18.1818
5	26.6667	25.7143	20.0000
6	23.2143	29.6296	16.6667
7	21.1382	23.3333	21.2121
8	30.0000	27.2727	17.6471
9	17.9487	28.5714	33.3333
10	21.2329	28.5714	19.3548

Tabla 2. Análisis de varianza de un factor (α 0.05), Mesencéfalo. Anchuras máximas.

RESUMEN

Especies	# org.	Suma	Promedio	Varianza
<i>D. americana</i>	10	230.4506	23.0451	15.4206
<i>U. aspidurus</i>	10	272.3147	27.2315	5.1062
<i>G. micrura</i>	10	216.1417	21.6142	30.1422

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	G.L.	C.M.	F	Valor crítico para F
Interespecíficos	170.4254	2	85.2127	5.0453	3.3541
Intraespecíficos	456.0204	27	16.8896		
Total	626.4458	29			

Tabla 3. Prueba de Tukey, Mesencéfalos. Anchuras máximas.

	Diferencias	W	Dif. Signi.
<i>D. americana</i> - <i>U. aspidurus</i>	4.1864 <	4.5356	
<i>D. americana</i> - <i>G. micrura</i>	1.4309 <	4.5356	
<i>U. aspidurus</i> - <i>G. micrura</i>	5.6173 >	4.5356	•

Metencéfalo.

Longitudes máximas.

Tabla 1. Metencéfalo. Longitudes máximas (valores estandarizados).

	<i>D. americana</i>	<i>U. aspidurus</i>	<i>G. micrura</i>
1	51.0204	61.2903	39.3939
2	49.6124	65.5172	38.8889
3	56.4103	60.0000	38.7097
4	49.6296	60.0000	39.3939
5	53.3333	60.0000	36.0000
6	48.2143	66.6667	38.8889
7	50.4065	63.3333	39.3939
8	50.0000	60.6061	38.2353
9	50.4274	64.2857	33.3333
10	49.3151	57.1429	38.7097

Tabla 2. Análisis de varianza de un factor (α 0.05), Metencéfalo. Longitudes máximas.

RESUMEN

Especie	# org.	Suma	Promedio	Varianza
<i>D. americana</i>	10	508.3692	50.8369	5.6147
<i>U. aspidurus</i>	10	618.8422	61.8842	8.7839
<i>G. micrura</i>	10	380.9476	38.0948	3.7956

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	G.L.	C.M.	F	Valor crítico para F
Interespecífica	2834.4801	2	1417.2401	233.6850	3.3541
Intraespecífica	163.7481	27	6.0647		
Total	2998.2282	29			

Tabla 3. Prueba de Tukey, Metencéfalo. Longitudes máximas.

	Diferencias	W	Dif. Signi.
<i>D. americana</i> - <i>U. aspidurus</i>	11.0473 >	2.7179	●
<i>D. americana</i> - <i>G. micrura</i>	12.7422 >	2.7179	●
<i>U. aspidurus</i> - <i>G. micrura</i>	23.7895 >	2.7179	●

Anchuras máximas.

Tabla 1. Metencéfalo. Anchuras máximas (valores estandarizados).

	<i>D. americana</i>	<i>U. aspidurus</i>	<i>G. micrura</i>
1	28.5714	29.0323	27.2727
2	19.3798	24.1379	25.0000
3	28.2051	31.4286	25.8065
4	20.0000	30.0000	27.2727
5	33.3333	34.2857	24.0000
6	28.5714	29.6296	25.0000
7	20.3252	26.6667	21.2121
8	27.5000	33.3333	23.5294
9	16.2393	28.5714	25.0000
10	20.5479	25.7143	25.8065

Tabla 2. Análisis de varianza de un factor (α 0.05), Metencéfalo. Anchuras máximas.

RESUMEN

Especie	# org.	Suma	Promedio	Varianza
<i>D. americana</i>	10	242.6736	24.2674	31.2356
<i>U. aspidurus</i>	10	292.7998	29.2800	10.3658
<i>G. micrura</i>	10	249.8999	24.9900	3.2379

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	G.L.	C.M.	F	Valor crítico para F
Interespecífica	146.8419	2	73.4210	4.9123	3.3541
Intraespecífica	403.5530	27	14.9464		
Total	550.3949	29			

Tabla 3. Prueba de Tukey, Metencéfalo. Anchuras máximas.

	Diferencias	W	Dif. Signi.
<i>D. americana</i> - <i>U. aspidurus</i>	5.0126 >	4.2667	●
<i>D. americana</i> - <i>G. micrura</i>	0.7226 <	4.2667	
<i>U. aspidurus</i> - <i>G. micrura</i>	4.2900 >	4.2667	●

Mielencéfalo.

Longitudes máximas.

Tabla 1. Mielencéfalo. Longitudes máximas (valores estandarizados).

	<i>D. americana</i>	<i>U. aspidurus</i>	<i>G. micrura</i>
1	28.5714	32.2581	45.4545
2	29.4574	31.0345	44.4444
3	28.2051	31.4286	45.1613
4	29.6296	33.3333	45.4545
5	28.8889	28.5714	52.0000
6	28.5714	29.6296	44.4444
7	28.4553	30.0000	45.4545
8	27.5000	30.3030	47.0588
9	28.2051	28.5714	54.1667
10	28.0822	31.4286	45.1613

Tabla 2. Análisis de varianza de un factor (α 0.005), Mielencéfalo. Longitudes máximas.

RESUMEN

Especies	# org.	Suma	Promedio	Varianza
<i>D. americana</i>	10	285.5665	28.5566	0.4080
<i>U. aspidurus</i>	10	306.5585	30.6559	2.3745
<i>G. micrura</i>	10	468.8006	46.8801	11.4677

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	G.L.	C.M.	F	Valor crítico para F
Interespecífica	2011.2632	2	1005.6316	211.7073	3.3541
Intraespecífica	128.2528	27	4.7501		
Total	2139.5160	29			

Tabla 3. Prueba de Tukey, Mielencéfalo. Longitudes máximas.

	Diferencias	W	Dif. Signi.
<i>D. americana</i> - <i>U. aspidurus</i>	2.0992 <	2.4053	
<i>D. americana</i> - <i>G. micrura</i>	18.3234 >	2.4053	•
<i>U. aspidurus</i> - <i>G. micrura</i>	16.2242 >	2.4053	•

Anchuras máximas.

Tabla 1. Mielencéfalo. Anchuras máximas (valores estandarizados).

	<i>D. americana</i>	<i>U. aspidurus</i>	<i>G. micrura</i>
1	18.3673	22.5806	63.6364
2	13.9535	20.6897	55.5556
3	15.3846	22.8571	64.5161
4	15.5556	26.6667	60.6061
5	17.7778	20.0000	72.0000
6	19.6429	18.5185	52.7778
7	13.0081	20.0000	57.5758
8	20.0000	18.1818	61.7647
9	11.9658	17.8571	70.8333
10	15.0685	25.7143	64.5161

Tabla 2. Análisis de varianza de un factor (α 0.005), Mielencéfalo. Anchuras máximas.

RESUMEN

Especies	# org.	Suma	Promedio	Varianza
<i>D. americana</i>	10	160.7241	16.0724	7.6490
<i>U. aspidurus</i>	10	213.0659	21.3066	9.4908
<i>G. micrura</i>	10	623.7818	62.3782	37.7877

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	G.L.	C.M.	F	Valor crítico para F
Interespecífica	12861.6571	2	6430.8285	351.2355	3.3541
Intraespecífica	494.3474	27	18.3092		
Total	13356.0045	29			

Tabla 3. Prueba de Tukey, Mielencéfalo. Anchuras máximas.

	Diferencias		W	Dif. Signi.
<i>D. americana</i> - <i>U. aspidurus</i>	5.2342	>	4.7224	●
<i>D. americana</i> - <i>G. micrura</i>	46.3058	>	4.7224	●
<i>U. aspidurus</i> - <i>G. micrura</i>	41.0716	>	4.7224	●

BIBLIOGRAFÍA

- **Baguña**, J. M., Paps, J., Riutort, M., Ruiz, T. I., 2007. Origen y evolución de los ejes corporales y la simetría bilateral en animales. Evolución: la base de la biología / coord. por Manuel Soler, 2002, ISBN 84-8254-139-0, págs. 535-548.
- **Beebe**, W. y J. Tee-Van. 1941. Fishes from the Tropical Eastern Pacific (from Cedros Island, Baja California, south to the Galapagos Island and northern Perú). Rays, mantas and chimaeras. Zoologica, N. Y., 26(3):245-280.
- **Bigelow**, H. B. and Schroeder. 1953. Fishes of Western North Atlantic, Part 2. Sawfishes, guitarfishes, skates, rays, chimaeroids. Mem. Sears Found. Mar. Res. 588p.
- **Bundgaard** M., Cserr, H. F., 1991. Barrier membranes at the outler surface of the brain of an elasmobranch, Raja erinacea. Cell Tissue Res 265: 113-120
- **Castañeda**, P. R. 2002. Bioestadística aplicada. Editorial Trillas, 216p.
- **Castro-Aguirre**, J. L. y Espinosa-Pérez, H. 1996. Listados Faunísticos de México, VII Catálogo sistemático de las rayas y especies afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes: Batoideiomorpha). Instituto de Biología, UNAM, México, 75 p.
- **Cervigón**, F. 1996. Los peces marinos de Venezuela. Tomo 1. Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas; 436p.
- **Christiansen**, H. E. y Cousse, M. B. 2005. Acción injuriante del ataque del chucho (Chondrichthyes, Fam. Myliobatoidae). Estudio histológico de los tegumentos presentes en su espina. Acta toxicológica Argentina. 13 (1): 17-19
- **Compagno**, L. J. V. 1984. FAO Species Catalogue. Sharks of the world. An annotated and elasmobranchs: some functional and phylogenetic implications. Fifth Congress of European Ichthyologists Proceedings Stockholm.

- **Cuellar**, Q. F. 2004. Contribución al estudio anatómico de los nervios espinales precaudales de *Gymnura micrura* (Elasmobranchii: Batoidei). Tesis (Biología). Licenciatura, FES Iztacala, UNAM, México.
- **Eastman**, J. T. y Lannoo, M. J. 1998. Morphology of the brain and sense organs in the Snailfish *Paraliparis devriesi*: Neural convergence and sensory compensation on the Antarctic Shelf. *Journal of morphology*. 237: 213-236.
- **Flores** M. E. A. 2001. Descripción anatómica de los nervios espinales de *Urotrygon aspidorus* (Elasmobranchii: Batoidei). Tesis (Biología). Licenciatura. FES Iztacala, UNAM, México.
- **Fowler**, H. W. 1941. The fishes of the groups Elasmobranchii, Holocefali, Isospondyli, and Ostariophysii obtained by the United States Bureau of Fisheries Steamer "Albatros" in 1907 to 1910, chiefly in the Philippine Islands and adjacent seas. *Bull. U.S. Nat. Mus.* 100: x + 879.
- **Fowler**, H. W. 1944. The fishes. In: Results of the Fifth George Vanderbilt Expedition (1941) (Bahamas, Caribbean Sea, Panama, Galápagos Archipelago and Mexican Pacific Islands). *Monogr. Acad. Nat. Sci. Phila.* 6: 57 – 530.
- **González**, I. M. 1996. Filogenia de doce especies de batoideos (Chondrichthyes: Batidoimorpha) de México con base en la Antonia del cráneo. Tesis (Biología). Maestría, Facultad de ciencias, UNAM, México.
- **González**, I. M. 2003. Estudio de anatomía comparada de la superfamilia Myliobatoidea (Chondrichthyes) en México, con algunos comentarios de filogenia. Tesis (Biología). Doctorado. Facultad de ciencias, UNAM, México.
- **Gonzalez-Isais**, M. H. M. Domínguez., 2004. Comparative anatomy of the superfamily Myliobatoidea (Chondrichthyes) with some comments on phylogeny. *Journal of Morphology*. Volume 262 Issue 1, Pages 517 - 535
- **Guitart**, D. J. 1974. Sinopsis de los peces marinos de Cuba. Tomo 1. Academia de Ciencias de Cuba, La Habana, 136 p.

- **Jordan**, D. S. y B. W. Evermann. 1896 – 1900. The fishes of North and Middle America. Bull. U.S. Nat. Mus. 47(1 – 4); 1x + 3313.
- **Kardong**, K. V., 2006. Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution, 4/e, McGraw-Hill Higher Education, Washington State University, U.S.A., pag. 618-662.
- **Last**, P. R. y J. D. Stevens. 1994. Sharks and Rays of Australia. CSIRO, Australia. 513p.
- **Lisney**, T. J. y Collin, S. P. 2006. Brain morphology in large pelagic fishes: a comparison between sharks and teleosts. Journal of fish biology. (2006) 68, 532-554.
- **McEachran**, J. D. y G. N. Di-Sciara. 1995. Peces Batoideos. En: Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Vol. II Vertebrados-Parte I. Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la alimentación. Roma.
- **Miyake**, T. and J. D. McEachran. 1988. Tree new species of the stingray genus *Urotrygon* (Myliobatiformes: Urolophidae) from the eastern pacific. Bull. Mar. Sci., 42 (3): 366-375.
- **Montes** D. H. M. 2001. Sistemática de las especies del género *Urotrygon* (Myliobatoidei: Urolophidae). Tesis (Biología). Maestría. Facultad de ciencias, UNAM, México.
- **Nelson**, S.J. 1994. Fishes-of the world. John Wiley & Sons 3^a ed. USA.
- **Nishida**, K. 1990. Phylogeny of the Suborden Myliobatoidei. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1-108.
- **Northcutt**, R. G. 1977. Elasmobranch central nervous system organization and its possible evolutionary significance. Division of Biological Sciences. University of Michigan. Ann Arbor. Michigan. Amer Zool. 17: 411-429.

- **Northcutt**, R. G., Neary T. J. y Senn D. G. 1978. Observations of the brain of the Coelacanth *Latimeria chalumnae*: External anatomy and Quantitative Analysis. *J. Morph.* 155: 181-192.
- **Notabartolo-di-Sciara**. 1987. Natural history of the rays of the genus *Mobula* in the Gulf of California. *Fish. Bull.*, 86(1):45-66.
- **Padilla**, F. A., Cuesta, L. A. 2003. *Zoología Aplicada*. Publicado por Ediciones Díaz de Santos. 488 p.p.
- **Sato**, Y. Takatsuji. K. Massai, H. 1993. Brain organization of sharks, with special reference to archaic species. *J. Hirnforsch*, 24:289-295.
- **Smeets**, W. J. A. J., Nieuwenhuys R., Ten Ponkelaar H. J. y Nicholson C. (Eds). 1998. *The central nervous system of vertebrates. Vol. I*. Springer Verlag, Heidelberg. 551-659.
- **Roedel**, P. M. y W. E. Ripley. 1950. *California Sharks and rays*. Calif. Dept. Fish and Game, *Fish Bull.* 75: 1 – 88.
- **Tricas**, T. C., Deacon, K., Last, P., McCosker, J. E., Walker, I. y L. Taylor. 1998. *Tiburones y rayas*. Omega, Barcelona.
- **Walker**, W. F. 1980. *Vertebrate dissection*. 6ª Ed. Saunders College publishing. U.S.A.
- **Yopak**, E. K., Lisney, T. J., Collin, P. S., Montgomery, J. C., 2007. Variation in brain organization and cerebellar foliation in chondrichthyans: Sharks and holocephalians. *Brain Behavior and evolution*. 69:280-230.