

00343 2  
2ij



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

FILOGENIA DE DOCE ESPECIES DE BATOIDEOS  
(CHONDRICHTHYES: BATIDOIDIMORPHA) DE  
MEXICO CON BASE EN LA ANATOMIA  
DEL CRANEO

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
**MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGIA ANIMAL)**

**P R E S E N T A :**  
**MONICA GONZALEZ ISAIS**

DIRECTORA DE TESIS: M. EN C. PATRICIA FUENTES MATA

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

MEXICO, D. F.

1996

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**

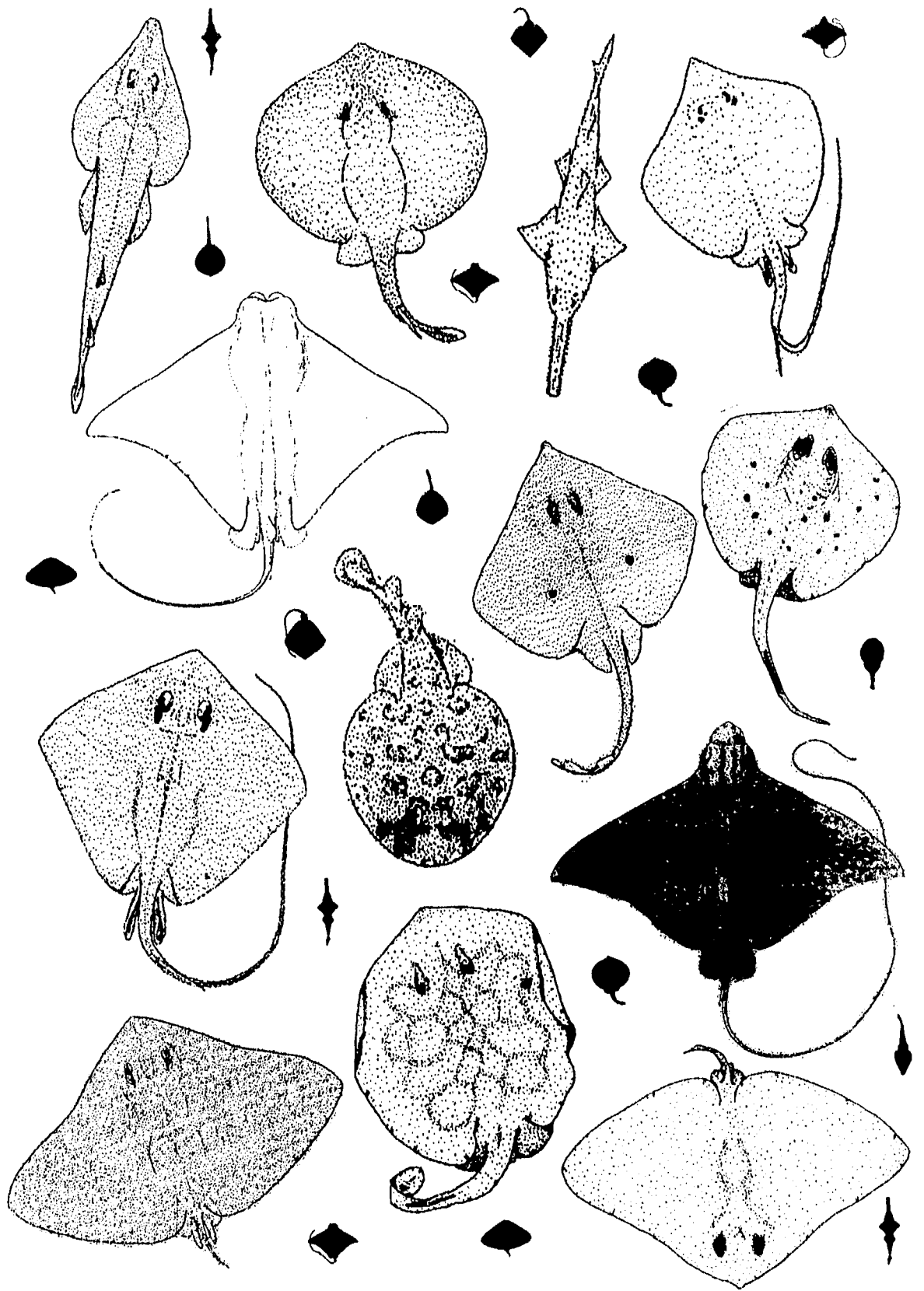


**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**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.



**A mis padres**

**A mis amigos**

**A todos aquellos  
que luchan por un ideal  
y con esfuerzo y trabajo  
lo consiguen**

## AGRADECIMIENTOS

De manera especial a Rosy y a Héctor por el apoyo y ayuda que me han dado, pero más que nada por su amistad.

A mi directora de tesis Patricia Fuentes Mata por la ayuda y orientación que me brindó durante el desarrollo de mi trabajo.

A los doctores Manuel Balcazar Y Tila María Pérez por la ayuda que me brindaron para la realización del análisis filogenético.

A mis sinodales Jonathan Franco, Luis Espínosa, Alicia Durán y Norma Navarrete, por sus valiosas sugerencias.

A los pescadores y a todas las personas que me ayudaron a conseguir el material biológico de este proyecto.

# INDICE

Resumen .....	1
Abstract .....	2
Introducción .....	3
Antecedentes .....	11
Ubicación Taxonómica .....	15
Objetivos .....	18
Metodología .....	19
Resultados	
Descripción del cráneo .....	28
<i>Rhinobatos lentiginosus</i> .....	28
<i>Raja texana</i> .....	34
<i>Narcine brasiliensis</i> .....	39
<i>Dasyatis americana</i> .....	46
<i>Dasyatis sabina</i> .....	52
<i>Urolophus concentricus</i> .....	57
<i>Urotrygon asterias</i> .....	63
<i>Urotrygon nana</i> .....	69
<i>Gymnura marmorata</i> .....	74
<i>Gymnura micrura</i> .....	79
<i>Aetobatus narinari</i> .....	84
<i>Rhinoptera bonasus</i> .....	90
Análisis filogenético .....	95
Discusión	
Variabilidad intraespecífica .....	110
Variabilidad interespecífica .....	113
Análisis del cladograma .....	117
Análisis de los caracteres .....	122
Conclusiones .....	129
Apéndice .....	131
Bibliografía .....	150

## RESUMEN

Los estudios recientes sobre sistemática y anatomía han revelado que las características esqueléticas de los batoideos presentan una gran variabilidad, lo que implica que es necesario realizar estudios sobre la anatomía del esqueleto que sirvan como base para establecer las relaciones filogenéticas. Por lo tanto, el presente trabajo tiene por objetivos el describir la anatomía del neurocráneo y esqueleto hiobranquial de doce especies de batoideos, y proponer una hipótesis sobre la filogenia de estas especies, las cuales son: *Narcine brasiliensis*, *Rhinobatos lentiginosus*, *Raja texana*, *Dasyatis americana*, *Dasyatis sabina*, *Urolophus concentricus*, *Urotrygon nana*, *Urotrygon asterias*, *Gymnura marmorata*, *Gymnura micrura*, *Aetobatus narinari* y *Rhinoptera bonasus*. Los organismos se colectaron en las costas mexicanas del Golfo de California, Pacífico Tropical y Golfo de México. Se tomaron 26 caracteres morfológicos, de los cuales tres fueron de morfología externa y los restantes de la anatomía del cráneo; de estos últimos se consideraron cuatro para el análisis filogenético. Para evaluar la variación interespecífica e intraespecífica en el análisis descriptivo, se aplicó el coeficiente de variación y la prueba "I" ( $P < 0.05$ ). Posteriormente, para la realización del análisis filogenético se seleccionaron 37 caracteres, con los cuales se obtuvo una matriz, que fue procesada con los programas Hennig'86 y PAUP.

Al realizar el análisis filogenético se obtuvo solo un cladograma con cada análisis, con una longitud de 74 pasos. Las relaciones genealógicas fueron similares en ambos análisis. Se confirmó que el grupo interno es monofilético, y está sustentado por cinco sinapomorfias, comprobándose la hipótesis propuesta en el trabajo.

Dentro del grupo interno, los rajoideos (*Raja texana* y *Rhinobatos lentiginosus*) forman un grupo monofilético que presenta los caracteres más plesiomórficos, siendo el grupo hermano de los miliobatoideos. Dentro de estos últimos los urolófididos se comportaron como un grupo parafilético. *U. nana* fue la especie más plesiomórfica de los miliobatoideos y por lo tanto el grupo hermano de éstos. La familia Dasyatidae, junto con *U. concentricus* y *U. asterias* forman un grupo monofilético, en tanto que la familia Gymnuridae fue el grupo hermano de la familia Myliobatidae. Esta última familia, dentro del cladograma, presentó los caracteres más apomórficos, lo que posiblemente se debe a que a diferencia de los otros batoideos, han desarrollado una tendencia a separarse del hábitat bentónico para migrar hacia diferentes regiones de la columna de agua.

Del análisis del cladograma se observa y concluye que algunos caracteres muestran las siguientes tendencias: 1) reducción y/o pérdida del cartilago rostral, 2) desplazamiento de las cápsulas nasales a la región ventral, 3) incremento de los procesos preorbitales, 4) incremento y fusión de los procesos postorbitales, 5) migración de los procesos postorbitales a la región orbital, 6) migración del foramen del canal preorbital hacia la región anterior del cráneo, 7) pérdida del basihial y del primer hipobranquial, 8) fusión de la parte proximal del pseudohial con el primer ceratobranquial, 9) fusión del segundo, tercero y cuarto hipobranquiales al basibranquial y 10) fusión de la sínfisis mandibular.

En las especies de la familia Urolophidae se obtuvieron nuevos caracteres descriptivos de la estructura craneal, encontrándose diferencias significativas entre *U. asterias* y *U. nana*. Finalmente, es recomendable confirmar la hipótesis surgida de este trabajo con respecto a la ubicación taxonómica de *U. nana*, la cual tentativamente y con base en los elementos discutidos en este trabajo se propone sea incluida en la familia Plesiobatidae, sin embargo es recomendable realizar estudios más amplios sobre esqueleto y musculatura de esta especie.

## ABSTRACT

The more recent studies on systematics and anatomy have revealed that the skeletal characteristics of the batoids have a wide variability, thus implying the need of new studies on the skeleton anatomy that serve as the basis to establish phylogenetic relations. Therefore, this work has the objectives of describing the neurocranium and hyobranchial skeleton of twelve species of batoids, and to propose an hypothesis on their phylogeny. These species are: *Narcine brasiliensis*, *Rhinobatos lentiginosus*, *Raja texana*, *Dasyatis americana*, *Dasyatis sabina*, *Urolophus concentricus*, *Urotrygon nana*, *Urotrygon asterias*, *Gymnura marmorata*, *Gymnura micrura*, *Aetobatus narinari* and *Rhinoptera bonasus*. The organisms were collected in the Mexican coasts of the Gulf of California, Tropical Pacific and Gulf of Mexico. 26 morphometric characters were taken. From these, three belonged to the external morphology and all the others to the cranium anatomy, from which four of them were considered for the phylogenetic analysis. For the descriptive analysis to evaluate the inter and intraspecific variation the variation coefficient and the "t" Test were applied ( $P < 0.05$ ). Subsequently, for the phylogenetic analysis 37 characters were selected to obtain a matrix that was processed by the Hennig'86 and PAUP programs.

The phylogenetic analysis yield a single 74 steps cladogram in each analysis. The genealogical relations were similar in both analysis, thus confirming that the internal group is monophyletic. This is supported by five synapomorphies; therefore, the hypotheses proposed in this work is accepted.

Within the internal group, the rajoids (*Raja texana* and *Rhinobatos lentiginosus*) integrate a monophyletic group that has the most plesiomorphic characters, and being the sister group of the myliobatoids. Within the latter, the urolophids behaved as a paraphyletic group. *U. nana* was the most plesiomorphic myliobatoid specie and, therefore, their sister group. The Dasyatidae family, together with *U. concentricus* and *U. asterias* integrate a monophyletic group, while the Gymnuridae family was the sister group of the Myliobatidae family. In the cladogram, the last family presented the most apomorphic characters, in part because, unlikely other batoids, these organisms have developed a trend to leave the benthic habitat and move towards other regions of the water column.

From the analysis of the cladogram it can be observed and concluded that some characters show the following tendencies: 1) reduction and/or loss of the rostral cartilage; 2) the nasal capsules migrate towards the ventral region; 3) increase of the preorbital process; 4) increase and fusion of the postorbital process; 5) migration of the postorbital process to the orbital region; 6) migration of the foramen for preorbital canal towards the cranium anterior region; 7) loss of the basihyal and the first hypobranchial; fusion of the proximal part of the pseudohyal with the first ceratobranchial; 9) fusion of the second, third and fourth hypobranchials to the basibranchial, and 10) fusion of the mandibular symphysis.

For the species of the Urolophidae family new descriptive characters of the cranial structure were obtained, finding significative differences between *U. asterias* and *U. nana*. It is recommended to confirm the hypothesis of this work as related to the taxonomic position of *U. nana*, which preliminary and based on the elements discussed in this study, is proposed to be included into the Plesiobalidae family. Nevertheless, it is recommended to make further studies on the skeleton and muscular system of this specie.



## INTRODUCCION

Los peces cartilagosos están divididos en tres grupos: los tiburones, las quimeras y las rayas. Este último grupo incluye a más de 450 especies a nivel mundial, de las cuales, 69 habitan en las costas mexicanas. Estos organismos ocupan hábitats dulceacuícolas, pelágicos y bentónicos (Miyake *et al.*, 1992; Espinosa, 1993). El rango latitudinal de la distribución de los batoideos se extiende desde el Ecuador hasta el cinturón subpolar en ambos hemisferios, abarcando los océanos Atlántico, Pacífico e Indico, así como los mares tributarios.

En la actualidad, el grupo de los batoideos está dividido en cinco grupos monofiléticos (Compagno 1973 y 1977), cuyas características generales se presentan a continuación:

- √ RAYAS ELÉCTRICAS (TORPEDINOIDEOS): Este grupo contiene diez géneros y aproximadamente 40 especies. Una de sus características principales son los órganos eléctricos derivados de los músculos branquiales en la región de la cabeza; su piel es desnuda y los ojos son pequeños u obsoletos; la aleta caudal está bien desarrollada y pueden presentar de 0 a 2 aletas dorsales (Fig. 1a).
- √ PECES GUITARRA (RHINOBAIDOIDEOS): Este grupo contiene nueve géneros y aproximadamente 50 especies. La forma de su cuerpo es intermedia entre la de un tiburón y la de una raya típica; tienen dos aletas dorsales y una caudal; presentan una hilera de denticulos en la línea media dorsal y la cola carece de espina (Fig. 1b).
- √ PECES SIERRA (PRISTOIDEOS): Este grupo contiene un género y seis especies. Los organismos tienen un hocico alargado con una hilera de dientes de igual tamaño a cada lado; su cuerpo algunas veces es parecido al de los tiburones, aunque la cabeza siempre está deprimida; tienen dos aletas dorsales y una caudal (Fig. 1c).
- √ RAYAS (RAJOIDEOS): Este grupo contiene dieciocho géneros y aproximadamente 200 especies. Su aleta caudal está reducida o ausente, tienen de 0 a 2 aletas dorsales y la mayoría presentan denticulos en la piel, generalmente con una hilera a lo largo de la línea media dorsal, y la cola es extremadamente delgada (Fig. 1d).

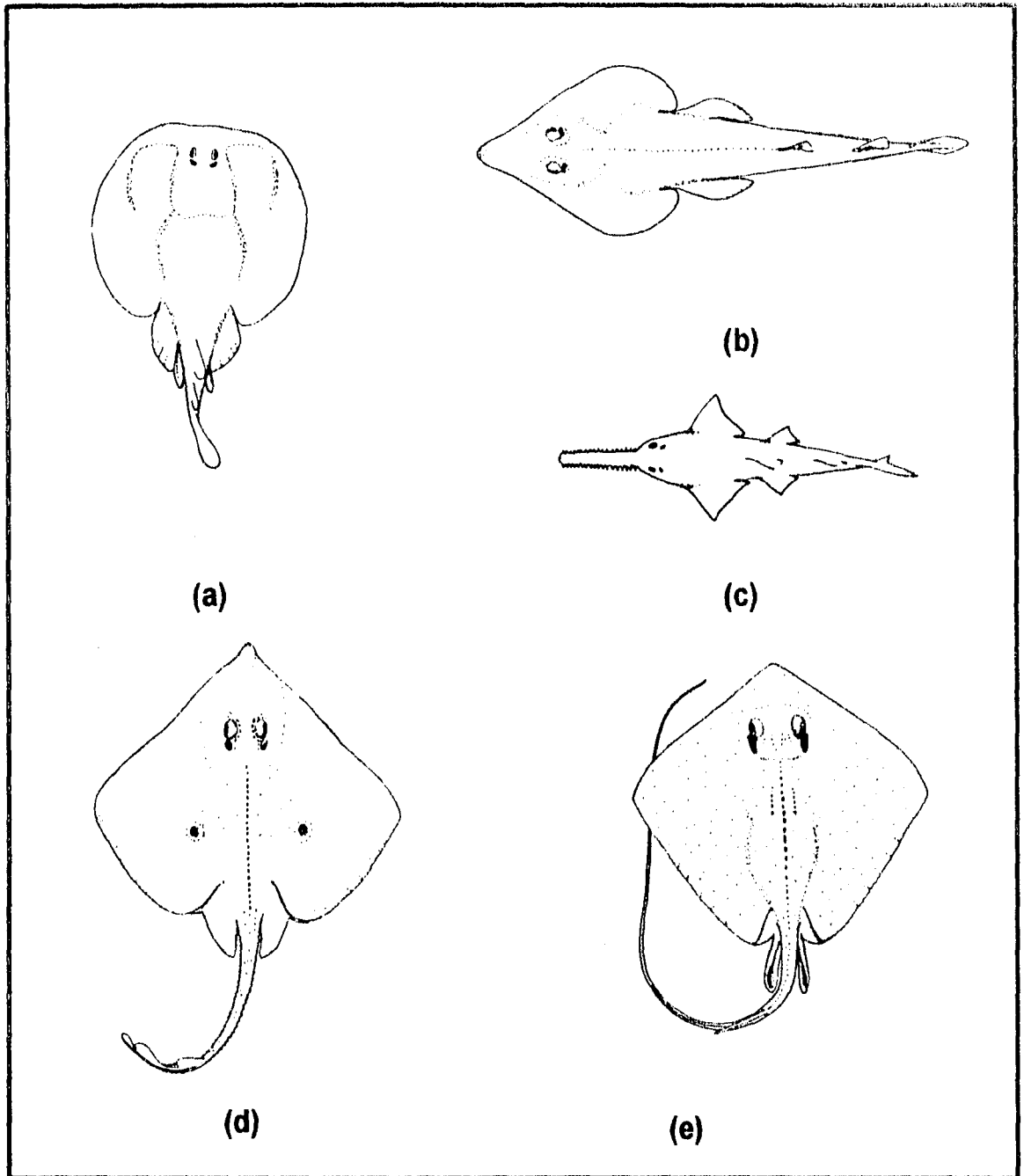


FIGURA 1. Grupos de batoideos: a. torpedinoideos; b. rinobatoideos; c. pristoideos; d. rajolideos; e. millobatoideos (tomados de Compagno, 1984).

√ Pastinacas (miliobatoideos): Este grupo incluye 23 géneros y 158 especies, la mayoría de las cuales se caracterizan por presentar largas espinas venenosas sobre la cola (Nelson, 1984 y 1994) (Fig. 1e).

## CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS BATOIDEOS

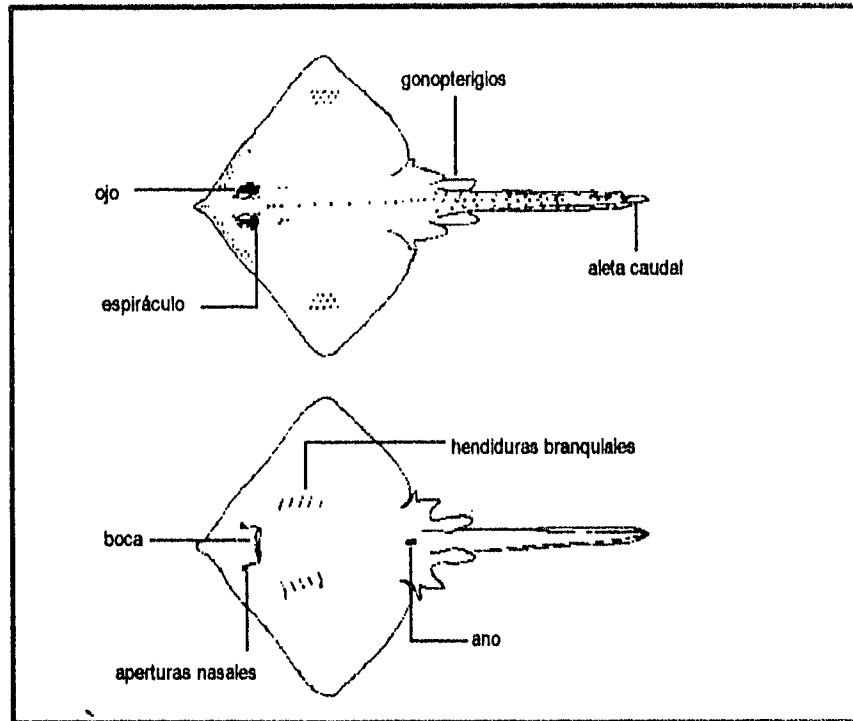


FIGURA 2. Morfología externa de batoideos.

### MORFOLOGÍA EXTERNA

La mayoría de los batoideos tienen una forma que puede reconocerse con facilidad (Fig. 2): sus cuerpos están aplanados dorsoventralmente y sus aletas pectorales se expanden a ambos lados del cuerpo formando un disco; la boca es subterminal (excepto en *Manta*); las aberturas branquiales se localizan en la superficie ventral (Bigelow y Schroeder, 1953); los ojos, que carecen de membrana suborbital, y los espiráculos, que son de gran tamaño y tienen una válvula, están en posición dorsal; pueden presentar 0, 1 ó 2 aletas dorsales (las formas más primitivas presentan 2); las espinas de las aletas están ausentes en las formas vivientes; no presentan aleta anal; la aleta

caudal es heterocerca o dificerca; los denticulos pueden cubrir todo el cuerpo o estar ausentes, aunque a menudo forman una prominente línea dorsal; y tienen la cloaca separada de las aletas pélvicas (Compagno, 1973).

## CRÁNEO

El esqueleto de la cabeza está compuesto por un cráneo cartilaginoso completo denominado neurocráneo (Fig. 3), al cual están incorporadas las cápsulas óticas y olfatorias, y por el esqueleto de los arcos branquiales (Fig. 4), también conocido como esplanocráneo (Kent, 1978; Orr, 1978).

## NEUROCRÁNEO

El neurocráneo es una estructura cartilaginosa compleja (Fig. 3), la región anterior constituye el rostrum y el resto puede ser dividido en región nasal, región orbital, cápsulas óticas y región occipital (Walker, 1980); las cuales, sin embargo, en la etapa adulta no están delimitadas con claridad.

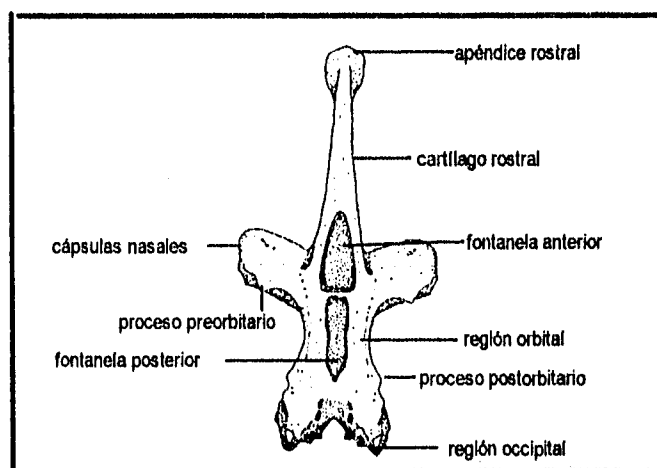


FIGURA 3. Neurocráneo de *Raja*

Como ejemplos de la variabilidad de esta estructura podemos mencionar que algunos grupos el rostrum se ha reducido de manera secundaria o está ausente; no existe articulación entre el palatoc cuadrado y el neurocráneo; los procesos orbitales están generalmente ausentes (en algunos narkidos son vestigiales); existen procesos preorbitales y postorbitales, aunque no forman paredes preorbitales y postorbitales completas; cuando las comisuras laterales

están presentes, no están conectadas a los procesos postorbitales; las cápsulas óticas están moderadamente alargadas; las cápsulas nasales son grandes y en formas primitivas se expanden de manera lateral, pero en miliobatoideos y algunos torpedinoideos están situadas anteroventralmente (Compagno, 1973).

### ESQUELETO HIOBRANQUIAL

El esqueleto hiobranquial está compuesto por las mandíbulas y, el esqueleto de la faringe, y está integrado por ocho arcos viscerales. El primero o arco mandibular, está modificado para formar las mandíbulas superior e inferior (palatocadrado y cartílago de Meckel), que son muy cortas pero anchas. El segundo o arco hioideo, se extiende desde la cápsula ótica al ángulo de las mandíbulas y ventralmente forma el piso de la boca; y el tercero es el arco prehioideo; este último sirve de sostén al primer septo interbranquial. Los últimos cinco, son llamados arcos branquiales, los primero cuatro sostienen los septos interbranquiales y, el quinto, se articula con la cara anterolateral del escapulacoracoides (Fig. 4). Además de los arcos, en la superficie lateral de las mandíbulas en algunos organismos, es posible observar pequeños cartílagos labiales (Kent, 1978; Compagno, 1973; Walker, 1980; Miyake y McEachran, 1991).

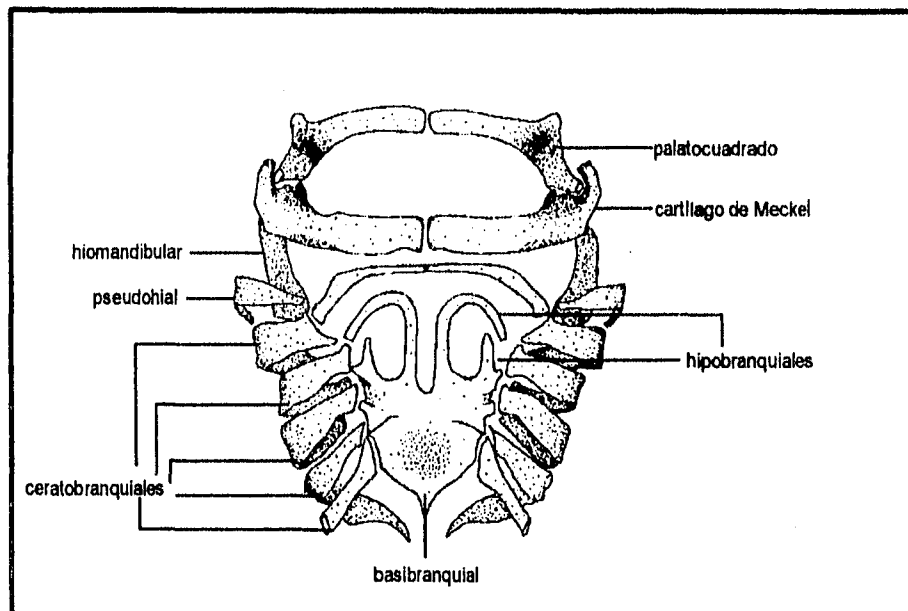


FIGURA 4. Esqueleto hiobranquial de *Rhinobatos*

## FILOGENIA DE BATOIDEOS

### GENERALIDADES

El registro fósil de los batoideos data del Jurásico, donde está representado por formas poco especializadas que tienen caracteres intermedios con los seláceos. En estas formas, las aletas pectorales eran alargadas pero el cuerpo era redondeado, las aletas caudal y dorsal estaban bien desarrolladas y el rostrum, moderadamente alargado, sostenía la parte anterior de las aletas pectorales. *Rhinobathys*, el vulgarmente llamado "pez banjo" (Fig. 5a), es una forma residual de este grupo (Meléndez, 1978; Romer, 1974).

En el Cretácico los peces sierra eran comunes (Fig. 5b), *Pristis* es un género sobreviviente de este grupo, y si bien su organización general es similar a la de los "peces banjo", son notables por el desarrollo de un largo rostrum armado con dientes en cada margen. En este periodo encontramos ya a las rayas típicas, incluyendo las formas más modernas. En *Raja*, una raya actual, los caracteres comunes del grupo, tales como un cuerpo corto, aletas pectorales muy anchas que se extienden a los lados del hocico y una cola delgada (Romer, 1974) ya estaban desarrollados. En el Monte Líbano, en Siria, se han descrito cuatro especies cretácicas de *Raja*: *R. whitfieldi*, con un disco ancho y redondo, *R. expansa*, *R. primarmata* y *R. minor*, ésta última considerada de tamaño pequeño, aunque también existe la posibilidad de que se trate de un organismo joven (Hay, 1903).

También en el Cretácico estuvieron presentes rayas del género *Dasyatis*, tipo común actualmente, que se caracteriza por presentar un agujón desarrollado. Otro grupo de este periodo fueron las rayas águila, tales como *Myliobatis* y *Rhinoptera*.

Para el Terciario se han registrado rayas en numerosas localidades. El último grupo que aparece en el registro fósil son los torpedos durante el Eoceno, con cuerpos redondeados en algunos de los cuales se observa que la musculatura se modifica en poderosos órganos eléctricos (Romer, 1974).

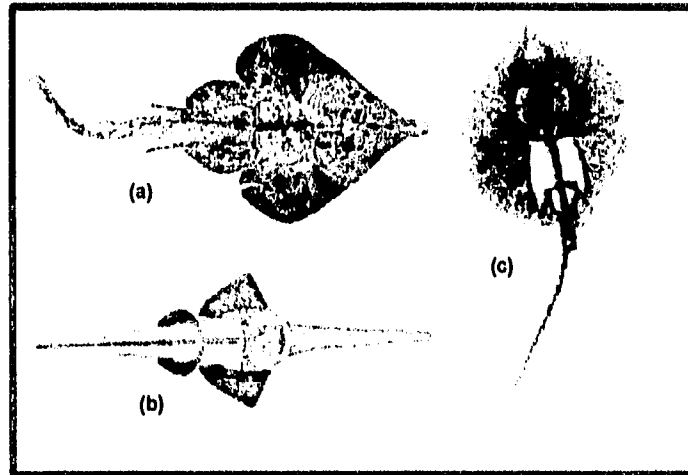


FIGURA 5. a. *Aellops* [*Sphantobatis*], "pez banjo" del Jurásico (Tomado de Romer, 1974); b. *Sclerorhynchus*, un pez sierra del Cretácico (Tomado de Romer, 1974); c. raya *Heliobatis* del Eoceno (Tomado de Benton, 1990).

Si bien la morfología externa de este grupo podría sugerir que ha sido conservador durante su historia evolutiva, los estudios sistemáticos y anatómicos recientes han revelado que las características esqueléticas de los cinco grupos principales de los batoideos tienen una gran variedad, lo que implica una evolución morfológica más compleja (Compagno, 1977; Miyake y McEachran, 1991).

## CLADISMO

La sistemática cladista tuvo su origen en 1950, en un texto alemán escrito por W. Hennig titulado "Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik". La traducción en inglés fue publicada en 1966 y desde ese momento se ha aceptado y generalizado en los estudios de sistemática.

El cladismo es una escuela que establece hipótesis sobre las relaciones genealógicas que hay entre los taxones. Un análisis cladista consta de los siguientes pasos:

1. Identificar los caracteres homólogos entre los taxones estudiados.
2. Analizar la dirección del cambio de carácter o "evolución" del carácter (análisis de la polaridad de los estados de carácter).

3. Construcción de un cladograma con los taxones que presentan los caracteres analizados (Mayr y Ashlock, 1991).

El cladograma se basa en una evaluación de caracteres que divide a éstos en plesiomórficos y apomórficos. Los caracteres apomórficos o sinapomorfías son encontrados sólo en los miembros de un grupo particular, el cual es entonces denominado monofilético, esto es, que surge de un solo ancestro e incluye a todos los descendientes de éste (Benton, 1990).

La filogenia de los elasmobranquios (rayas y tiburones) se empezó a explorar con el método cladista desde 1977, y de los estudios realizados han surgido interesantes hipótesis.

Compagno (1997), al estudiar las relaciones que hay entre rayas y tiburones, propone las siguientes cinco hipótesis:

1. Los batoideos son el grupo hermano de los esqualomorfos.
2. Los batoideos y los pristioforoideos son grupos hermanos; los batoideos, además se derivan de los esqualomorfos.
3. Los escuatimorfos y los batoideos son grupos hermanos.
4. Los escuatimorfos son el grupo hermano de los batoideos y de los esqualomorfos, los cuales están relacionados por la hipótesis 1 o 2, en tanto que los galeomorfos son el grupo hermano de todos los otros neoselaquios actuales.
5. Todos los grupos se han derivado independientemente.

Adicionalmente en su trabajo, Compagno (1977) propone que los batoideos son un grupo monofilético integrado a su vez por cinco grupos, que corresponden a los subórdenes del superorden Batoidea, de acuerdo con la clasificación de Compagno (1973). Esto fue corroborado posteriormente por Maisey (1984).

Otra hipótesis fue propuesta por Shirai (1992), el cual mediante un análisis cladista, concluyó que los batoideos y los pristioforoideos forman un grupo monofilético (sustentado por cuatro sinapomorfías), del cual *Squatina* es el grupo hermano.



## ANTECEDENTES

En sus inicios, el estudio de los batoideos estuvo dirigido hacia la realización de descripciones taxonómicas basadas en morfología externa, y no es sino hasta hace un par de décadas que comenzaron a realizarse trabajos sobre la anatomía del esqueleto para definir las relaciones evolutivas en este grupo.

Uno de los primeros trabajos sobre descripciones taxonómicas, fue el efectuado por Jordan y Evermann (1896), quienes publicaron una serie de libros donde incluyeron las descripciones de diferentes especies de peces, entre las cuales consideraron 59 especies de batoideos. Posteriormente, destacan los trabajos de Bigelow y Schroeder (1948, 1953), quienes describieron las especies de batoideos del Golfo de Maine y del Atlántico oeste a través de un estudio exhaustivo, donde incluyeron características de la morfología externa, patrones de coloración y algunos aspectos ecológicos del grupo. Por su parte, De Buen (1959) hizo una descripción de las rayas presentes en Chile y reportó nuevas especies. Castro-Aguirre (1965) elaboró una clave para identificar batoideos de México, en donde incluye las descripciones de las especies, con comentarios sobre la biología de estos organismos. Forster (1967) describe una nueva especie de rájido (*Breviraja pallida*) en la bahía de Biscay.

Uno de los primeros estudios que se realizaron y que ha sido fundamental para gran parte de los trabajos recientes, fue el de Hubbs e Ishiyama (1968), en el que proponen métodos para el estudio taxonómico y descripción de rayas (Rajoidei), enlistando más de 100 medidas factibles en el esqueleto de este grupo. Hulley (1970, 1972a y b), además de describir nuevas especies de la familia Rajidae del sur de Africa, estudió el origen y la distribución de estos grupos. Miyake y McEachran (1988) describieron tres nuevas especies de urolófidos en el Pacífico: *Urotrygon reticulata*, *U. simulatrix* y *U. nana*, esta última presente también en las costas del Pacífico mexicano; adicionalmente, elaboraron una clave para identificar organismos del género *Urotrygon*. Rosa *et al.*, (1987) describieron una nueva especie dulceacuícola de la familia Potamotrygonidae (*Plesiotrygon iwamae*), la cual reportaron para Ecuador y Brasil. Nishida y Nayaka (1990) realizaron una de las pocas revisiones que hay sobre la taxonomía del género *Dasyatis* del Pacífico Norte, en este trabajo incluyeron a diecisiete especies de dasiátidos, además de una clave y una breve descripción de cada especie.

En general, las descripciones anteriores se basan en datos sobre la morfología externa de las especies, sin embargo, las diagnósis de descripciones más recientes de nuevas especies incluyen características del esqueleto. Dentro de estos trabajos destaca el realizado por McEachran y Miyake (1987), quienes describieron una nueva especie de la familia Rajidae (*Breviraja marklei*) capturada en Nueva Escocia; en su descripción incluyen características merísticas y morfométricas, color, neurocráneo y escapulacoracoides. Posteriormente estos mismos autores (1988) describen una nueva especie del Golfo de California, *Raja cortezensis*, incluyendo características del esqueleto como son la estructura del neurocráneo, del escapulacoracoides y del gonopterigio.

Raschi y McEachran (1991) describieron una nueva especie de rajido: *Rhinoraja longi* de las Islas Aleutianas, además elaboraron una clave para identificar las especies de este género y realizaron comentarios sobre la ubicación taxonómica del mismo, para lo cual se basaron en anatomía de neurocráneo, cinturas y gonopterigios.

Yearsley y Last (1992) describieron una nueva especie de rajido: *Pavoraja (Insentiraja) laxipella*, del Pacífico oeste; dentro del diagnóstico incluyeron la descripción de la estructura del neurocráneo, escapulacoracoides, gonopterigio y cintura pélvica. Otro trabajo de este tipo es el efectuado por McEachran y Last (1994), quienes describen una nueva especie de rajido de Australia, *Notoraja ochroderna*. En la descripción de esta especie, los autores incluyen características del neurocráneo, cinturas y gonopterigio las cuales, junto con la coloración, fueron importantes para separarla como una especie nueva.

Además de estos trabajos, existen los que se refieren a la estructura esquelética de los batoideos que realizan descripciones en las cuales se basan las comparaciones posteriores para evaluar la variación, ubicación sistemática y filogenia del grupo.

Ishiyama y Hubbs (1968), compararon a *Bathyraja* del Pacífico con *Breviraja* del Atlántico, para lo cual emplearon las estructuras del rostrum y del gonopterigio. Hulley (1972), estudió las estructuras del neurocráneo, mandíbulas y cinturas pélvicas de los géneros *Pseudoraja*, *Gurgesiella*, *Raja*, *Cruiraja* y *Anacanthobatis* y concluyó que *Gurgesiella* puede ser incluida dentro del género *Pseudoraja*.

Slaughter y Springer (1968), y Miller (1974), estudiaron la característica más peculiar de pristoideos: el rostrum en forma de sierra, poniendo énfasis en su desarrollo y en las características de los dientes incluyendo su reemplazo.

Dentro de los trabajos que se han realizado sobre esqueleto y filogenia de rayas uno de los primeros fue el de Compagno (1973), donde estableció las relaciones existentes entre los elasmobranquios vivos y mencionó las principales diferencias anatómicas entre tiburones y rayas. Adicionalmente, propone una nueva clasificación de estos grupos basándose en características anatómicas.

Posteriormente, este mismo autor (1977), describió parte del neurocráneo y cintura pectoral, y realizó descripciones generales del esplanocráneo de algunas familias de batoides, estableciendo las posibles relaciones filogenéticas de este grupo mediante un análisis cladístico obteniendo, por primera vez, un cladograma para este grupo en donde define cinco grupos monofiléticos. En su hipótesis, el autor asumió que los peces guitarra son un grupo morfológicamente conservador, y consideró a los torpedos como el grupo hermano de los rinobátidos, millobátidos y rajidos. A estos dos últimos grupos los considera como posibles derivados del tipo moderno de los rinobátidos.

Basándose en la estructura de los gonopterigios, McEachran (1977) describió las variaciones que existen en *Raja garmani*. McEachran y Compagno (1979) hicieron una descripción de *Gurgesiella furvescens* con base en la anatomía de los gonopterigios, del neurocráneo y de las cinturas pectoral y pélvica; además, mencionaron algunas de las relaciones que hay entre las familias Gurgesiellidae y Pseudorajidae. Posteriormente, McEachran y Compagno (1982), describieron el neurocráneo, la cintura pectoral y los gonopterigios de doce especies de rayas del género *Breviraja*, obteniendo un cladograma de estos organismos. McEachran y Stehmann (1977), basándose en la anatomía del gonopterigio, del cráneo y de la cintura pélvica de *Raja bathyphila* la colocaron dentro del subgénero *Rajella*, la cual anteriormente estaba ubicada dentro del subgénero *Leucoraja*.

McEachran y Martin (1978), y McEachran (1982), elaboraron dos trabajos sobre las relaciones de dos especies de los géneros *Raja* y *Sympterygia* (en el sur de África) respectivamente, basándose de nuevo en la estructura del gonopterigio, neurocráneo y cintura pectoral, obteniendo un cladograma. McEachran (1984), realizó un análisis cladístico en veintidos géneros de la familia Rajidae, para evaluar la ubicación taxonómica de *Bathyraja asperula* y

*B. spinifera* dentro del suborden Rajoidei, basándose en características anatómicas. Fechhelm y McEachran (1984) realizaron uno de los pocos trabajos que existen sobre esqueleto hiobranquial en la raya eléctrica del género *Diplobatis* estudiando, además, los patrones de coloración, neurocráneo y estructura externa de los gonopterigios.

Posteriormente, McEachran y Matheson (1985), observaron que *Breviraja spinosa* presenta cuatro diferentes patrones de coloración y, al examinar la morfología del neurocráneo, escapulacoracoides y gonopterigio, determinaron que cada patrón de coloración corresponde a una especie diferente. Siguiendo con los trabajos de variación morfológica, McEachran *et al.*, (1989) estudiaron el tamaño del cuerpo y la estructura del gonopterigio de *Raja miraletus*.

Nishida (1990) realizó uno de los trabajos más completos sobre las relaciones de parentesco de los batoideos, que es el único estudio que ha abordado la filogenia de los miliobatidos a nivel de género. Los resultados de su análisis difieren de los obtenidos por Compagno (1977) y Maisey (1984), al encontrar que los pristoideos son el grupo hermano del resto de los batoideos y no los torpedinoideos; adicionalmente, propuso una nueva clasificación para miliobatidos. Dentro de su trabajo incluyó descripciones del cráneo y de las cinturas escapular y pectoral de algunas especies de estos organismos.

Uno de los trabajos más completos sobre el esqueleto de los arcos branquiales es el de Miyake y McEachran (1991), quienes trabajaron con diversas especies de batoideos para encontrar las homologías de sus estructuras.

Por su parte, Miyake, *et al.*, (1992), realizaron un estudio anatómico de la morfología craneofacial, examinando en detalle el cartilago rostral y analizando las características evolutivas en tiburones y rayas, a partir del cual además, establecieron homologías con otros grupos de vertebrados. Bell (1993) realizó un estudio sobre la estructura nasal de tiburones y rayas para detectar los caracteres plesiomórficos, sinapomórficos y apomórficos; en su trabajo el autor compara el cladograma propuesto por Compagno (1977) y Maisey (1984), quienes realizaron su análisis a nivel de suborden.

Adicionalmente a estos trabajos, recientemente se han efectuado estudios para determinar las relaciones de parentesco que hay en elasmobranquios pero utilizando métodos de biología molecular. Dentro de estos trabajos está el de Dunn y Morrisey (1995), los cuales examinaron las relaciones de los linajes

de tiburones y rayas actuales, por medio de una secuencia de nucleótidos, para lo cual utilizaron la región homóloga del gene 12S del ARNr. En su estudio emplearon una especie de cada uno de los cinco ordenes de elasmobranquios. Como representante de los batoideos utilizaron a *Urolophus jamaicensis*, el cual fue colectado en Florida. En el cladograma que obtuvieron los tiburones y las rayas derivaron dicotómicamente, formando dos grupos monofiléticos. Chang *et al.*, (1995) determinaron el contenido de ADN y el tamaño de las células de 23 especies de batoideos y elaboraron un árbol filogenético a nivel de suborden, con base en la variación del contenido de ADN y lo compararon con el obtenido por Compagno (1977). Es importante mencionar que en su estudio ellos no incluyeron a los pristidos, sin embargo si resuelven la filogenia de Rhinobatidae y Rajidae, los cuales, en este caso, formaron un grupo monofilético.

En México, González *et al.*, (1994) desarrollaron una metodología de transparentación para realizar un estudio completo del esqueleto de elasmobranquios hipotremados. Ruíz (1993) realizó un estudio osteológico comparativo de tres especies de batoideos: *Narcine brasiliensis*, *Rhinobatos lentiginosus* y *Gymnura micrura*, en donde describió el cráneo, aletas pectorales y pélvicas, con sus respectivas cinturas.

Con base en lo anterior es posible observar que son pocos los trabajos realizados sobre la descripción osteológica, en particular en lo que se refiere al esqueleto hiobranquial; además, la mayoría de los estudios de filogenia y esqueleto se han efectuado principalmente en miembros de la familia Rajidae, siendo casi nulos los estudios de este tipo para las especies mexicanas. Por otra parte, los análisis filogenéticos a nivel de especie que se han realizado hasta el momento, se restringen casi exclusivamente a la familia Rajidae, o bien, incluyen al resto de los batoideos pero el análisis se hace a nivel de suborden, por lo que no se consideran las relaciones que pueden existir entre los grupos menores.

## UBICACIÓN TAXONÓMICA

La ubicación taxonómica de los batoideos ha sido confusa, por lo que constantemente han sido propuestas diferentes clasificaciones para este grupo. Una de las más importantes y que ha sido considerada por muchos autores, es la de Compagno (1973), la cual tiene una gran importancia por ser una de las primeras en emplear no solo a la morfología externa sino también a la estructura del esqueleto (principalmente cráneo y cinturas).

Posteriormente, Nishida (1990) además de considerar a la estructura del esqueleto incluye también la de algunos músculos y propone una clasificación filogenética diferente. Es en esta última clasificación, en la cual se basa Nelson (1994), para la tercera edición de su libro "Fishes of the World" donde considera substancialmente lo publicado en su edición de 1984.

En la clasificación de Compagno hay cuatro ordenes, los cuales son rearmglados por Nishida (1990) a nivel de suborden, los demás grupos se conservan iguales, con excepción de la familia Gymnuridae, la cual es reubicada en la superfamilia Myliobatoidea.

En este trabajo se consideró a la clasificación propuesta por Nishida (1990) debido a que se consideró como la más completa, ya que además de ser la que empleó el mayor número de caracteres fue la que se obtuvo por medio de una metodología cladista. A continuación se presentan la clasificación tradicional propuesta por Compagno (1973) y la reciente clasificación de Nishida (1990). En esta última se incluyen a las especies estudiadas.

Clasificación propuesta por Compagno (1973):

- Clase: Chondrichthyes
- Subclase: Elasmobranchii
- Cohorte: Euselachii
- Superorden: Batoldea
- Orden: Rajiformes
- Suborden: Rhinobatoidei
- Familia: Rhinobatidae Müller y Henle 1838.
- Suborden: Rajoidei
- Familia: Rajidae Bonaparte, 1831
- Orden: Pristiformes
- Orden: Torpediniformes
- Superfamilia: Narcinoidea
- Familia: Narcinidae Gill, 1862
- Orden: Myliobatiformes
- Superfamilia: Dasyatoidea
- Familia: Dasyatidae Jordan, 1888
- Familia: Urolophidae Gray, 1851
- Familia: Gymnuridae Fowler, 1934
- Superfamilia: Myliobatoidea
- Familia: Myliobatidae Bonaparte, 1838
- Familia: Rhinopteridae Jordan y Evermann, 1896

Clasificación propuesta por Nishida (1990) y recopilada por Nelson (1994):

- Clase: Chondrichthyes
- Subclase: Elasmobranchii
- Superorden: Batidoidimorpha
- Orden: Rajiformes
- Suborden: Pristolei
- Familia: Pristidae
- Suborden: Torpedinoidei
- Familia: Narcinidae
- Narcine brasiliensis* (Olfers) 1831
- Suborden: Rajoidei
- Superfamilia: Rhinobatoidea
- Familia: Rhinobatidae
- Rhinobatos lentiginosus* (Garman) 1880
- Superfamilia: Rajoidea
- Familia: Rajidae
- Raja texana* Chandler, 1921
- Suborden: Myliobatoidei
- Superfamilia: Dasyatoidea
- Familia: Dasyatidae
- Dasyatis americana* Hildebrand y Schroeder 1928
- Dasyatis sabina* (Bloch y Schneider) 1801
- Familia: Urolophidae
- Urolophus concentricus* (Osburn y Nichols)
- Urotrygon nana* Miyake y McEachran 1988
- Urotrygon asterias* (Jordan y Gilbert) 1833
- Superfamilia: Myliobatoidea
- Familia: Gymnuridae
- Gymnura marmorata* (Cooper) 1863
- Gymnura micrura* (Bloch y Schneider) 1801
- Familia: Myliobatidae
- Subfamilia: Myliobatinae
- Aetobatus narinari* (Euphrasen) 1790
- Subfamilia: Rhinopterinae
- Rhinoptera bonasus* (Mitchill) 1815

## OBJETIVOS

Por lo anterior, y bajo el supuesto de que los batoideos son un grupo monofilético, debido a que comparten once sinapomorfías (ver cuadro 1) se han planteado los siguientes objetivos:

1. Describir la anatomía del cráneo en doce especies de rayas mexicanas pertenecientes a siete familias, a partir de la morfología del neurocráneo y del esqueleto hiobranquial para ampliar los conocimientos de la sistemática de los Batoideos.
2. Con base en las características del cráneo, establecer las sinapomorfías presentes en las diferentes especies y proponer un modelo hipotético de las relaciones filogenéticas de los batoideos.
3. Demostrar que el grupo de estudio es monofilético.

CUADRO 1. Sinapomorfías que comparten los batoideos (Nishida 1990)

√	El protopterigio pectoral está alargado anteriormente y es más grande que el mesopterigio
√	Vértebras anteriores fusionadas formando una sinarcualia
√	Cartílago anterorbital presente
√	Pérdida de la articulación entre el palatocadrado y el neurocráneo
√	La punta distal del último cartílago ceratobranquial se articula con el escapulacoracoides
√	Proceso escapular unido o articulado con las vértebras (sinarcualia)
√	Pseudohial presente
√	Sin párpados
√	Aberturas branquiales completamente en posición ventral
√	Origen anterior de las aletas pectorales al nivel de las aberturas branquiales
√	Músculo depresor rostral presente



## METODOLOGIA

### I. OBTENCIÓN Y DESCRIPCIÓN DE LOS ORGANISMOS

El presente trabajo se realizó con el apoyo del Laboratorio de Anatomía Animal Comparada en la ENEP Iztacala y el Departamento de Ictiología del Instituto de Biología de la UNAM.

Se trabajó con 12 especies pertenecientes a las familias Rhinobatidae, Rajidae, Narcinidae, Dasyatidae, Urolophidae, Gymnuridae y Myliobatidae (Tabla 1).

TABLA 1

FAMILIA	ESPECIE
Rhinobatidae	<i>Rhinobatos lentiginosus</i>
Rajidae	<i>Raja texana</i>
Narcinidae	<i>Narcine brasiliensis</i>
Dasyatidae	<i>Dasyatis sabina</i>
Dasyatidae	<i>Dasyatis americana</i>
Urolophidae	<i>Urolophus concentricus</i>
Urolophidae	<i>Urotrygon asterias</i>
Urolophidae	<i>Urotrygon nana</i>
Gymnuridae	<i>Gymnura marmorata</i>
Gymnuridae	<i>Gymnura micrura</i>
Myliobatidae	<i>Aetobatus narinari</i>
Myliobatidae	<i>Rhinoptera bonasus</i>

### COLECTA DE ESPECÍMENES

Los especímenes fueron colectados entre junio de 1993 y mayo de 1995, en las localidades de Tuxpam, Tecolutla, Tamiahua y Alvarado, Ver., y en Cd. del Carmen, Camp., para la región del Golfo de México; y en las localidades de San Blas, Nay., Mazatlán, Sin. y Zihuatanejo, Gro., para la región del Pacífico. La captura se realizó con redes de arrastre a una profundidad de 3 a 33

brazas. En el campo los organismos fueron sacrificados por asfixia y fijados en formaldehído neutralizado al 4%.

### DETERMINACIÓN

En el laboratorio, los organismos fueron identificados de acuerdo con las claves de Bigelow y Schroeder (1953), de la Secretaría de Industria y Comercio (1976), de Castro-Aguirre (1978), de Yáñez-Arancibia (1978), de Compagno (1984), y de Miyake y McEachran (1988).

### OBTENCIÓN DEL CRÁNEO

La obtención del cráneo de organismos grandes [longitud total (L.T.) mayor que 70 cm] se realizó por descarnamiento; los organismos medianos y pequeños (L.T. menor que 70 cm) se procesaron primero con la técnica de transparentación (ver apéndice 1) para posteriormente obtener los cráneos, con la finalidad de observar estructuras cartilaginosas o calcificadas muy delgadas (Foto 1).

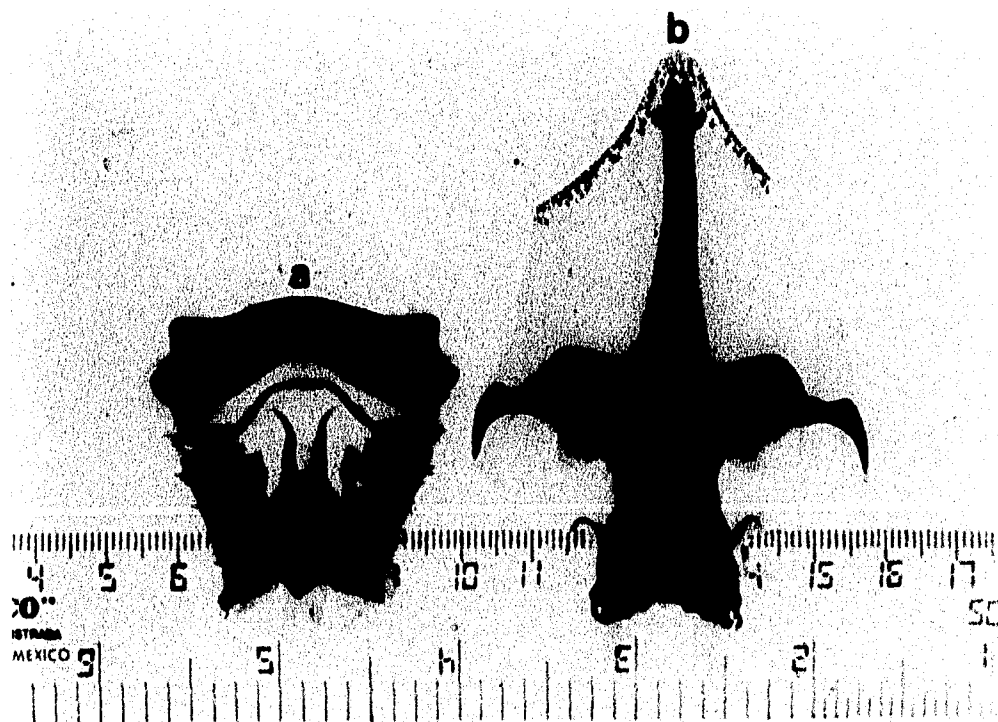


Foto 1. Cráneo de *Raja texana* obtenido mediante la técnica de transparentación con tinción diferencial. a. Esqueleto hiobranquial; b. neurocráneo.

## DESCRIPCIÓN DEL CRÁNEO

Con base en los trabajos realizados por Compagno (1977), McEachran y Compagno (1982), Miyake *et al.*, (1992) y Bell (1993), quienes emplean de 1 a 3 ejemplares en estudios similares a éste, el tamaño de muestra que se consideró para la descripción de los cráneos fue de 4 a 12 organismos por especie, habiéndose aumentado el tamaño de muestra para observar estructuras de organismos teñidos y elaborar descripciones lo mas completas posible.

La descripción del neurocráneo y esqueleto hiobranquial de las familias estudiadas se basó en la información que se presenta en la tabla 2.

TABLA 2.

Familia	Neurocráneo	Esqueleto hiobranquial
Rhinobatidae	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Gurgesiella</i> (McEachran y Compagno, 1979)</li> <li>• <i>Pseudoraja fischeri</i> (McEachran y Compagno, 1979)</li> <li>• <i>Bathyraja</i> (McEachran, 1984)</li> <li>• <i>Raja cortezensis</i> (McEachran y Miyake, 1988)</li> <li>• <i>R. inornata</i> (McEachran y Miyake, 1988)</li> <li>• <i>Breviraja</i> (McEachran y Compagno, 1982)</li> <li>• <i>Rhinaraja longi</i> (Raschi y McEachran, 1991).</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Rhinobatos productus</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> <li>• <i>Rhynchobatus djiddensis</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> </ul>
Rajidae	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Raja ocellata</i> (McEachran y Martin, 1978)</li> <li>• <i>Raja erinacea</i> (McEachran y Martin, 1978)</li> <li>• <i>Gurgesiella</i> (McEachran y Compagno, 1979)</li> <li>• <i>Pseudoraja fischeri</i> (McEachran y Compagno, 1979)</li> <li>• <i>Bathyraja</i> (McEachran, 1984)</li> <li>• <i>Raja cortezensis</i> (McEachran y Miyake, 1988)</li> <li>• <i>Raja inornata</i> (McEachran y Miyake, 1988)</li> <li>• <i>Breviraja</i> (McEachran y Compagno, 1982)</li> <li>• <i>Rhinaraja longi</i> (Raschi y McEachran, 1991)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Raja (Leucoraja) garmani</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> <li>• <i>Rhynchobatus djiddensis</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> </ul>

TABLA 2. (continuación)

Familia	Neurocráneo	Esqueleto hiobranquial
Narcinidae	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Diplobatis</i> (Fechhelm y McEachran, 1984).</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Diplobatis</i> (Fechhelm y McEachran, 1984).</li> </ul>
Dasyatidae	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Gurgesiella</i> (McEachran y Compagno, 1979)</li> <li>• <i>Dasyatis akajei</i> (Nishida, 1990)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Urotrygon munda</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> <li>• <i>Urolophus halleri</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> <li>• <i>Urotrygon daviesi</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> <li>• <i>Potamotrygon constellata</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> <li>• <i>Himantura imbricata</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> </ul>
Urolophidae	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Gurgesiella</i> (McEachran y Compagno, 1979)</li> <li>• <i>Urotrygon daviesi</i> (Nishida, 1990)</li> <li>• <i>U. microphthalmum</i> (Nishida, 1990)</li> <li>• <i>Urolophus aurantiacus</i> (Nishida, 1990)</li> <li>• <i>Dasyatis akajei</i> (Nishida, 1990)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Urotrygon munda</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> <li>• <i>Urolophus halleri</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> <li>• <i>Urotrygon daviesi</i> (Miyake y McEachran, 1991).</li> </ul>
Gymnuridae	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Gurgesiella</i> (McEachran y Compagno, 1979)</li> <li>• <i>Gymnura japonica</i> (Nishida, 1990)</li> <li>• <i>Aetoplatea zonura</i> (Nishida, 1990)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Gymnura japonica</i> (Nishida, 1990)</li> <li>• <i>Aetoplatea zonura</i> (Nishida, 1990)</li> </ul>
Myliobatidae	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Gurgesiella</i> (McEachran y Compagno, 1979)</li> <li>• <i>Myliobatis tobijei</i> (Nishida, 1990)</li> <li>• <i>Rhinoptera javanica</i> (Nishida, 1991)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Myliobatis peruvianus</i> (Miyake y McEachran 1991)</li> <li>• <i>Myliobatis tobijei</i> (Nishida, 1990)</li> <li>• <i>Rhinoptera javanica</i> (Nishida, 1991)</li> </ul>

A cada organismo se le tomaron las siguientes medidas morfométricas:

I. De la morfología externa (Fig. 6):

1. Ancho del disco
2. Longitud del disco
3. Longitud total

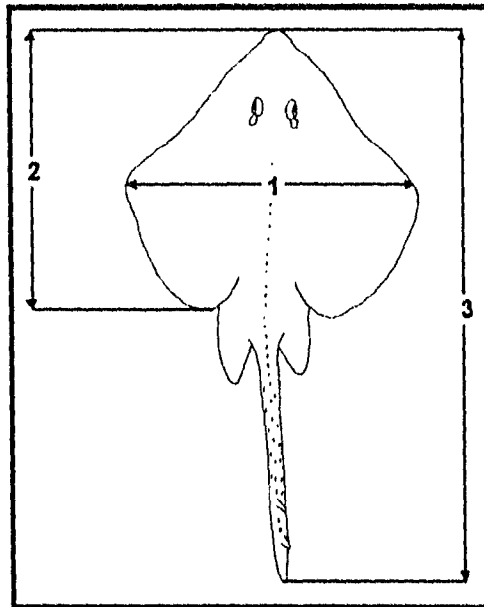
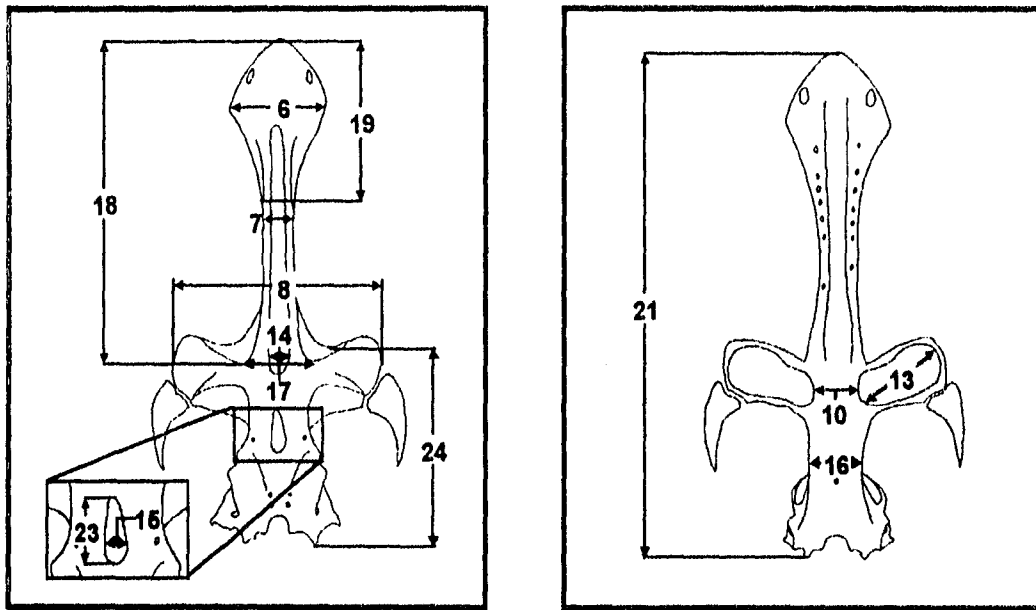


FIGURA 6. Vista dorsal de un batoideo

II. Del cráneo ( Figs. 7 y 8):

4. Altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales
5. Altura del cráneo a nivel de la región orbital
6. Anchura del apéndice rostral
7. Anchura del cartílago rostral
8. Anchura del cráneo
9. Anchura a través de las cápsulas óticas
10. Anchura internarinal
11. Anchura interorbital
12. Anchura de las mandíbulas
13. Anchura mayor de la apertura nasal
14. Anchura mayor de la fontanela anterior
15. Anchura mayor de la fontanela posterior
16. Anchura mínima de la placa basal
17. Base del cartílago rostral
18. Cartílago rostral
19. Longitud del apéndice rostral
20. Longitud de las cápsulas óticas

21. Longitud del cráneo
22. Longitud de la fontanela anterior
23. Longitud de la fontanela posterior
24. Longitud nasobasal
25. Longitud de la prefontanela
26. Longitud de la postfontanela



(a)

(b)

FIGURA 7. a. Vista dorsal de neurocráneo de rinobatido; b. vista ventral del neurocráneo de rinobatido.

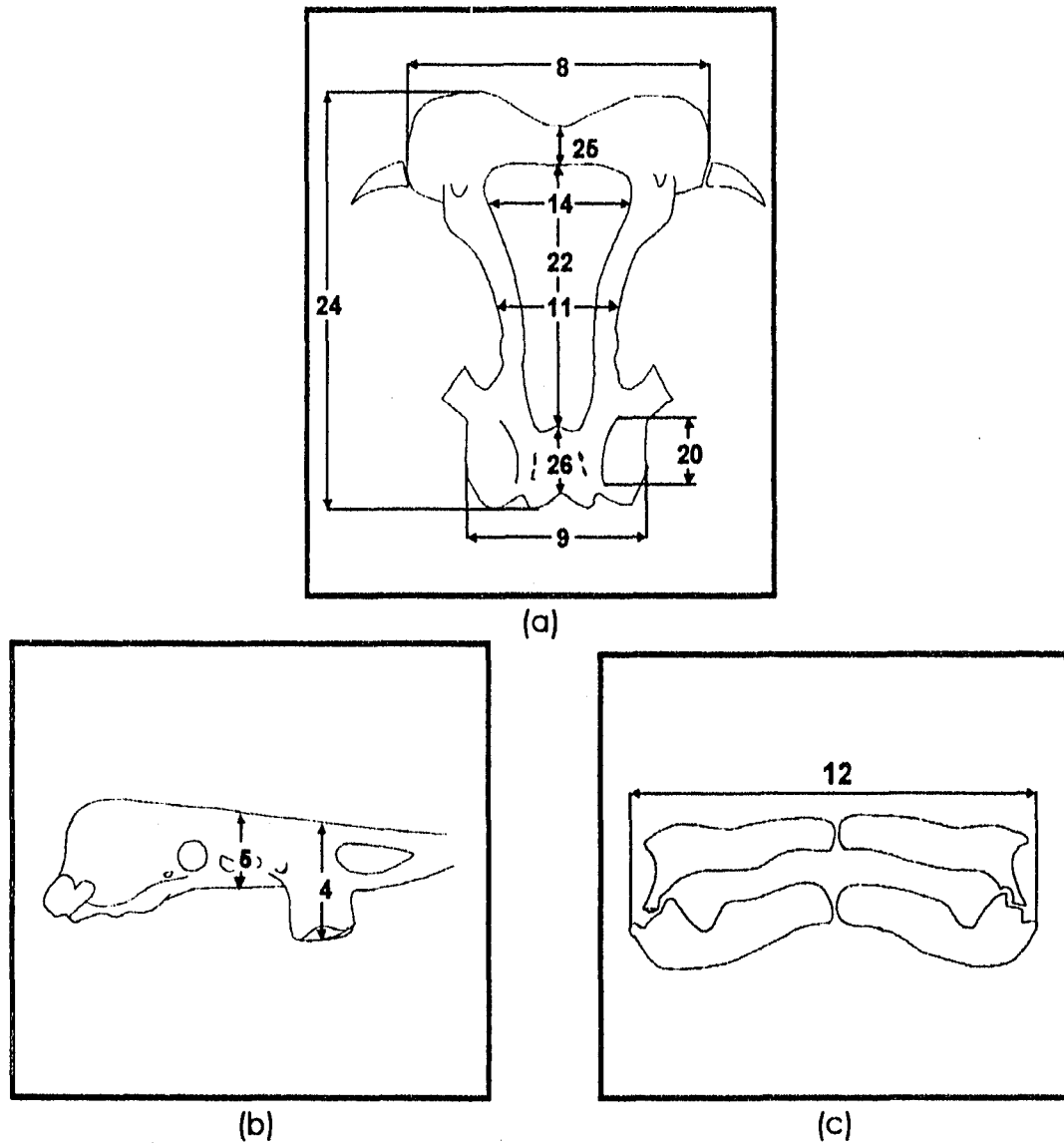


FIGURA 8. a. Vista dorsal de neurocráneo de miliobatido; b. vista lateral del neurocráneo; c. vista labial de las mandíbulas.

Las medidas del cráneo fueron expresadas como un porcentaje de la longitud nasobasal (McEachran y Compagno, 1979); adicionalmente, se obtuvo el coeficiente de variación (Daniel, 1977) para evaluar el grado de variabilidad de los caracteres, y así determinar qué estructuras cambian con el tamaño del organismo y cuales permanecen constantes. Finalmente se realizó una prueba de "t" ( $P < 0.05$ ) para determinar cuales fueron las diferencias significativas que hay entre las especies de una misma familia (ver apéndice 2).

## II. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Para el análisis filogenético se siguieron los siguientes pasos y criterios:

Se utilizó el Método Cladista propuesto por Hennig (1968), el cual considera que solamente los caracteres derivados compartidos constituyen la prueba de un origen común (monofilia).

Para la realización del Análisis Cladístico se siguieron los siguientes pasos y criterios:

1. SELECCIÓN DE CARACTERES. Para este estudio se utilizaron características cualitativas y cuantitativas expresadas en intervalos (Archie, 1985) de organismos adultos, seleccionándose de acuerdo con el método de anatomía comparada un total de 37 caracteres.
2. CODIFICACIÓN DE LOS CARACTERES. Para codificar a los caracteres se seleccionó el método del grupo externo, que es usado para propósitos comparativos concernientes a la polaridad relativa de un par o series de estados de caracteres homólogos (Nixon y Carpenter, 1993). Sin embargo, al procesar los datos en el programa se codificaron como desordenados para evitar errores de codificación. En este trabajo se utilizó a los pristoideos como grupo externo (Nishida 1990) y posteriormente también se consideró a *Narcine brasiliensis* (McEachran, comunic. pers.). Las características que se consideraron para los pristoideos son las descritas por Compagno (1973 y 1977), y Miyake y McEachran (1991).
3. CONSTRUCCIÓN DE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS. Para el análisis filogenético se elaboró una matriz de datos, que se proceso utilizando dos programas que emplean el criterio de parsimonia:
  - a. Método usando el programa Hennig '86 (Farris, 1989). Con este método se utilizó la opción ie\*, con la cual se generan todos los árboles de longitud mínima, y se retienen únicamente a los árboles que la memoria permite. La optimización de caracteres se hizo con el método de ACCTRAN ("Optimización de Farris"). Los datos fueron procesados como no aditivos.



- b. Método usando el programa "Análisis Filogenético Usando Parsimonia" (PAUP) (Swofford, 1991). En este caso se utilizó el método exacto, el cual garantiza encontrar todos los árboles que tengan la menor longitud. La optimización de caracteres se hizo con el método de ACCTRAN ("Optmización de Farris"). Los datos fueron procesados como desordenados.

La terminología empleada en este análisis se presenta en el Apéndice 3.

## RESULTADOS

### DESCRIPCIÓN DEL CRÁNEO

Orden: Rajiformes  
 Suborden: Rajoidei  
 Superfamilia: Rhinobatoidea  
 Familia: Rhinobatidae  
*Rhinobatos lentiginosus* (Garman) 1880

### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 4)

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	LUGAR DE COLECCIÓN
9	231	652	Tuxpam y Alvarado, Ver.; Cd. del Carmen, Camp.

### DESCRIPCIÓN GENERAL

Cabeza y parte anterior del cuerpo moderadamente aplanados. Disco rómbico, aproximadamente de 1.2 a 1.6 veces tan largo como ancho; ángulo anterior del hocico de 61 a 65 grados; esquinas posteriores del disco bien redondeadas. Aletas pectorales moderadamente alargadas. Cola aproximadamente 56% de la longitud total; con dos aletas dorsales y una aleta caudal bien desarrollada. Aletas pectorales con 63-65 radios, pélvicas con 24-28. Línea media dorsal del cuerpo con pequeños dentículos que van desde la región nugal a la segunda aleta dorsal (Foto 2).

Color: En los organismos colectados en Tuxpam y Alvarado, Ver., la superficie dorsal es café con manchas difusas negras en la región de rostrum; en los organismos de Campeche es café claro a oscuro con numerosas manchas blanquecinas circulares pequeñas. La superficie ventral es blanquecina.

Distribución: *Rhinobatos lentiginosus* se distribuye en el Atlántico de Carolina del Norte a Yucatán y costas del Golfo de México (Biegelow y Schroeder, 1953; S. I. C., 1976).

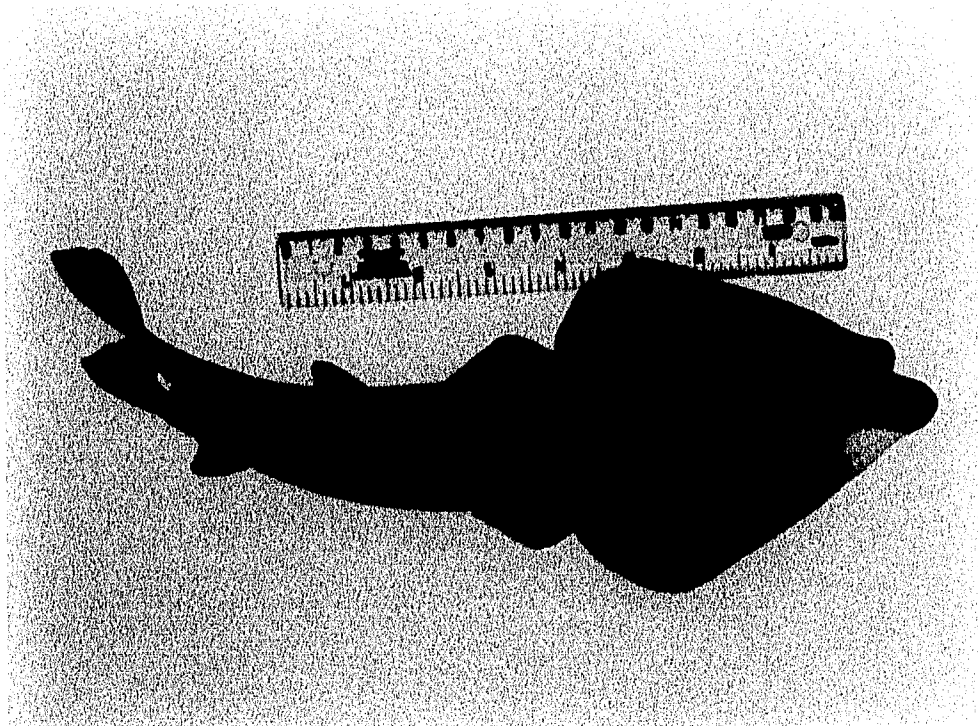


Foto 2. *Rhinobatos lentiginosus* (organismo fijado en formaldehído).

### NEUROCRÁNEO

El neurocráneo se prolonga en un rostrum largo que es en promedio el 172.3% de la longitud nasobasal; en el extremo existe un apéndice rostral rómbico fusionado al cartílago rostral, en cuyo ápice hay dos forámenes rostrales anteriores. A lo largo del rostrum se encuentra la fontanela anterior que es sumamente larga y delgada, ocupando casi su totalidad, y constituye en promedio el 146.9% de la longitud nasobasal. A ambos lados de ésta, se observan cuatro pares de forámenes rostrales laterales en la parte anterior (Fig. 9a; tabla 3).

Las cápsulas nasales se expanden lateralmente, el ancho de estas estructuras corresponden al ancho del neurocráneo y son en promedio el 136.2% de la longitud nasobasal, lo que significa que el ancho del neurocráneo es mayor que la longitud nasobasal. A cada lado de las cápsulas nasales se observa un cartílago anterorbitario con tres forámenes; estos cartílagos se unen a la

cintura pectoral al nivel de los protopterigios 9 y 10 (P9 y P10). En la parte media dorsal de las cápsulas nasales se encuentran los procesos preorbitarios, que están moderadamente desarrollados sobresaliendo ligeramente del neurocráneo. En la parte superior de éstos hay un par de forámenes del canal preorbital, más arriba, en cada cápsula se observa un foramen del nervio profundo.

Posteriormente, está la región orbital que es angosta, aquí se encuentra la fontanela posterior, que es corta y constituye en promedio el 26.5% de la longitud nasobasal. En la cresta supraorbital existen seis pares de forámenes oftálmicos superficiales. Hacia la parte posterior de esta región se observan un par de forámenes de la rama ótica, además, están los procesos postorbitales poco desarrollados y bifurcados anteriormente.

En la región ótica, las cápsulas óticas están abombadas y representan en promedio el 30.2% de la longitud nasobasal. Entre las cápsulas se observa una depresión: la fosa endolinfática, en la cual se encuentran los forámenes del canal endolinfático y los del perilinfático. En la región occipital se observan los arcos yugales bien desarrollados, lo cuales se articulan al hiomandibular; además, hay un par de procesos occipitales alargados ubicados en posición lateral.

En vista ventral (Fig. 9b), el rostrum presenta un par de forámenes rostrales anteriores y siete pares de forámenes rostrales laterales. Las cápsulas nasales presentan una proyección en la región media inferior que marca el límite de la articulación con el cartílago anterorbital. En la región nasal se observa que la distancia internasal es amplia, representando en promedio el 31.8% de la longitud nasobasal. La región orbital es estrecha, con un foramen de la arteria carótida interna en la parte media. Hacia los lados, en donde termina la región orbital, están las comisuras laterales

En vista lateral (Fig. 9c), en las cápsulas nasales, se observa el cóndilo anterorbital, que es donde se articula el cartílago anterorbital. Después, en posición dorsal está el foramen del canal preorbital, el cual se continúa hasta la región dorsal. En la región orbital se observan tres pares de forámenes. El primero, ubicado ventralmente es el canal orbitonasal, en seguida en posición medial se encuentra el foramen del nervio óptico, el tercero es el foramen del nervio oculomotor, debajo del cual se encuentra el tallo óptico. Hacia atrás, adelante de las cápsulas óticas se observa la fisura orbital y la rama hiomandibular del foramen del nervio facial. Finalmente, en la parte posterior de las cápsulas óticas se observan los arcos yugales.

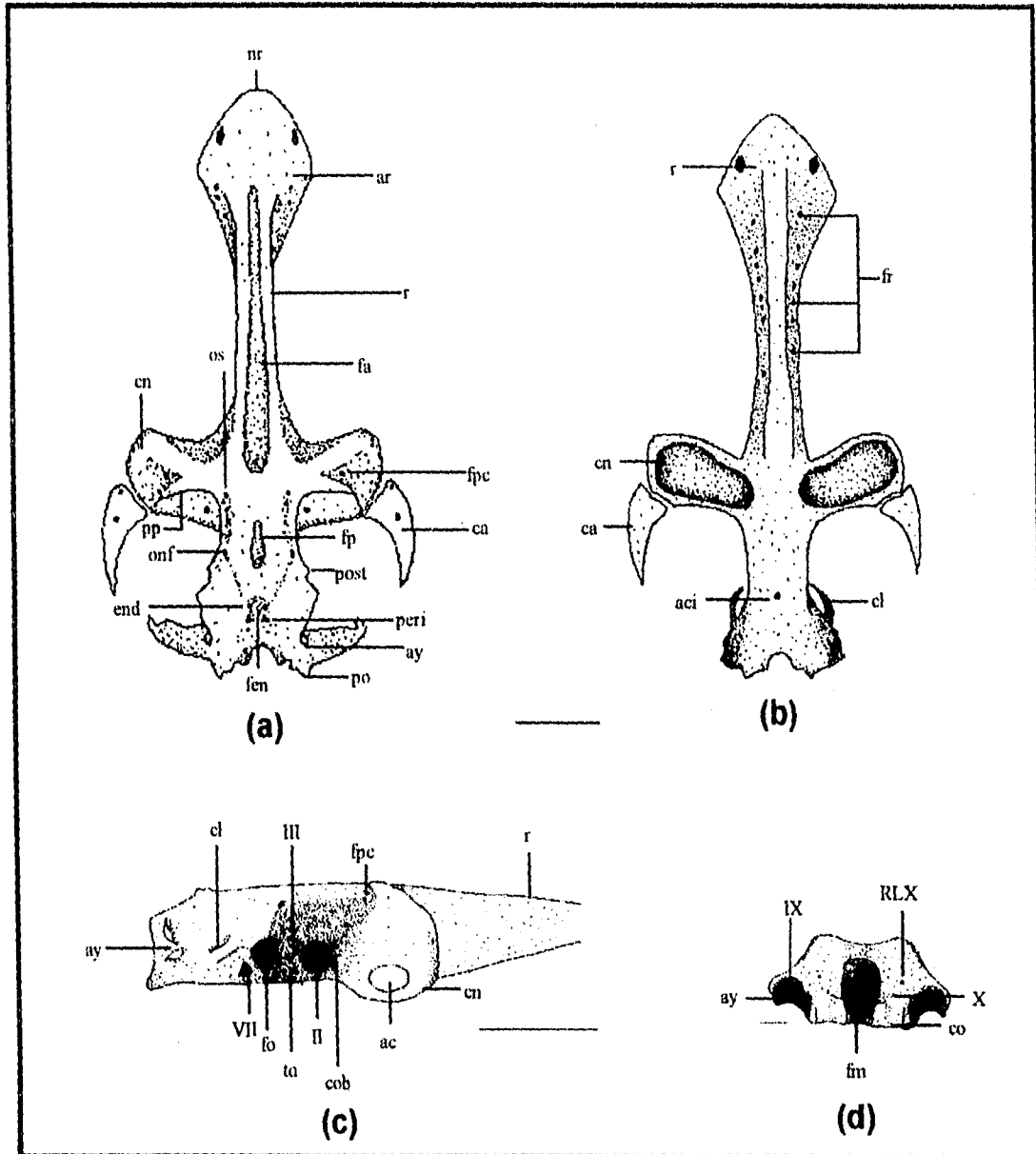


FIGURA 9. *Rhinobatos lentiginosus*. Neurocráneo: a. vista dorsal; b. vista ventral; c. vista lateral; d. vista occipital. ac, cóndilo anterior orbital; aci, foramen de la arteria carotida interna; ar, apéndice rostral; ay, arcos yugales; ca, cartilago anterior orbital; cl, comisura lateral; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, canal orbitonasal; end, foramen endolinfático; fa, fontanela anterior; fen, fosa endolinfática; fm, foramen magnum; fnp, foramen del nervio profundo; fo, fisura orbital; fp, fontanela posterior; fpc, foramen del canal preorbital; fr, forámenes rostrales; nr, nodo rostral; onf, foramen de la rama ótica del nervio facial; os, forámenes oftálmico superficiales; peri, foramen perilinfático; po, procesos occipitales; post, proceso postorbitario; pp, proceso preorbitario; r, cartilago rostral; ta, tallo óptico; II, foramen del nervio óptico; III, foramen del nervio oculomotor; VII, rama hiomandibular del foramen del nervio facial; RLX, rama lateral del foramen del nervio vago; IX, foramen del nervio glossofaríngeo; X, foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.

En vista occipital (Fig. 9d) se observa en posición central el foramen magnum; a los lados están los arcos yugales y en posición ventral están los cóndilos occipitales. Arriba de los cuales se encuentra el foramen del nervio vago y la rama lateral del nervio vago. Hacia los lados en posición ventral está el foramen del nervio glossofaríngeo.

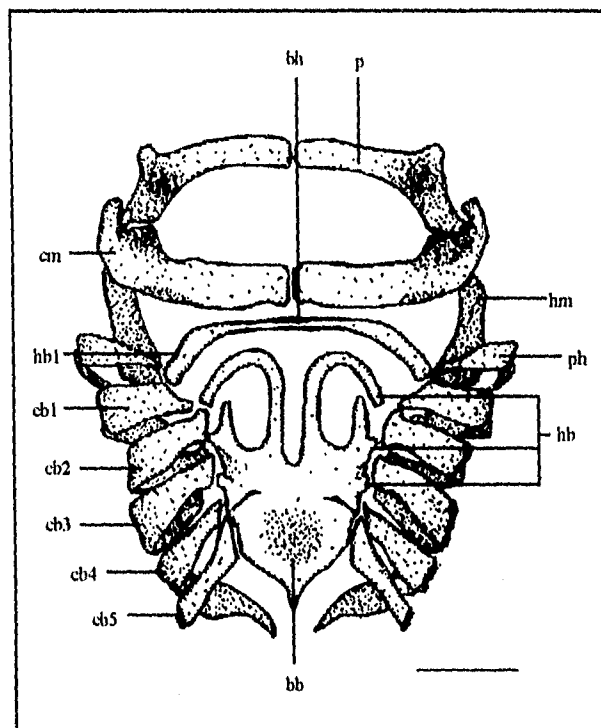


FIGURA 10. *Rhinobatos lentiginosus*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranchial; bh, basihial; cb, ceratobranquial; cm, cartílago de Meckel; hb, hipobranquiales; hb1, primer hipobranquial; hm, hiomandibular; p, palatocadrado; ph, pseudohial. Escala = 10 mm.

#### ESQUELETO HIOBRANQUIAL

El esqueleto hiobranquial (Fig. 10) presenta mandíbulas robustas, la superior más pequeña que la inferior. Los hiomandibulares son robustos y están orientados anterolateralmente hacia el neurocráneo, articulándose con éste en la región ótica. No se observó el ceratohial. El basihial es impar, tiene forma de "U" invertida, es sumamente delgado, no presenta divisiones y se articula con el pseudohial. De acuerdo con Miyake y McEachran (1991), la rama dorsolateral del basihial puede ser el primer hipobranquial. Existen tres pares más de hipobranquiales, los cuales están parcialmente fusionados, y en la

parte posterior se unen con el basibranchial. Adicionalmente, hay cinco pares de ceratobranchiales separados. El primero de éstos y el pseudohial están en contacto con la rama del basihial; el segundo y tercer hipobranchial se articulan con los ceratobranchiales segundo y tercero.

El basibranchial, de forma redondeada, se prolonga hacia la parte posterior en un proceso agudo pequeño y se articula con el quinto ceratobranchial. Este último, no presenta láminas branquiales y se articula con la cara anteromedial del escapulacoracoides de la cintura escapular.

	<i>Rhinobatos lentiginosus</i> n = 9	<i>Raja texana</i> n = 12
Longitud nasobasal (rango en mm)	231 - 652	95 - 532
Longitud del cráneo	272.7070 ± 2.4792	219.3804 ± 8.3130
Anchura del cráneo	136.2240 ± 3.3670	120.8355 ± 11.5469
Anchura interorbital	40.4860 ± 10.4933	39.6900 ± 10.0002
Base del cartilago rostral	44.7290 ± 12.0609	38.8950 ± 13.0381
Long. de la fontanela anterior	146.9140 ± 3.4258	39.5212 ± 13.7478
Anchura de la fontanela anterior	16.1361 ± 21.5290	22.0825 ± 13.9006
Long. de la fontanela posterior	26.5746 ± 9.1198	43.0080 ± 10.7063
Anchura de la fontanela posterior	9.3591 ± 17.0366	13.5083 ± 15.7895
Cartilago rostral	172.3020 ± 2.7553	124.3203 ± 8.6903
Long. de la prefontanela	38.1744 ± 8.8677	98.9537 ± 9.5927
Anchura del cartilago rostral	21.8971 ± 11.7876	14.0929 ± 28.0106
Anchura a través de las cáps. óticas	63.0880 ± 10.8124	60.5674 ± 9.1313
Anchura mayor de apertura nasal	51.5893 ± 4.8510	39.7002 ± 9.2450
Anchura internasal	31.8750 ± 9.4582	27.0068 ± 14.1108
Anchura mínimo de la placa basal	34.4290 ± 11.0463	33.5192 ± 10.7049
Long. de la postfontanela	27.5350 ± 15.3799	22.4009 ± 11.5973
Long. de las cápsulas óticas	30.2230 ± 20.1475	32.7782 ± 29.3109
Anchura del apéndice rostral	53.6640 ± 15.3920	21.9005 ± 15.4672
Long. del apéndice rostral	58.7028 ± 19.3399	28.5655 ± 16.4561
Alt. cráneo en las cáps. nasales	32.2244 ± 6.5659	26.5764 ± 14.2154
Alt. cráneo en la región orbital	27.7441 ± 3.8888	26.3147 ± 12.5454
Anchura de las mandíbulas	127.1458 ± 3.7082	135.7274 ± 6.4264

TABLA 3. *Rhinobatos lentiginosus* y *Raja texana*, valores promedio de las proporciones del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal. (n = número de especímenes medidos).

Suborden: Rajoidei  
 Familia: Rajidae  
*Raja texana* Chandler, 1921

#### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 5)

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	SITIOS DE COLECTA
12	95	532	Tuxpam y Alvarado, Ver.

#### DESCRIPCIÓN GENERAL

Disco rómbico, aproximadamente de 1.1 a 1.3 veces tan ancho como largo; hocico moderadamente proyectado; ángulo anterior del hocico de 85 a 106 grados; margen anterolateral del disco de moderada a fuertemente cóncavo; esquinas externas del disco abruptamente redondeadas; esquinas posteriores del disco ampliamente redondeadas. La longitud de la cola es en promedio el 55% de la longitud total; aletas dorsales de forma y tamaño similar, y separadas por un espacio de un tercio a un medio de la longitud de la base de la primera aleta dorsal. Aletas pectorales con 75-77 radios, pélvicas con 20 y 22 para macho y hembra respectivamente. Superficie superior del disco liso, excepto por una serie de espinas que forman un arco a lo largo del margen interno de las órbitas y espiráculos; otra serie lineal de espinas va de la región nucal a la primera aleta dorsal; de una a dos hileras de espinas paralelas a cada lado de la cola; espinas alares en los machos (Foto 3).

Color: Superficie dorsal café con una o dos manchas ocelares redondeadas en cada aleta pectoral; ocelos de café oscuro a negro rodeados por un círculo amarillo; área semitransparente sobre ambos lados del hocico; superficie ventral blanca.

Distribución: *Raja texana* se distribuye en las costas del Golfo de México (S. C. I., 1976).



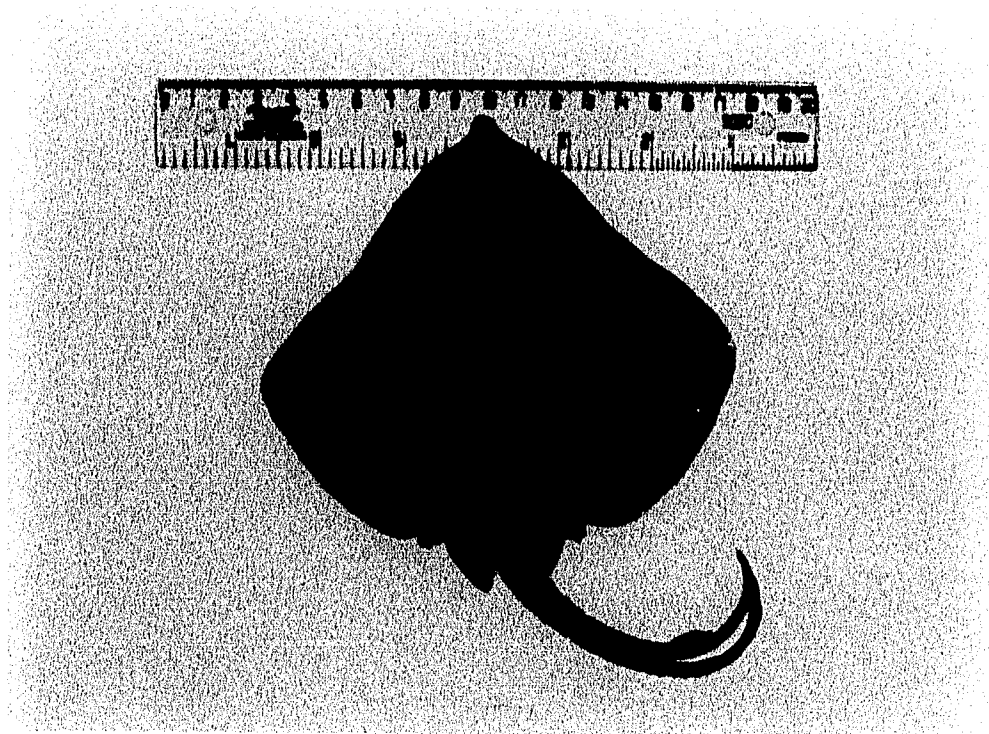


FOTO 3. *Raja texana* (organismo fijado en formaldehído).

### NEUROCRÁNEO

El neurocráneo de *R. texana* tiene un rostrum que es en promedio el 124.3% de la longitud nasobasal; se caracteriza por estar bifurcado en su porción apical tanto dorsal como ventralmente. En la punta de éste se observa un apéndice rostral (Figs. 11 a y b) de forma ovoide fusionado al cartílago rostral, el cual es muy delgado; éste solamente se observó en los organismos pequeños (L.T. hasta 260 mm), en tanto que en los grandes (L.T. mayor a 336 mm) tendió a desaparecer. En los organismos pequeños se vio, además, que la parte central del cartílago rostral no está calcificada, motivo por el cual la bifurcación se observa próxima a la base. Posteriormente se encuentran las cápsulas nasales, las cuales son estrechas y se expanden a ambos lados del cráneo, constituyendo en promedio el 120.8% de la longitud nasobasal, lo que indica que el ancho del cráneo es mayor que la longitud nasobasal (Fig. 11a). El foramen para el nervio profundo se encuentra próximo al límite anterior de la cápsula nasal; el foramen para el canal preorbital se localiza en la unión de la cápsula nasal y la base del cartílago rostral. Los procesos preorbitarios están moderadamente desarrollados y se localizan en posición dorsal, en la

parte posterior de las cápsulas nasales. La fontanela anterior es ancha en su base y constituye en promedio el 39.5% de la longitud nasobasal ocupando desde la parte posterior del cartílago rostral hasta el inicio de la región orbital. Esta región es ligeramente estrecha; aquí se localiza la fontanela posterior, que es angosta (43% de la longitud nasobasal). Los procesos postorbitales están poco desarrollados y se bifurcan distalmente. En la cresta supraorbital se observan cuatro pares de forámenes oftálmicos superficiales en la parte superior. El foramen para la rama ótica del nervio facial se encuentra justo donde comienza la región ótica; en esta zona las cápsulas óticas abombadas constituyen en promedio el 32.7% de la longitud nasobasal. En la región media, entre las cápsulas óticas hay una depresión: la fosa endolinfática. A los lados de la fosa hay un par de forámenes endolinfáticos y un par de forámenes perilinfáticos. Los arcos yugales, aunque delgados, están bien desarrollados.

En vista ventral se observa una placa basal delgada; en la región nasal se observa que la distancia internasal es amplia, constituyendo en promedio el 27% de la longitud nasobasal. En la parte media de la región ótica se observa el foramen de la arteria carotida interna que es impar (Fig. 11c).

En vista lateral (Fig. 11d), atrás de las cápsulas nasales está el foramen del canal preorbital en posición dorsal y en la región medial se observa el foramen de la vena cerebral anterior y el canal orbitonasal. En el centro de la región orbital está el foramen del nervio óptico, el tallo óptico y el foramen del nervio oculomotor. Después, justo antes de la región ótica, se observa el foramen de la vena interorbital en posición medial; detrás de éste en posición dorsal está la fisura orbital y, en posición ventral la rama hiomandibular del foramen del nervio facial. Hacia la parte posterior de la región ótica está la faceta hiomandibular, en esa región se articula el hiomandibular. Finalmente, están los arcos yugales.

En vista occipital (Fig. 11e), el foramen magnum se encuentra en posición central y a ambos lados está el foramen del nervio vago y el foramen de la rama lateral del nervio vago, hacia los lados se observan los arcos yugales.

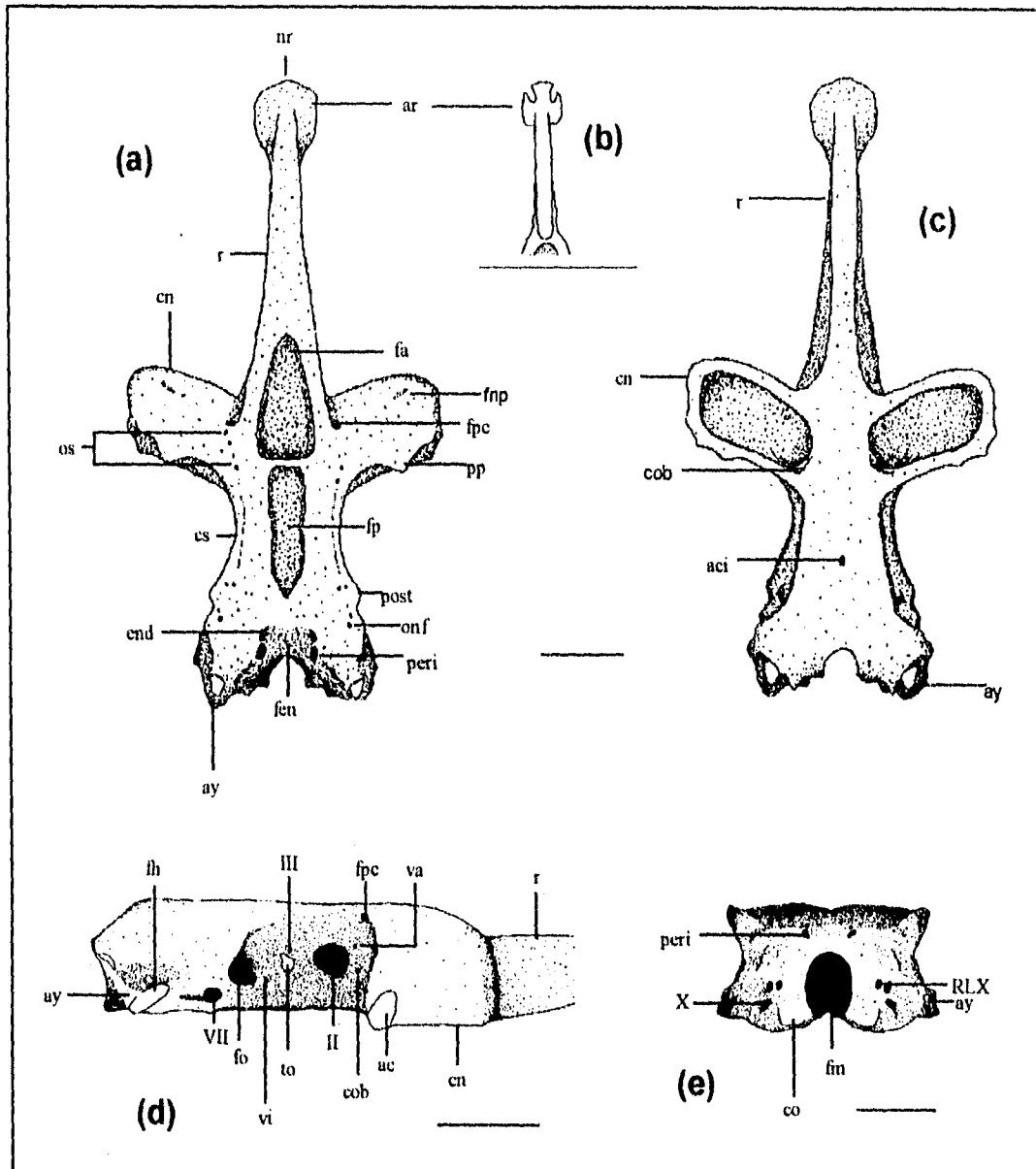


FIGURA 11. *Raja texana*. Neurocráneo: a. Vista dorsal; b. rostrum de un organismo joven (L. T. = 95 mm); c. vista ventral; d. vista lateral; e. vista occipital. aci, foramen de la arteria carotida interna; ar, apéndice rostral; ay, arcos yugales; ca, cóndilo anterorbitario; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, canal orbitonasal; end, foramen endolinfático; fa, fontanela anterior; fen, fosa endolinfática; fh, faceta hiomandibular; fm, foramen magnum; fnc, foramen del nervio profundo; fo, fisura orbital; fp, fontanela posterior; fpc, foramen del canal preorbital; nr, nodo rostral; onf, foramen de la rama ótica del nervio facial; os, forámenes oftálmico superficiales; peri, foramen perilinfático; post, proceso postorbitario; pp, proceso preorbitario; r, rostrum; to, tallo óptico; va, foramen de la vena cerebral anterior; vi, foramen de la vena interorbitario; II, foramen del nervio óptico; III, foramen del nervio oculomotor; VII, rama hiomandibular del foramen del nervio facial; RLX, rama lateral del foramen del nervio vago; X, foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.

### ESQUELETO HIOBRANQUIAL

El esqueleto hiobranquial (Fig. 12) está formado por mandíbulas de tamaño similar. Los hiomandibulares son robustos, cortos y están orientados anteriormente hacia al neurocráneo. El ceratohial desaparece. El basihial es delgado y tiene forma de "U" invertida; las ramas que se proyectan a ambos lados posiblemente representan al primer hipobranquial (Miyake y McEachran, 1991); el basihial está en contacto con el primer ceratobranquial y con el pseudohial. Tiene dos hipobranquiales más: uno fusionado en su base al basibranquial y otro separado, dispuesto longitudinalmente; éste último se articula con el segundo, tercero y cuarto ceratobranquiales. El basibranquial, de forma oblonga, se une con la cara anterolateral del quinto ceratobranquial, éste no presenta láminas branquiales y se articula con la cara anteromedial del escapulacoracoides de la cintura pectoral. Prácticamente en ningún organismo fue posible observar al pseudohial, debido a que es una estructura cartilaginosa muy delgada y sólo se observaron las láminas branquiales o pequeñas porciones del mismo.

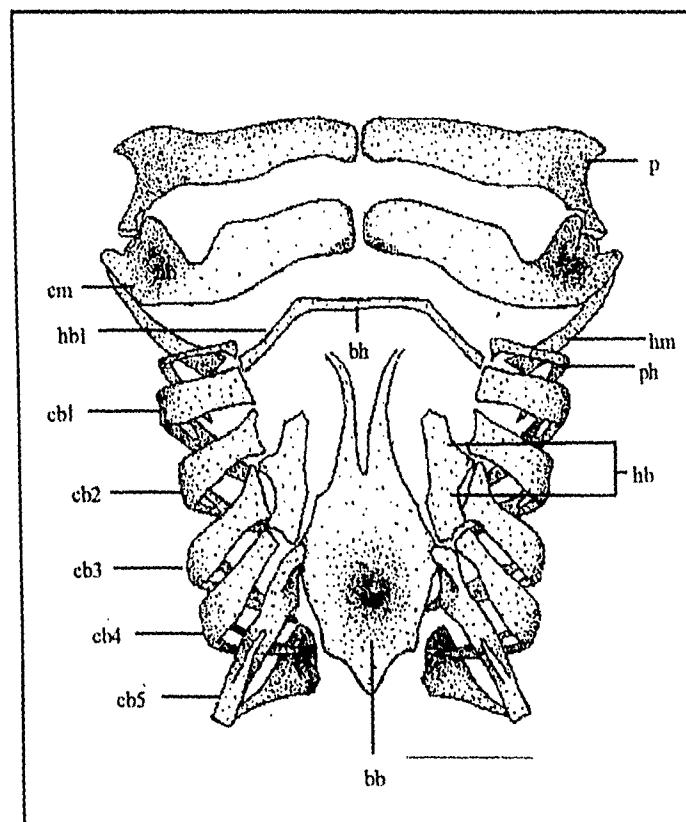


FIGURA 12. *Raja texana*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranquial; bh, basihial; cb, ceratobranquial; cm, cartilago de Meckel; hb, primer hipobranquial; hb, hipobranquiales; hm, hiomandibular; p, palatocuadrado; per, foramen perilinfático; ph, pseudohial. Escala = 10 mm.

Suborden: Torpedinoidei  
 Familia: Narcinidae  
*Narcine brasiliensis* (Olfers) 1831

#### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 6)

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	SITIOS DE COLECTA
8	151	314	Tuxpam y Alvarado, Ver.; Cd. del Carmen, Camp.

#### DESCRIPCIÓN GENERAL

Disco subcircular, moderadamente ovoide, casi tan ancho como largo; márgenes posteriores de las aletas pectorales recurvados y contorno ampliamente redondeado; ángulo anterior del hocico de 40 a 45 grados. Con órganos eléctricos localizados a ambos lados de las aletas pectorales. Longitud de la cola aproximadamente 42% de la longitud total; con dos aletas dorsales bien desarrolladas de forma y tamaño similar, y con aleta caudal. Aletas pectorales con 40 radios, pélvicas con 16 a 19 radios. Superficie dorsal del disco liso (Foto 4).

Color: Superficie dorsal café, generalmente con manchas oscuras; superficie ventral blanquecina.

Distribución: *Narcine brasiliensis* se distribuye en el océano Atlántico de Charleston, Carolina del Sur, a las costas del Golfo de México y Río de Plata, Argentina (S. I. C., 1976).

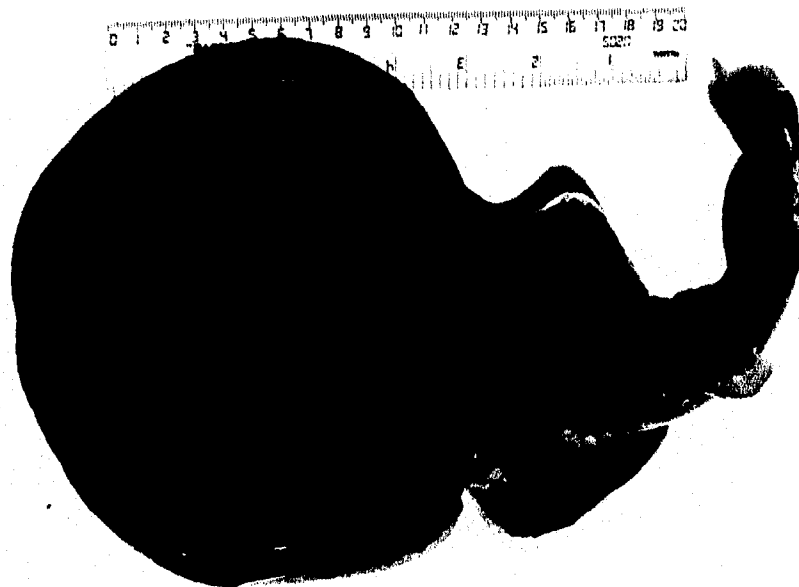


Foto 4. *Narcine brasiliensis* (organismo fijado en formaldehído)

#### NEUROCRÁNEO

El neurocráneo de *Narcine brasiliensis* tiene un rostrum largo, ancho y de forma cuadrangular, su longitud es el 73% de la longitud nasobasal del cráneo. A lo largo de éste se pueden distinguir dos fontanelas, la anterior esta dividida en dos por un cartílago delgado y se localiza desde la punta del rostrum hasta la parte posterior de las cápsulas nasales. La segunda es la fontanela posterior, se localiza a lo largo de la región orbital (Fig. 13c), y sólo se observa en organismos pequeños (L.T. menor que 151 mm), en tanto que en los grandes (L.T. mayor que 292 mm) la fontanela se cierra (Fig. 13a; tabla 4). Cuando está presente, la segunda fontanela es delgada y de forma irregular, y constituye en promedio el 33.3% de la longitud nasobasal. A ambos lados del rostrum se observan cinco forámenes: tres del lado derecho y dos del izquierdo. Las cápsulas nasales se expanden ventrolateralmente, sin embargo, se observan completamente en la vista dorsal y constituyen en promedio el 83.9% de la longitud nasobasal, lo que significa que la longitud nasobasal es mayor que el ancho del cráneo. Los forámenes del canal preorbital están bien desarrollados y se localizan en la parte dorsal de las cápsulas nasales

cerca de la base del cartilago rostral. Los procesos preorbitarios, están poco desarrollados. En la parte lateral de las cápsulas hay dos procesos agudos, el anterior es de mayor tamaño. A los lados de las cápsulas se observan los cartilagos anterorbitarios los cuales, a diferencia de otros organismos, son muy grandes y se ramifican en la parte superior. La región inferior se articula con las cápsulas nasales, en tanto que la ramificación de la parte media se fusiona con el cartilago rostral y la parte ramificada de los lados se articula con el protopterigio uno de la cintura escapular.

En estos organismos no se detectó ninguna estructura que pudiera ser homóloga del apéndice rostral de rinobatoideos o rajoideos. La región orbital es ligeramente estrecha. No presentan procesos postorbitarios ni cresta supraorbital. En la región ótica, en la fosa endolinfática se observa un par de forámenes endolinfáticos y un par de forámenes perilinfáticos posteriores; las cápsulas óticas representan en promedio el 28.4% de la longitud nasobasal.

En vista ventral (Fig.13b) se observa que la placa basal es extremadamente angosta, en particular a nivel de las órbitas; se pueden ver un par de forámenes debajo de las cápsulas nasales: los forámenes del canal orbitonasal. Existe, además un foramen en la parte media de la región orbital: el foramen de la arteria carótida interna. En la región nasal se observa que la distancia internasal no es muy amplia y constituye en promedio el 7.3% de la longitud nasobasal. En la región ótica se observan dos procesos laterales.

En vista lateral (Fig.13d), en el rostrum está la fenestra frontoparietal, que es grande. En las cápsulas nasales está el cóndilo anterorbital, zona en donde se articula el cartilago anterorbital; detrás de las cápsulas nasales se encuentra el foramen del canal preorbital; justo atrás está el foramen de la vena cerebral anterior y el canal orbitonasal.

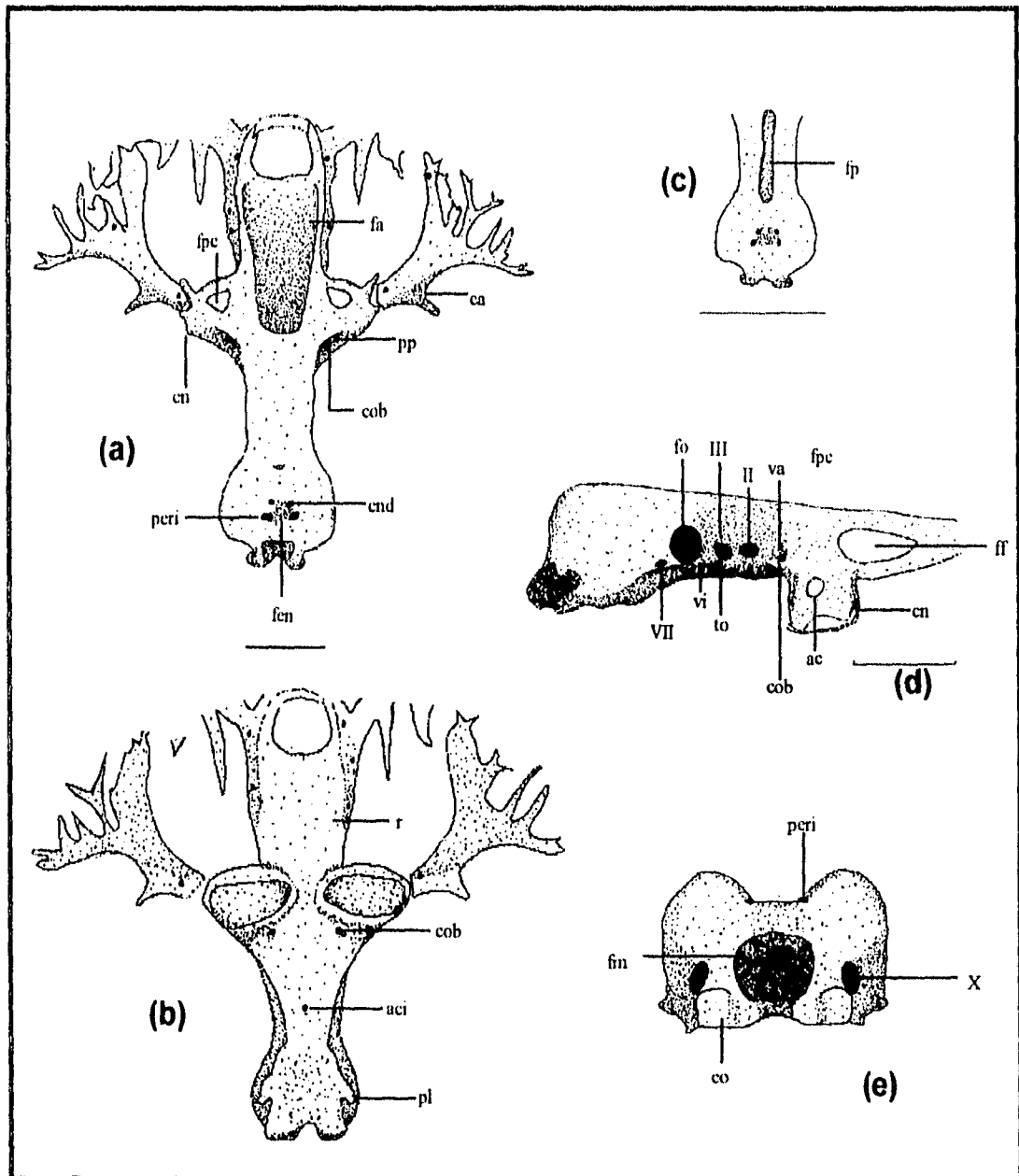


FIGURA 13. *Narcine brasiliensis*. Neurocráneo: a. vista dorsal de organismo adulto (L.T. = 295 mm); b. vista ventral; c. vista dorsal de organismo pequeño (249 mm); d. vista lateral; e. vista occipital. ac, cóndilo anterior; aci, foramen de la arteria carotida interna; ca, cartilago anterior; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, canal orbitonasal; end, foramen endolinfático; fa, fontanela anterior; fen, fosa endolinfática; ff, fenestra frontoparietal; fm, foramen magnim; fo, fisura orbital; fp, fontanela posterior; fpc, foramen del canal preorbital; fr, forámenes rostrales; peri, foramen perilinfático; pp, proceso preorbital; r, rostrum; to, tallo óptico; va, foramen de la vena cerebral anterior; vi, foramen de la vena interorbital; II, foramen del nervio óptico; III, foramen del nervio oculomotor; VII, rama hiomandibular del foramen del nervio facial; X, foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.



En la región orbital hay tres forámenes en cada lado del cráneo: el foramen del nervio óptico, el foramen del nervio troclear y el foramen de la vena interorbital, entre estos últimos dos está el tallo óptico. Finalmente adelante de las cápsulas óticas se observa la fisura orbital y el foramen de la rama hiomandibular del nervio facial y dos pares más de forámenes pequeños localizados en posición ventral. En la región orbital hay tres forámenes en cada lado del cráneo: el foramen del nervio óptico, el foramen del nervio troclear y el foramen de la vena interorbital, entre estos últimos dos está el tallo óptico. Finalmente adelante de las cápsulas óticas se observa la fisura orbital y el foramen de la rama hiomandibular del nervio facial y dos pares más de forámenes pequeños localizados en posición ventral.

En vista occipital (Fig. 13e), ubicado en el centro está el foramen magnum y a ambos lados de éste se observa un par de forámenes del nervio vago.

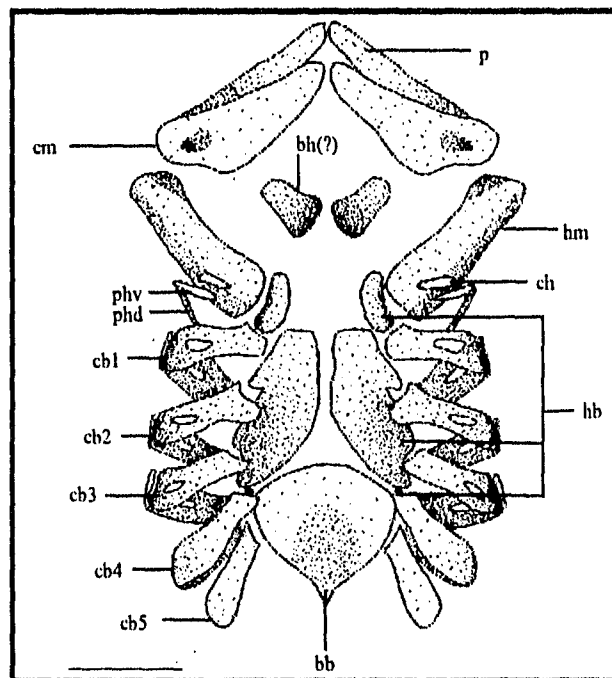


FIGURA 14. *Narcine brasiliensis*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranquial; bh, basihial; cb, ceratobranquial; ch, ceratohial; cm, cartilago de Meckel; hb, hipobranquiales; hm, hiomandibular; p, palatocadrado; phd, pseudohial dorsal; phv, pseudohial ventral. Escala = 10 mm.

### ESQUELETO HIOBRANQUIAL

El esqueleto hiobranquial está formado por mandíbulas robustas, la inferior (cartílago de Meckel) es mucho más grande que la superior (palatoc cuadrado); con dos cartílagos labiales, localizados en la parte media de la mandíbula, los cuales no están calcificados en sus extremos. Los hiomandibulares son muy robustos y están orientados anterolateralmente hacia el neurocráneo. El ceratohial es largo y delgado (Fig.14). Justo abajo de las mandíbulas se observan dos cartílagos, los cuales han sido considerados como basihiales por Compagno (1977), y por Feckhelm y McEachran (1984), sin embargo esa homología aún es dudosa. El pseudohioial ventral es muy delgado y se articula al otro elemento (pseudohioial dorsal). Con tres pares de cartílagos hipobranquiales: el primero, está ligeramente curvado y se ubica cerca del primer ceratobranquial; el segundo es una placa cartilaginosa más grande, que se orienta longitudinalmente y se articula con el primero, segundo y tercer ceratobranquiales; este último es muy pequeño y tiene forma redondeada, se localiza en la parte anterior del cuarto ceratobranquial. En seguida de los hipobranquiales se encuentra el basibranquial (impar), el cual tiene forma redondeada y se prolonga hacia la parte posterior mediante un proceso agudo. A éste se articulan los ceratobranquiales cuarto y quinto, el último de los cuales se une a la cintura escapular a nivel de la cara anteromedial del escapulacoracoides.

	<i>Narcine brasiliensis</i> n = 6
Longitud nasobasal (rango en mm)	12.0 - 51.0
Longitud del cráneo	172.7280 ± 3.4111
Anchura del cráneo	83.9440 ± 9.2990
Anchura interorbital	30.9560 ± 9.9761
Base del cartílago rostral	36.5160 ± 7.2730
Long. de la fontanela anterior	57.3325 ± 10.4873
Anchura de la fontanela anterior	28.4863 ± 12.0841
Long. de la fontanela posterior	33.3040 ± 24.5350
Anchura de la fontanela posterior	8.2060 ± 69.0397
Cartílago rostral	73.0870 ± 12.7657
Long. de la prefontanela	26.9377 ± 12.1220
Anchura del cartílago rostral	34.9703 ± 11.1509
Anchura a través de las cáps. óticas	49.2640 ± 6.7289
Anchura mayor de apertura nasal	28.0380 ± 14.4240
Anchura internasal	7.3720 ± 33.2510
Anchura mínimo de la placa basal	29.8400 ± 25.0720
Long. de la postfontanela	34.5230 ± 8.8990
Long. de las cápsulas óticas	28.4170 ± 13.1539
Altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales	33.8446 ± 6.7884
Altura del cráneo a nivel de la región orbital	23.3945 ± 15.7425
Anchura de las mandíbulas	106.1986 ± 6.9187

TABLA 4. *Narcine brasiliensis*, valores promedio de las proporciones del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal (n = número de especímenes medidos).

Suborden: Myliobatoidei  
 Superfamilia: Dasyatoidea  
 Familia: Dasyatidae  
*Dasyatis americana* Hildebrand y Schroeder 1928

#### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 7)

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	SITIOS DE COLECTA
9	642	2100	Tuxpam y Alvarado, Ver.

#### DESCRIPCIÓN GENERAL

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 (Foto 5).

Color: Superficie dorsal parda; superficie ventral blanquecina.

Distribución: *Dasyatis americana* se distribuye en el océano Atlántico desde New Jersey hasta Río de Janeiro Brasil (Bigelow y Schroeder, 1953).

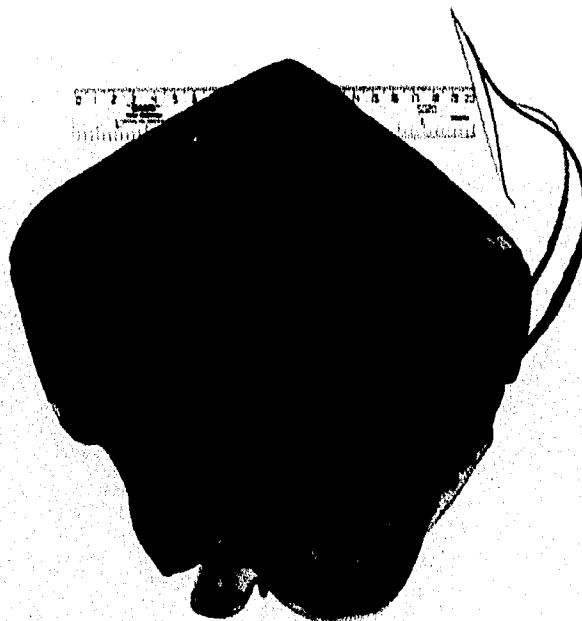


Foto 5. *Dasyatis americana* (organismo fijado en formaldehído).

#### NEUROCRÁNEO

El neurocráneo presenta un pequeño cartílago que se desarrolla medialmente entre la extensión anterior de las aletas pectorales y está completamente separado del cráneo, es el apéndice rostral. Esta estructura sólo se observó en los organismos en los que se empleó la técnica de transparentación con tinción diferencial. Las cápsulas nasales se expanden ventrolateralmente y constituyen en promedio el 85.3% de la longitud nasobasal, siendo el neurocráneo más largo que ancho. A estas estructuras se articula el cartílago anterorbitario, el cual se une a la cintura pectoral a nivel del protopterigio nueve (P9). Los procesos preorbitarios y postorbitarios están muy desarrollados, por lo que se proyectan hacia el exterior del cráneo. Los procesos preorbitarios se localizan arriba de las cápsulas nasales, y por estar sumamente desarrollados las desplazan hacia la región ventral. En la región media hay un par de forámenes del canal preorbital que se continúan hacia la parte anterolateral del neurocráneo. En la cresta supraorbital hay 23 forámenes oftálmicos superficiales pequeños en cada lado (Fig. 15a). Sólo presentan fontanela anterior, que constituye en promedio el 69.6% de la

longitud nasobasal. Con tres pares de forámenes pequeños a la altura de la parte anterior del proceso postorbitario; presentan un cuarto foramen de mayor tamaño que corresponde al foramen de la rama ótica del nervio facial. Cada proceso postorbital está formado por dos proyecciones; la primera, es ligeramente aguda, en tanto que la segunda es más grande y forma una lámina delgada que sobresale del neurocráneo, su forma es rectangular. Entre los dos procesos se forma una comisura que divide a ambos. En la región ótica hay un par de forámenes endolinfáticos y un par de forámenes perilinfáticos, localizados en la fosa endolinfática; las cápsulas óticas están ligeramente abombadas, y constituyen en promedio el 19.4% de la longitud nasobasal (Tabla 5).

En vista ventral (Fig. 15b), en la región anterior se observa una proyección cartilaginosa que es el cartílago rostral vestigial, que corresponde al descrito por Miyake *et. al.* (1992) para Urolophidos. Presentan, además, un proceso nasal en la parte media de cada cápsula nasal. El espacio internasal es angosto y constituye en promedio el 6.6% de la longitud nasobasal. En la parte final de la región orbital se observa el foramen de la arteria carotida interna, que es par. Hay además, cuatro pares de forámenes: el primero se localiza en la parte media superior de las cápsulas nasales; el segundo está abajo de las cápsulas nasales, es el foramen del canal orbitonasal; el tercero es el foramen del nervio óptico, y el cuarto corresponde al postótico, localizado en la parte posterior de la región ótica. En esta misma área se encuentran dos procesos laterales localizados en la parte anterior de la región ótica conocidos como comisura lateral, debajo de la cual se articula el hiomandibular.

En vista lateral (Fig. 15c) se observan las cápsulas nasales ubicadas en posición ventral, por lo que la altura del cráneo aumenta en esa zona; además, se observan siete forámenes a cada lado del cráneo. El primero, que viene desde la parte dorsal del neurocráneo es el foramen del canal preorbital. Abajo de éste, y de menor tamaño, se encuentra el canal orbitonasal; ubicado más atrás en posición medial está el foramen de la vena cerebral anterior; atrás del cual se encuentra el foramen del nervio óptico; hacia atrás se observan cuatro forámenes: los que están en posición dorsal son el foramen del nervio troclear y el foramen del nervio oculomotor y de los que están en posición ventral, el primero es el foramen de la vena interorbital, y el segundo es el foramen de la arteria carotida interna. Finalmente, al inicio de la región ótica ubicada ventralmente se observa el foramen de la rama hiomandibular del nervio facial; sobre éste se encuentra la fisura orbital.

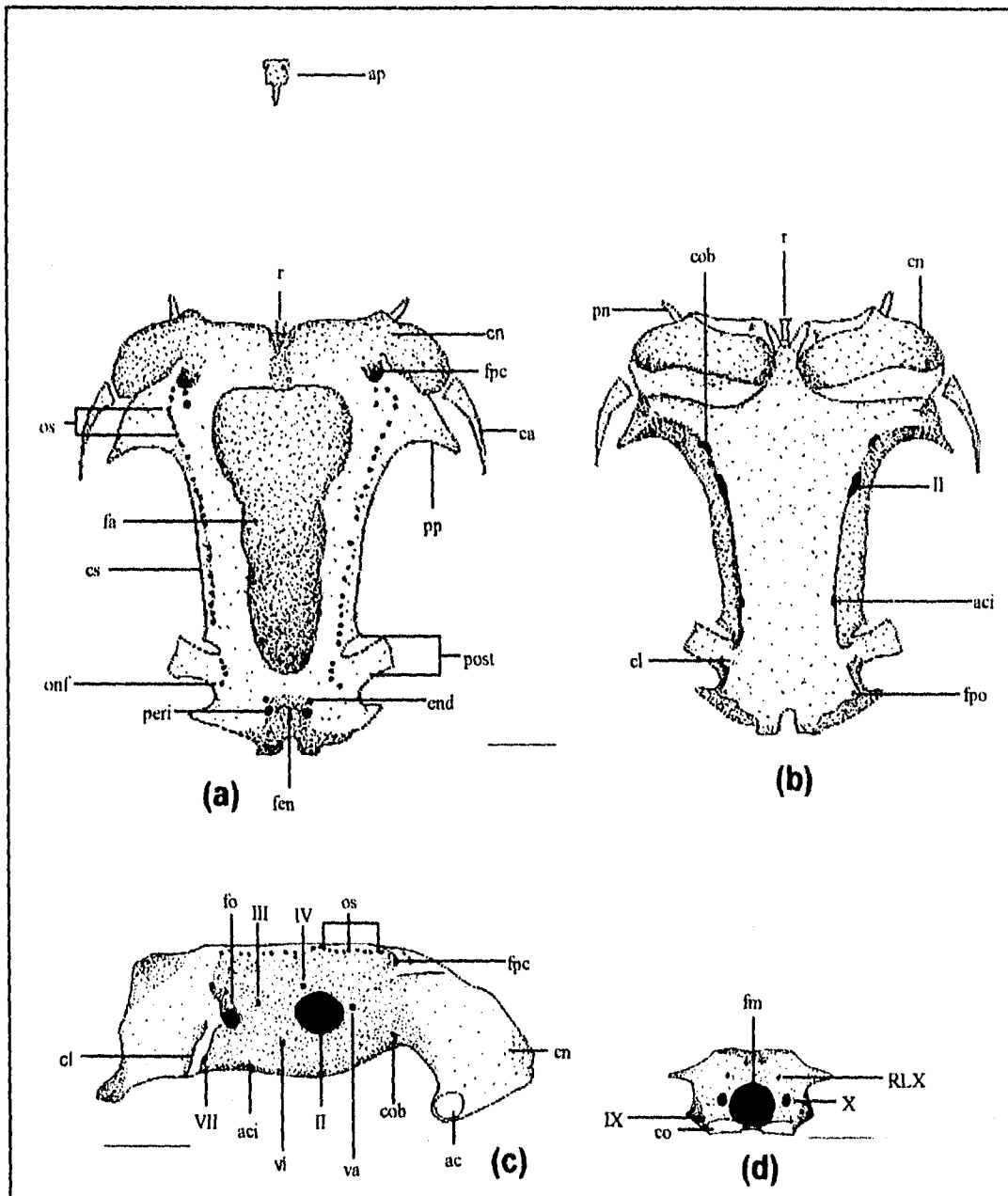


FIGURA 15. *Dasyatis americana*. Neurocráneo a. vista dorsal; b. vista ventral; c. vista lateral, d. vista occipital. ac, cóndilo anterorbital; aci, foramen de la arteria carótida interna; ar, apéndice rostral; ca, cartilago anterorbital; cl, comisura lateral; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, foramen del canal orbitonasal; cs, cresta supraorbital; end, foramen endolinfático; fa, fontanela anterior; fen, fosa endolinfática; fm, foramen magnum; fo, fisura orbital; fpc, foramen del canal preorbital; fpo, foramen postótico; onf, foramen para la rama ótica del nervio facial; os, forámenes oftálmicos superficiales; peri, foramen perilinfático; pn, procesos nasales; post, proceso postorbital; pp, proceso preorbital; r, rostrum; va, foramen de la vena cerebral anterior; vi, foramen de la vena interorbital; II, foramen del nervio óptico; III, foramen del nervio oculomotor; IV, foramen del nervio troclear; VII, rama hiomandibular del nervio facial; IX, foramen del nervio glosfaringeo; X, foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.

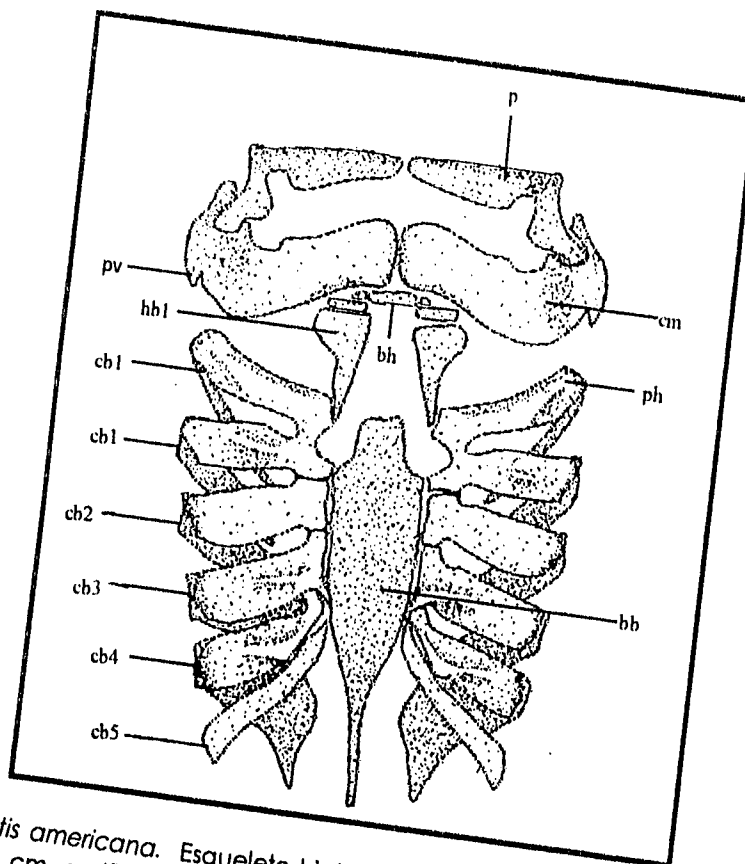


FIGURA 16. *Dasyatis americana*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranquial; bh, basihial; cb, ceratobranquial; cm, cartílago de Meckel; hb1, primer hipobranquial; p, palatocuadrado; ph, pseudohial; pv, proceso ventrolateral. Escala = 10 mm.

A lo largo de la región orbital, en la parte dorsal se observan algunos de los forámenes oftálmicos superficiales. En vista occipital (Fig. 15d) se observa el foramen magnum y a ambos lados de éste, están los forámenes del nervio vago; en posición dorsal a éste, se encuentra el foramen de la rama lateral del nervio vago, y en la parte ventrolateral está el foramen del nervio glossofaríngeo.

#### ESQUELETO HIOPANQUIAL

El esqueleto hiobranquial está constituido por dos mandíbulas robustas, la superior (palatocuadrado) más pequeña que la inferior (cartílago de Meckel). En esta última se observan dos procesos espinosos: al primer par, que es el más grande, se le conoce como procesos ventrolaterales, y el segundo se encuentra medialmente en la región inferior (Fig. 16). El hiomandibular es delgado, se articula en su base con la región ótica del neurocráneo. Sin ceratohial. El basihial está dividido en cinco elementos: una barra horizontal localizada en el centro y dos pares laterales; el que está en posición inferior se



articula a su vez con el primer hipobranquial el cual es alargado y se ensancha en su parte anterior, articulándose en su parte inferior con el pseudohial. Al parecer el segundo, tercero y cuarto hipobranquiales se han fusionado al basibranquial, que en su parte posterior termina en un proceso agudo muy largo observándose en conjunto como una lámina continua que está orientada longitudinalmente. Hay cinco pares de ceratobranquiales separados, el primero fusionado en la parte proximal con el pseudohial, los demás se articulan entre sí. Los ceratobranquiales cuarto y quinto se fusionan en un solo punto en la parte proximal de éstos. El quinto ceratobranquial se articula a la cintura escapular a nivel de la cara anterolateral del escapulacoracoides. Se observan, además cuatro pares de procesos extraviscerales muy largos que surgen de la parte media del primero al cuarto ceratobranquial.

	<i>Dasyatis americana</i>	<i>Dasyatis sabina</i>
Longitud nasobasal (rango en mm)	44.0 - 129.0	28.0 - 41.1
Anchura del cráneo	85.3467 ± 6.3017	82.7714 ± 3.8479
Anchura interorbital	43.0825 ± 6.5050	40.9638 ± 6.7332
Long. de la fontanela anterior	69.6710 ± 3.2315	66.5310 ± 3.8257
Anchura de la fontanela anterior	35.8920 ± 6.7413	37.3407 ± 5.0959
Long. de la prefontanela	5.8502 ± 69.3002	4.3671 ± 28.8152
Anchura a través de las cáps. óticas	41.3377 ± 9.7474	42.7044 ± 9.1585
Anchura mayor de apertura nasal	34.7611 ± 7.1342	36.8354 ± 6.1683
Anchura internasal	6.6174 ± 33.4063	3.7121 ± 25.5300
Anchura mínimo de la placa basal	26.4876 ± 12.1227	28.5986 ± 15.4973
Long. de la postfontanela	20.2521 ± 12.4440	19.0139 ± 6.9757
Long. de las cápsulas óticas	19.4811 ± 26.5020	21.0569 ± 6.6609
Anchura del apéndice rostral	9.2815 *	8.7911 ± 14.6570
Long. del apéndice rostral	17.5820*	17.3685 ± 11.5574
Alt. cráneo en las cáps. nasales	34.8476 ± 14.9765	28.7796 ± 16.0804
Alt. cráneo en la región orbital	21.7187 ± 14.0348	19.8566 ± 10.7997
Anchura de las mandíbulas	83.4526 ± 4.7666	83.9023 ± 3.0438

\* Estructuras que no se midieron en la mayoría de los organismos debido a que no se tiñeron o no se empleó la técnica de tinción diferencial

TABLA 5. *Dasyatis americana* y *Dasyatis sabina*, valores promedio de las proporciones del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal (n = número de especímenes medidos).

Familia: Dasyatidae  
*Dasyatis sabina* (Lesueur) 1824

### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 8)

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	LUGAR DE COLECCIÓN
8	348	508	Tuxpam, Tecolutla y Tamiahua, Ver.

### DESCRIPCIÓN GENERAL

Disco rómbico, aproximadamente de 1.0 a 1.3 veces tan ancho como largo; ángulo anterior del hocico de 115 a 118 grados. Cola delgada y larga, aproximadamente el 70% de la longitud total; sin aletas dorsales ni caudal. La cola presenta pliegues sumamente reducidos. Aletas pectorales con 110 radios; pélvicas en machos de 26 a 28 y en hembras de 19 a 20. Superficie superior del disco con dentículos espaciados irregularmente; con una espina aserrada en la cola (Foto 6).

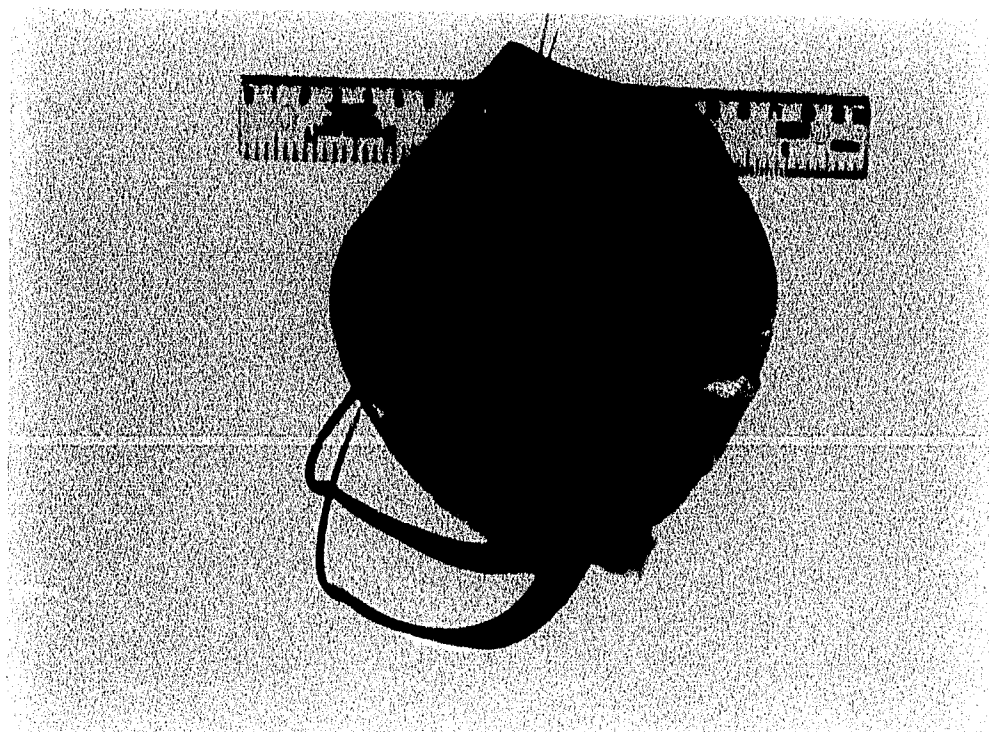


FOTO 6. *Dasyatis sabina* (organismo fijado en formaldehído).

Color: Superficie dorsal de pardo a amarillo; superficie ventral blanquecina.

Distribución: Se distribuye en el océano atlántico de la Bahía de Chesapeake al Golfo de México (Bigelow y Schroeder, 1953).

#### NEUROCRÁNEO

Neurocráneo sin cartílago rostral, sin embargo se pudo observar un apéndice rostral similar al de *D. americana*. Las cápsulas nasales se expanden ventrolateralmente y constituyen en promedio el 82.7% de la longitud nasobasal, por lo que el neurocráneo es más largo que ancho; las cápsulas se articulan con el cartílago anterorbital, el cual a su vez se articula con la cintura pectoral a la altura del protopterigio 8 (P8). Procesos anterorbital y postorbital sumamente desarrollados proyectándose hacia el exterior del cráneo. Los procesos preorbitales, al igual que en *D. americana*, se localizan en la parte posterior, arriba de las cápsulas nasales. En la zona en donde terminan los cartílagos en la región medial del cráneo se encuentran los forámenes del canal preorbital que se comunican con la región anterodorsal de la parte lateral del cráneo (Fig. 17a; tabla 5).

En la región orbital, la cresta supraorbital se proyecta hacia la fontanela anterior formando dos láminas de forma y tamaño irregular (fig. 17b), estas se presentaron en cinco de los ocho organismos revisados y no han sido descritas para ninguna especie de batoldeo.

En la cresta supraorbital hay 26 forámenes oftálmicos superficiales a cada lado; la primera proyección del proceso postorbital es aguda y se localiza en la parte posterior de la cresta. Entre las dos proyecciones del proceso postorbital hay una comisura. Sólo presenta fontanela anterior, que constituye en promedio el 66.5% de la longitud nasobasal del cráneo. Con un par de forámenes de la rama ótica del nervio facial localizada en el mismo lugar que en *D. americana*.

En la región ótica hay dos forámenes endolinfáticos y dos perilinfáticos localizados en la fosa endolinfática; las cápsulas óticas constituyen en promedio el 21.05% de la longitud nasobasal (Tabla 5).

En vista ventral (Fig. 17c), se observa el rostrum vestigial que surge de la parte ventromedial del neurocráneo. En la parte media anterior de la región orbital se localiza el foramen de la arteria carótida interna que es impar.

Adicionalmente, presentan cinco pares de forámenes: el primero, foramen del canal orbitonasal se localiza abajo de la parte media de las cápsulas nasales; el segundo, foramen de la arteria eferente espiracular, se ubica en la parte media de la región orbital; el tercero, postótico, se localiza en la parte posterior de la región ótica; el cuarto se localiza en la región media de las cápsulas nasales y, el quinto, localizado en posición lateral, es el más grande y corresponde al foramen del nervio óptico. La región internasal es reducida y constituye en promedio el 3.7% de la longitud nasobasal.

En vista lateral (Fig. 17d) se observa que las cápsulas nasales se prolongan hacia la región ventral, incrementando la altura del cráneo en esa zona. Atrás de las cápsulas nasales, en posición dorsal, está el foramen del canal preorbital. En la región orbital hay siete forámenes: el primero es el canal orbitonasal, en seguida, y de tamaño considerable, está el foramen del nervio óptico; en posición dorsal a este último hay un par de forámenes que corresponden al nervio troclear. En la parte posterior de la región orbital, ubicado medialmente, está el foramen del nervio oculomotor. Los últimos dos forámenes de esa zona se localizan en la parte ventral, el anterior es el foramen de la vena interorbital y el posterior es el foramen de la vena eferente espiracular. Abajo del foramen oculomotor está el tallo óptico. Finalmente, donde comienzan las cápsulas óticas está la fisura orbital y la rama hiomandibular del foramen del nervio facial. Entre estos dos se encuentra la comisura lateral.

En vista occipital (fig. 17e) se observa el foramen magnum y a ambos lados se encuentra el foramen del nervio vago (X) y el foramen de la rama lateral del nervio vago; en la parte ventrolateral está el foramen del nervio glossofaríngeo.

#### ESQUELETO HIOBRANQUIAL

Con mandíbulas robustas, la superior (palatocadrado) es más pequeña que la inferior (cartílago de Meckel). En esta última, se observan dos procesos espinosos: el primero que es el más grande es el proceso ventrolateral y se localiza a los lados, mientras que el segundo se encuentra en medio de la mandíbula, es el proceso ventromedial (Fig. 18).

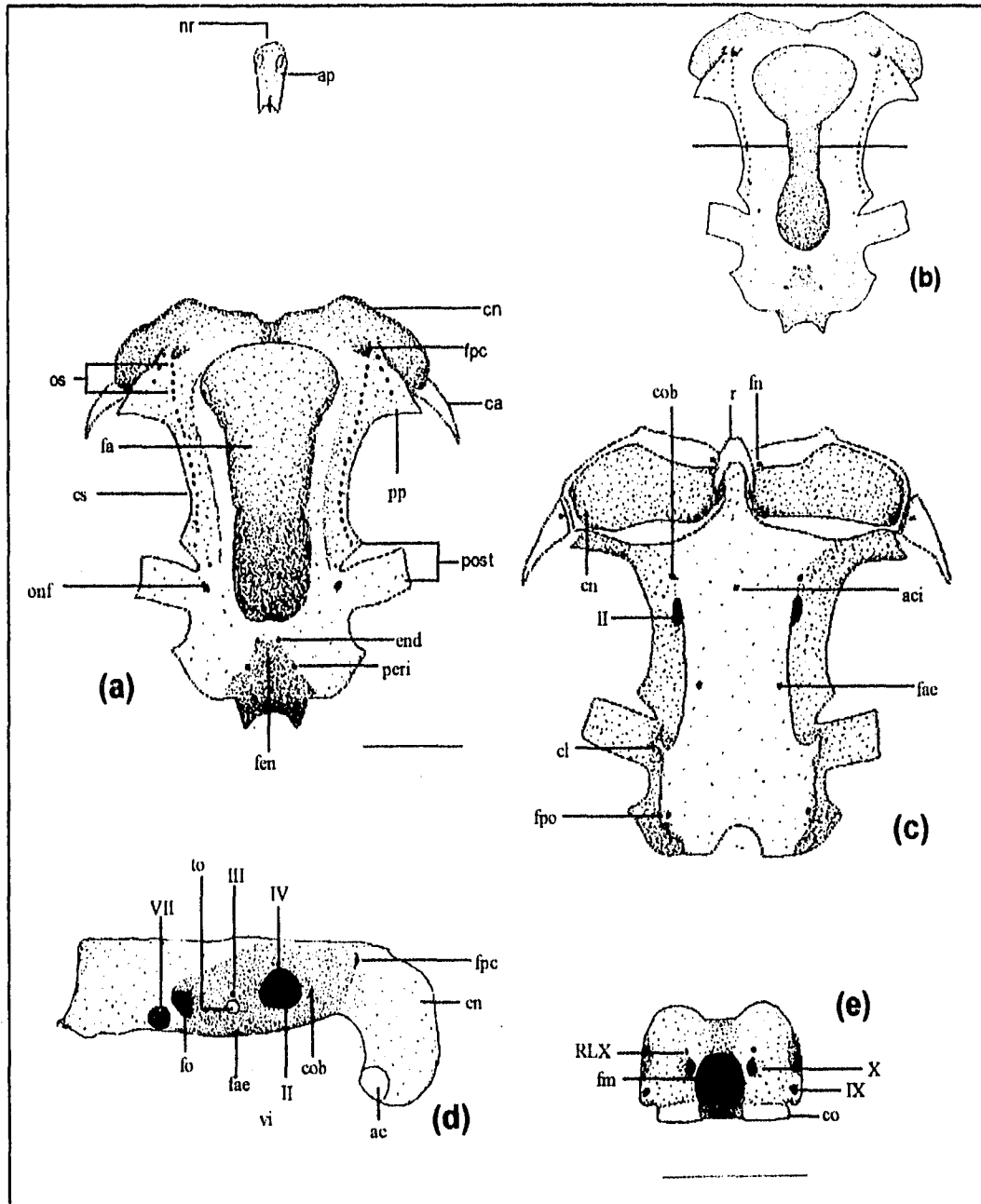


FIGURA 17. *Dasyatis sabina*. Neurocráneo: a. vista dorsal; b. vista dorsal: las líneas indican el crecimiento de la cresta supraorbital hacia la fontanela anterior; c. vista ventral; d. vista lateral; e. vista occipital. ac, cóndilo anterorbital; aci, foramen de la arteria carótida interna. ar, apéndice rostral; ca, cartilago anterorbital; cl, comisura lateral; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, foramen del canal orbitonasal; cs, cresta supraorbital; end, foramen endolinfático; fae, foramen de la arteria eferente espracular; fen, fosa endolinfática; fm, foramen magnum; fn, foramen nasal; fo, fisura orbital; fpc, foramen del canal preorbital; fpo, foramen postótico; nr, nodo rostral; onf, foramen para la rama óptica del nervio facial; os, forámenes oftálmicos superficiales; peri, foramen perilinfático; post, proceso postorbital; pp, proceso preorbital; r, rostrum; to, tallo óptico; vi, foramen de la vena Interorbital; II, foramen del nervio óptico; III, foramen del nervio oculomotor; IV, foramen del nervio troclear; VII, rama hiomandibular del nervio facial; IX, foramen del nervio glosofaríngeo; X, foramen del nervio vago; RLX, rama lateral del foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.

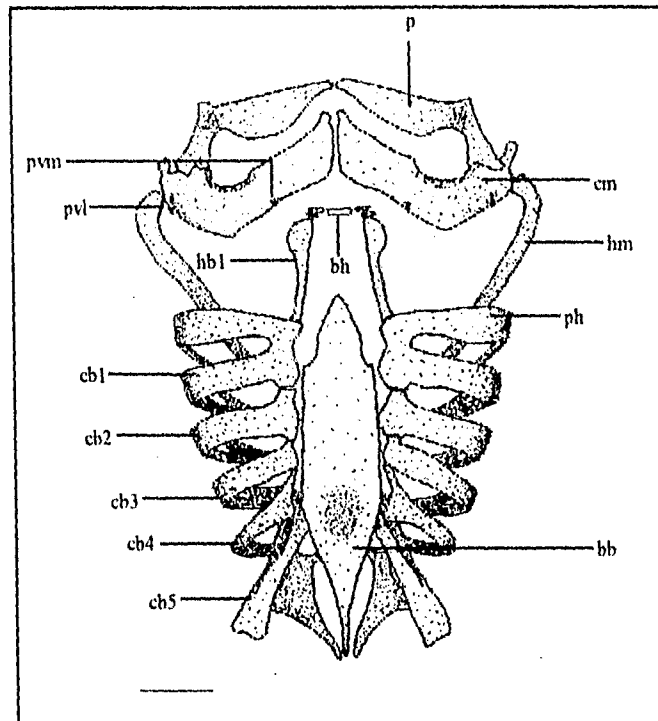


FIGURA 18. *Dasyatis sabina*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranquial; bh, basihial; cb, ceratobranquial; cm, cartilago de Meckel; hb1, primer hipobranquial; hm, hiomandibular; p, palatoc cuadrado; ph, pseudohial; pvl, procesos ventrolaterales; pvm, procesos ventromediales. Escala = 10 mm.

El hiomandibular es delgado, se articula con la región ótica del neurocráneo. Sin ceratohial. El basihial está dividido en cinco elementos: una barra horizontal y dos pares laterales; el par inferior se articula a su vez con el primer hipobranquial el cual es alargado y se ensancha en su parte anterior. La parte inferior de éste se articula con la parte media del pseudohial que en su parte proximal se fusiona con el primer ceratobranquial.

Al parecer, el segundo, tercero y cuarto hipobranquiales se han fusionado al basibranquial, observándose en conjunto como una lámina continua que carece de orificio; en la parte posterior termina en un proceso agudo largo. Al basibranquial se articulan los cinco ceratobranquiales; de éstos, el cuarto y el quinto se fusionan en un sólo punto en su parte proximal. El quinto ceratobranquial se une a la cintura escapular a nivel de la cara anteromedial del escapulacoracoides.

Familia: Urolophidae  
*Urolophus concentricus* (Osburn y Nichols)

#### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 9)

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	SITIOS DE COLECTA
4	146	378	Zihuatanejo, Gro.

#### DESCRIPCIÓN GENERAL

Disco semicircular casi tan ancho como largo; con las esquinas de los márgenes externos redondeadas. Angulo del hocico de 106° a 109°. Cola, aproximadamente el 47% de la longitud total; sin aletas dorsales; aleta caudal moderadamente desarrollada. Aletas pectorales con 88 a 90 radios, pélvicas con 26 radios. Superficie superior del disco lisa; con una espina aserrada en la cola (Foto 7).



Foto 7. *Urolophus concentricus* (organismo fijado en formaldehído).

Color: Superficie superior café, con manchas claras de bordes oscuros; con dos anillos de color café claro alrededor del disco; superficie inferior blanquecina.

Distribución: *Urolophus concentricus* se distribuye desde las costas del Golfo de California hasta las costas de Guerrero.

### NEUROCRÁNEO

Neurocráneo con apéndice rostral separado del cráneo, a diferencia de los dasyatidos, sólo se observó un esbozo del cartílago rostral. Las cápsulas nasales se expanden ventrolateralmente y constituyen en promedio el 70.1% de la longitud nasobasal; se articulan con la cintura pectoral por medio del cartílago anteorbital a nivel de protopterigio doce. Los procesos preorbitales se localizan arriba de la parte posterior de las cápsulas nasales y sobresalen del neurocráneo, son de forma cilíndrica. En la región media de éstos se encuentran los forámenes del canal preorbital, que son de tamaño considerable. Los procesos postorbitales están formados por dos proyecciones de cada lado, en medio de las cuales se forma una comisura. La primera proyección es pequeña y ligeramente aguda; la segunda forma una lámina delgada a cada lado del neurocráneo y es de forma rectangular, cuya parte distal presenta dos procesos agudos. En la cresta supraorbital se observan 15 pares de forámenes oftálmicos. La fontanela anterior constituye en promedio el 71.9% de la longitud nasobasal; sin fontanela posterior (Fig. 19a).

En la región ótica, en la fosa endolinfática hay un par de forámenes endolinfáticos y un par de forámenes perilinfáticos. Estos dos se observan ligeramente fusionados en organismos pequeños (L.T. = 146 mm).

En vista ventral en la región anterior se observa sólo un esbozo del rostrum (Fig. 19b). En la región nasal se observa que la distancia internasal es angosta, constituyendo en promedio el 3.5% de la longitud nasobasal. En la placa basal hay dos pares de forámenes, el primero se localiza abajo de las cápsulas nasales y es el foramen del nervio óptico; el segundo, localizado en la parte final de la región orbital, corresponde al foramen de la arteria carótida interna que es par.

En vista lateral (Fig. 19c), se observa que las cápsulas nasales se han desplazado ligeramente hacia la región ventral. Justo detrás de éstas, en la parte superior, está el foramen del canal preorbital, el cual viene desde la región dorsal. Después se encuentra el foramen del canal orbitonasal y en seguida está el foramen del nervio óptico, que es el de mayor tamaño.



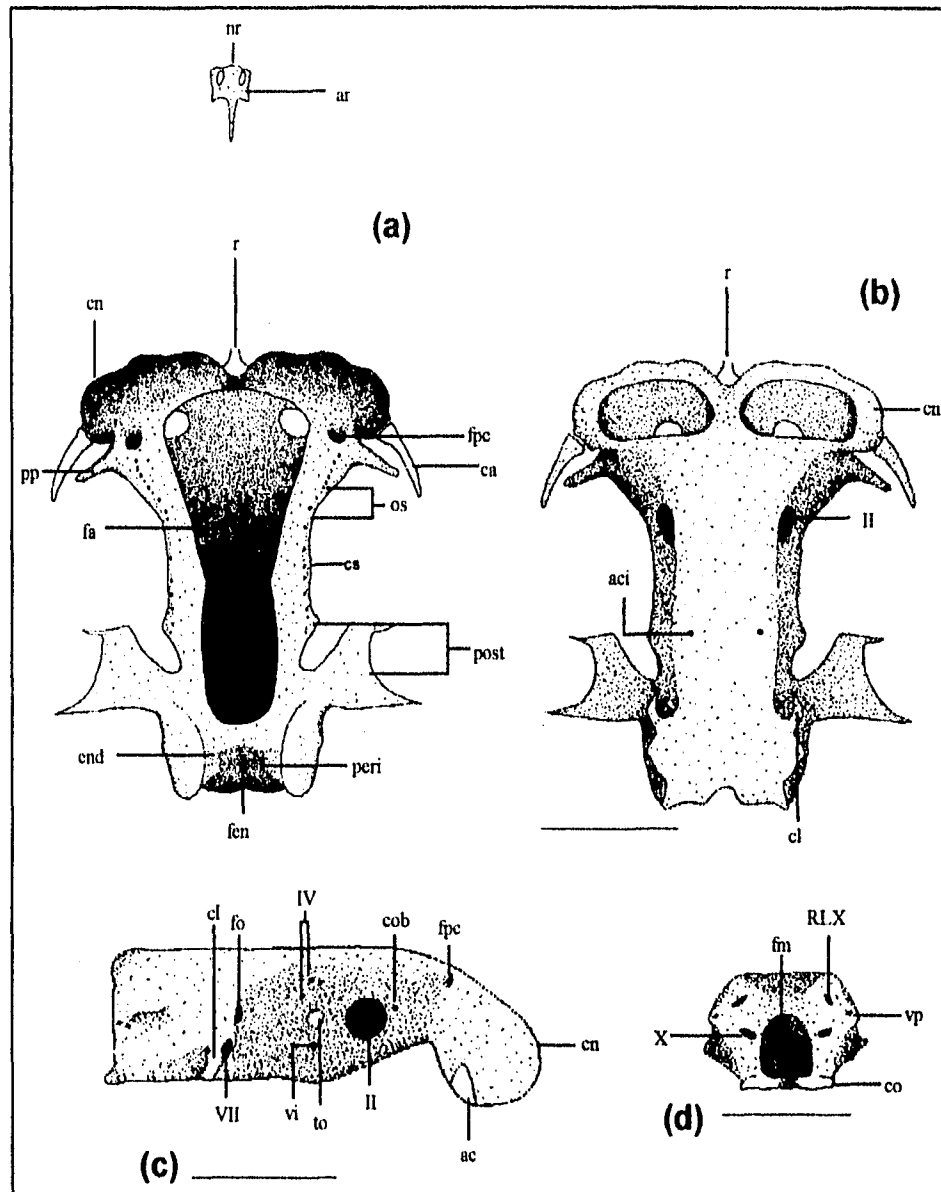


FIGURA 19. *Urolophus concentricus*. Neurocráneo a. vista dorsal; b. vista ventral; c. vista lateral; d. vista occipital. aci, foramen de la arteria carótida interna; ar, apéndice rostral; ca, cartilago anterior orbital; cl, comisura lateral; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, foramen del canal orbitonasal; end, foramen endolinfático; fen, fosa endolinfática; fm, foramen magnum; fo, fisura orbital; fpc, foramen del canal preorbital; nr, nodo rostral; os, forámenes oftálmicos superficiales; peri, foramen perilinfático; post, proceso postorbital; r, rostrum; to, tallo óptico; vi, foramen de la vena interorbital; vp, foramen de la vena cerebral posterior; II, foramen del nervio óptico; IV, foramen del nervio troclear; VII, rama mandibular del nervio facial; X, foramen del nervio vago; RLX, rama lateral del foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.

Hacia la parte media de la región orbital del neurocráneo se encuentra el tallo óptico; arriba de éste se encuentran tres forámenes que corresponden al nervio troclear; ventralmente, está el foramen de la vena interorbital. Finalmente, en donde termina la región orbital, se observa la fisura orbital, abajo de la cual se localiza el foramen del nervio facial de la rama hiomandibular.

En vista occipital (Fig. 19d) está el foramen magnum, y a los lados de éste, está el foramen del nervio vago; en posición dorsal se observan dos pares de forámenes, el superior es la rama lateral del foramen del nervio vago, y el inferior es el foramen de la vena cerebral posterior.

#### ESQUELETO HIOBRANQUIAL

Esqueleto hiobranquial con mandíbulas robustas: la superior (palatocadrado) es más pequeña que la inferior (cartilago de Meckel). Esta última presenta un par de procesos ventrolaterales. El hiomandibular es delgado y se articula a nivel de las cápsulas óticas del neurocráneo. Sin ceratohial. El basi-hial, está formado por tres elementos, el principal es una barra cartilaginosa horizontal a la cual se articula el primer hiobranquial, los otros dos elementos se localizan en posición lateral y cada uno se articula en la parte superior con el basi-hial y en la parte inferior con el pseudo-hial (tercer arco branquial). Los hiobranquiales se han fusionado al basi-branquial formando una lámina continua orientada longitudinalmente, misma que se prolonga en un proceso agudo. En organismos grandes (L.T. = 237 mm), el basi-branquial en la parte superior presenta un orificio, el cual, en organismos pequeños (L.T. = 146) no se ve. A esta lámina se articulan los cinco ceratobranquiales; el primero se fusiona en la parte proximal con el pseudo-hial y se articula con el primer hiobranquial; el cuarto y el quinto se fusionan en un punto próximo al basi-branquial; el quinto ceratobranquial se une con la cara anteromedial del escapulacoracoides de la cintura escapular (Fig. 20).

Existen cuatro pares de radios branquiales extraviscerales, que salen de la parte media del primero al cuarto ceratobranquiales, los tres primeros son más pequeños que el cuarto.

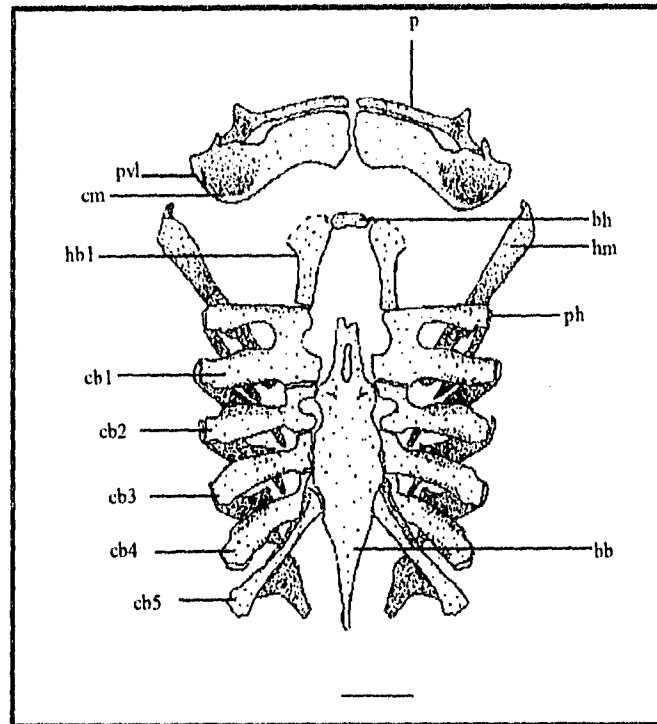


FIGURA 20. *Urolophus concentricus*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranchial; bh, basihial; cb, ceratobranchial; cm, cartilago de Meckel; hb1, primer hipobranquial; hm, hiomandibular; p, palatocuadrado; ph, pseudohial; pvl, procesos ventrolaterales. Escala = 10 mm.

	<i>Urolophus concentricus</i> n = 4
Longitud nasobasal (rango en mm)	21.3 - 45.2
Anchura del cráneo	70.1070 ± 1.3837
Anchura interorbital	33.3245 ± 6.2799
Long. de la fontanela anterior	71.9460 ± 1.4992
Anchura de la fontanela anterior	38.8400 ± 8.3578
Long. de la prefontanela	2.53 ± 49.3095
Anchura a través de las cáps. óticas	41.5270 ± 2.7506
Anchura mayor de apertura nasal	29.8122 ± 6.2960
Anchura internasal	3.5647 ± 18.5557
Anchura mínimo de la placa basal	29.756 ± 5.7417
Long. de la postfontanela	18.6695 ± 11.0081
Long. de las cápsulas óticas	22.1065 ± 6.5565
Anchura del apéndice rostral	7.0650 ± 11.9354
Long. del apéndice rostral	15.2612 ± 13.3082
Alt. del cráneo (cáps. nasales)	28.6187 ± 5.2626
Alt. del cráneo (región orbital)	22.579 ± 9.5659
Anchura de las mandíbulas	80.5402 ± 5.5457

TABLA 6. *Urolophus concentricus*, valores promedio de las proporciones del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal (n = número de especímenes medidos).

Familia: Urolophidae  
*Urotrygon asterias* (Jordan y Gilbert) 1883

#### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 8)

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	SITIOS DE COLECTA
9	221	382	San Blas, Nay.; Zihuatanejo, Gro.

#### DESCRIPCIÓN GENERAL

Disco rómbico, aproximadamente 1.1 veces tan ancho como largo; ángulo anterior del hocico de 110 a 125 grados. Cola delgada, casi tan larga como el disco, del 47 al 53% de la longitud total; sin aletas dorsales; con aleta caudal. Aletas pélvicas 24 radios. Superficie mediodorsal del disco con una hilera de denticulos dérmicos que van desde la región nucal hasta el origen de la espina que es aserrada. La base de los denticulos dérmicos tiene forma de estrella (Foto 8).



FOTO 8. *Urotrygon asterias*.

Color: Superficie dorsal café a grisácea; superficie ventral blanquecina.

Distribución: *Urotrygon asterias* se distribuye desde las costas de Sinaloa hasta Panamá (S. I. C., 1976).

### NEUROCRÁNEO

Neurocráneo con apéndice rostral, separado del cráneo; sin cartílago rostral. Las cápsulas olfatorias se expanden ventrolateralmente y constituyen en promedio el 75.1% de la longitud nasobasal; cada cápsula se articula con un cartílago anterorbital, los cuales se unen a la cintura pectoral a nivel del protopterigio 11 (P11). Al igual que en *dasiátidos*, los procesos preorbitales, de forma triangular, se localizan arriba de las cápsulas nasales, desplazando a éstas hacia la región ventral (Fig. 21a; tabla 7).

En la región medial, se encuentran los forámenes del canal preorbital que están bien desarrollados. Los procesos postorbitales presentan dos proyecciones: la primera es pequeña y redondeada, en tanto que la segunda tiene forma de lámina rectangular, es delgada (similar a *dasiátidos*), y sobresale del neurocráneo. En la cresta supraorbital hay cuatro forámenes oftálmicos superficiales en la parte superior. Arriba de las cápsulas óticas está el foramen de la rama ótica del nervio facial. La fontanela anterior está muy desarrollada y es en promedio el 71.8% de la longitud nasobasal; no hay fontanela posterior, aunque en un organismo (L.T. = 221 mm) se observó un orificio en forma oblonga, con una depresión en la región media, la cual podría corresponder a esta estructura (Fig. 21b).

En la región ótica se observa un par de forámenes endolinfáticos y un par de forámenes perilinfáticos, localizados en la fosa endolinfática. Las cápsulas nasales constituyen en promedio el 20.4% de la longitud nasobasal.

En vista ventral (Fig. 21c) en la región anterior se observa un cartílago rostral vestigial. Hay cinco pares de forámenes: el primero, en la parte anterolateral de la región orbital, es el foramen del canal orbitonasal; el segundo es el foramen del nervio óptico, el tercero es el foramen de la arteria carótida interna, que es par; el cuarto se localiza en la parte anterior de la región ótica y el quinto, ubicado al final de la región ótica, es el foramen postótico.

En vista lateral (Fig. 21d) se observa que las cápsulas nasales se han desplazado a la región ventral. Atrás de las cápsulas se encuentra el foramen del canal preorbital. En la región orbital hay siete pares de forámenes, dos ubicados en posición dorsal: el foramen del nervio troclear y el foramen del nervio oculomotor; dos ubicados en posición medial: el foramen del canal

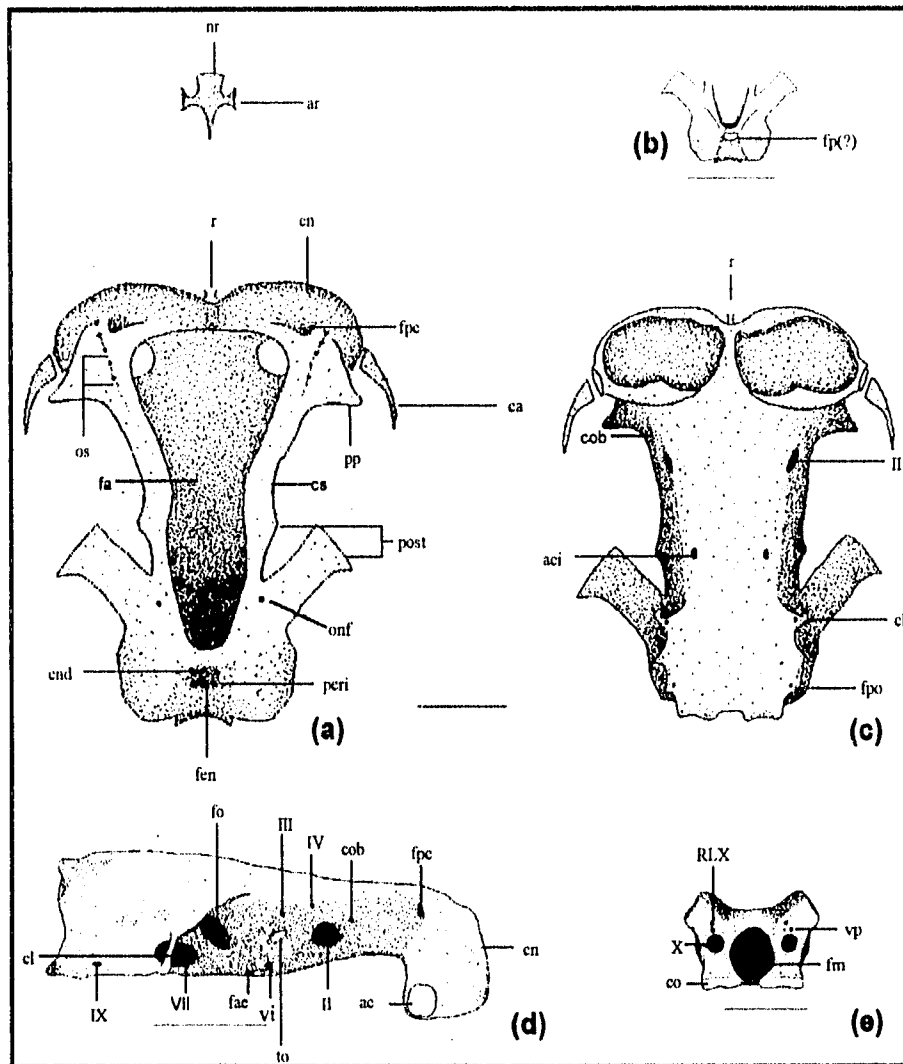


FIGURA 21. *Urotrygon asterias*. Neurocráneo: a. vista dorsal; b. vista dorsal mostrando fontanela posterior (?); c. vista ventral; d. vista lateral; e. vista occipital. ac, cóndilo anterorbital; aci, foramen de la arteria carótida Interna; ar, apéndice rostral; ca, cartílago anterorbital; cl, comisura lateral; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, foramen del canal orbitonasal; end, foramen endolinfático; fen, fosa endolinfática; fae, foramen de la arteria eferente espiracular; fm, foramen magnum; fo, fisura orbital; fp, fontanela posterior; fpc, foramen del canal preorbital; fpo, foramen postótico; nr, nodo rostral; onf, foramen para la rama ótica del nervio facial; os, forámenes oftálmicos superficiales; peri, foramen perilinfático; post, proceso postorbital; pp, proceso preorbitario; r, rostrum; to, tallo óptico; vi, foramen de la vena interorbital; vp, foramen de la vena cerebral posterior; II, foramen del nervio óptico; III, foramen del nervio oculomotor; IV, foramen del nervio troclear; VII, rama hiomandibular del nervio facial; IX, foramen del nervio glossofaríngeo; X, foramen del nervio vago; RLX, rama lateral del foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.

orbitonasal y el foramen del nervio óptico, atrás del cual se encuentran el tallo óptico; y dos ubicados en posición ventral: el foramen de la vena interorbital y el foramen de la arteria eferente espiracular. Adelante de las cápsulas óticas se observa en posición dorsal la fisura orbital y en posición ventral, el foramen de la rama hiomandibular del nervio facial. Finalmente, en la región ótica está el foramen del nervio glossofaríngeo.

En vista occipital (Fig. 21e), en la parte central está el foramen magnum y a cada lado de éste hay un foramen del nervio vago (X); arriba de cada uno de éstos se encuentra el foramen de la vena cerebral posterior y el foramen de la rama lateral del nervio vago.

#### ESQUELETO HIOBRANQUIAL

En el esqueleto hiobranquial (Fig. 22) se observa que la mandíbula superior (palatoc cuadrado) es considerablemente más pequeña que la mandíbula inferior (cartílago de Meckel), la cual es robusta. El hiomandibular es delgado; sin ceratohial. El basihial está dividido en dos elementos pares; no se observa ninguna barra cartilaginosa central. El par anterior es muy pequeño y tiene forma redonda, en tanto que el segundo, es más grande y tiene forma triangular; está en contacto con el primer hipobranquial, el cual a su vez se articula con el pseudohial (tercer arco branquial). El pseudohial se fusiona en la parte proximal con el primer ceratobranquial.

Al igual que en *U. concentricus*, los otros hipobranquiales se han fusionado con el basibranquial formando una lámina continua, orientada longitudinalmente, que termina en un proceso agudo; presenta una fontanela angosta en la parte anterior, que en organismos pequeños (L.T. = 221 mm) es muy reducida; la parte terminal de la lámina presenta dos constricciones, en la primera de éstas se articula el quinto ceratobranquial, el cual se une con la cara anteromedial del escapulacoracoides. Los ceratobranquiales primero, segundo, tercero y cuarto se articulan al basibranquial, arriba de las constricciones. Los ceratobranquiales cuarto y quinto se fusionan en la parte proximal. Con cuatro radios branquiales extraviscerales que salen del primero al cuarto ceratobranquiales, el último está más desarrollado que los otros tres.



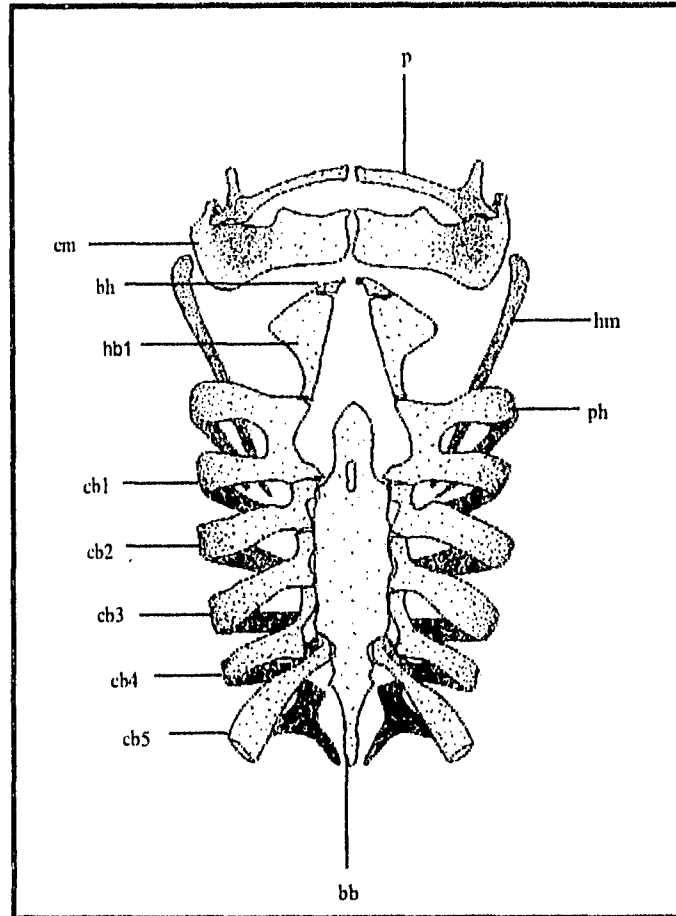


FIGURA 22. *Urotrygon asterias*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranchial; bh, basihiial; cb, ceratobranquial; cm, cartilago de Meckel; hb1, primer hipobranquial; hm, hiomandibular; p, palatocadrado; ph, pseudohial. Escala = 10 mm.

	<i>Urotrygon asterias</i> n = 9	<i>Urotrygon nana</i> n = 10
Longitud nasobasal (rango en mm)	24.0 - 39.0	10.0 - 29.0
Ancho del cráneo	75.1337 ± 3.8354	78.9274 ± 4.3886
Ancho interorbital	31.5981 ± 4.7797	30.8996 ± 13.5853
Long. de la fontanela anterior	71.8577 ± 1.4630	65.2517 ± 4.7123
Ancho de la fontanela anterior	38.7573 ± 5.3068	40.2122 ± 7.0176
Long. de la prefontanela	4.0757 ± 40.1233	4.9556 ± 23.6147
Ancho a través de las cáps. óticas	40.8660 ± 4.6213	46.3177 ± 10.0208
Ancho mayor de apertura nasal	30.9161 ± 9.4987	35.6592 ± 7.9026
Ancho internasal	3.6050 ± 32.236	2.5636 ± 36.1938
Ancho mínimo de la placa basal	28.0296 ± 5.7276	29.6846 ± 6.7047
Long. de la postfontanela	16.7332 ± 5.8859	19.8880 ± 17.5881
Long. de las cápsulas óticas	20.4811 ± 9.1828	26.0297 ± 11.8337
Ancho del apéndice rostral	7.6790 ± 16.7258	9.0748 ± 14.1043
Long. del apéndice rostral	14.2466 ± 15.3543	10.9480 ± 12.9015
Alt. del cráneo en las cáps. nasales	26.8690 ± 10.9917	22.8058 ± 15.0156
Alt. del cráneo en la reg. orbital	16.2505 ± 17.0498	17.7087 ± 15.5889
Ancho de las mandíbulas	82.3668 ± 5.5774	81.4500 ± 3.6962

TABLA 7. *Urotrygon asterias* y *Urotrygon nana*, valores promedio de las proporciones del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal (n = número de especímenes medidos).

Familia: Urolophidae  
*Urotrygon nana* Miyake y McEachran, 1988

### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 11)

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	SITIOS DE COLECCIÓN
10	72	239	San Blas, Nay.

### DESCRIPCIÓN GENERAL

Disco semicircular de 1.0 a 1.3 tan ancho como largo; con las esquinas de los márgenes externos redondeadas. Cola aproximadamente el 51% de la longitud total; sin aletas dorsales; aleta caudal moderadamente desarrollada. Aletas pectorales con 62 a 64 radios, pélvicas con 15-18 radios. Superficie superior del disco lisa; con una espina aserrada en la cola (Foto 9).

Color: Superficie dorsal gris; superficie ventral blanquecina.

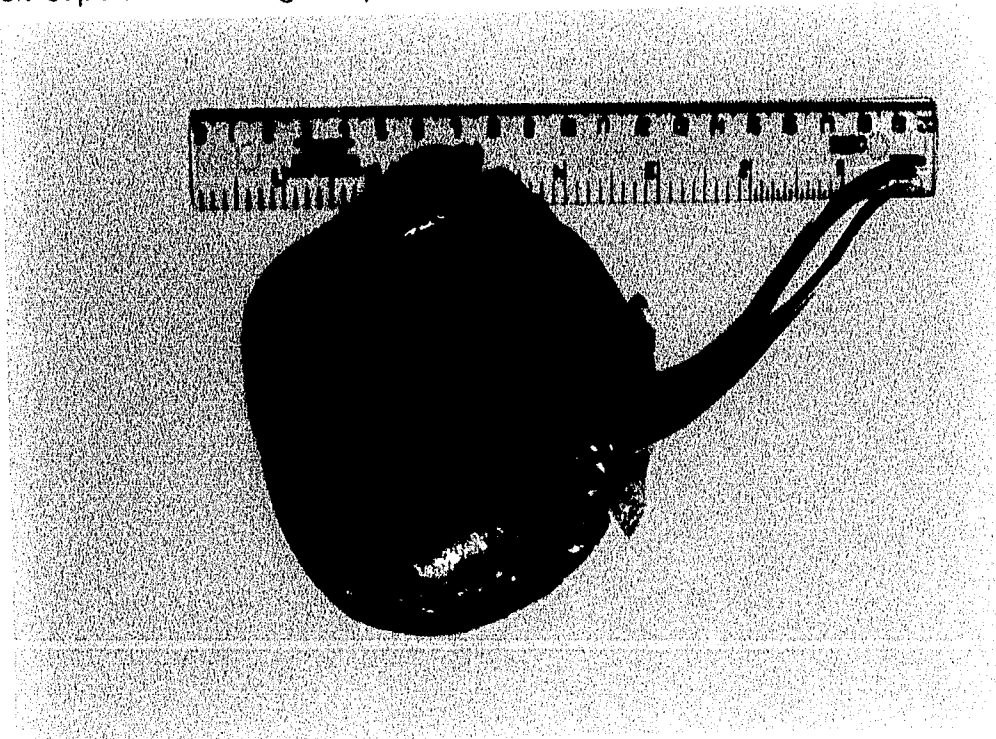


Foto 9. *Urotrygon nana* (organismo fijado en formaldehído).

Distribución: *Urotrygon nana* se distribuye desde las costas del norte de Nayarit hasta el Golfo de Nicoya en Costa Rica (Miyake y McEachran, 1988).

### NEUROCRÁNEO

El neurocráneo carece de cartílago rostral, aunque al igual que los dasiátidos presenta un apéndice rostral con dos forámenes en la punta. Las cápsulas nasales se expanden lateralmente articulándose con el cartílago anteorbitario, el cual a su vez se articula con la cintura pectoral en el protopterigio diez (P10). Los procesos preorbitales se localizan arriba de las cápsulas nasales y no sobresalen del cráneo. Donde terminan éstos, hacia la región media existen dos grandes forámenes que corresponden al canal preorbital, éste se continua hacia la parte lateral del cráneo. Los procesos postorbitales están formados por dos proyecciones: la primera está muy reducida y tiene forma redondeada, en tanto que la segunda tiene forma de lámina cuadrada, delgada que sobresale del cráneo (Fig. 23a). En la cresta supraorbital hay dos pares de forámenes oftálmicos superficiales. La fontanela anterior es grande y ocupa en promedio el 65.2% de la longitud nasobasal (Tabla 7); no hay fontanela posterior, aunque un organismo (L.T. = 72mm) presentó un orificio adelante de la fosa endolinfática, similar al de *U. asterias* (Fig. 23b).

En la región ótica, las cápsulas óticas son abombadas y constituyen en promedio el 26% de la longitud nasobasal, entre éstas hay una depresión: la fosa endolinfática. Dentro de la fosa se observa un par de forámenes endolinfáticos y un par de forámenes perilinfáticos.

En vista ventral no se observa un rostrum vestigial en todos los organismos. En la región orbital en la línea media está el foramen de la arteria carótida interna, que es impar. Adicionalmente, presenta tres pares más de forámenes: el primero en la parte anteromedial de las cápsulas nasales; el segundo, el canal orbitonasal se localiza en la parte posterior de las cápsulas nasales y, el tercero está en la parte posterior de la región orbital es el foramen de la arteria eferente espiracular (Fig. 23c). Además, presenta dos procesos laterales en la parte anterior de la región ótica, la comisura lateral, atrás de la cual se articula el hlomandibular.

En vista lateral se observa que las cápsulas nasales están en posición dorsal, disminuyendo la altura del cráneo en la región orbital. En la parte posterodorsal de las cápsulas nasales está el foramen del canal preorbital (Fig. 23d).

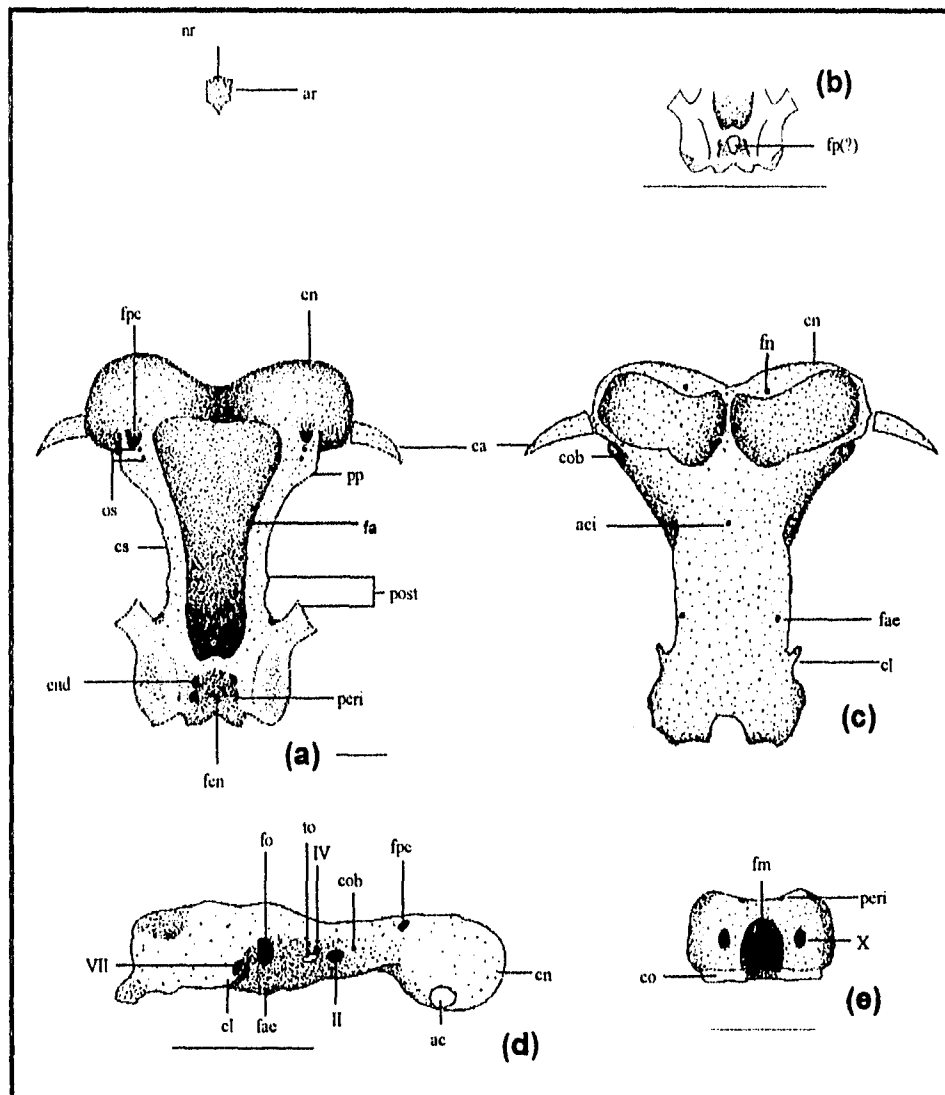


FIGURA 23. *Urotrygon nana*. Neurocráneo: a. vista dorsal, b. vista dorsal mostrando fontanela posterior (?); c. vista ventral; d. vista lateral; e. vista occipital. ac, cóndilo anterorbital; aci, foramen de la arteria carótida interna; ar, apéndice rostral; ca, cartilago anterorbital; cl, comisura lateral; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, foramen del canal orbitonasal; cs, cresta supraorbital; end, foramen endolinfático; fa, fontanela anterior; fae, foramen de la arteria eferente espiracular; fen, fosa endolinfática; fm, foramen magnum; fn, foramen nasal; fisura orbital; fp, fontanela posterior; fpc, foramen del canal preorbital; nr, nodo rostral; peri, foramen perilinfático; post, proceso postorbital; pp, proceso preorbitario; to, tallo óptico; II, foramen del nervio óptico; IV, foramen del nervio troclear; VII, rama hiomandibular del nervio facial; X, foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.

Después, en la región orbital, hay tres pares de forámenes, el primero, de adelante hacia atrás, es el foramen del canal orbitonasal, en seguida está el foramen del nervio óptico y el tercero, localizado arriba del tallo óptico, es el foramen del nervio troclear; ubicado en posición ventral, está el foramen de la arteria aferente espiracular. Donde comienzan las cápsulas óticas, en posición dorsal está la fisura orbital y en posición ventral la rama hiomandibular del foramen del nervio facial.

En vista occipital (Fig. 23e) se observa el foramen magnum, a los lados de éste hay un par de orificios que corresponden al foramen del nervio vago.

#### ESQUELETO HIOBRANQUIAL

Esqueleto hiobranquial con mandíbulas robustas; la superior (palatocadrado) es más pequeña que la inferior (cartílago de Meckel). El hiomandibular, delgado, se articula a nivel de las cápsulas óticas del neurocráneo. Sin ceratohial, ni basihial. El primer hipobranquial está constituido por dos elementos laterales separados, cada uno de los cuales se articula con el pseudohial (tercer arco branquial); este último se fusiona con el primer ceratobranquial en la parte proximal (Fig. 24a). Los hipobranquiales se han fusionado al basibranquial formando una lámina continua, orientada longitudinalmente, que se prolonga en un proceso agudo.

El basibranquial varía dependiendo del tamaño del organismo. En un espécimen con L.T. de 72 mm se diferenciaron bien tres pares de hiobranquiales, que corresponden al segundo, tercero y cuarto (Fig. 24b). El primero es más delgado y agudo que los otros dos. En este organismo el orificio del basibranquial es relativamente grande. En las especies que midieron entre 89 y 101 mm de longitud total, los hipobranquiales son menos evidentes y el orificio es más pequeño (Fig. 24c). En organismos más grandes (mayores de 175 mm de longitud total), el basibranquial se observa como una lámina continua y no se diferencian los hipobranquiales (Fig. 24a). El orificio es relativamente grande. A esta lámina se articulan los cinco ceratobranquiales, de los cuales, el último se une con la cara anteromedial del escapulacoracoides de la cintura escapular. En los ceratobranquiales segundo, tercero y cuarto se observan tres pares de procesos que corresponden a los radios extraviscerales. El primero está reducido y el tercero está muy desarrollado. Los ceratobranquiales cuarto y quinto presentan un punto en el cual se fusionan.

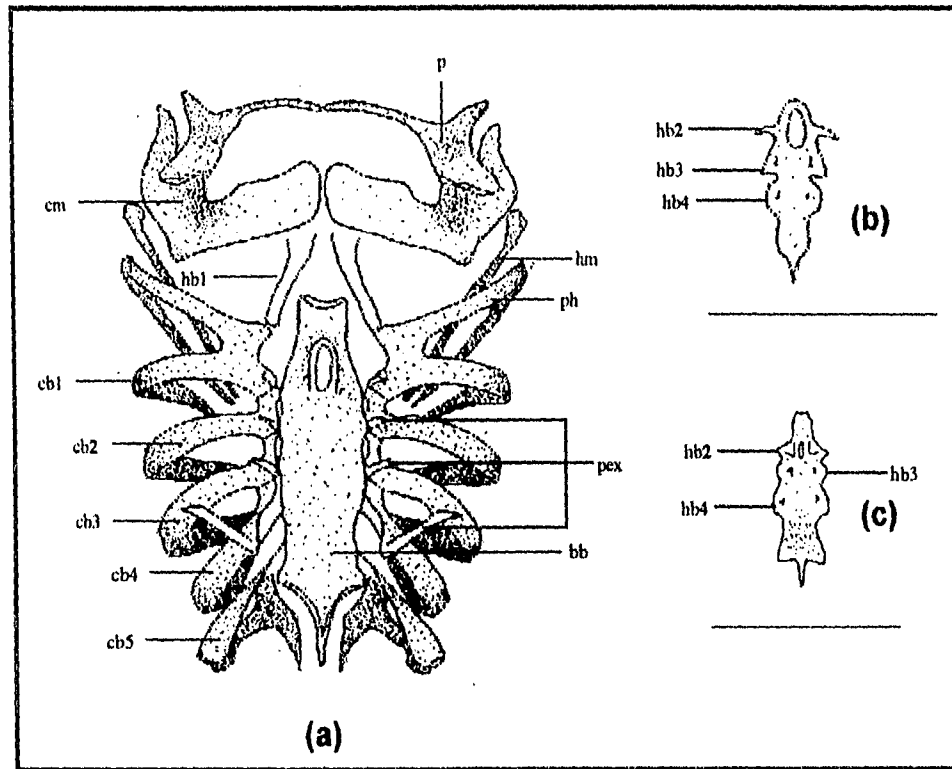


FIGURA 24. *Urotrygon nana*. a. Esqueleto hiobranquial; b. basibranchial de un organismo con L.T. = 72 mm; c. basibranchial de organismos con L.T. de 89 a 101 mm. Las flechas indican los hiobranquiales. bb, basibranchial; cb, ceratobranquial; cm, cartilago de Meckel; hb1, primer hipobranquial; hb2, segundo hipobranquial; hb3, tercer hipobranquial; hb4, cuarto hipobranquial; hm, hiomandibular; p, palatocadrado; pex, procesos extraviscerales; ph, pseudohial. Escala = 10 mm.

Superfamilia: Myliobatoidea  
 Familia: Gymnuridae  
*Gymnura marmorata* (Cooper) 1863

#### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 12)

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	SITOS DE COLECTA
5	144	298	San Blas, Nay., Mazatlán, Sin.

#### DESCRIPCIÓN GENERAL

Disco rómbico al menos de 1.6 a 1.8 veces tan ancho como largo. Hocico obtuso, con un ángulo de 110 a 125 grados. Aletas pectorales continuas a ambos lados de la cabeza. Cola bastante delgada, más corta que el disco, y constituye en promedio el 29.5% de la longitud total; cola sin espina aserrada, con un pliegue dérmico muy notable en la superficie dorsal y uno más débil en la ventral; sin aletas dorsales ni caudal. Aletas pectorales con 120 radios, pélvicas con 15. Superficie superior del disco desnuda (Foto 10).



FOTO 10. *Gymnura marmorata*



Color: Superficie dorsal verde olivo, con pequeñas manchas amarillentas; cola con bandas blancas; superficie ventral blanquecina.

Distribución: *Gymnura marmorata* se distribuye desde San Diego y costas del Golfo de California hasta Perú.

### NEUROCRÁNEO

El neurocráneo de *G. marmorata* carece de cartílago rostral, sin embargo en la parte anteromedial, en donde se unen las aletas pectorales, se observa la presencia de un apéndice rostral en el cual hay tres pares de forámenes, de los cuales el que se ubica más anteriormente es el mayor. Las cápsulas nasales, se desplazan hacia la región ventral, se expanden a los lados, articulándose con el cartílago anterorbitario, el cual a su vez se articula con la cintura pectoral a nivel del protopteriglio 9 (P9). El proceso preorbital está desarrollado al igual que el postorbital. A ambos lados de los procesos preorbitales se localizan los forámenes del canal preorbital (Fig. 25a). En la cresta supraorbital hay tres forámenes oftálmicos superficiales a ambos lados de la fontanela anterior; ésta es muy grande, siendo aproximadamente el 60.5% de la longitud nasobasal (Tabla 8); no presentan fontanela posterior. Los procesos postorbitales tienen dos proyecciones, la primera está muy desarrollada y tiene forma triangular; la segunda tiene forma de lámina y es muy delgada. En donde terminan los procesos postorbitales se observa un par de forámenes de la rama óptica del nervio facial.

En vista ventral, se observa un rostrum vestigial que sale de la parte ventromedial del neurocráneo. En la región orbital hay dos pares de forámenes: el primer par corresponde al foramen de la arteria eferente espiracular y el segundo al foramen de la arteria carotida interna. Existen, además, dos pares de forámenes: el primero se localiza abajo de las cápsulas nasales: el canal orbitonasal, y el segundo está en la parte media justo en donde terminan las cápsulas óticas (Fig. 25b).

En vista lateral (Fig. 25c) se observa que las cápsulas nasales se han desplazado a la región ventral, pero debido a que los procesos postorbitarios son delgados, no incrementan la altura del neurocráneo en esa zona. Atrás de las cápsulas nasales se observa el foramen de la vena cerebral anterior. En la región orbital hay cuatro pares de forámenes, de los cuales los dos que se ubican en posición dorsal corresponden al foramen del nervio troclear y el foramen del nervio oculomotor; los otros dos se encuentran en la parte media

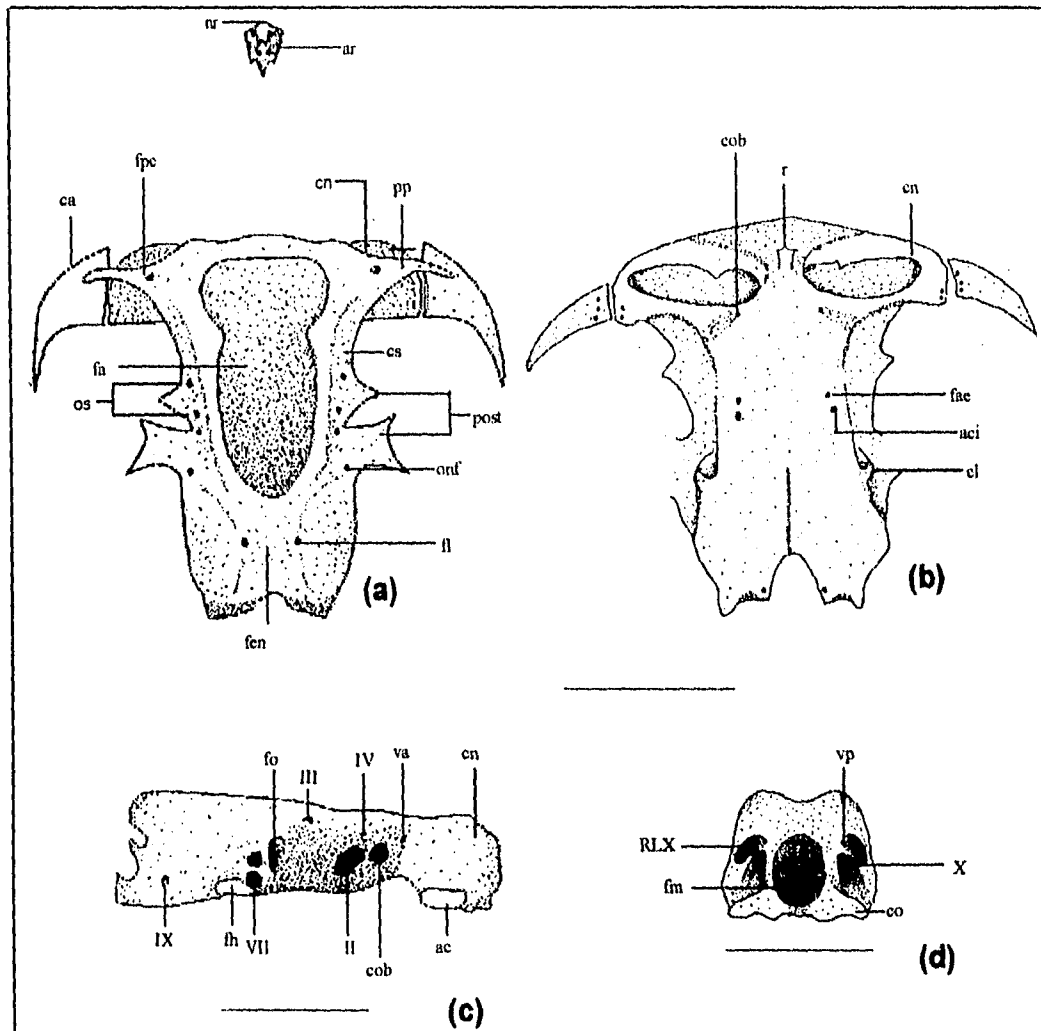


FIGURA 25. *Gymnura marmorata*. Neurocráneo: a. vista dorsal; b. vista lateral; c. vista occipital; d. vista ventral. ac, cartilago anterorbital; aci, foramen de la arteria carótida interna; ar, apéndice rostral; ca, cartilago anterorbital; cl, comisura lateral; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, foramen del canal orbitonasal; cs, cresta supraorbital; fa, fontanela anterior; fae, foramen de la arteria eferente espiracular; fen, fosa endolinfática; f, faceta hiomandibular; fl, foramen linfático; fm, foramen magnum; fo, fisura orbital; fpc, foramen del canal preorbital; nr, nodo rostral; onf, foramen de la rama ótica del nervio facial; os, forámenes oftálmicos superficiales; post, proceso postorbital; r, rostrum; va, foramen de la vena cerebral anterior; vp, foramen de la vena cerebral posterior; II, foramen del nervio óptico; III, foramen del nervio oculomotor; IV, foramen del nervio troclear; VII, rama hiomandibular del nervio facial; IX, foramen del nervio glosotaringeo; X, foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.

y son el canal orbitonasal y el foramen del nervio óptico. En la parte posterior de la región orbital, ubicada en posición medial, está la fisura orbital y atrás de ésta se encuentra el foramen de la rama hiomandibular del nervio facial. En la parte posterior de las cápsulas óticas se observa el foramen del nervio glossofaríngeo.

En vista occipital (Fig. 25d) se observa el foramen magnum, a ambos lados de éste se encuentran tres pares de forámenes: el que se ubica dorsalmente corresponde al foramen de la rama lateral del nervio vago, junto a éste, en posición más medial está el foramen de la vena cerebral posterior y el que se ubica en posición ventral es el foramen del nervio vago.

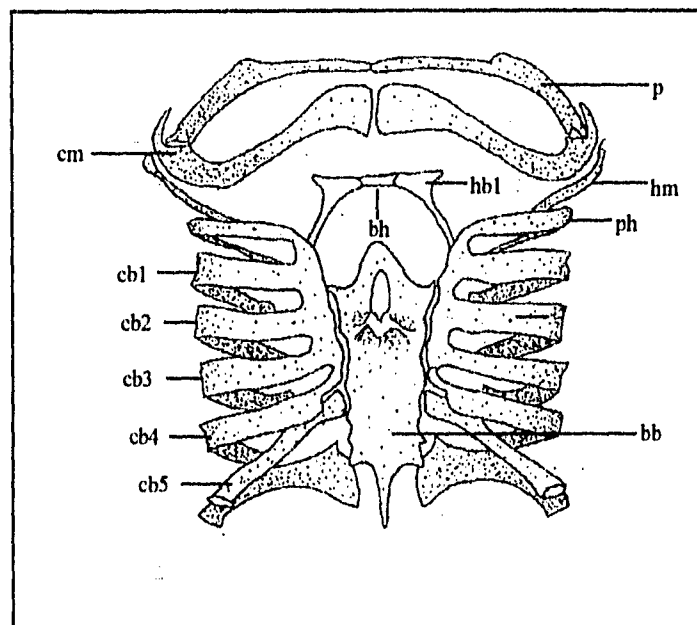


FIGURA 26. *Gymnura marmorata*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranquial; bh, basihiel; cb, ceratobranquial; cm, cartílago de Meckel; hb1, primer hipobranquial; hm, hiomandibular; p, palatocuadrado. Escala = 10 mm.

#### ESQUELETO HIOBRANQUIAL

Esqueleto hiobranquial con mandíbulas delgadas, sobre todo la superior (palatocuadrado). Hiomandibular delgado, articulado con el neurocráneo a nivel de las cápsulas óticas. Ceratohial ausente. El basihiel es una barra cartilaginosa horizontal a la cual se articulan el primer par de hipobranquiales, los cuales están en contacto con el pseudohiel y el primer ceratobranquial; estos últimos dos se fusionan en la parte proximal, al igual que los ceratobranquiales segundo, tercero y cuarto. Los ceratobranquiales cuarto y

quinto se fusionan de manera parcial en la parte proximal. El basibranquial presenta un orificio en la parte anterior y se prolonga posteriormente en un proceso agudo, los cinco ceratobranquiales se articulan en esta zona (Fig. 26). La cintura escapular se articula con el quinto ceratobranquial, éste no presenta láminas branquiales.

	<i>Gymnura micrura</i>	<i>Gymnura marmorata</i>
Longitud nasobasal (rango en mm)	23.5 - 42.2	20.3 - 66.0
Anchura del cráneo	89.0972 ± 3.1288	85.6024 ± 3.7672
Anchura interorbital	47.8825 ± 5.3516	49.5346 ± 4.7143
Long. de la fontanela anterior	60.5477 ± 4.0882	55.8405 ± 7.3278
Anchura de la fontanela anterior	32.2987 ± 5.8228	32.9377 ± 6.7270
Long. de la prefontanela	3.3830 ± 8.6851	8.8348 ± 30.6120
Anchura a través de las cáps. óticas	49.8290 ± 8.9736	50.9492 ± 3.8222
Anchura mayor de apertura nasal	36.8537 ± 5.0112	34.3906 ± 5.5990
Anchura internasal	8.0727 ± 20.9030	6.2086 ± 45.5663
Anchura mínimo de la placa basal	34.8870 ± 3.4664	32.7950 ± 7.5911
Long. de la postfontanela	26.7137 ± 3.5153	27.8502 ± 8.2243
Long. de las cápsulas óticas	32.1450 ± 8.8172	30.5762 ± 9.5474
Anchura del apéndice rostral	10.5976 ± 17.1710	7.4207 ± 14.6738
Long. del apéndice rostral	15.6233 ± 16.1218	12.4260 ± 7.6633
Alt. del cráneo ( cáps. nasales)	20.1067 ± 11.1422	18.0226 ± 8.3695
Alt. del cráneo (reg. orbital)	17.1080 ± 19.7919	17.2260 ± 15.5997
Anchura de las mandíbulas	124.0985 ± 6.8924	126.3232 ± 4.8580

TABLA 8. *Gymnura micrura* y *Gymnura marmorata*, valores promedio de las proporciones del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal (n = número de especímenes medidos).

Familia: Gymnuridae  
*Gymnura micrura* (Bloch y Schneider) 1801

### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 13)

ESTO TESIS NO DEBE  
 SALIR DE LA BIBLIOTECA

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	SITIOS DE COLECTA
11	123	439	Tuxpam y Alvarado, Ver.

### DESCRIPCIÓN GENERAL

Disco rómbico, de 1.2 a 1.5 veces tan ancho como largo. Hocico obtuso, con un ángulo de 100 a 120 grados. Aletas pectorales continuas a ambos lados de la cabeza. Cola delgada, sin espina aserrada, constituye en promedio el 28% de la longitud total, con un pliegue dérmico poco notable; sin aletas dorsales ni caudal. Aletas pectorales de 120 a 130 radios, pélvicas de 17 a 19. Superficie dorsal del disco lisa (Foto 11).

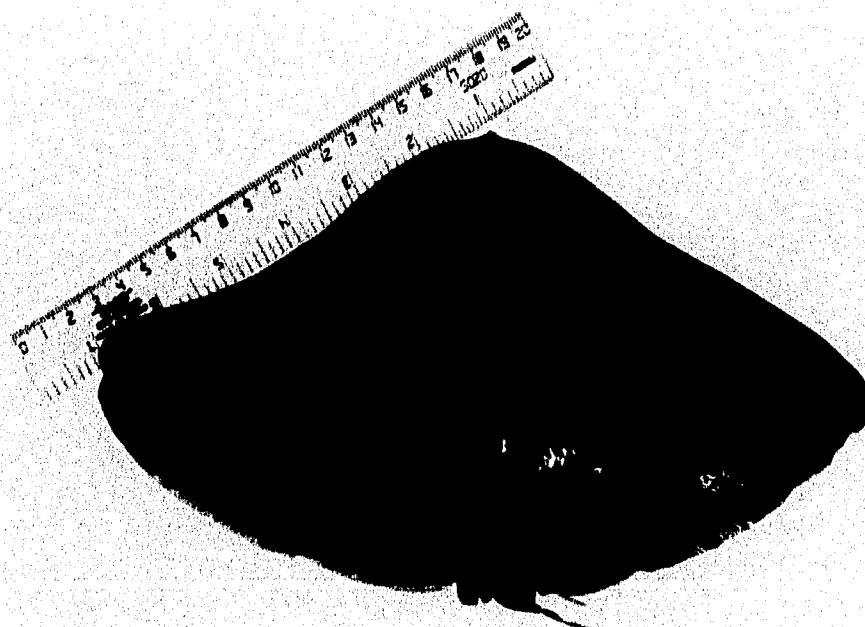


Foto 11. *Gymnura micrura* (organismo fijado en formaldehído).

Color: Superficie dorsal café, cola con manchas blancas; superficie ventral blanquecina.

Distribución: *Gymnura micrura* se distribuye desde San Diego y costas del Golfo de California hasta Perú (S. I. C., 1976).

### NEUROCRÁNEO

El neurocráneo de *G. micrura* presenta un cartílago rostral vestigial, el cual solo se observó en muy pocos organismos debido a la fragilidad del mismo, sin embargo en la parte anteromedial, donde se unen las aletas pectorales se observa la presencia de un apéndice rostral. Las cápsulas olfatorias, expandidas ventrolateralmente, se articulan con el cartílago anterorbitario, el cual a su vez se articula a la cintura pectoral por medio del protoptergio 7 (P7). Los procesos preorbital y postorbital están muy desarrollados. Los preorbitales son ligeramente más robustos que en *G. marmorata*. En la cresta supraorbital hay 7 forámenes oftálmicos superficiales a ambos lados de la fontanela anterior, la cual es muy grande constituyendo en promedio el 55.8% de la longitud nasobasal del cráneo; presenta además un par de forámenes de la rama ótica del nervio facial localizada justo en donde terminan los procesos postorbitales; no hay fontanela posterior (Fig. 27a). Los procesos postorbitales tienen dos proyecciones sumamente desarrolladas. La primera tiene forma triangular y se localiza en la región orbital en tanto que la segunda tiene forma de lámina cuadrada muy delgada.

En la región ótica se observa la presencia de un par de forámenes endolinfáticos; las cápsulas óticas están muy desarrolladas y constituyen en promedio el 30.5% de la longitud nasobasal (Tabla 8).

En vista ventral, en la placa basal se observan dos pares de forámenes en la región óptica, el primer par corresponde al foramen de la arteria eferente espiracular y el segundo al foramen de la arteria carotida interna, que es par (Fig. 27b).

En vista lateral se observa que la altura del cráneo es más o menos homogénea a todo lo largo, con excepción de la zona que está entre las cápsulas nasales y la región orbital en donde disminuye la altura. Atrás de las cápsulas nasales está el foramen de la vena cerebral anterior y abajo de éste se encuentra el canal orbitonasal. En la región orbital hay tres pares de forámenes: el primero que es el mayor corresponde al foramen del nervio óptico; atrás, en parte dorsal está el foramen del nervio oculomotor y hacia la

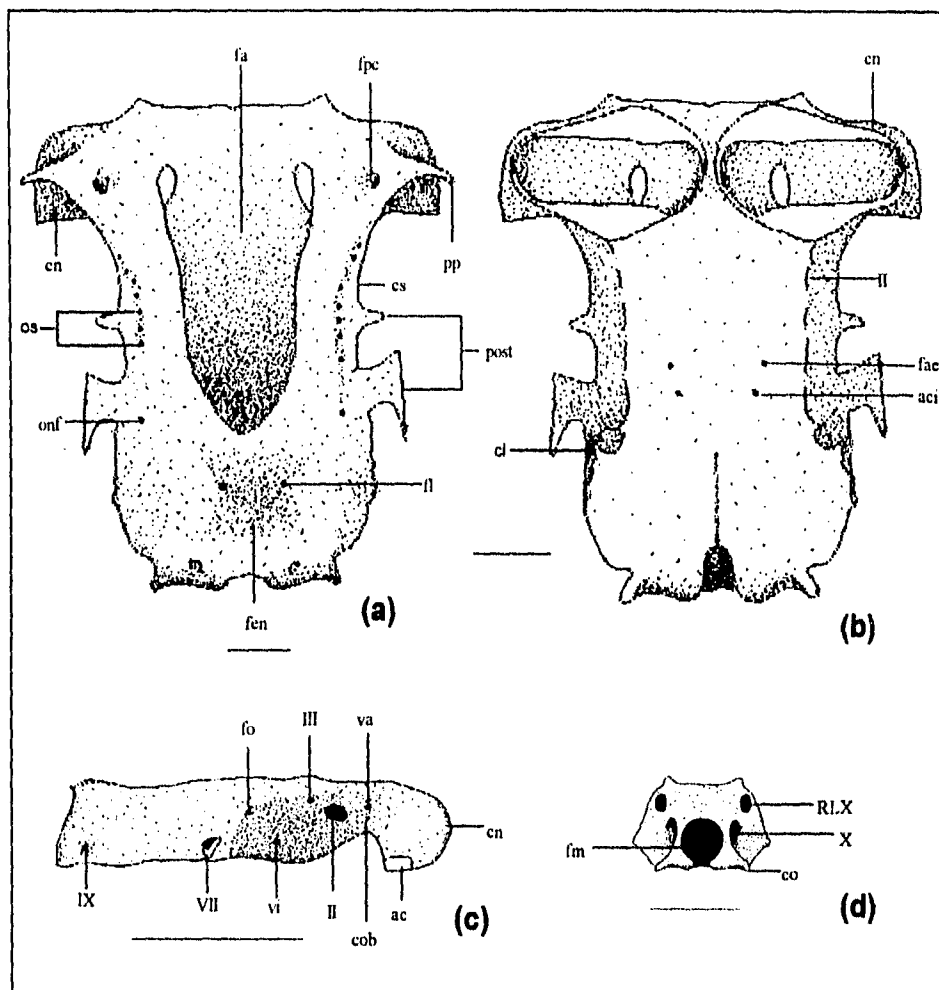


FIGURA 27. *Gymnura micrura*. Neurocráneo: a. vista dorsal; b. vista ventral; c. vista lateral; d. vista occipital. ac, cóndilo anterorbital; aci, foramen de la arteria carótida interna; cl, comisura lateral; cs, cresta supraorbital; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, canal orbitonasal; fa, fontanela anterior; fae, foramen de la arteria eferente espiracular; fen, fosa endolinfática; fm, foramen magnum; fo, fisura orbital; fpc, foramen del canal preorbital; fl, foramen linfático; onf, foramen para la rama ótica del nervio facial; os, forámenes offálmicos superficiales; post, proceso postorbital; pp, proceso preorbitario; va, foramen de la vena cerebral anterior; vi, foramen de la vena interorbital; II, foramen del nervio óptico; III, foramen del nervio oculomotor; VII, rama hiomandibular del nervio facial; IX, foramen del nervio glossofaríngeo; X, foramen del nervio vago; RLX, rama lateral del foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.

parte ventral está el foramen de la vena interorbital. Adelante de las cápsulas óticas se encuentra la fisura orbital en la parte dorsal y el foramen de la rama hiomandibular del nervio facial en la parte ventral. Al final de las cápsulas óticas se observa el foramen del nervio glossofaríngeo (Fig. 27c).

En vista occipital se observa el foramen magnum, a ambos lados de éste se encuentran dos pares de forámenes: el que se ubica dorsalmente corresponde a la rama lateral del foramen del nervio vago y el que se ubica en posición ventral es el foramen del nervio vago (Fig. 27d).

#### ESQUELETO HIOBRANQUIAL

Esqueleto hiobranquial con mandíbulas muy anchas y delgadas, particularmente la superior (palatocadrado). Hiomandibular delgado, articulado con el neurocráneo a nivel de las cápsulas óticas. Ceratohial ausente. El basihiial esta formado por una barra cartilaginosa impar, la cual está unida en ambos lados con el primer par de hiobranquiales, que se articulan a su vez con el pseudohiial (Fig. 28). Este último se fusiona en la parte proximal, con el primer ceratobranquial. También los ceratobranquiales segundo, tercero y cuarto están fusionados en su parte proximal. El basibranquial se ha fusionado con los hipobranquiales, formando una lámina relativamente ancha, que se prolongan hacia la parte posterior y termina en un proceso espinoso, el cual casi no se observó en ningún organismo debido a que es una estructura sumamente delgada; hacia la parte anterior del basibranquial se observa un orificio. El quinto ceratobranquial se articula con la cara anteromedial del escapulacoracoides de la cintura escapular y no presenta láminas branquiales. Los ceratobranquiales cuarto y quinto se fusionan parcialmente en su parte proximal.



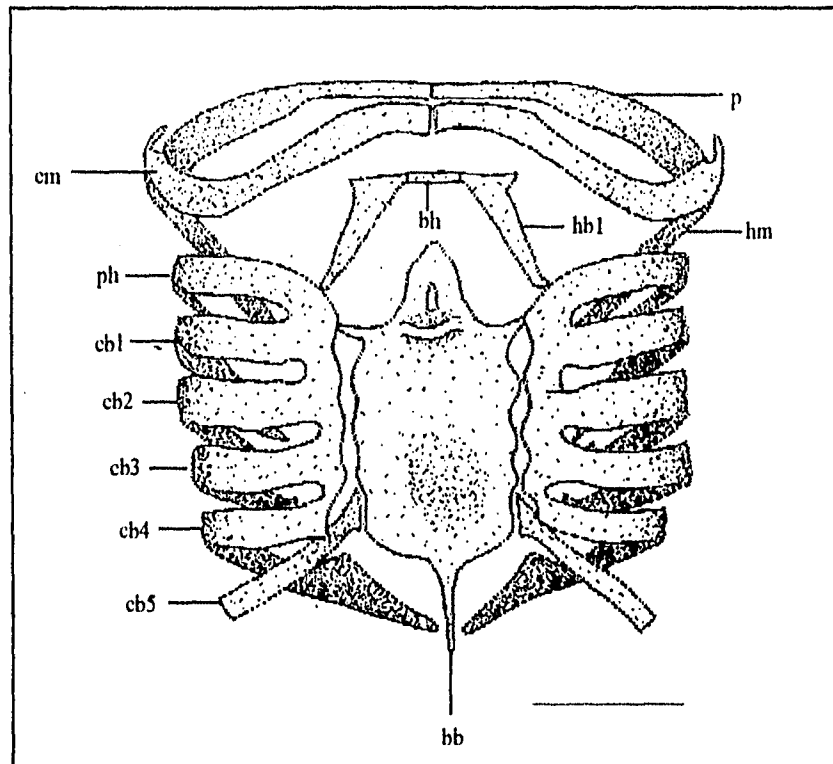


FIGURA 28. *Gymnura micrura*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranquial; bh, basihial; cb, ceratobranquial; cm, cartilago de Meckel; hb1 primer hipobranquial; hm, hiomandibular; p, palatocadrado; ph, pseudohial. Escala = 10 mm.

Familia: Myliobatidae  
*Aetobatus narinari* (Euphrasen) 1790

#### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 14)

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	SITOS DE COLECCIÓN
7	1214	1675	Tuxpam y Alvarado, Ver.

#### DESCRIPCIÓN GENERAL

Disco rómbico, de 1.7 a 2.0 veces tan ancho como largo; cabeza conspicuamente marcada del disco; el hocico se proyecta formando un lóbulo rostral aplanado, con 15 radios de cada lado. Ojos y espiráculos a los lados de la cabeza; sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola, localizada adelante de la espina aserrada. La cola delgada se diferencia claramente del cuerpo y constituye en promedio del 75 al 80% de la longitud total. Aletas pectorales con aproximadamente 108 radios y pélvicas con 22. Piel desnuda (Foto 12).

Color: Superficie dorsal verde olivo, con manchas redondeadas o elípticas blanquecinas o amarillas; superficie ventral blanquecina.

Distribución: *Aetobatus narinari* se distribuye en el Atlántico desde Carolina del Norte hasta Brasil y, en el Pacífico desde las costas del Golfo de California hasta Panamá, incluyendo las Islas Galápagos (Bigelow y Schroeder, 1953; S. I. C., 1976).

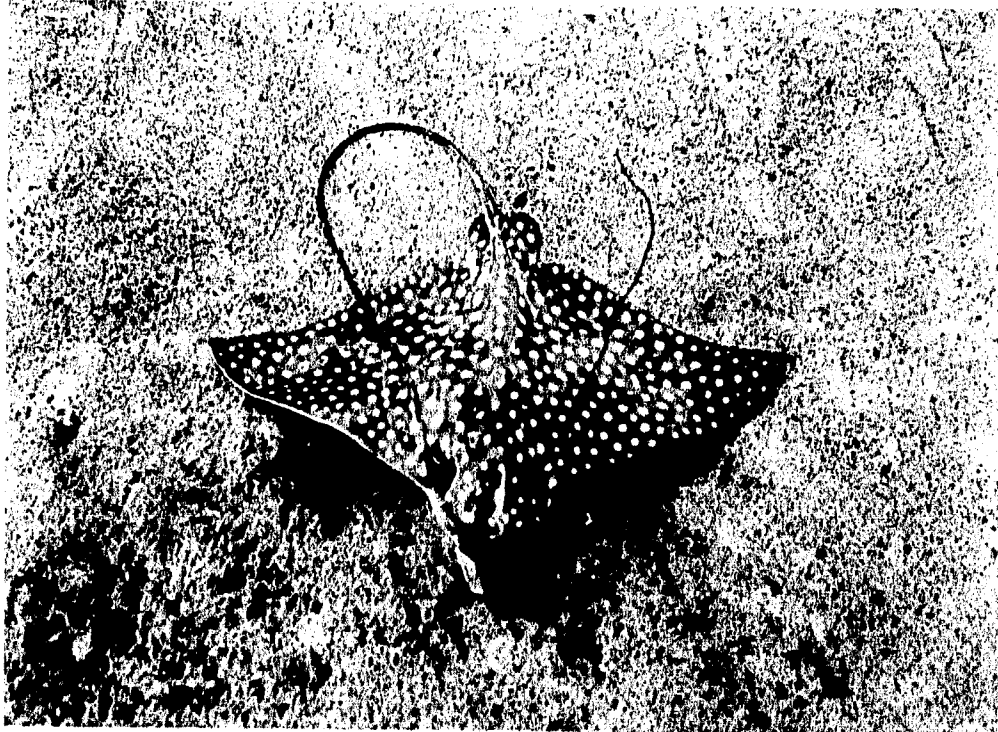


FOTO 12. *Aetobatus narinari*.

### NEUROCRÁNEO

Neurocráneo sin cartílago ni apéndice rostral. En vista dorsal (Fig. 29a) sólo se observa una pequeña parte de las cápsulas nasales, ya que se han desplazado completamente a la región ventral, debajo de la región orbital. En la parte anterior del neurocráneo está el foramen del canal preorbital. La región orbital es la parte más anterior del cráneo y es una zona ancha. Las dos proyecciones del proceso postorbitario se han fusionado y, por lo tanto, esta estructura es de tamaño considerable. A lo largo de la cresta supraorbital se observan 23 pares de forámenes oftálmicos superficiales; existe, además, un par más grande localizado en la parte anterior de los procesos postorbitarios. La fontanela anterior ocupa gran parte del cráneo y constituye en promedio el 67.5% de la longitud nasobasal (Tabla 9).

Al inicio de la región ótica se observan los forámenes para la rama ótica del nervio facial. Las cápsulas óticas corresponden al 22% de la longitud nasobasal, en medio de éstas se encuentran los forámenes endolinfáticos y los perilinfáticos. El hiomandibular se articula en la parte mediolateral de las cápsulas óticas.

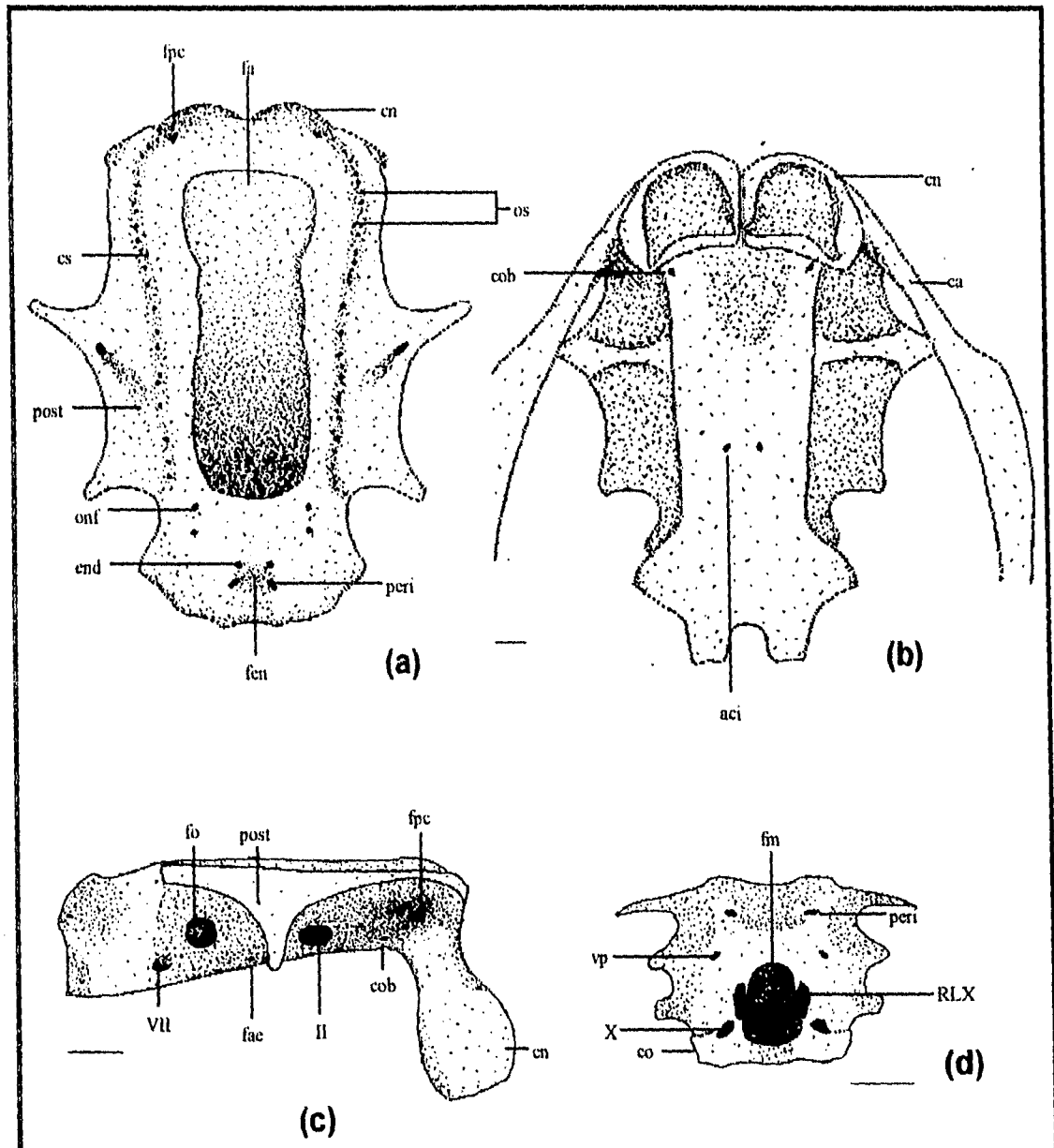


FIGURA 29. *Aetobatus narinari*. Neurocráneo: a. vista dorsal; b. vista ventral; c. vista lateral; d. vista occipital. aci, foramen de la arteria carótida interna; ca, cartilago anterior; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, canal orbitonasal; cs, cresta supraorbital; end, foramen endolinfático; fa, fontanela anterior; fae, foramen de la arteria eferente espiracular; fen, fosa endolinfática; fm, foramen magnum; fo, fisura orbital; fpc, foramen del canal preorbital; onf, foramen para la rama ótica del nervio facial; os, forámenes oftálmicos superficiales; peri, foramen perilinfático; post, proceso postorbital; vp, foramen de la vena cerebral posterior; II, foramen del nervio óptico; VII, rama hiomandibular del nervio facial; X, foramen del nervio vago; RLX, rama lateral del foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.

En vista ventral (Fig. 29b), en la parte anterior del neurocráneo, se observan las cápsulas nasales, estas al encontrarse abajo de la región orbital incrementan la altura del cráneo. Las aperturas nasales están muy próximas, dado que el espacio internasal casi ha desaparecido (1.0% de la longitud nasobasal). Los cartílagos anterorbitarios que se articulan con las cápsulas nasales son muy largos y se han fusionado con el protopterigio de la cintura escapular, observándose como una estructura continua.

En la parte superior de las cápsulas nasales, hacia los lados hay un par de forámenes del canal preorbital, otro par se localiza en la parte media del neurocráneo y corresponde al foramen de la arteria carotida interna, que es par. Por otro lado se observa que la parte central de los procesos postorbitarios se proyectan en su parte media en una estructura con forma de barra.

En vista lateral (Fig. 29c) se observan las cápsulas nasales desplazadas completamente hacia la región ventral. De adelante hacia atrás se observan seis pares de forámenes a cada lado del neurocráneo. El primero es el foramen del canal preorbital, el cual viene desde la región anterior; el segundo, ubicado ventralmente, es el canal orbitonasal, el tercero en posición ventral es el foramen del nervio óptico, hacia atrás se encuentra el foramen de la arteria eferente espiracular; el quinto corresponde al foramen de la rama hiomandibular del nervio facial. Adelante de este, ubicado en posición más dorsal se encuentra la fisura orbital.

En vista occipital (Fig. 29d) se observa el foramen magnum y hacia los lados, ubicados en posición dorsal existen dos pares de forámenes, el primero en posición dorsal corresponde al foramen de la rama lateral del nervio vago y el segundo, ubicado a los lados del foramen magnum pertenece al nervio vago. En la parte dorsal se encuentra el foramen de la vena cerebral posterior.

### ESQUELETO HIOPRANQUIAL

El esqueleto hiobranquial está formado por un par de mandíbulas muy robustas, que están fusionadas a nivel de la sínfisis mandibular; la inferior, que es de mayor tamaño, se proyecta hacia adelante, formando los llamados procesos alares, los cuales se bifurcan en la región media (Fig. 30). Estos procesos abarcan el 38.78% del cartílago de Meckel. No se observa ni el basihial ni el primer hipobranquial. El hiomandibular se articula en la parte anterior de la región ótica, justo donde terminan los procesos postorbitales. En la parte anterior se articula arriba de la mandíbula inferior y se extiende hasta el protoptergio. Al desaparecer el hiobranquial, el pseudohial se fusiona únicamente con el primer ceratobranquial; los otros cuatro ceratobranquiales se articulan con el basibranquial, y el último también se articula con el escapulacoracoides en su parte inferior. Los ceratobranquiales cuarto y quinto se fusionan parcialmente en la parte proximal. El basibranquial es una lámina corta, cuya parte posterior se divide en tres procesos, de los cuales, el central es agudo.

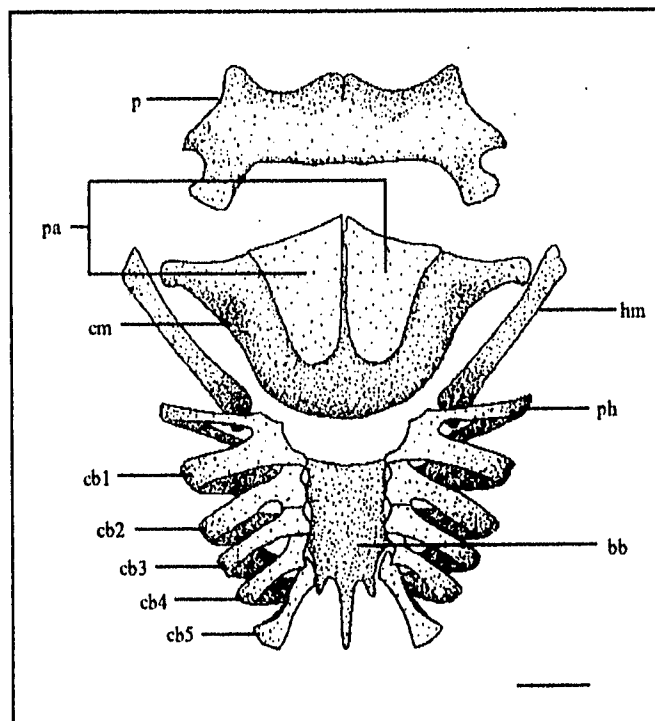


FIGURA 30. *Aetobatus narinari*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranquial; cb, ceratobranquial; cm, cartílago de Meckel; hm, hiomandibular; p, palatocadrado; pa, procesos alares; ph, pseudohial. Escala = 10 mm.

	<i>Aetobatus narinari</i> n = 7	<i>Rhinoptera bonasus</i> n = 4
Longitud nasobasal (rango en mm)	74.0 - 105.0	62.1 - 178.0
Anchura del cráneo	57.9754 ± 6.7871	59.7860 ± 4.9034
Anchura interorbital	62.3104 ± 6.9843	55.9162 ± 9.1062
Long. de la fontanela anterior	67.5400 ± 5.1416	64.2765 ± 4.3505
Anchura de la fontanela anterior	24.8715 ± 6.2582	27.9922 ± 11.5778
Long. de la prefontanela	6.3647 ± 31.1601	
Anchura a través de las cáps. óticas	43.7935 ± 5.8144	47.5200 ± 7.7494
Anchura mayor de apertura nasal	46.1548 ± 14.8103	21.0965 ± 6.3665
Anchura internasal	1.0398 ± 56.1528	7.3542 ± 18.8624
Anchura mínimo de la placa basal	27.4980 ± 13.1223	29.7962 ± 9.6219
Long. de la postfontanela	22.9300 ± 13.8644	20.0772 ± 17.6278
Long. de las cápsulas óticas	26.0861 ± 11.8637	22.0062 ± 11.4221
Alt. del cráneo en las cáps. nasales	46.1548 ± 14.8103	35.9490 ± 3.8594
Alt. del cráneo en la reg. orbital	21.7420 ± 14.3841	24.9995 ± 6.0464
Anchura de las mandíbulas	75.8684 ± 6.34450	75.4257 ± 4.1056

TABLA 9. *Aetobatus narinari* y *Rhinoptera bonasus*, valores promedio de las proporciones del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal (n = número de especímenes medidos).

Familia: Rhinopteridae  
*Rhinoptera bonasus* (Milchill) 1815

#### MATERIAL DE ESTUDIO (APÉNDICE 15)

NÚMERO DE ESPECÍMENES	TALLA MÍNIMA (MM) (L.T.)	TALLA MÁXIMA (MM) (L.T.)	SITIOS DE COLECTA
4	605	1590	Tuxpam y Alvarado, Ver.

#### DESCRIPCIÓN GENERAL

Disco rómbico, de 1.5 a 1.7 veces tan ancho como largo; cabeza conspicuamente marcada del disco; el hocico se proyecta formando un lóbulo rostral aplanado doble, con 18 radios en cada lóbulo. Ojos y espiráculos a los lados de la cabeza; sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola, localizada adelante de la espina aserrada. La cola delgada se diferencia claramente del cuerpo y constituye aproximadamente del 60 al 65% de la longitud total. Piel desnuda, con excepción de la espina aserrada (Foto 13).



Foto 13. *Rhinoptera bonasus*.



Color: Superficie superior café; superficie inferior blanquecina.

Distribución: *Rhinoptera bonasus* se distribuye desde Nueva Inglaterra hasta Río de Janeiro, Brasil (S. I. C., 1976).

### NEUROCRÁNEO

Neurocráneo sin cartílago ni apéndice rostral. La parte anterior de esta estructura corresponde a la región orbital, ya que al igual que en *A. narinari*, las cápsulas nasales están completamente desplazadas hacia la región ventral. En la parte anterolateral de la región orbital se encuentran los procesos anteriores. Las dos proyecciones de los procesos postorbitarios se han fusionado, por lo que en esa región el neurocráneo es ancha (Fig. 31a). Hay 27 pares de forámenes oftálmicos superficiales, además, en la región media del neurocráneo, a la altura de los procesos postorbitales, se observa un par de forámenes grandes. Hacia atrás se encuentran los forámenes de la rama ótica del nervio facial. La fontanela anterior ocupa en promedio el 64.2% de la longitud nasobasal (Tabla 9). En la región media dorsal, entre las cápsulas óticas, se observa una depresión: la fosa endolinfática. Dentro de ésta hay un par de forámenes endolinfáticos y un par posterior de forámenes perilinfáticos.

En vista ventral (Fig. 31b), se observa que los procesos anteriores están bien desarrollados. El espacio internasal constituye en promedio el 7.3% de la longitud nasobasal. Entre las cápsulas se observa un pequeño cartílago que por su posición podría corresponder a un cartílago rostral vestigial; sin embargo ninguno de los trabajos revisados (Nishida, 1990; Miyake y McEachran, 1991; Miyake *et al.* 1992) reportan la presencia de esta estructura en ningún miembro de la familia Rhinoperidae. Hacia los lados, en la región orbital, se observan dos pares de forámenes: el foramen del nervio óptico y el foramen de la arteria eferente espiracular. En la parte media de esta región se localiza el foramen de la arteria carotida interna. A lo largo de la región ótica se observan cinco pares de forámenes, en la parte final se encuentra el foramen postótico.

En vista lateral (Fig. 31c) se observan las cápsulas nasales completamente desplazadas hacia la región ventral. Existen dos pares de forámenes localizados en los procesos anteriores. Hacia atrás, aproximadamente donde terminan las cápsulas nasales, el foramen del canal preorbital está en posición dorsal, el foramen de la vena cerebral anterior está en posición medial, y el canal orbitonasal está en posición ventral.

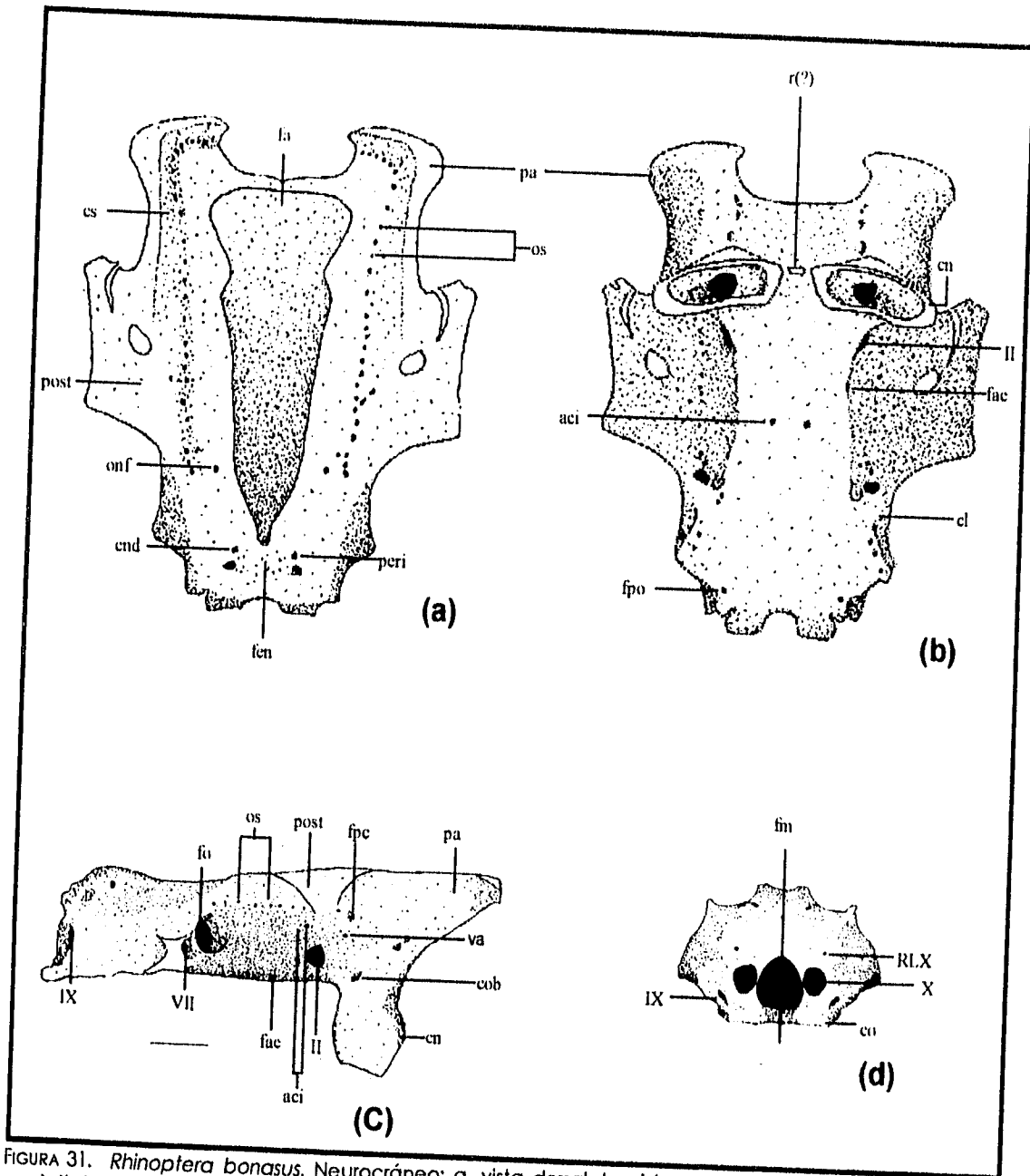


FIGURA 31. *Rhinoptera bonasus*. Neurocráneo: a. vista dorsal; b. vista ventral; c. vista lateral; d. vista occipital. aci, foramen de la arteria carótida interna; cl, comisura lateral; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, canal orbitonasal; cs, cresta supraorbital; end, foramen endolinfático; fa, fontanela anterior; fae, foramen de la arteria eferente espiracular; fen, fosa endolinfática; fm, foramen magnum; fo, fisura orbital; fpo, foramen postótico; onf, foramen para la rama ótica del nervio facial; os, forámenes oftálmicos superficiales; pa, proceso anterior; peri, foramen perilinfático; post, proceso postorbital; r, rostrum (?); va, foramen de la vena cerebral anterior; vp, foramen de la vena posterior; II, foramen del nervio óptico; IV, foramen del nervio troclear; VII, rama hiomandibular del nervio facial; IX, foramen del nervio glosofaríngeo; X, foramen del nervio vago; RLX, rama lateral del foramen del nervio vago. Escala = 10 mm.

Posteriormente en la región ótica se encuentra el foramen del nervio óptico y en la parte dorsal existen dos forámenes que corresponden al nervio troclear. Posteriormente, adelante de las cápsulas óticas se encuentra la línea orbital y la rama hiomandibular del foramen del nervio facial. En la parte final de la región ótica está el foramen del nervio glossofaríngeo.

En vista occipital (Fig. 31d) se observa que a ambos lados del foramen magnum está de tamaño considerable, un par de forámenes del nervio vago, arriba de los cuales se encuentra la rama lateral del foramen del nervio vago. En la región ventrolateral se observa el foramen del nervio glossofaríngeo.

#### ESQUELETO HIOPRANQUIAL

El esqueleto hiopranquiial (Fig. 32) está formado por un par de mandíbulas muy robustas, las cuales se fusiona a nivel de la sínfisis; la inferior, que es de mayor tamaño, se proyecta hacia adelante, por medio de los procesos alares, los cuales forman una estructura alargada que se bifurca en dos lóbulos; estos procesos ocupan en promedio el 75.5% de la mandíbula. No se observa ni el basihial ni el primer hiopranquiial. El hiomandibular se articula en la parte anterior de la región ótica, justo donde terminan los procesos postorbitales. En la parte anterior se articula arriba de la mandíbula inferior y se dirige hasta el protopterigio. Con seis arcos branquiales, el primero corresponde al pseudohial, este se fusiona en su parte proximal con el primer ceratobranquiial; los primeros cuatro ceratobranquiales se articulan con el basibranquiial y el quinto se articula con el escapulacoracoides en su parte inferior. Este último es muy robusto y se articula a todo lo largo con el basibranquiial. Los ceratobranquiales cuarto y quinto se fusionan parcialmente en un punto proximal. El basibranquiial, que es una lámina continua termina en un proceso agudo.

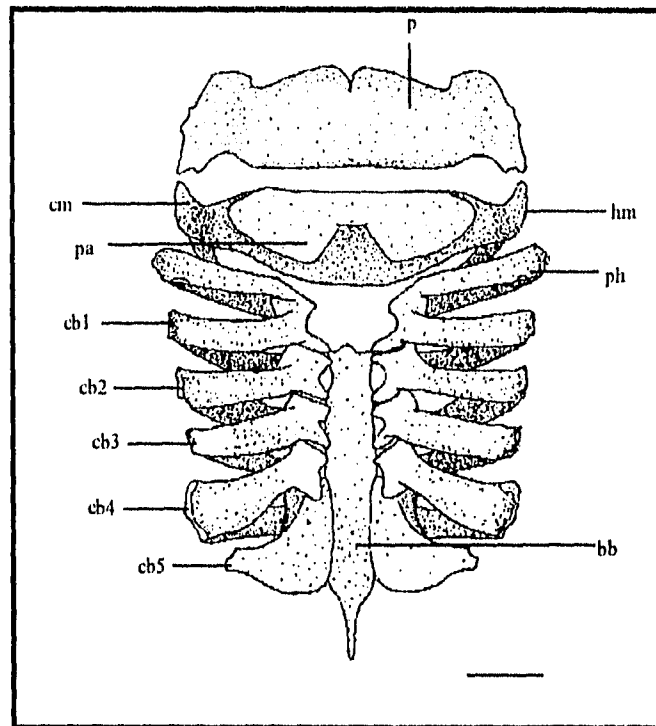


FIGURA 32. *Rhinoptera bonasus*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranquial; cb, ceratobranquial; cm, cartilago de Meckel; hm, hiomandibular; p, palatocadrado; pa, procesos alares; ph, pseudohial. Escala = 10 mm.

Posteriormente en la región ótica se encuentra el foramen del nervio óptico y en la parte dorsal existen dos forámenes que corresponden al nervio troclear. Posteriormente, adelante de las cápsulas óticas se encuentra la fisura orbital y la rama hiomandibular del foramen del nervio facial. En la parte final de la región ótica está el foramen del nervio glossofaríngeo.

En vista occipital (Fig. 31d) se observa que a ambos lados del foramen magnum está de tamaño considerable, un par de forámenes del nervio vago, arriba de los cuales se encuentra la rama lateral del foramen del nervio vago. En la región ventrolateral se observa el foramen del nervio glossofaríngeo.

#### ESQUELETO HIOBRANQUIAL

El esqueleto hiobranquial (Fig. 32) está formado por un par de mandíbulas muy robustas, las cuales se fusiona a nivel de la sínfisis; la inferior, que es de mayor tamaño, se proyecta hacia adelante, por medio de los procesos alares, los cuales forman una estructura alargada que se bifurca en dos lóbulos; estos procesos ocupan en promedio el 75.5% de la mandíbula. No se observa ni el basihial ni el primer hipobranquial. El hiomandibular se articula en la parte anterior de la región ótica, justo donde terminan los procesos postorbitales. En la parte anterior se articula arriba de la mandíbula inferior y se dirige hasta el protopterigio. Con seis arcos branquiales, el primero corresponde al pseudohial, este se fusiona en su parte proximal con el primer ceratobranquial; los primeros cuatro ceratobranquiales se articulan con el basibranquial y el quinto se articula con el escapulacoracoides en su parte inferior. Este último es muy robusto y se articula a todo lo largo con el basibranquial. Los ceratobranquiales cuarto y quinto se fusionan parcialmente en un punto proximal. El basibranquial, que es una lámina continua termina en un proceso agudo.

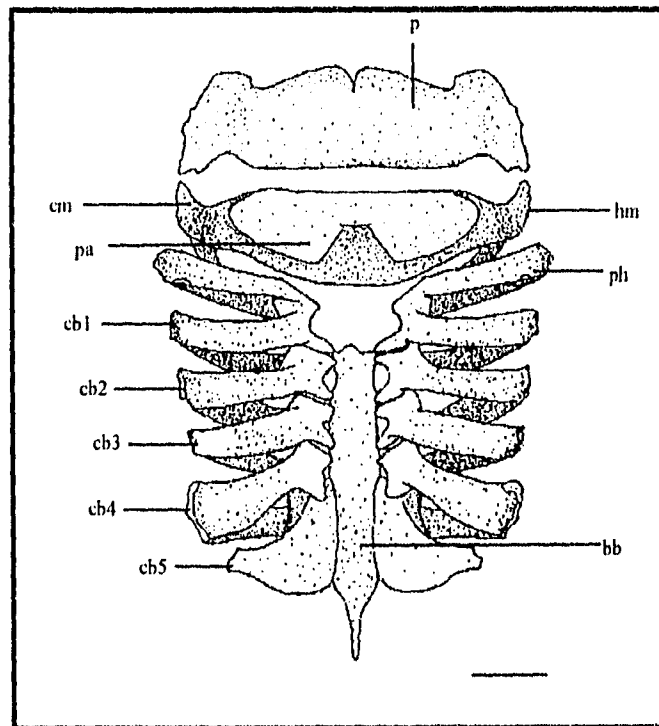


FIGURA 32. *Rhinoptera bonasus*. Esqueleto hiobranquial. bb, basibranquial; cb, ceratobranquial; cm, cartilago de Meckel; hm, hiomandibular; p, palatocadrado; pa, procesos alares; ph, pseudohial. Escala = 10 mm.

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Para la realización del análisis filogenético se seleccionaron 37 caracteres, los cuales se describen brevemente a continuación:

1. **CARTÍLAGO ROSTRAL.** Esta estructura es una proyección de la parte anterior del neurocráneo, que surge de la parte media de las cápsulas nasales. El cartílago rostral puede ser largo, reducirse a un pequeño cartílago o estar ausente. Adicionalmente, dependiendo de los grupos, el cartílago rostral puede ser angosto (hasta 22% de la longitud nasobasal) y muy largo (hasta 175% de la longitud nasobasal), o puede ser corto (menos de 85% de la longitud nasobasal) pero más ancho (más del 30% de la longitud nasobasal), dando, en estos casos, la apariencia de un cuadrado.
2. **FORÁMENES EN EL CARTÍLAGO ROSTRAL.** En los casos en que este cartílago es ancho, presenta forámenes en ambos lados; sin embargo, cuando es más delgado, puede presentar forámenes si bien en algunos se pierden. En los cartílagos rostrales vestigiales los forámenes están ausentes.
3. **APÉNDICE ROSTRAL.** Asociado al cartílago rostral, en la parte anterior se presenta el apéndice rostral, el cual puede o no prevalecer en organismos en los que se pierde o se reduce el cartílago rostral, sin embargo no es común encontrar esta estructura asociada a los cartílagos rostrales anchos.
4. **PROCESO ANTERIOR.** Como su nombre lo indica, este proceso se localiza en la parte anterior del neurocráneo y generalmente se encuentra en organismos en los cuales las cápsulas nasales se han desplazado hacia la región ventral.
5. **EXPANSIÓN DE LAS CÁPSULAS NAALES.** Estas estructuras forman parte de la región nasal del cráneo, y se abren en la región ventral; en general se expanden hacia ambos lados del neurocráneo, ya sea lateral (hacia los lados) o ventralmente (hacia la región ventral).
6. **LONGITUD DE LA PREFONTANELA.** Este parámetro es sumamente variable, pudiendo ser superior al 10%, sin embargo tiende a reducirse y en algunos organismos la prefontanela está ausente.

7. RELACIÓN LONGITUD NASOBASAL-ANCHO DEL CRÁNEO. Esta relación se puede dar en dos formas diferentes: en la primera, la longitud nasobasal es mayor que el ancho del cráneo; y en la segunda el ancho del cráneo es mayor que la longitud nasobasal.
8. PROCESOS PREORBITALES. Estos procesos se encuentran adelante de la región orbital, justo atrás de las cápsulas nasales. Estas estructuras pueden tener diferente grado de desarrollo; pueden ser poco evidentes y por lo tanto prácticamente no se distinguen de las cápsulas nasales; pueden estar un poco más desarrollados, observándose que sobresalen ligeramente de las cápsulas nasales. Un tercer caso es cuando los procesos son tan grandes que sobresalen del cráneo, cubriendo parte de las cápsulas nasales.
9. UBICACIÓN DE LOS PROCESOS POSTORBITALES. Estos procesos usualmente se localizan en la región ótica, sin embargo, se puede localizar más anteriormente en la región orbital.
10. CÁPSULAS NAALES. Las cápsulas nasales pueden tener diferente ubicación dependiendo del grado de desarrollo de los procesos preorbitales. Se pueden localizar en la región dorsal o ventral. En este último caso se encuentran debajo de los procesos preorbitales o de la región orbital.
11. FORAMEN DEL CANAL PREORBITAL. En algunos organismos, el foramen del canal preorbital se ubica dorsalmente en la base del proceso preorbital, pero en otros se localiza sobre la superficie anterior del neurocráneo.
12. FONTANELAS. Estas estructuras se observan en la parte dorsal del neurocráneo y pueden ser una o dos. Cuando hay una sola, generalmente (aunque no siempre) es muy grande y abarca más del 60% del neurocráneo. Cuando son dos, la primera está relacionada con el rostrum y la segunda con la región orbital.
13. CRESTA SUPRAORBITAL. La cresta se ubica lateralmente en la región orbital. Si se observa el neurocráneo en vista ventral, la cresta supraorbital sobresale del cráneo.
14. FORÁMENES OFTÁLMICOS SUPERFICIALES. Estos forámenes reciben su nombre por la región en que se encuentran. En general se localizan a todo lo largo de la cresta supraorbital, sobre todo si su número es mayor de diez. En los organismos que presentan pocos forámenes, éstos pueden



restringirse a la parte superior y/o inferior de la cresta. En otros pueden estar ausentes.

15. ANCHO INTERORBITAL. El ancho interorbital, dentro de las especies estudiadas tiende a variar del 30% al 65%, por lo cual es considerado como un caracter importante.
16. FORMA DEL PRIMER PROCESO POSTORBITAL. Estos procesos, cuando están presentes, se localizan en la parte final de la región orbital. Pueden ser pequeños y de forma redondeada o aguda, o bien pueden estar muy desarrollados, en este caso son agudos con forma triangular.
17. SEGUNDO PROCESO POSTORBITAL. Estos procesos, cuando se presentan, se localizan en la región ótica; pueden estar poco desarrollados, por lo que prácticamente no sobresalen del cráneo, o pueden estar muy desarrollados, en cuyo caso forman láminas de forma cuadrada o rectangular y sobresalen del cráneo. En algunas ocasiones se fusionan con el primer proceso postorbital.
18. PROCESO POSTORBITAL (PROYECCIONES). Dependiendo de la especie, el proceso postorbital puede tener una o dos proyecciones. Cuando son dos pueden llegar a fusionarse, observándose un foramen entre ambas.
19. MARGEN LATERAL DEL PROCESO POSTORBITAL. Este margen puede ser corto o prolongarse formando una estructura a manera de barra.
20. COMISURA. Cuando los procesos orbitales son agudos se forma una comisura entre éstos y el proceso postorbital. Si los procesos orbitales están ausentes o poco desarrollados, la comisura no se presenta.
21. ARCOS YUGALES. En la parte posterolateral del neurocráneo de algunos organismos, se desarrollan dos procesos en forma de arcos: los arcos yugales. El hiomandibular se articula a estas estructuras.
22. ALTURA DEL CRÁNEO. En vista lateral, la altura del cráneo varía en las diferentes regiones del neurocráneo (nasal, orbital y ótica); sin embargo, en algunos organismos se mantiene más o menos constante a todo lo largo. En otros varía, y la zona que generalmente aumenta de tamaño es aquella donde se localizan las cápsulas nasales, debido a que éstas se desplazan hacia la región ventral, así como al incremento de tamaño de

los procesos preorbitales. En algunos organismos, la altura se incrementa en más del 50%.

23. **ESPACIO INTERNARINAL.** En la vista ventral del neurocráneo, este espacio es el que existe entre las dos cápsulas nasales. Puede ser amplio (mayor del 20% de la longitud nasobasal) o reducido (menor del 20% de la longitud nasobasal), o incluso puede ser prácticamente inexistente (menos del 1% de la longitud nasobasal).
24. **FORÁMENES LINFÁTICOS.** Los forámenes linfáticos se localizan en la fosa endolinfática, en la región ótica. Dependiendo del organismo pueden presentarse uno o dos pares.
25. **PROCESOS VENTROLATERALES.** En ocasiones, la mandíbula inferior puede presentar un par de procesos ubicados en posición ventrolateral.
26. **SÍNFISIS MANDIBULAR.** En general los dos cartílagos que forman a la mandíbula superior no se fusionan en la sínfisis, sin embargo, en algunas especies sí puede haber fusión en esta zona.
27. **PROYECCIÓN ALARES DE LAS MANDÍBULAS.** A veces la parte media superior de la mandíbula se proyecta hacia adelante en una estructura llamada proyección alar, la cual se bifurca en la parte media. Este tipo de proyección se observa en mandíbulas inferiores muy robustas y puede ser de dos tipos: redondeada, abarcando en promedio el 44% de el ancho de la mandíbula, o alargada ocupando en promedio el 71% del ancho de la mandíbula.
28. **CERATOHIAL.** El ceratohial es una estructura que forma parte del segundo arco branquial; en general se relaciona con el primer ceratobranquial. Esta estructura puede desaparecer siendo en este caso reemplazada por el pseudohial.
29. **RELACIÓN PSEUDOHIAL - PRIMER CERATOBANQUIAL.** El pseudohial es el cartílago que está en contacto con el primer ceratobranquial. Dependiendo de los grupos, éstos pueden estar articulados o fusionados.
30. **BASIHIAL.** El basihial también forma parte del segundo arco branquial. Este puede estar formado por un solo elemento, el cual en ocasiones puede dividirse. Si está fragmentado, existe un elemento central en forma de barra, dispuesto horizontalmente en la parte central. En algunos

organismos esta barra puede estar ausente y, en otros, no existe el basihial.

31. PRESENCIA DE ORIFICIO EN EL BASIBRANQUIAL. Cuando el basibranquial forma una lámina continua, puede o no presentar un orificio en su parte anterior. Esta característica se modifica entre jóvenes y adultos, por lo cual, dados los objetivos de este estudio se consideró al estado adulto.
32. TAMAÑO DEL BASIBRANQUIAL. El basibranquial, cuando no se fusiona totalmente a los hipobranquiales tiende a ser una estructura ancha, sin embargo, casi en todos los organismos en los que la fusión es completa, esta estructura es más bien angosta.
33. RELACIÓN BASIHIAL-PRIMER HIPOBRANQUIAL. En los batoideos, el basihial y el primer hipobranquial siempre están relacionados y existen tres tipos de organización: primero, pueden fusionarse e integrar un solo elemento; segundo, el primer hipobranquial está articulado al basihial, y tercero, ambas estructuras están ausentes.
34. RELACIÓN HIPOBRANQUIALES-BASIBRANQUIAL. Los hipobranquiales segundo, tercero y cuarto pueden estar separados del basibranquial; sin embargo, en algunos organismos los hipobranquiales están parcialmente fusionados y en otros la fusión es completa, formando una lámina continua orientada longitudinalmente.
35. RELACIÓN CUARTO CERATOBANQUIAL - QUINTO CERATOBANQUIAL. Los ceratobranquiales cuarto y quinto pueden ser estructuras completamente independientes, o pueden fusionarse en un solo punto en la parte superior de éstos. Esta zona funciona como punto de inserción del último par de músculos *ceratobranquialis*.
36. FUSIÓN DEL SEGUNDO, TERCERO Y CUARTO CERATOBANQUIALES. En la mayoría de los batoideos el segundo, tercero y cuarto ceratobranquial se articulan, y en algunos otros se fusionan en la parte proximal al basibranquial.
37. QUINTO CERATOBANQUIAL. El quinto ceratobranquial es el encargado de articular el esqueleto hiobranquial con la cintura escapular, y puede ser similar al resto de los ceratobranquiales o bien, ser una estructura muy robusta.

A continuación, en la tabla 10, se describen los códigos utilizados para elaborar la matriz de datos. El valor cero (0) generalmente corresponde a los estados de carácter del grupo externo (*Pristis* y *N. brasiliensis*), que son los más plesiomórficos, y el número mayor corresponde al carácter más apomórfico.

TABLA 10.

No.	Código	DESCRIPCIÓN
1	0	Cartilago rostral ancho
	1	Cartilago rostral delgado
	2	Cartilago rostral vestigial
	3	Cartilago rostral ausente
2	0	Con forámenes a los lados del cartilago rostral
	1	Sin forámenes a los lados del cartilago rostral
3	0	Sin apéndice rostral
	1	Apéndice rostral fusionado al neurocráneo
	2	Apéndice rostral separado del neurocráneo
4	0	Sin proceso anterior del neurocráneo
	1	Con proceso anterior del neurocráneo
5	0	Cápsulas nasales expandidas lateralmente
	1	Cápsulas nasales expandidas ventrolateralmente
6	0	Longitud de la prefontanela mayor al 10% de la longitud nasobasal
	1	Longitud de la prefontanela menor al 10% de la longitud nasobasal
	2	Sin prefontanela
7	0	Longitud nasobasal mayor que el ancho del neurocráneo
	1	Longitud nasobasal menor que el ancho del neurocráneo
8	0	Procesos preorbitales poco evidentes
	1	Procesos preorbitales moderadamente desarrollados
	2	Procesos preorbitales bien desarrollados
	3	Procesos preorbitales ausentes
9	0	Procesos postorbitales se localizan en la región ótica
	1	Procesos postorbitales se localizan en la región orbital
10	0	Cápsulas nasales dorsales
	1	Cápsulas nasales ventrales, abajo de los procesos preorbitarios
	2	Cápsulas nasales ventrales, abajo de la región orbital
11	0	El foramen del canal preorbital se ubica en la posición dorsal
	1	El foramen del canal preorbital se ubica en posición anterior
12	0	Con una fontanela
	1	Con dos fontanelas

TABLA 10 (CONTINUACIÓN)

No.	CÓDIGO	DESCRIPCIÓN
13	0	Con cresta supraorbital
	1	Sin cresta supraorbital
14	0	Sin forámenes oftálmicos superficiales
	1	Menos de diez forámenes oftálmicos superficiales
	2	Más de diez forámenes oftálmicos superficiales
15	0	Ancho interorbital del 30 al 35% de la longitud nasobasal
	1	Ancho interorbital del 36 al 45% de la longitud nasobasal
	2	Ancho interorbital mayor al 46% de la longitud nasobasal
16	0	Sin primer proceso postorbital
	1	Primer proceso postorbital redondeado
	2	Primer proceso postorbital poco evidente agudo
	3	Primer proceso postorbital muy evidente agudo
	4	Procesos postorbitales fusionados
17	0	Segundo proceso postorbital ausente
	1	Segundo proceso postorbital reducido
	2	Segundo proceso postorbital bien desarrollado
18	0	Postorbital sin proyecciones
	1	Postorbital con una proyección
	2	Con dos proyecciones del postorbital separadas
	3	Con dos proyecciones del postorbital fusionadas
19	0	El margen lateral del proceso postorbital no se prolonga ni presenta una proyección ventral
	1	El margen lateral del proceso postorbital si se prolonga y presenta una proyección ventral
20	0	Sin comisura entre el proceso postorbital y la cresta supraorbital
	1	Con comisura entre el proceso postorbital y la cresta supraorbital
21	0	Con arcos yugales
	1	Sin arcos yugales
22	0	La altura del cráneo no se incrementa en la región de las cápsulas nasales
	1	Cápsulas nasales incrementan la altura del cráneo de 10 a 50%
	2	Cápsulas nasales incrementan la altura del cráneo más del 60%
23	0	Espacio internarinal amplio (>20% de la longitud nasobasal)
	1	Espacio internarinal reducido (<20% de la longitud nasobasal)
	2	Espacio internarinal prácticamente inexistente (< 1%)

TABLA 10 (CONTINUACIÓN)

No.	Código	DESCRIPCIÓN
24	0	Con dos pares de forámenes linfáticos
	1	Con un par de forámenes linfáticos
25	0	Mandíbula sin procesos ventrolaterales
	1	Mandíbula con procesos ventrolaterales
26	0	Sínfisis mandibular articulada
	1	Sínfisis mandibular fusionada
27	0	Mandíbula inferior sin procesos alares
	1	Mandíbula inferior con procesos alares redondeados
	2	Mandíbula inferior con procesos alares alargados
28	0	Con ceratohial
	1	Sin ceratohial
29	0	El pseudohial se articula con el primer ceratobranquial
	1	El pseudohial se fusiona con el primer ceratobranquial
30	0	Basihial formado por un elemento en forma de "U"
	1	Basihial formado por un elemento en forma de barra
	2	Basihial fragmentado
	3	Basihial ausente
31	0	El basibranquial cuando forma una lámina continua no presenta un orificio
	1	El basibranquial cuando forma una lámina continua presenta un orificio
32	0	Basibranquial ancho
	1	Basibranquial angosto
33	0	Primer hipobranquial fusionado al basihial
	1	Primer hipobranquial articulado al basihial
	2	Primer hipobranquial sin articular ni fusionar al basihial
	3	Primer hipobranquial ausente
34	0	Los hipobranquiales 2, 3 y 4 no se fusionan al basibranquial
	1	Los hipobranquiales 2, 3 y 4 están fusionados parcialmente al basibranquial
	2	Los hipobranquiales 2, 3 y 4 están totalmente fusionados al basibranquial
35	0	No hay fusión entre el cuarto y quinto ceratobranquial
	1	Fusión parcial entre el cuarto y quinto ceratobranquial
36	0	Los ceratobranquiales 2º, 3º y 4º no se fusionan
	1	Los ceratobranquiales 2º, 3º y 4º sí se fusionan
37	0	Ceratobranquial 5 delgado; similar a los otros ceratobranquiales
	1	Ceratobranquial 5 robusto; diferente de los otros ceratobranquiales

TABLA 11. MATRIZ DE DATOS QUE FUE PROCESADA CON LOS PROGRAMAS PAUP Y HIENNIG'86

CARÁCTER	LEN	TEX	AM	SAB	CON	AST	NAN	MAR	MIC	NAR	BON	BRA	PRI
1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	3	0	0
2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
3	1	1	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
5	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0
6	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0
7	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
8	1	1	2	2	2	2	1	2	2	3	3	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0
10	0	0	1	1	1	1	0	1	1	2	2	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
12	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
14	1	1	2	2	2	1	1	1	1	2	2	0	0
15	1	1	1	1	0	0	0	2	2	2	2	0	0
16	1	1	2	2	2	1	1	3	3	4	4	0	0
17	1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	3	0	1
18	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	0	1
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
20	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0
21	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
22	1	0	2	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0
23	0	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	0
24	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
25	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0
28	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
29	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
30	0	0	2	2	2	2	3	1	1	3	3	?	0
31	0	0	1	1	2	2	2	2	2	1	1	0	0
32	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
33	0	0	1	1	1	1	2	1	1	3	3	?	0
34	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0
35	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
36	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

LEN = *Rhinobatos lentiginosus*TEX = *Raja texana*AM = *Dasyatis americana*SAB = *Dasyatis sabina*CON = *Urolophus concentricus*AST = *Urotrygon asterias*NAN = *Urotrygon nana*MAR = *Gymnura marmorata*MIC = *Gymnura micrura*NAR = *Aetobatus narinari*BON = *Rhinoptera bonasus*BRA = *Narcine brasiliensis*PRIS = *Pristis*

Fig. 33. Cladograma Obtenido con el Programa Hennig '86 Versión 1.5

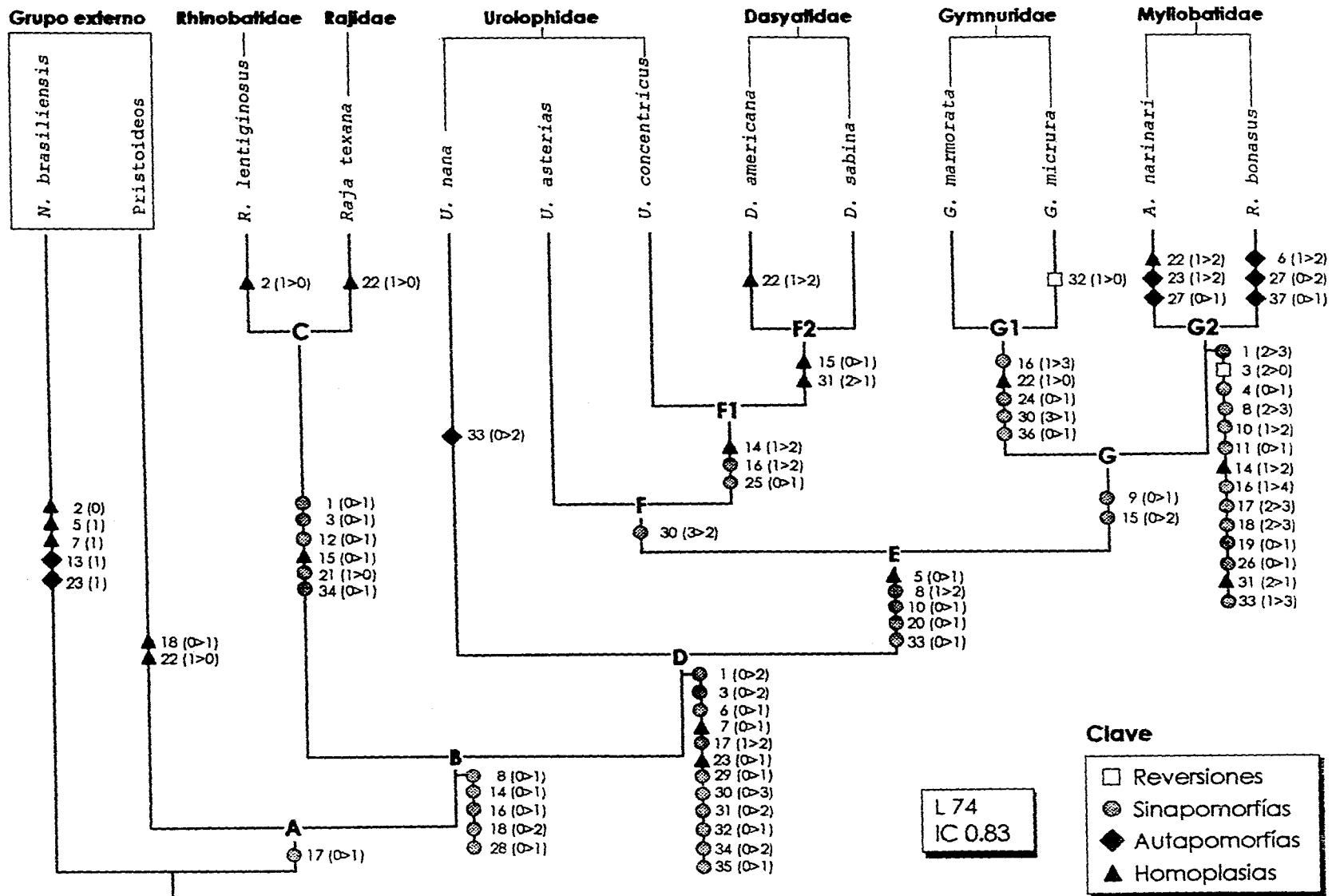
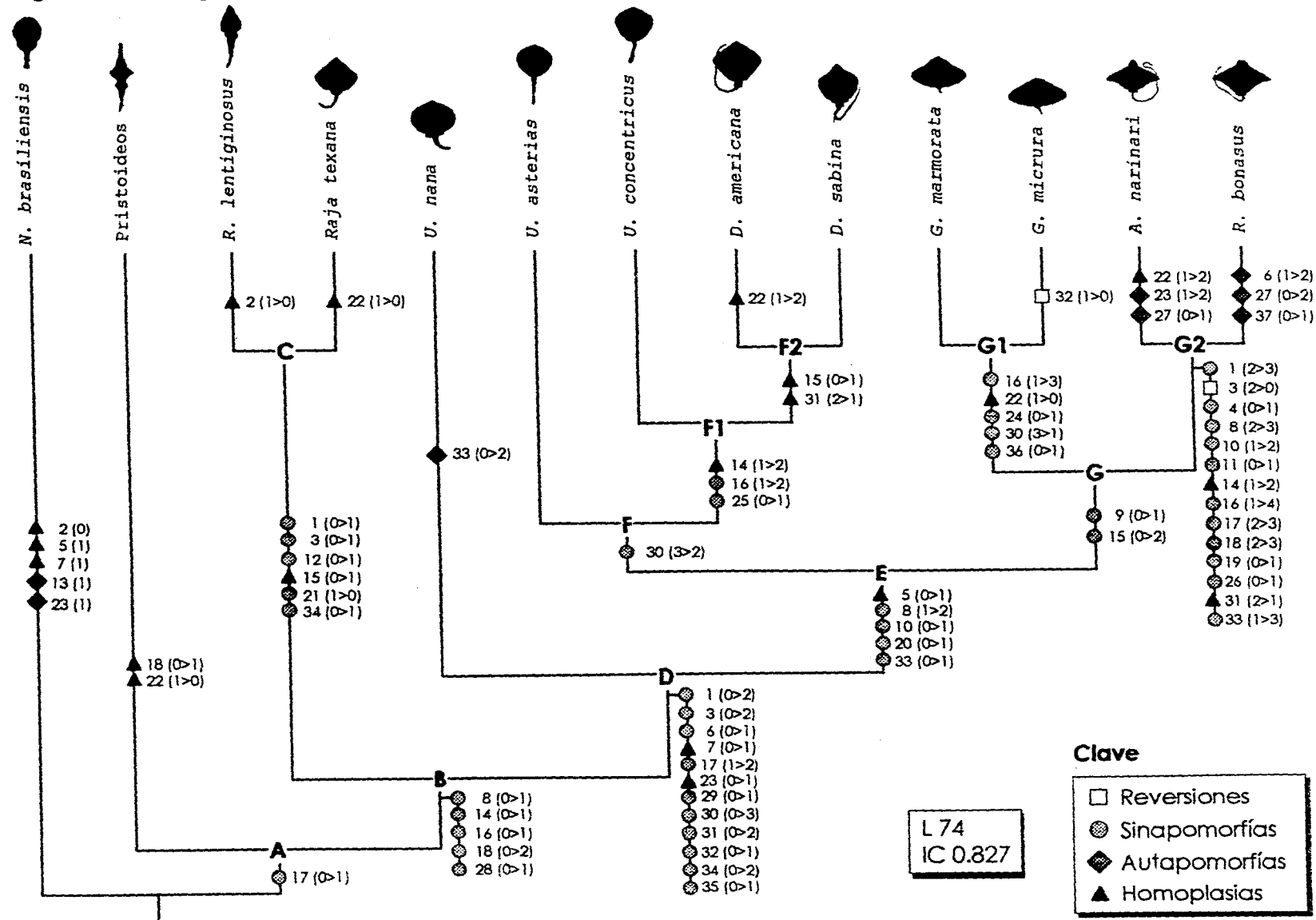




Fig. 34. Cladograma Obtenido con el Programa PAUP Versión 3.0s



## SINAPOMORFÍAS

- |                              |
|------------------------------|
| √ Sinapomorfías estrictas    |
| * Sinapomorfías no estrictas |

### Rama A

La rama A incluye a las once especies que forman al grupo interno, y a *Pristis*, los cuales comparten una sinapomorfía estricta:

- √ 17(1) Segundo proceso postorbital reducido (éste aumenta de tamaño en miliobatoideos)

### Rama B

La rama B incluye a las once especies que forman al grupo interno, las cuales comparten cinco sinapomorfías estrictas:

- √ 8(1) Procesos preorbitales moderadamente desarrollados (estos aumentan de tamaño en miliobatoideos)
- √ 14(1) Menos de diez forámenes oftálmicos superficiales (estos aumentan de número)
- √ 16(1) Primer proceso postorbital redondeado (éste posteriormente es agudo)
- √ 18(2) Proceso postorbital con dos proyecciones separadas
- √ 28(1) Pérdida del ceratohial

### Rama C

La rama C incluye a *R. lentiginosus* y *R. texana* pertenecientes al orden Rajiformes, estos comparten cinco sinapomorfías estrictas y una no estricta:

- √ 1(1) Cartílago rostral delgado
- √ 3(1) Apéndice rostral fusionado al neurocráneo
- √ 12(1) Con dos fontanelas: anterior y posterior
- √ 21(0) Con arcos yugales
- √ 34(1) Los hiobranquiales 2, 3 y 4 están fusionados parcialmente al basibranquial
- \* 15(1) Menos de diez forámenes oftálmicos superficiales

### Rama D

La rama D incluye a las nueve especies pertenecientes al Suborden Myliobatoidei, las cuales comparten diez sinapomorfías estrictas y dos sinapomorfías no estrictas:

- √ 1(2) Cartilago rostral vestigial (este se pierde en *A. narinari* y *R. bonasus*)
- √ 3(2) Apéndice rostral separado del neurocráneo (este se pierde en *A. narinari* y *R. bonasus*)
- √ 6(1) Longitud de la prefontanela mayor al 10% de la longitud nasobasal
- √ 17(2) Segundo proceso postorbital bien desarrollado
- √ 29(1) El pseudohial se fusiona con el primer ceratobranquial
- √ 30(3) Basihial ausente
- √ 31(2) El basibranquial cuando forma una lámina continua presenta un orificio (en dasiátidos, *A. narinari* y *R. bonasus* no existe)
- √ 32(1) Basibranquial angosto
- √ 34(2) Los hiobranquiales 2, 3 y 4 están totalmente fusionados al basibranquial
- √ 35(1) Fusión parcial entre el cuarto y quinto ceratobranquial
- \* 7(1) La longitud nasobasal es menor que el ancho del neurocráneo
- \* 23(1) Espacio internarinal reducido, menor al 20% de la longitud nasobasal

### Rama D1

La rama D1 incluye únicamente a *U. nana* la cual presenta una autapomorfia:

- √ 33(2) El primer hiobranquial no se articula ni se fusiona con el basihial.

### Rama E

La rama E incluye a ocho especies de Myliobatoidei (excepto *U. nana*) que comparten cuatro sinapomorfías estrictas y una no estricta:

- √ 8(2) Procesos preorbitales bien desarrollados
- √ 10(1) Cápsulas nasales ventrales, abajo de los procesos preorbitales
- √ 20(1) Con comisura entre el proceso postorbital y la cresta supraorbital
- √ 33(1) Primer hiobranquial articulado al basihial
- \* 5(1) Cápsulas nasales expandidas ventrolateralmente

### Rama F

La rama F incluye a *U. asterias*, *U. concentricus*, *D. americana* y *D. sabina*, los cuales comparten una sinapomorfía estricta:

- √ 30(2) Basihial fragmentado

### Rama F1

La rama F1 incluye a *U. concentricus*, *D. americana* y *D. sabina*, los cuales comparten dos sinapomorfías estrictas y una no estricta:

- √ 16(2) Primer proceso postorbital poco evidente, agudo
- √ 25(1) Mandíbula con procesos ventrolaterales
- \* 14(2) Más de diez forámenes oftálmicos superficiales

### Rama F2

La rama F2 incluye a *D. americana* y *D. sabina*, los cuales no están definidos por sinapomorfías estrictas, pero comparten dos sinapomorfías no estrictas:

- \* 15(1) Menos de diez forámenes oftálmicos superficiales
- \* 31(1) El basibranchial cuando forma una lámina continua no presenta un orificio

### Rama G

La rama G incluye a *G. micrura*, *G. marmorata*, *A. narinari* y *R. bonasus*, que comparten dos sinapomorfías estrictas:

- √ 9(1) Los procesos postorbitales se localizan en la región orbital
- √ 15(2) Más de diez forámenes oftálmicos superficiales

### Rama G1

La rama G1 incluye a *G. micrura* con *G. marmorata* que comparten cuatro sinapomorfías estrictas y una no estricta:

- √ 16(3) Primer proceso postorbital muy evidente, agudo
- √ 24(1) Con un par de forámenes linfáticos
- √ 30(1) Basihial formado por un elemento en forma de barra
- √ 36(1) Los ceratobranquiales 2, 3 y 4 están fusionados en su parte proximal

- \* 22(0) La altura del cráneo no se incrementa en la región de las cápsulas nasales

### Rama G2

La rama G2 incluye a *A. narinari* y *R. bonasus*, estas comparten once sinapomorfías estrictas y dos no estrictas:

- √ 1(3) Sin cartílago rostral
- √ 4(1) Neurocráneo con proceso anterior
- √ 8(3) Sin procesos orbitales
- √ 10(2) Cápsulas nasales ventrales, abajo de la región orbital
- √ 11(1) El foramen del canal preorbital se ubica en posición anterior
- √ 16(4) Procesos postorbitales fusionados
- √ 17(3) Segundo proceso postorbital bien desarrollado
- √ 18(3) Las dos proyecciones del postorbital están fusionadas
- √ 19(1) El margen lateral del proceso postorbital si se prolonga y presenta una proyección ventral
- √ 26(1) Con fusión a nivel de la sínfisis mandíbular
- √ 33(3) Primer hiobranquial ausente
- \* 14(2) Más de diez forámenes oftálmicos superficiales
- \* 31(1) El basibranquial cuando forma una lámina continua no presenta un orificio

*A. narinari* tiene dos autapomorfías:

- √ 23(2) Espacio internarinal prácticamente inexistente (< 1%)
- √ 27(1) Mandíbula inferior con procesos alares redondeados

*R. bonasus* presenta tres autapomorfías:

- √ 6(2) Sin prefontanela
- √ 27(2) Mandíbula inferior con procesos alares alargados
- √ 37(1) Quinto ceratobranquial robusto; diferente de los otros ceratobranquiales

## DISCUSION

### VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA

En *Rhinobatos lentiginosus* no se observaron diferencias entre hembras y machos ni entre organismos pequeños y grandes. De los caracteres que se midieron, aquellos que mostraron menor variabilidad y que, por lo tanto pueden servir como caracteres taxonómicos importantes fueron: longitud de la fontanela anterior, longitud del cráneo y ancho mayor de apertura nasal; en tanto que el carácter que presentó mayor variabilidad fue la longitud de las cápsulas óticas (Tabla 3).

En *Raja texana* el apéndice rostral nunca se calcifica, por lo que solamente se tiñe con azul de alciano, y en los organismos mayores de 300 mm es casi imperceptible. El cartílago rostral en la región dorsal está dividido en la parte superior; un aspecto interesante de esta división es que su tamaño es inversamente proporcional al tamaño del organismo, lo que se debe a que en organismos pequeños el rostrum aún no se ha calcificado en esa zona. No se observaron diferencias entre hembras y machos.

Todos los caracteres que se midieron en *R. texana* tuvieron una gran variabilidad, mostrando un coeficiente de variación (Tabla 3) superior al 5%, lo que indica que las proporciones de estos organismos cambian mucho conforme incrementan su tamaño, por lo que no reflejan diferencias taxonómicas marcadas. Las características con la máxima variación fueron: el ancho del cartílago rostral y la longitud de las cápsulas óticas; en tanto que las estructuras que mostraron menor variabilidad fueron la longitud del cráneo y la longitud del cartílago rostral.

En *Narcine brasiliensis* se observó que conforme el organismo crece, la fontanela posterior tiende a cerrarse (Fig. 13a), tanto a lo largo como a lo ancho, motivo por el cual el coeficiente de variación para estas dos medidas fue muy elevado (Tabla 4). Dentro de los organismos estudiados, los que tuvieron una longitud total mayor de 290 mm presentaron solamente la fontanela anterior. No se observaron diferencias entre hembras y machos. La única medida que por su baja variabilidad puede caracterizar taxonómicamente a estos organismos es la longitud del cráneo.

En *Dasyatis americana* no hay diferencias entre hembras y machos, ni entre organismos pequeños y grandes, excepto en el apéndice rostral, el cual, a diferencia del resto del cráneo no se calcifica y permanece como una estructura muy delgada, lo que dificulta su observación en organismos grandes. El carácter que presentó la menor variabilidad fue la longitud de la fontanela anterior, el resto de los caracteres fueron muy variables, siendo la longitud de la prefontanela el carácter más variable (Tabla 5).

En *Dasyatis sabina* no hay diferencias entre hembras y machos. En algunos organismos se observó que en la región orbital, se forman dos placas que se proyectan hacia la fontanela anterior y quedan muy cerca una de la otra, estas estructuras no se encontraron descritas en la bibliografía para ninguna especie de dasiátido. Los caracteres que tuvieron la menor variabilidad fueron el ancho del cráneo, la longitud de la fontanela anterior y el ancho de las mandíbulas. Los caracteres que variaron más fue nuevamente la longitud de la prefontanela y el ancho internasal (Tabla 5).

En *Urolophus concentricus* no se observaron diferencias entre hembras y machos. La longitud de la prefontanela fue uno de los caracteres que más variaron entre organismos pequeños y grandes, observándose, en general, que en los primeros tiende a ser más reducida. El basibranchial tiene un puente en la parte superior, formándose un orificio pequeño, el cual tiende a aumentar de tamaño conforme el organismo crece. Las características que presentaron menor variabilidad fueron el ancho del cráneo y la longitud de las cápsulas óticas, en tanto que el ancho internasal mostró mayor variabilidad (Tabla 6).

En *Urotrygon asterias* no hubo diferencias entre hembras y machos. Solamente en un organismo (L. T. = 221 mm) se observó un orificio en la fosa endolinfática (Fig. 21b), el cual no ha sido reportado para ninguna especie. Es factible que éste corresponda a la fontanela posterior, la que probablemente se cierre durante el desarrollo, dado que fue registrada en el organismo de menor tamaño. En esqueleto hiobranquial, en la parte superior del basibranchial, también se observó un puente y un orificio pequeño. Por otro lado, las características que presentaron menor variación fueron el ancho del cráneo, el ancho interorbital y la longitud de la fontanela anterior (Tabla 7). Al igual que en *U. concentricus* la longitud de la prefontanela fue la estructura que presentó mayor variabilidad, la cual en general, se observó que incrementa su tamaño al aumentar el tamaño del organismo.

En *U. nana* no se observaron diferencias entre hembras y machos. Al igual que en *U. asterias* el organismo más pequeño (L. T. = 72 mm) presentó un orificio en la fosa endolinfática (Fig. 23b). Con respecto al basibranchial, en la parte superior se observaron tres pares de ramas proyectadas posterolateralmente que fueron descritas por Miyake y McEachran (1991) para *Urotrygon daviesi*. Los autores señalan que la presencia de estas proyecciones podría indicar la fusión ontogenética de los hipobranquiales. Las características que presentaron menor variabilidad fueron el ancho del cráneo, la longitud de la fontanela anterior y el ancho de las mandíbulas. La longitud de la prefontanela fue el carácter más variable (Tabla 7).

En *Gymnura marmorata* no hay diferencias entre hembras y machos, ni entre organismos pequeños y grandes. Los caracteres que presentaron menor variabilidad fueron el ancho del cráneo, la longitud de la fontanela anterior, el ancho mayor de apertura nasal y la longitud de la postfontanela. Los caracteres más variables fueron el ancho internasal y la longitud de la prefontanela (Tabla 8).

En *Gymnura micrura* no hay diferencias entre hembras y machos, ni entre organismos pequeños y grandes. Los caracteres que tuvieron menor variabilidad fueron el ancho del cráneo, el ancho interorbital, el ancho a través de las cápsulas óticas y el ancho de las mandíbulas. Los caracteres más variables fueron la longitud de la prefontanela y el ancho internasal.

En *Aetobatus narinari* no hay diferencias entre hembras y machos, ni entre organismos pequeños y grandes. Los caracteres fueron muy variables, siendo la longitud de la fontanela anterior y el ancho a través de las cápsulas óticas los que presentaron los valores más bajos (Tabla 9). El carácter más variable fue el ancho internasal.

En *Rhinoptera bonasus* no hay diferencias entre hembras y machos, ni entre organismos pequeños y grandes. Los caracteres que presentaron menor variabilidad fueron el ancho del cráneo, la longitud de la fontanela anterior, la altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales y el ancho de las mandíbulas. Nuevamente el carácter con la mayor variabilidad fue el ancho internasal.



Dentro de los caracteres estudiados, es posible considerar que aquéllos que pueden ser utilizados para describir taxonómicamente a los organismos son los más constantes. En general, para los grupos estudiados estas estructuras son: la longitud y el ancho del cráneo, y la longitud de la fontanela anterior. Entre los caracteres con una mayor variación se encuentran la longitud de las cápsulas óticas (*Rhinobatos*, *Raja* y *Narcine*), la longitud de la prefontanela (miliobatidos) y el ancho internasal (*Gymnura*, *Aetobatus* y *Rhinoptera*).

## VARIABILIDAD INTERESPECÍFICA

Al examinar los cráneos de las doce especies estudiadas, se observa, que pese a que todos comparten un patrón morfológico común hay una gran variabilidad entre los diferentes organismos. Así, en el caso de *N. brasiliensis*, perteneciente al grupo de los torpedinoideos, aunque comparte algunos caracteres con *R. lentiginosus* y *R. texana* (rostrum bien desarrollado, presencia de dos fontanelas, procesos preorbitales y postorbitales poco desarrollados), tiene algunas estructuras muy características que comparte con otras especies de los géneros *Narcine* y *Diplobatis* (Fechhelm y McEachran, 1984; Nishida, 1990) como son la pérdida de la cresta supraorbital, cartílagos anterorbitarios ramificados bien desarrollados, con fenestra frontoparietal, con ceratohial, basibranchial separado de los hipobranchiales y presencia de cartílagos labiales. En estos organismos, los cartílagos anterorbitarios se fusionan con los primeros radios de las aletas pectorales por detrás de las cápsulas nasales.

Por lo que respecta a *R. lentiginosus* y *R. texana*, pertenecientes al suborden Rajoidei se observa en la tabla 12 que aunque comparten muchas características, también hay muchas otras que los separan. En ellos se observa que la relación que existe entre las aletas y el cráneo es diferente. En *R. lentiginosus* es similar a la observada en *N. brasiliensis*, ya que los primeros radios de las aletas pectorales surgen atrás de las cápsulas nasales, fusionándose atrás de estas. En *R. texana*, los radios se alargan por arriba de las cápsulas nasales.

TABLA 12

	<i>Rhinobatos lentiginosus</i>	<i>Raja texana</i>
Cartílago rostral	Largo y delgado, con forámenes a los lados	Largo y delgado, sin forámenes a los lados
Apéndice rostral	Presente, rómbico	Presente, ovoide
Fontanela anterior	Alargada, se localiza a lo largo del cartílago rostral (146.9% de la longitud nasobasal)	Corta, de forma triangular (39.5% de la longitud nasobasal)
Fontanela posterior	Pequeña (26.5% de la longitud nasobasal)	De tamaño regular (43% de la longitud nasobasal)
Procesos preorbitales	Poco desarrollados, de forma triangular, sobresalen ligeramente del neurocráneo	Poco desarrollados de forma rectangular, casi no sobresalen del neurocráneo
Ancho internasal	Amplio	Amplio
Altura del neurocráneo	Se incrementa del 27.7% al 32.2% en las cápsulas nasales	Se incrementa del 26.3146% al 26.5764% en las cápsulas nasales
Arcos yugales	Presentes	Presentes
Basihial	En forma de "U" invertida, fusionada al primer hipobranquial	En forma de "U" invertida, fusionada al primer hipobranquial
Hipobranquiales	Tres, parcialmente fusionados al basibranquial	Dos, uno formando una lámina independiente, otro parcialmente fusionado al basibranquial

En las nueve especies del suborden Myliobatoidei se observa que los radios de las aletas pectorales se localizan por arriba del neurocráneo; en estos organismos, a diferencia de los anteriores la articulación entre los protopterigios y el neurocráneo es rígida (Miyake y McEachran, 1991). Por otro lado, en la zona en donde se encuentran las dos aletas, está el apéndice rostral, excepto en *A. narinari* y *R. bonasus*, en los cuales ha desaparecido. En estas dos especies se observan los lóbulos cefálicos, los cuales son una porción rostral de las aletas pectorales (Nishida, 1990), en *R. bonasus* hay dos lóbulos y en *A. narinari* solo uno.

Dentro de los miliobatidos observamos cuatro características únicas, que no comparten con las otras tres especies:

1. El cartílago rostral es vestigial y en algunos desaparece completamente.
2. El segundo, tercero y cuarto hipobranquiales están fusionados al basibranquial.

TABLA 12

	<i>Rhinobatos lentiginosus</i>	<i>Raja texana</i>
Cartílago rostral	Largo y delgado, con forámenes a los lados	Largo y delgado, sin forámenes a los lados
Apéndice rostral	Presente, rábmico	Presente, ovoide
Fontanela anterior	Alargada, se localiza a lo largo del cartílago rostral (146.9% de la longitud nasobasal)	Corta, de forma triangular (39.5% de la longitud nasobasal)
Fontanela posterior	Pequeña (26.5% de la longitud nasobasal)	De tamaño regular (43% de la longitud nasobasal)
Procesos preorbitales	Poco desarrollados, de forma triangular, sobresalen ligeramente del neurocráneo	Poco desarrollados de forma rectangular, casi no sobresalen del neurocráneo
Ancho internasal	Amplio	Amplio
Altura del neurocráneo	Se incrementa del 27.7% al 32.2% en las cápsulas nasales	Se incrementa del 26.3146% al 26.5764% en las cápsulas nasales
Arcos yugales	Presentes	Presentes
Basihial	En forma de "U" invertida, fusionada al primer hipobranquial	En forma de "U" invertida, fusionada al primer hipobranquial
Hipobranquiales	Tres, parcialmente fusionados al basibranquial	Dos, uno formando una lámina independiente, otro parcialmente fusionado al basibranquial

En las nueve especies del suborden Myliobatoidei se observa que los radios de las aletas pectorales se localizan por arriba del neurocráneo; en estos organismos, a diferencia de los anteriores la articulación entre los protopterigios y el neurocráneo es rígida (Miyake y McEachran, 1991). Por otro lado, en la zona en donde se encuentran las dos aletas, está el apéndice rostral, excepto en *A. narinari* y *R. bonasus*, en los cuales ha desaparecido. En estas dos especies se observan los lóbulos cefálicos, los cuales son una porción rostral de las aletas pectorales (Nishida, 1990), en *R. bonasus* hay dos lóbulos y en *A. narinari* solo uno.

Dentro de los miliobatidos observamos cuatro características únicas, que no comparten con las otras tres especies:

1. El cartílago rostral es vestigial y en algunos desaparece completamente.
2. El segundo, tercero y cuarto hipobranquiales están fusionados al basibranquial.

3. El pseudohial se fusiona con la parte proximal del primer ceratobranquial.
4. Hay un sitio de unión entre el cuarto y quinto ceratobranquial, al cual algunos autores llaman sitio de anquilosamiento (Miyake y McEachran, 1991).

Dentro de los miliobatidos el grupo de los urolófididos es el que presentó mayor discordancia con respecto a lo que se esperaba, ya que las dos especies del género *Urotrygon* (*Urotrygon asterias* y *Urotrygon nana*) resultaron ser muy diferentes y, después de evaluar todos los caracteres *Urotrygon asterias* fue más parecida a *Urolophus concentricus* que a *Urotrygon nana*. Las características más importantes en las que difieren los urolófididos se observan en la tabla 13.

TABLA 13

	<i>Urotrygon nana</i>	<i>Urotrygon asterias</i>	<i>Urolophus concentricus</i>
Cápsulas nasales	Expandidas lateralmente	Expandidas ventrolateralmente	Expandidas ventrolateralmente
Procesos preorbitales	Poco desarrollados, no sobresalen del neurocráneo	Muy desarrollados, sobresalen del neurocráneo	Muy desarrollados, sobresalen del neurocráneo
Basihial	Ausente	Formado por dos pares laterales	Formado por tres elementos
Primer postorbital	Redondeada, poco evidente	Aguda, poco desarrollada	Aguda, poco desarrollada
Long. de la fontanela anterior	65.2%	71.8%	71.9%
Hipobranquiales (3°, 4° y 5°)	Evidentes en las primeras etapas de desarrollo	No se observan	No se observan
Orificio en la fosa endolinfática	Presente	Presente	Ausente

Además de las características que se mencionan en la tabla 13, la similitud que se observa entre *U. asterias* y *U. concentricus* se ve reforzada al realizar la prueba de "t" en la cual se obtuvo que de las 16 medidas evaluadas, entre estas dos especies trece fueron significativamente iguales (anchura interorbital, longitud de la fontanela anterior, anchura de la fontanela anterior, longitud de la prefontanela, anchura a través de las cápsulas óticas, anchura mayor de apertura nasal, anchura internasal, anchura mínima

de la placa basal, longitud de las cápsulas óticas, anchura y longitud del apéndice rostral, altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales y anchura de las mandíbulas), y tres fueron significativamente diferentes (apéndice 2).

Por otro lado, entre *U. nana* y *U. asterias* solo cinco medidas fueron significativamente iguales (anchura interorbital, anchura de la fontanela anterior, longitud de la prefontanela, altura del cráneo a nivel de la región orbital y anchura de las mandíbulas) y once fueron significativamente diferentes. Entre *U. nana* y *U. concentricus* cinco fueron significativamente iguales (anchura interorbital, anchura de la fontanela anterior, anchura mínima de la placa basal, longitud de la postfontanela y anchura de las mandíbulas) y once fueron significativamente diferentes.

En dasiátidos tanto el neurocráneo como el esqueleto hiobranquial son sumamente parecidos, sin embargo, pueden mencionarse tres diferencias:

1. En *Dasyatis americana* existen dos procesos que surgen de las cápsulas nasales, los cuales no se observan en *Dasyatis sabina*
2. La altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales es considerablemente mayor en *D. americana*.
3. La fontanela anterior en *D. sabina* tiende a calcificarse, en *D. americana* no.

Adicionalmente, ambas especies son significativamente diferentes en tres medidas (longitud de la fontanela anterior, anchura internasal y altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales), en tanto que en las otras once medidas evaluadas fueron significativamente iguales (anchura del cráneo, anchura interorbital, anchura de la fontanela anterior longitud de la prefontanela, anchura a través de las cápsulas óticas, anchura mayor de apertura nasal, anchura mínima de la placa basal, longitud de la postfontanela, longitud de la cápsulas óticas, altura del cráneo a nivel de la región orbital y anchura de la mandíbulas).

Posteriormente, debido a la similitud que se observó entre los dasiátidos y *U. concentricus*, se procedió a realizar una prueba de "t" entre las diferentes medidas, encontrándose que en cuatro características fueron significativamente iguales (anchura a través de las cápsulas óticas, longitud de la postfontanela, altura del cráneo a nivel de la región orbital y anchura de las mandíbulas) (ver apéndice 2). De acuerdo con estos resultados y a

pesar de lo parecidos que son estos organismos en las características cualitativas, en las cuantitativas *U. concentricus* se parece más a *Urotrygon asterias* que a los dasiátidos.

En el caso de gymnúridos, los cráneos fueron muy parecidos, sin embargo es posible mencionar dos diferencias:

1. *G. micrura* tiene siete pares de forámenes oftálmicos y *G. marmorata* tiene tres.
2. El basibranchial en *G. marmorata* es más angosto y, además es una estructura que está bien calcificada, mientras que en *G. micrura* es una estructura muy delgada, en la cual, en ocasiones no se observa el proceso final del basibranchial y es relativamente ancha.

En ambas especies la relación que guardan los arcos branquiales es la misma. Al realizar la prueba de "t" se encontró que estas dos especies fueron significativamente iguales en nueve medidas (anchura del cráneo, anchura interorbital, anchura de la fontanela anterior, anchura a través de las cápsulas óticas, anchura internasal, longitud de la postfontanela, longitud de las cápsulas óticas, altura del cráneo a nivel de la región orbital y nasal), en tanto que en siete medidas fueron significativamente diferentes (longitud de la fontanela anterior, longitud de la prefontanela, anchura mayor de apertura nasal, anchura mínima de la placa basal, anchura y longitud del apéndice rostral y anchura de las mandíbulas).

## ANÁLISIS DEL CLADOGRAMA

Para el análisis filogenético se propuso inicialmente solo al grupo de los pristoideos como grupo externo (Nishida, 1990), sin embargo, posteriormente se seleccionó a *N. brasiliensis* debido a que el análisis efectuado con el programa PAUP indicó que no se resolvía la filogenia de esta especie cuando formaba parte del grupo interno. Aunado a esto Compagno (1977) propone que esta especie es el grupo hermano de todos los batoideos, por lo cual *N. brasiliensis* se seleccionó también como grupo externo.

Al procesar la matriz de datos con el programa Hennig'86 (Fig. 33) y el programa PAUP (Fig. 34) se obtuvo sólo un árbol de longitud mínima para cada análisis, con una longitud de 74 pasos y un índice de consistencia de 0.83.

En ambos árboles se observa que las relaciones genealógicas del grupo interno son iguales.

En los cladogramas (Figs. 33 y 34) se observa que dentro del grupo externo *N. brasiliensis* es el taxón que presenta los caracteres más plesiomórficos, por lo que es el grupo hermano del resto de los batoideos, lo que corresponde, como ya se mencionó a lo reportado por Compagno (1977). Esto no concuerda a lo reportado por Nishida (1990), el cual considera a los prístidos como el grupo más plesiomórfico. Sin embargo, en este trabajo, los prístidos son el grupo hermano del grupo interno, con los cuales comparte una sinapomorfía (carácter 17).

Debido a que en este análisis no se consideraron a todas las especies, y faltan algunos géneros que no hay en México, no sería correcto realizar un análisis a nivel de género o de especie, es por ello que se discutió a nivel de familia (Fig. 35). En este caso a las tres especies de urolófidos se les dió una categoría superior a especie debido a las grandes discrepancias que hubo en estas.

De acuerdo con el cladograma (Fig. 35), el grupo interno está formado por dos grupos monofiléticos. El primero está constituido por las familias Rhinobatidae y Rajidae, que fueron los que presentaron los caracteres más plesiomórficos; el segundo por las familias del suborden Myliobatoidei. Dentro de este último grupo, los miliobatoideos y los rinoptéridos pertenecientes a la familia Myliobatidae presentaron los caracteres más apomórficos.

Las familias Rhinobatidae y Rajidae pertenecientes al Suborden Rajoidei forman un grupo monofilético definido por cinco sinapomorfías (caracteres 1, 3, 12, 21 y 34), y son el grupo hermano de los miliobatidos, con los cuales comparten cinco sinapomorfías (caracteres 8, 14, 16, 18, 28).

En el caso de los miliobatidos, observamos que forman dos grupos monofiléticos; el primero solo incluye a *U. nana* que es el grupo que presenta los caracteres más plesiomórficos y es el grupo hermano del resto de los miliobatidos. Estos últimos incluyen a dos grupos monofiléticos. El primer grupo está sustentado por una sinapomorfía (carácter 30) e incluye a las familias Urolophidae (excepto *U. nana*) y Dasyatidae y, el segundo grupo está formado por las familias Gymnuridae y Myliobatidae los cuales comparten dos sinapomorfías (caracteres 9 y 15). Dentro del primer grupo, los urolófidos serían el grupo hermano de los dasiátidos, siendo *U. asterias* el taxón que presenta los caracteres más plesiomórficos (Figs. 33 y 34); en tanto que en el segundo, Gymnuridae, que está definido por cuatro sinapomorfías (caracteres 16, 24, 30

y 36), serían el grupo hermano de Myliobatidae. Este último grupo está sustentado por once sinapomorfías (caracteres 1, 4, 8, 10, 11, 16, 17, 18, 19, 26 y 33).

De acuerdo con lo anterior, los urolófididos no forman un grupo monofilético, y con base a los lineamientos de Hennig (1968) constituirían un grupo parafilético, a menos que *U. nana* fuese reubicada taxonómicamente en una nueva familia. Este último punto sera discutido con detalle más adelante.

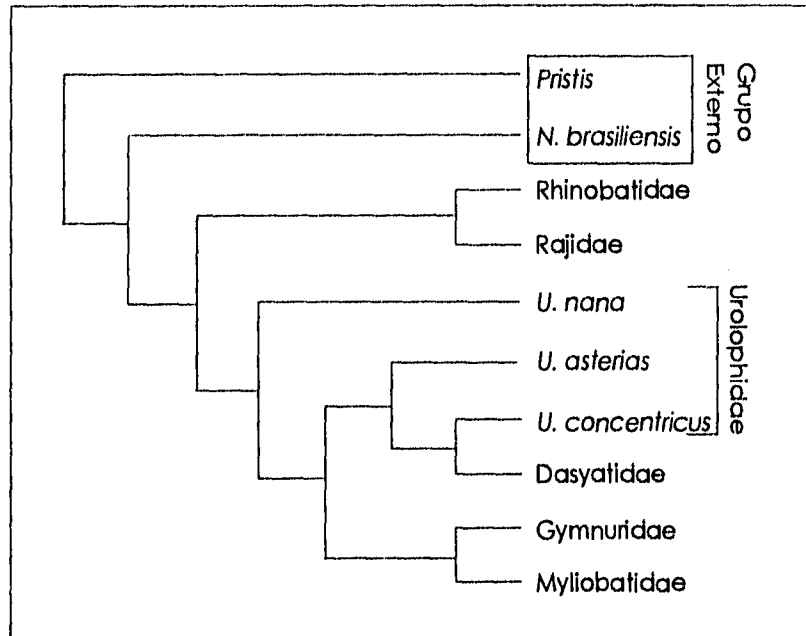


FIG. 35. Cladograma que muestra las relaciones genealógicas que hay a nivel de familia .

Por otra parte, *G. marmorata* y *G. micrura* integraron el grupo hermano de *A. narinari* y *R. bonasus*, lo cual concuerda con lo reportado por Nishida (1990); como se mencionó anteriormente, ambos grupos comparten dos sinapomorfías. El grupo de los gymnúridos tienen muchos caracteres apomórficos, pero retienen otros plesiomórficos, lo que puede deberse a que son organismos bentónicos poco activos (Bigelow y Schroeder, 1953), en tanto que *A. narinari* y *R. bonasus* son el grupo de batoideos que presenta el mayor número de caracteres apomórficos, la mayoría de los cuales pueden tener un carácter adaptativo dado que, a diferencia del resto de los organismos



estudiados, estas dos especies han abandonado el medio bentónico para convertirse en nadadores activos y ocupar la superficie y/o un rango más amplio de la columna de agua (Bigelow, 1953). Dentro de estas características se encuentra el desplazamiento de las cápsulas nasales hacia abajo de la región orbital, el incremento del espacio interorbital y la fusión de los procesos postorbitarios. Otros caracteres apomórficos se relacionan con el tipo de alimentación de estos organismos, ya que a diferencia del resto de los batoideos, estas dos especies se alimentan de moluscos que son triturados por sus mandíbulas (Nishida, 1990), lo que se ve reflejado en el incremento del palatoc cuadrado y cartílago de Meckel; este último además, se fusiona a nivel de la sínfisis, lo que le permite incrementar su fuerza.

Por otro lado algo que es necesario señalar es que tanto la familia Urolophidae como la familia Gymnuridae han variado en su ubicación taxonómica, así, algunos autores han colocado a los dasiátidos, urolófididos y gimnúridos juntos, ya sea como Nelson (1984) dentro de la familia Dasyatidae o como Compagno (1973) dentro de la superfamilia Dasyatoidea. Otros autores como Hoese y Moore (1982) ubican solo a los urolófididos y a los dasiátidos, dentro de la familia Dasyatidae, en tanto que Nishida (1990) los incluye dentro de la superfamilia Dasyatidoidea (Nishida, 1990), mientras que a los gimnúridos los coloca junto a los rinoptéridos y miliobátidos dentro de la superfamilia Myliobatoidea. Este último punto de vista es retomado por Nelson (1994), cambiando su clasificación de 1984.

Por lo que se refiere a las especies de urolófididos, estos resultados se deben a la gran diferencia que hay entre los cráneos de estas especies, ya que mientras *U. nana* presenta caracteres plesiomórficos como son la expansión lateral de las cápsulas nasales, el bajo grado de desarrollo de los procesos preorbitales y del primer par de procesos postorbitales. Por otro lado *Urolophus concentricus* presenta los caracteres más apomórficos como son la presencia de procesos mandibulares ventrolaterales (característicos de dasiátidos), numerosos forámenes oftálmicos superficiales, cápsulas nasales expandidas ventrolateralmente, además de que la primera proyección del proceso postorbital está moderadamente desarrollada (similar a dasiátidos) por lo que se forma una comisura entre las proyecciones de los procesos postorbitales. Por su parte, *U. asterias*, aunque presenta las cápsulas nasales expandidas ventrolateralmente, no tiene numerosos forámenes oftálmicos superficiales y no presenta procesos ventrolaterales en la mandíbula inferior, pero la primera proyección del proceso postorbital está más desarrollada que en *U. nana* y se parece más a la de *U. concentricus*. Aunado a ésto, el grado de parentesco que hay entre *U. asterias* y *U. concentricus* se ve reforzado, como se

mencionó anteriormente al aplicar la prueba de "t" ( $P > 0.05$ ) en donde, de las dieciséis medidas evaluadas, en trece fueron significativamente iguales (ver apéndice 2). Por lo anterior es importante evaluar más caracteres entre *U. asterias* y *U. concentricus* antes de concluir de manera determinante que forman un grupo parafilético.

Una interpretación más profunda de lo anterior sugiere que tal vez *Urotrygon asterias*, con base a las características del cráneo pertenezca más al género *Urolophus* que a *Urotrygon*. Sin embargo, también se podría sugerir que hay dos géneros en la familia Urolophidae y que *Urotrygon nana* forme parte de un nuevo género e incluso, por su ubicación en el cladograma, a una nueva familia.

*U. nana* de acuerdo con las características que presenta, parece como si fuera un organismo intermedio entre rajoideos y miliobatoideos. Esta especie comparte algunos caracteres que han sido descritos por Nishida (1990) para *Urotrygon daviesi*, entre los cuales destacan lo poco desarrollados que están los procesos postorbitales, las cápsulas nasales se observan bien en vista dorsal, ya que se expanden lateralmente y, además, dentro de los organismos reportados en bibliografía solo en *U. daviesi* y, ahora en *U. nana* se observan unas proyecciones en el basibranchial que se cree que corresponden al segundo, tercero y cuarto hipobranchiales. Una diferencia importante entre los dos cráneos es que en *U. daviesi* los procesos orbitales se fusionan (carácter apomórfico), en tanto que en *U. nana* no están fusionados (carácter plesiomórfico).

Por los caracteres que presenta *U. daviesi*, y por la ubicación que tiene este organismo en el análisis filogenético realizado por Nishida (1990), este autor, considera reubicar taxonómicamente a *U. daviesi* en una nueva familia, la Plesiobatidae (plesio=primitivo, batis=raya), y también le asigna un nuevo género *Pleslobatis daviesi*.

Con base a lo anterior y, en vista de los caracteres plesiomórficos que presenta *U. nana* se considera en este trabajo que es factible colocar a *U. nana* dentro de la familia Plesiobatidae, sin embargo, como Nishida utiliza también al sistema muscular, es importante evaluar esos caracteres antes de realizar la reubicación taxonómica. Además, es recomendable una revisión exhaustiva de *U. asterias* y *U. concentricus* con el objetivo de determinar la validez de su posición taxonómica actual y, en su caso, realizar las modificaciones necesarias.

## ANÁLISIS DE LOS CARACTERES

De acuerdo con las características morfológicas de cada cráneo que se describieron en la sección anterior y con base a los resultados obtenidos con el análisis filogenético, es posible evaluar y analizar cada uno de los diferentes caracteres.

**CARTÍLAGO Y APÉNDICE ROSTRAL.** El cartílago rostral se presentó en el grupo externo y en *R. lentiginosus* y *R. texana*, como una estructura bien definida, en tanto que en los miliobatoideos se observó como un cartílago vestigial o ausente que en muchas ocasiones fue difícil de ubicar por su tamaño. La reducción y/o pérdida de esta estructura se consideró como carácter apomórfico. Adicionalmente, cuando el cartílago rostral está bien desarrollado puede ser de forma cuadrangular como en el grupo interno o alargado y delgado como en *R. texana* y *R. lentiginosus*, esto último se consideró como un carácter apomórfico.

Asociado al cartílago rostral está el apéndice rostral, el cual está presente en el grupo interno, excepto *A. narinari* y *R. bonasus*, en los cuales se considera la pérdida de esta estructura como una sinapomorfía. Por lo anterior, es posible deducir que el cartílago rostral, inicialmente es una estructura alargada que va hasta la punta del hocico, y que se haya fusionada al apéndice rostral, si éste está presente; posteriormente el cartílago tiende a adelgazarse hasta desaparecer; sin embargo, el apéndice permanece en los organismos que presentan el cartílago rostral reducido y finalmente desaparece junto con el cartílago rostral.

Es importante señalar, que en organismos como *R. texana* y *R. lentiginosus* el sostén del hocico esta dado por el cartílago rostral y en el caso de *R. lentiginosus* también por el apéndice, lo que le da cierto grado de rigidez a esa zona. En tanto que en miliobatoideos el sostén del hocico está dado por los radios de las aletas pectorales lo que hacen que esta zona sea relativamente flexible.

**CÁPSULAS NASALES.** Las cápsulas nasales se encuentran en todos los batoideos; sin embargo, su ubicación y tamaño varían dependiendo de la especie. En *R. texana* y *R. lentiginosus*, estas estructuras constituyen en promedio el 120.83% y 136.22% de la longitud nasobasal, respectivamente, esto indica que el ancho del cráneo es mayor que la longitud nasobasal, esta condición es considerada como un carácter apomórfico. En el resto de los batoideos el

ancho de las cápsulas nasales fue menor a la longitud nasobasal. En estas especies hubo diferencias significativas en el ancho del cráneo, exceptuando en las dos especies de dasiátidos y en las dos especies de gimnúridos.

La ubicación y forma de estas estructuras también fue variable. En *R. texana*, *R. lentiginosus* y *U. nana* se expanden lateralmente, lo que fue considerado como un carácter plesiomórfico, en tanto que en el resto de los batoideos se expanden ventrolateralmente incluyendo a *N. brasiliensis*, que es parte del grupo externo, considerándose esta condición como un carácter apomórfico. Por otro lado, en *R. texana*, *R. lentiginosus*, *U. nana* y *N. brasiliensis* las cápsulas se ubican en posición dorsal, lo que se consideró como un carácter pleisomórfico. En los miliobatoideos (excepto *U. nana*) se ubican en posición ventral abajo de los procesos preorbitales. En *A. narinari* y *R. bonasus* estas estructuras son prácticamente imperceptibles en vista dorsal, dado que se ubican en posición ventral, justo abajo de la región orbital, esta condición fue considerada como apomórfica.

De acuerdo con lo anterior es posible decir, que las cápsulas nasales en batoideos inicialmente se localizan en posición dorsal y se expanden dorsolateralmente de manera similar a tiburones (Compagno, 1973 y 1977). Esta condición cambia a lo largo de su historia evolutiva, ya que al incrementarse el tamaño de los procesos preorbitales, estas estructuras tienden a desplazarse hacia la región ventral hasta ubicarse en algunos organismos abajo de la región orbital. Es posible que estos cambios estén relacionados con el cambio de un hábitat bentónico a uno pelágico.

PROCESOS PREORBITALES. Los procesos preorbitales varían en forma y tamaño dependiendo de la especie. En *N. brasiliensis* no se observan; en *R. texana* y *U. nana* están moderadamente desarrollados y presentan una forma trapezoide, sobresaliendo ligeramente en la parte dorsal del cráneo; en *R. lentiginosus* también están moderadamente desarrollados, pero su forma es triangular, sobresalen en la parte dorsal, pero no hacia los lados. En *U. concentricus*, *U. asterias*, *D. americana*, *D. sabina*, *G. marmorata* y *G. micrura* estos procesos tienen forma que va de triangular a cilíndrica, y alcanzan su máximo grado de desarrollo, sobresaliendo a ambos lados del neurocráneo y desplazando a las cápsulas nasales hacia la región ventral. En *A. narinari* y *R. bonasus* estos procesos aparentemente se han reducido, pero de manera secundaria y prácticamente no sobresalen del neurocráneo debido a que las cápsulas nasales se han desplazado completamente hacia la región ventral, quedando estos cartílagos en la parte anterior del neurocráneo.

FONTANELAS. Estas son estructuras que también presentaron gran variabilidad. Sólo en tres especies se observaron dos fontanelas: *R. lentiginosus*, *R. texana* y *N. brasiliensis*. La fontanela anterior se localizó en el cartílago rostral y la fontanela posterior estuvo relacionada con la región orbital. En *N. brasiliensis* la fontanela posterior tiende a cerrarse hasta que desaparece en organismos adultos, quedando solamente la fontanela anterior, motivo por el cual en el análisis filogenético se consideró únicamente la presencia de una fontanela. De acuerdo con esto, es probable que la única fontanela que presentan los millobatoideos corresponda a la fontanela anterior. Esta idea se ve reforzada por la presencia de un orificio cerca de la fosa endolinfática, condición observada en los ejemplares más pequeños de *U. nana* y *U. asterias*, y que podría interpretarse como una reminiscencia de la fontanela posterior que se cierra conforme avanza el desarrollo de estos organismos; cabe mencionar que dicho orificio no ha sido reportado anteriormente. Estudios embriológicos posteriores son recomendables para confirmar o rechazar esta idea. En este caso la presencia de una fontanela se consideró como carácter apomórfico.

Por otra parte en *Dasyatis sabina* se observó parte de la fontanela tiende a calcificarse, esta tendencia podría interpretarse como una mayor protección para el encéfalo. Dicha condición no se ha reportado para ninguna otra especie.

FORÁMENES. En el neurocráneo existen numerosos forámenes por donde entran y salen venas y nervios; en los grupos estudiados, algunos de éstos presentaron una gran variabilidad mientras que otros permanecieron constantes. Entre los que registraron mayor variabilidad destacan los forámenes oftálmicos superficiales que se localizan a lo largo de la cresta supraorbital. Estos elementos están ausentes en *N. brasiliensis*, mientras que *Raja texana*, *Rhinobatos lentiginosus*, *U. nana*, y *U. asterias* tienen menos de diez pares de forámenes que se distribuyen principalmente hacia la parte superior de la cresta; *Gymnura* también presenta menos de diez pares, pero se localizan en la parte media o a todo lo largo de la cresta; por su parte *U. concentricus* tiene 14 pares, en tanto que *D. sabina*, *D. americana*, *A. narinari* y *R. bonasus* presentaron más de veinte pares. Debido a que la variabilidad de estos forámenes en las diferentes especies, este carácter mostró un índice de consistencia de 0.66 (ver apéndice 17, carácter 14), por lo que no se recomienda su inclusión en futuros análisis filogenéticos.

De acuerdo con lo anterior, se observa que la región oftálmica, inicialmente no estaba inervada (*N. brasiliensis*), posteriormente empezó a tener mayor número de inervaciones, adquiriendo cada vez mayor sensibilidad y mayor complejidad. Lo que se observa más en organismos que han abandonado el fondo para migrar hacia la parte superior de la columna de agua.

El foramen de la arteria carotida interna se observa en vista ventral y puede ser par o impar. En *R. lentiginosus*, *R. texana*, *N. brasiliensis*, *D. sabina* y *U. nana* es impar, mientras que en los demás batoideos es una estructura par. La variabilidad de este foramen indicó que no es un buen carácter para este tipo de análisis, motivo por el cual no fue seleccionado.

La mayoría de los batoideos presentan dos pares de forámenes linfáticos, con excepción de aquellos que pertenecen a la familia Gymnuridae, en los que existe un solo par. Esta condición se consideró como apomórfica lo que coincide con lo propuesto por Nishida (1990).

**MANDÍBULAS.** Las mandíbulas, que forman parte del primer arco branquial, en *R. texana* y *R. lentiginosus* son prácticamente del mismo tamaño; en *N. brasiliensis* la mandíbula inferior es ligeramente más grande que la superior, en tanto que en otras especies como los dasiátidos y los urolófidios, la mandíbula superior es considerablemente más delgada que la inferior. En los urolófidios el ancho de estas estructuras no es significativamente diferente, por lo cual este carácter puede ser importante para separarlos a nivel de familia, pero no a nivel de especie. Esto mismo sucede con los dasiátidos. En los miembros de la familia Gymnuridae las mandíbulas son delgadas, pero muy largas, en tanto que en *A. narinari* y *R. bonasus* son robustas y se fusionan en la sínfisis, lo que está relacionado con su tipo de alimentación (Nishida, 1990). Esta fusión fue considerada como un carácter apomórfico.

Por otra parte, las mandíbulas pueden tener caracteres especiales, por ejemplo, en *D. americana*, *D. sabina* y *U. concentricus* presentan dos pares de proyecciones, el primer par se localiza en la región media y el segundo, de mayor tamaño, se encuentra en posición lateral. La presencia de estos procesos se consideró como un carácter apomórfico. En otros organismos como *A. narinari* y *R. bonasus* la parte central de la mandíbula se proyecta hacia adelante, formando lo que se conoce como procesos alares. Estos procesos en *A. narinari* son menos anchos que en *R. bonasus*, en la cual ocupan prácticamente todo el ancho de la mandíbula.

CERATOHIAL. Esta se observa en la mayoría de los Selachiformes (Miyake y McEachran, 1991), y en batoideos tiende a desaparecer. En las especies estudiadas sólo se observó en *N. brasiliensis* como un estructura muy delgada. En los organismos en que se pierde el ceratohial, la función de dar sostén a los radios branquiales es sustituida por el pseudohial.

BASIHIAL. En *R. texana* y *R. lentiginosus* el basihial, que forma parte del segundo arco branquial, tiene forma de "U" invertida; de acuerdo con Miyake y McEachran (1991), la rama posterolateral corresponde al primer hipobranquial. En *N. brasiliensis* existe la posibilidad de que dos cartílagos de forma cuadrada correspondan al basihial (Compagno, 1977), sin embargo, esa homología aún es dudosa.

En las tres especies de urolófidios estudiadas el basihial es diferente. En *U. asterias* no presenta la barra horizontal y el basihial se ha reducido a dos pares de cartílagos pequeños, de los cuales el más grande se articula con el primer hipobranquial. En *U. concentricus* se mantiene la barra horizontal y, además, se observan un par de pequeños cartílagos, la barra se articula con el primer hipobranquial. En *U. nana* el basihial se ha perdido. Por otra parte, en las dos especies de dasiátidos, no existen grandes diferencias en la estructura del basihial, el cual está fragmentado en cinco elementos; en este caso, los laterales se articulan con el primer hipobranquial. En las dos especies de gimnúridos, el basihial es similar y está formado sólo por una barra horizontal que se articula con el primer hipobranquial. Finalmente, en *A. narinari* y *R. bonasus* el basihial está ausente.

La historia de esta estructura es muy confusa, sobre todo si la analizamos en las figuras 33 y 34, en la cual aparentemente el basihial se pierde y posteriormente aparece nuevamente como una estructura fragmentada (en dasiátidos y *U. concentricus*), o como una estructura formada por un elemento (gimnúridos), lo cual sería muy difícil que sucediera. Se observa además, que se pierde de manera independiente en *U. nana*, *A. narinari* y *R. bonasus*, y finalmente ocurre una reversión en gimnúridos en donde vuelve a estar formado por un solo elemento. De acuerdo con esto, es probable que después de ser un elemento único, el basihial se haya perdido de manera independiente en algunos organismos (similar a lo reportado por Nishida, 1990), en tanto que en otros tendió a fragmentarse en tres o cinco elementos; en los gimnúridos probablemente se perdieron los elementos laterales, quedando únicamente el elemento central.

**PSEUDOHIAL.** En algunos batoideos, el pseudohial se articula con el primer ceratobranquial, sin embargo, estos dos elementos se fusionan en su parte proximal únicamente en las especies pertenecientes al suborden miliobatoideos, lo que concuerda con lo reportado con Nishida (1990). Esta condición se consideró como apomórfica. En los gimnúridos también los ceratobranquiales primero, segundo, tercero y cuarto se fusionan en su parte proximal, lo cual también se consideró como un carácter apomórfico.

**HIPOBRANQUIALES Y BASIBRANQUIAL.** Por otra parte se observa una relación estrecha entre los hipobranquiales segundo, tercero y cuarto, y el basibranquial. Solamente en *N. brasiliensis* estas estructuras están separadas, mientras que en *R. lentiginosus* y *R. texana* se fusionan parcialmente al basibranquial, aunque en *R. texana* el segundo hipobranquial, aún está separado. En los miliobatoideos se observa una lámina continua que aparentemente se forma de la fusión de los hipobranquiales y el basibranquial. Esta condición se hace evidente en *U. nana*, ya que en organismos pequeños (Fig. 24b, c), la parte anterior del basibranquial no se observa como una lámina continua, sino que se diferencian dos o tres proyecciones las cuales, de acuerdo con Miyake y McEachran (1991), corresponderían a los hipobranquiales segundo, tercero y cuarto. Es importante mencionar que esta separación sólo fue clara en *U. nana*, ya que como se discutió es el miliobatido con los caracteres más plesiomórficos. La fusión de estos elementos, es probable que contribuya a dar una mayor rigidez a la región ventral del esplanocráneo. La fusión de los hipobranquiales segundo, tercero y cuarto se consideró como un carácter apomórfico.

En algunos organismos se observó la presencia de un orificio o puente en la parte anterior del basibranquial, esta zona es por donde pasa la rama aferente de la aorta ventral. Por otro lado, el puente sirve de inserción para los músculos coracohiomandibular y coracobranquial (Miyake, 1988). En algunos organismos no se observó, y en otros, conforme el organismo tiende a crecer se pierde esta estructura; en este último caso, los músculos se insertan en las proyecciones cartilaginosas de la placa cartilaginosa.

**RELACIÓN CERATOBANQUIAL CUARTO Y QUINTO.** Una característica que sólo se observó en los miliobatoideos fue que el ceratobranquial cuarto y quinto se fusionan en un solo punto en la parte proximal, esta zona sirve de inserción para el último músculo ceratobranquial (Miyake y McEachran, 1991).



QUINTO CERATOBANQUIAL. El quinto ceratobranquial es una estructura que a diferencia de los otros no sostiene a los septos interbranquiales y, en general es tan delgado como el resto de los ceratobranquiales; sin embargo, en *R. bonasus*, el quinto ceratobranquial es robusto; esta estructura se articula con el basibranquial a todo lo largo, a diferencia de los otros batoideos, en donde sólo se articula en un punto.

Los ceratobranquiales en *R. texana*, *R. lentiginosus* y *N. brasiliensis* se observan como estructuras independientes, sin embargo en los miliobatoideos se ve que estos están articulados e incluso en algunos están fusionados. De acuerdo con Miyake y McEachran (1991) es probable que la anquilosis de los dos últimos ceratobranquiales y la fusión de la parte proximal del ceratohial con el primer hipobranquial, contribuyan a dar rigidez a la articulación de la aleta pectoral. Además se observa la formación de una placa ventral, debido a la fusión de hipobranquiales con el basibranquial. Todo esto, es probable, que haya sido determinante para el cambio de tipo de natación de un movimiento ondulatorio (urolófidios y dasiátidos) a un movimiento por aleteo (gimnúridos y miliobatidos) lo que contribuyó a abandonar el hábitat bentónico.

## CONCLUSIONES

- √ A partir del análisis filogenético (cladista) realizado con las características anatómicas del cráneo en doce especies de batoideos colectados en las costas del Golfo de México y del océano Pacífico, es posible definir las siguientes tendencias evolutivas:
  - Reducción y pérdida del cartílago rostral
  - Migración de las cápsulas nasales hacia la región ventral
  - Migración del foramen del canal preorbital hacia la región anterior del cráneo
  - Incremento del tamaño de los procesos preorbitales
  - Incremento y fusión de los procesos postorbitales
  - Migración de los procesos postorbitales hacia la región orbital
  - Fusión de la sínfisis mandibular
  - Fusión de los hipobranquiales entre sí y con el basibranquial
  - Pérdida del primer hipobranquial.
  
- √ Dentro del contexto general del análisis se encontró que *Narcine brasiliensis* presentó los caracteres más plesiomórficos, mientras que *Rhinoptera bonasus* y *Aetobatus narinari* presentaron los caracteres más apomórficos.
  
- √ De acuerdo con el análisis cladista de los datos con los programas Hennig'86 y PAUP, se pudo observar que el grupo de los batoideos constituye un grupo monofilético, lo que está sustentado por cinco sinapomorfías: 1) procesos preorbitales moderadamente desarrollados (éstos incrementan su tamaño en miliobatidos); 2) menos de diez forámenes oftálmicos superficiales (en dasiátidos, *R. bonasus* y *A. narinari* tienen más de diez); 3) primer proceso postorbital redondeado (en dasiátidos, gimnúridos, *R. bonasus* y *A. narinari* es agudo); 4) postorbital con dos proyecciones y 5) sin ceratohial.
  
- √ *Narcine brasiliensis* fue considerado como el grupo externo de las doce especies estudiadas dado que presentó los caracteres más plesiomórficos; el resto de las especies se distribuyó en dos grupos monofiléticos: el primero formado por *Rhinobatos lentiginosus* y *Raja texana*, y el segundo integrado por las nueve especies del suborden Myliobatoidei.

- √ Con base en los caracteres analizados, se propone que las nueve especies del grupo de los miliobatoideos estudiados:
- Forman un grupo monofilético
  - *Urotrygon nana* presenta los caracteres más plesiomórficos
  - El grupo de los urolófidos es parafilético
  - *Urolophus concentricus*, *Urotrygon asterias*, *Dasyatis americana* y *Dasyatis sabina* integran un grupo monofilético
  - El clado correspondiente a *Gymnura micrura* y *Gymnura marmorata* es el grupo hermano del correspondiente a *Aetobatus narinari* y *Rhinoptera bonasus*.
- √ La estructura del cráneo de *Urotrygon nana* reveló es diferente a la de *Urotrygon asterias* con respecto a la expansión y ubicación de las cápsulas nasales, el desarrollo de los procesos preorbitales, la diferenciación de los hipobranquiales y la desaparición del basihial. Estas características, coinciden con las de *Plesiobatis daviesi*, y dada la ubicación en el cladograma, es posible sugerir que *Urotrygon nana* guarda una relación más directa con *Plesiobatis* que con *Urotrygon asterias*.
- √ Con la técnica de tinción diferencial empleada se encontró que:
- *Urotrygon nana* tiene tres proyecciones en la parte anterior del basibranquial que corresponden a los tres últimos hipobranquiales, los cuales sólo habían sido descritos en *Plesiobatis daviesi*
  - Los organismos más pequeños de *Urotrygon asterias* y *Urotrygon nana* presentan un foramen que probablemente corresponde a la fontanela posterior, el cual no había sido descrito.
  - En *Dasyatis sabina* se observa que la parte media de la fontanela tiende a calcificarse.
- √ Por otro lado, es necesario señalar que este tipo trabajos son prácticamente inexistentes en México y, dada la diversidad de batoideos en nuestro país, es importante realizar estudios más profundos. Por último, la taxonomía de este grupo requiere de análisis, que como este, nos permitan conocer las verdaderas relaciones que existen entre ellos.

## APENDICE 1

Técnica de transparentación con tinción diferencial (Dingerkus y Ulher, 1977; González *et al.*, 1994) :

1. Los organismos se deben de fijar en formaldehído al 4%, al menos durante 48 horas.
2. Los especímenes se lavan con varios cambios de agua, de 24 a 48 horas, para posteriormente ser eviscerados y desollados.
3. Se deshidratan con alcohol etílico (30%, 40%, 60%, 80%, 90% y 100%) de 24 a 48 horas en cada alcohol, dependiendo del tamaño del organismo.
4. Se tiñen con azul de alciano durante 24 horas.
5. Se rehidratan con alcohol etílico (100%, 90%, 80%, 60%, 40% y 30%) hasta llegar a agua.
6. Se colocan directamente en una mezcla de 450 ml de KOH al 2% con 50 ml de rojo de alizarina "S" al 0.1%, permaneciendo en ésta hasta que el esqueleto este perfectamente teñido. Este procedimiento dura de 3 a 15 días, dependiendo del tamaño del organismo.
7. Transferir a los especímenes a KOH al 2% hasta que la musculatura quede perfectamente macerada, lo que se comprueba cuando presenta un color blanquecino y los tejidos son facilmente penetrados con una aguja de disección. Dependiendo del tamaño del organismo, este procedimiento dura de 30 a 150 días.
8. Finalmente, para el proceso de aclaramiento los organismos se transfirieron a un tren de glicerina (20%, 40%, 60%, 80%, 90% y 100%), durante un período de 48 horas en cada solución.

## APENDICE 2

Resultados obtenidos con la prueba de "t" de student ( $P < 0.05$ ) aplicada al comparar los caracteres medidos entre las especies de cada familia.

FAMILIA	UROLOPHIDAE			GYMNURIDAE	DASYTIDAE	MYLIOBATIDAE
	<i>U. asterias</i> Vs. <i>U. nana</i>	<i>U. nana</i> Vs. <i>U. concentricus</i>	<i>U. asterias</i> Vs. <i>U. concentricus</i>	<i>G. micrura</i> Vs. <i>G. marmorata</i>	<i>D. americana</i> Vs. <i>D. sabina</i>	<i>A. narinari</i> Vs. <i>R. bonasus</i>
Anchura del cráneo	2.6041♦	7.3638♦	4.6716♦	1.0658	1.1649	0.8671
Anchura interorbital	0.4920	1.4346	1.2805	1.1301	1.5690	2.1096♦
Long. de la fontanela anterior	6.3918♦	6.0211♦	0.1373	2.6955♦	2.6798♦	1.7018
Anchura de la fontanela anterior	1.2930	0.7408	0.0469	0.5540	1.3785	1.8103
Long. de la prefontanela	1.3358	2.7057♦	1.3672	6.5811♦	1.0424	
Anchura a través de las cápsulas óticas	3.4139♦	3.0421♦	0.7778	0.4846	0.6091	1.7940
Anchura mayor de apertura nasal	3.5832♦	4.5192♦	0.7648	2.2582♦	0.9023	9.3872♦
Anchura internasal	2.1441♦	2.2654♦	1.7951	1.5538	3.5084♦	8.7179♦
Anchura mínima de la placa basal	1.9420♦	0.0660	1.7128	2.1705♦	0.7065	1.1615
Long. de la postfontanela	2.7343♦	0.8071	2.0791♦	1.3610	1.2664	3.3217♦
Long. de las cápsulas óticas	4.7902♦	3.2316♦	1.6964	0.9404	1.5891	0.5313
Anchura del apéndice rostral	2.3697♦	3.4396♦	1.0221	3.2846♦		
Long. del apéndice rostral	3.6822♦	3.8882♦	0.7937	2.4754♦		
Altura del cráneo a nivel de las cáps. nasales	2.7765♦	4.4073♦	1.1172	1.7239	3.2542♦	7.4467♦
Altura del cráneo a nivel de la región orbital	1.1475	3.5075♦	4.4538♦	0.0841	0.7913	2.3219♦
Anchura de las mandíbulas	0.5084	0.3846	0.6745	2.5801♦	0.0894	0.1853
"t" de tablas	1.79	1.78	1.80	1.77	1.75	1.83

♦ Medidas no significativas

## APENDICE 2 (CONTINUA)

FAMILIA	DASYATIDAE Y U. CONCENTRICUS	
	<i>D. americana</i> Vs. <i>U. concentricus</i>	<i>D. sabina</i> Vs. <i>U. concentricus</i>
Anchura del cráneo	7.9114♦	12.4197♦
Anchura interorbital	8.2603♦	6.9378♦
Long. de la fontanela anterior	2.4931♦	5.6892♦
Anchura de la fontanela anterior	2.4384♦	2.3115♦
Long. de la prefontanela	2.0065♦	1.8221♦
Anchura a través de las cápsulas óticas	0.0348	1.0476
Anchura mayor de apertura nasal	4.6100♦	2.3228♦
Anchura internasal	3.4654♦	2.2324♦
Anchura mínima de la placa basal	2.6063♦	1.9342♦
Long. de la postfontanela	1.4342	0.3746
Long. de las cápsulas óticas	2.4407♦	2.2431♦
Anchura del apéndice rostral		2.3645♦
Long. del apéndice rostral		2.0974♦
Altura del cáneo a nivel de las cáps. nasales	3.3770♦	2.6245♦
Altura del cráneo a nivel de la región orbital	0.6861	0.1299
Anchura de las mandíbulas	1.7124	1.7502
"I" de tablas	1.77	1.80

♦ Medidas no significativas

## APENDICE 3

### TERMINOLOGÍA

A continuación se enlistan las definiciones de los terminos que se consideraron en este análisis (Hennig, 1968; Wiley, *et al.*, 1991; Villaseñor y Dávila, 1992):

- √ **AUTAPOMORFIA:** Un estado de caracter exclusivo de un grupo no compartido con ningún otro grupo. Una novedad evolutiva.
- √ **CARACTER:** Es una característica, que es una parte observable o atributo de un organismo
- √ **CARACTER APOMÓRFICO:** De un par de caracteres homólogos, el caracter apomórfico es aquel evolucionado directamente de su homólogo preexistente.
- √ **CLADOGAMA:** Arbol filogenético. Este tiene una connotación específica que implica ancestría. Así, un cladograma es un tipo de árbol filogenético de ancestría común.
- √ **ESTADO DE CARÁCTER:** Cualquiera de dos o más expresiones o valores mutuamente excluyentes de un carácter.
- √ **GRUPO INTERNO:** Es el grupo de estudio o de interés
- √ **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 está genealógicamente más cercanamente relacionado con el grupo interno. El ancestro del grupo interno no puede ser el grupo hermano debido a que el ancestro sea es miembro del grupo.
- √ **GRUPO MONOFILÉTICO:** Es un grupo de especies que incluyen a las especie ancestral y a todos sus descendientes que tienen relación de ancestría común. En otras palabras, un grupo monofilético es una unidad de historia evolutiva.

- √ GRUPO PARAFILÉTICO: Es un grupo que se define únicamente por plesiomorfias y, es un grupo artificial porque uno o más de sus descendientes son excluidos del grupo.
- √ GRUPO POLIFILÉTICO: Es un grupo artificial debido a que el ancestro común es puesto en otro taxón.
- √ HOMOLOGÍA: Un carácter de dos o más taxones es homólogo si este carácter se encuentra en el ancestro común de estos taxones, o dos caracteres (o una secuencia de caracteres) son homólogos si uno es directamente (o secuencialmente) derivado de los otros.
- √ HOMOPLASIA: Es un caracter similar que presentan dos taxones, que han evolucionado de manera independiente o sea, que han obtenido a través de dos eventos evolutivos separados.
- √ INDICE DE CONSISTENCIA: Sirve para medir la solidez de la relación entre los caracteres y es definido como el número mínimo de cambios en los estados de caracteres que se necesitan para definir el cladograma o el árbol más parsimonioso, en donde se incluyen a todos los caracteres bajo consideración. Si en un cladograma no se observa homoplasia el índice de consistencia sería igual a uno, y este índice decrece, o se acerca a cero conforme el nivel de homoplasia se incrementa.
- √ LONGITUD DE UN ÁRBOL: la longitud de un árbol es la suma del número de cambios de un carácter a lo largo de cada rama e internodo en el árbol.
- √ PARSIMONIA: Principio que justifica la elección de entre dos o más hipótesis de relaciones filogenéticas (cladogramas), aquella que implica el menor número de eventos evolutivos
- √ POLARIDAD DE UN CARACTER : Es el sentido de cambio evolutivo.
- √ REVERSIÓN: Es el regreso de un estado de carácter a una condición que se considera anterior pero es apomórfica.
- √ SIMPLESIOMORFÍA: Estado de carácter ancestral compartido
- √ SINAPOMORFÍA: Estado de carácter derivado compartido
- √ TAXÓN ARTIFICIAL: Es un grupo que no es monofilético. Hay dos tipos de taxones artificiales: los parafiléticos y los parafileticos.



## APENDICE 4

### *Rhinobatos lentiginosus*

	♂	♂	♂	♂	♀	♀	♀	♀	♀
Longitud total (mm)	231	310	336	565	310	501	582	615	652
Long. del disco (mm)	102	133	155	216	132	265	245	181	253
Anchura del disco (mm)	80	107	124	170	108	163	205	204	220
Long. nasobasal (mm)	20	25.3	28.5	41	25.2	39.8	45	39	49
Long. del cráneo	280	270.7	281.7	264.6	266.2	263.8	272.6	276.9	277.5
Anchura del cráneo	142.5	136.7	134.7	129.2	140.4	134.6	131.7	143.5	132.2
Anchura interorbital	45	40.3	39.2	41.4	36.1	36.4	36.2	48.7	40.8
Base del cartílago rostral	49	47.4	49.4	46.8	50.7	35.6	40.0	38.46	44.8
Long. de la fontanela ant.	145.5	142.6	155.4	141.7	146.8	145.9	152.0	151.2	140.8
Anchura de la fontanela ant.	22.5	16.6	14.3	17.0	19.4	12.5	13.7	11.5	17.3
Long. de la fontanela post.	30.5	24.1	29.1	24.3	23.8	25.1	28.6	26.9	26.5
Anchura de la fontanela post.	15	9.8	11.9	8.2	9.9	7.5	7.7	7.6	10.2
Cartilago rostral	168	166.0	181.0	170.7	168.6	170.8	175.5	174.3	175.5
Long. prefontanela	37.5	43.4	37.5	34.3	41.6	38.9	33.3	35.9	40.8
Anchura del cartílago rostral	20	20.5	22.1	19.5	26.9	23.3	19.5	20.5	24.4
Anchura a través de las cápsulas óticas	70	60.4	62.1	54.3	63.4	62.5	56.2	76.9	61.6
Anchura mayor de apertura nasal	50	52.1	52.6	49.5	47.6	51.5	50.8	56.4	53.0
Anchura internasal	30	30.0	31.5	29.7	37.6	32.6	29.1	35.8	32.6
Anchura mínima de la placa basal	30	36.3	36.8	32.9	33.7	32.6	34.8	42.3	32.6
Long. de la postfontanela	27.5	28.4	24.9	22.4	25.3	22.6	28.8	33.3	34.2
Long. de las cápsulas óticas	32.5	22.1	28.0	24.8	24.2	30.1	33.3	41	35.7
Anchura del apéndice rostral	50	60.4	63.1	55.3	61.5	45.2	37.7	56.4	53.0
Largo del apéndice rostral	56	73.5	63.1	70.2	59.2	45.2	38.8	66.6	55.1
Altura del cráneo (capsulas nasales)	31.5	30.8	35.7	33.2	28.9	35.0	31.1	31.9	31.8
Altura del cráneo (región orbital)	26.0	26.8	27.0	26.9	27.7	29.0	28.2	28.7	28.7
Anchura de las mandíbulas	131.5	126	126.3	126.2	132.0	118.0	128.8	122.8	132.5

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal

## APENDICE 5

### *Raja texana*

	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♀	♀	♀	♀	♀
Longitud total (mm)	95	189	217	263	348	368	123	154	336	363	396	532
Long. del disco (mm)	44	99	116	128	177	172	59	78	169	177	197	305
Anchura del disco (mm)	12	118	142	147	218	218	78	99	203	222	245	360
Long. nasobasal (mm)	9	18	24	26	30	35	11	17	32	34	35	53
Long. del cráneo	214.2	238.8	204.1	215.3	242.8	208.5	193.0	200.0	225.9	211.7	253.1	224.5
Anchura del cráneo	122.4	129.4	110.4	119.2	134.4	108.5	152.1	111.7	101.4	109.4	127.1	123.5
Anchura interorbital	38.7	40.0	34.1	36.5	42.2	34.2	45.2	35.2	40.6	41.1	45.7	45.2
Base del cartilago rostral	42.8	38.8	29.1	34.6	42.2	32.8	40.8	41.1	39.0	34.7	46.0	44.3
Long. de la fontanela antl.	32.6	40.0	35.4	31.1	48.3	37.1	38.2	36.4	45.0	41.1	47.1	41.5
Anchura de la fontanela antl.	26.5	23.3	18.7	23.4	24.3	15.7	26.0	22.3	20.3	21.1	20.2	22.6
Long. de la fontanela postl.	42.8	44.4	41.6	43.3	48.7	34.2	49.5	37.6	40.6	48.2	45.1	39.6
Anchura de la fontanela postl.	12.2	14.4	12.5	15.3	16.8	11.4	11.3	12.3	17.1	10.8	14.2	13.2
Cartilago rostral	119.3	138.8	122.9	117.3	106.1	108.5	127.8	123.5	131.2	123.5	142.2	130.1
Long. prefontanela	86.7	111.1	95.8	84.6	97.7	94.2	107.8	94.1	100.0	93.8	115.7	105.6
Ancho del cartilago rostral	12.2	11.1	8.3	11.5	14.9	7.1	4.3	11.7	12.5	12.3	14.2	9.4
Anchura a través de las cápsulas ólicas	66.3	65.5	54.1	57.6	67.2	51.4	63.4	58.8	56.2	58.8	68.5	58.4
Anchura mayor de apertura nasal	40.8	47.2	35.0	38.8	44.8	38.5	39.1	35.2	38.1	37	42.8	38.6
Anchura internasal	30.6	27.7	25.0	26.9	30.8	24.2	27.8	29.4	28.7	25.2	17.1	30.1
Anchura mínima de la placa basal	32.6	30.5	31.2	32.6	40.2	28.5	39.1	30.5	34.3	32.9	37.1	28.8
Long. de la postfontanela	22.4	22.2	19.1	23.0	22.7	21.4	28.7	23.5	21.8	19.1	20.0	24.5
Long. de las cápsulas ólicas	38.7	27.7	33.3	53.8	45.4	28.5	26.9	23.5	37.5	23.5	31.4	22.6
Anchura del apéndice rostral	22.4	25.0	17.5	26.9	22.7	20.0	26.0	24.7	21.8	17.6	17.1	20.7
Largo del apéndice rostral	30.6	33.3	30.0	26.9	29.2	31.4	34.7	23.5	31.2	23.5	25.7	18.8
Altura del cráneo (cápsulas nasales)	29.5	31.6	30.6	28.3	23.7	24.7	30.4	22.0	23.0	29.6	23.1	21.8
Altura del cráneo (región orbital)	28.9	28.8	31.5	27.1	24.3	25.3	29.5	22.6	23.8	29.0	23.4	21.3
Anchura de las mandíbulas	135.2	133.2	129.5	136.0	156.4	130.7	145.2	127.1	128.2	140.3	131.5	135.4

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal

## APENDICE 6

### *Narcine brasiliensis*

	♂	♂	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀
Longitud total (mm)	249	314	85	151	152	292	295	395	403
Long. del disco (mm)	124	155	37	69	74	136	139	180	175
Anchura del disco (mm)	117	159	46	76	73	149	154	200	190
Long. nasobasal (mm)	32	38	12	20	20.1	35	37.5	48.5	51
Long. del cráneo	175.0	170.2	162.5	175.0	175.1	176.0	165.8	182.2	172.5
Anchura del cráneo	81.2	83.5	85.8	80.0	83.5	100.0	82.1	88.5	70.5
Anchura interorbital	28.7	27.4	35.0	35.0	32.3	30.2	28.8	33.5	27.4
Base del cartílago rostral	31.2	39.9	39.1	35.0	38.8	37.1	36.0	36.0	35.2
Long. de la fontanela ant.	65.6	53.5	45.8	65.0	59.7	58.8	56.0	55.5	55.8
Anchura de la fontanela ant.	34.3	23.4	26.6	32.0	25.1	30.0	28.8	28.3	26.4
Long. de la fontanela post.	32.8	*	45.0	27.5	27.8	*	*	*	*
Anchura de la fontanela post.	4.6	*	16.6	6.0	5.4	*	*	*	*
Cartílago rostral	54.6	63.1	75.8	72.5	77.6	74.2	72.2	85.0	82.3
Long. prefontanela	27.1	26.1	21.6	25.0	27.3	28.5	33.8	27.1	25.4
Anchura del cartílago rostral	31.2	35.5	40.0	35.0	39.0	28.5	34.6	38.3	31.3
Anchura a través de las cápsulas óticas	42.1	50.3	51.66	52.5	51.7	47.7	46.6	51.4	49
Anchura mayor de apertura nasal	28.1	36.0	25.0	30.0	28.3	23.4	29.3	22.6	29.4
Anchura internasal	6.2	5.4	9.1	7.5	8.4	6.0	5.6	5.1	12.7
Anchura mínima de la placa basal	20.3	44.9	25.0	27.5	33.8	36.2	23.4	28.8	28.4
Long. de la postfontanela	31.2	35.7	30.8	31.0	34.8	40.0	34.6	37.0	35.2
Longitud de las cápsulas óticas	37.5	26.1	26.6	30.0	27.8	29.1	25.6	27.3	25.4
Alt. del cráneo (cápsulas nasales)	34.6	35.5	35.8	34.2	33.0	31.4	29.7	36.2	32.9
Alt. del cráneo (región orbital)	25.3	27.1	25.3	24.6	17.4	21.4	19.2	28.4	21.6
Anchura de las mandíbulas	96.8	106.2	108.3	121.0	99.5	110.2	99.4	109.5	104.4

\* Fontanela posterior cerrada.

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal

## APENDICE 7

### *Dasyatis americana*

	♂	♂	♂	♂	♀	♀	♀
Longitud total (mm)	755	77.5	2100	1510	957	642	1550
Long. del disco (mm)	242	22.3	1349	970	317	206	6402
Anchura del disco (mm)	276	29.0	1550	1120	353	228	730
Long. nasobasal (mm)	52.7	53	204	128.3	63.6	44	129
Anchura del cráneo	86.3	91.1	77.9	87.2	75.7	82.9	87.9
Anchura interorbital	41.9	44.1	38.2	41.3	44.6	41.5	48.3
Long. de la fontanela ant.	67.3	71.8	65.1	70.5	71.6	70.4	68.5
Anchura de la fontanela ant.	34.1	39.6	33.8	31.9	37.2	36.5	38.4
Long. prefontanela	10.2	3.7	7.5	11.9	4.0	1.1	0.6
Anchura a través de las cápsulas óticas	38.8	43.3	37.7	37.4	42.4	46.1	42.8
Anchura mayor de apertura nasal	36.0	35.4	31.3	36.7	34.5	37.2	37.3
Anchura internarinal	6.6	4.7	8.8	6.7	4.4	4.7	4.3
Anchura mínima de la placa basal	25.8	31.5	21.0	24.5	28.3	28.4	29.0
Long. de la postfontanela	17.8	18.1	19.6	16.2	21.2	21.8	24.1
Long. de las cápsulas óticas	18.9	20.9	15.1	18.7	26.4	21.8	21.9
Anchura del apéndice rostral	-	-	-	-	-	9.7	8.7
Long. del apéndice rostral	-	-	-	-	-	20.0	17.5
Alt. del cráneo (cáps. nasales)	31.1	36.9	35.5	29.9	28.3	41.5	30.0
Alt. del cráneo (región orbital)	23.1	23.9	18.9	20.4	25.1	17.2	22.1
Anchura de las mandíbulas	79.6	83.0	84.3	92.7	85.6	80.0	81.3

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal

## APENDICE 8

### *Dasyatis sabina*

	♂	♂	♂	♂	♀	♀	♀	♀
Longitud total (mm)	348	386	390	436	389	412	445	508
Long. del disco (mm)	124	134	135	152	134	136	158	193
Anchura del disco (mm)	134	142	140	159	142	138	168	206
Long. nasobasal (mm)	29.6	30	28	32.5	30	27	27.5	41.1
Anchura del cráneo	83.44	87.33	80.35	83.07	87.33	85.92	84.36	78.34
Anchura interorbital	44.93	38.66	37.50	38.76	38.66	41.48	44.36	42.33
Long. de la fontanela ant.	69.93	66.66	62.50	64.61	66.66	68.51	69.09	64.72
Anchura de la fontanela ant.	38.85	36.66	35.71	36.30	36.66	35.18	41.09	37.22
Long. prefontanela	5.06	6.66	4.28	3.69	6.66	4.44	3.45	2.43
Anchura a través de las cápsulas óticas	47.29	42.00	35.71	41.84	42.00	44.44	48.00	41.36
Anchura mayor de apertura nasal	39.27	38.33	35.71	36.92	38.33	38.51	38.18	32.36
Anchura internasal	3.37	4.33	4.28	2.15	4.33	3.33	3.27	5.35
Anchura mínima de la placa basal	33.78	36.66	25.00	25.53	36.66	24.07	27.63	27.25
Long. de la postfontanela	16.89	17.33	19.64	18.76	17.33	19.25	19.63	20.92
Long. de las cápsulas óticas	20.60	21.66	23.21	19.69	21.66	22.22	19.63	19.46
Anchura del apéndice rostral	10.13	6.66	8.92	7.69	6.66	-	9.45	8.51
Long. del apéndice rostral	16.21	16.00	16.00	16.00	16.00	-	18.18	17.76
All. del cráneo (caps. nasales)	36.99	24.33	24.28	29.23	24.33	32.22	31.27	27.98
All. del cráneo (reg. orbita)	18.91	21.00	21.78	19.46	21.00	20.37	21.81	15.08
Anchura de las mandíbulas	87.50	84.33	81.42	81.23	84.33	85.18	87.27	81.99

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal

## APENDICE 9

### *Urolophus concentricus*

	♂	♂	♀	♀
Longitud total (mm)	159	237	146	378
Long. del disco (mm)	96	134	86	227
Anchura del disco (mm)	91	133	89	215
Long. nasobasal (mm)	22.4	29	21.3	45.2
Anchura del cráneo	70.98	70.68	69.95	68.80
Anchura interorbital	33.03	36.20	32.86	31.19
Long. de la fontanela ant.	73.21	72.41	71.36	70.79
Anchura de la fontanela ant.	38.83	37.93	43.19	35.39
Long. prefontanela	3.57	3.44	0.9	2.21
Anchura a través de las cápsulas óticas	41.96	42.06	42.25	39.82
Anchura mayor de apertura nasal	31.69	27.58	30.98	28.98
Anchura internasal	3.57	3.44	2.81	4.42
Anchura mínima de la placa basal	31.25	27.58	30.98	29.20
Long. de la postfontanela	21.42	16.55	18.77	17.92
Long. de las cápsulas óticas	21.42	24.23	22.06	20.79
Anchura del apéndice rostral	7.58	10.34	6.10	6.63
Long. del apéndice rostral	16.51	17.39	14.08	13.05
Alt. del cráneo (caps. nasales)	28.57	29.31	30.04	26.54
Alt. del cráneo (región orbital)	22.76	24.13	23.94	19.46
Anchura de las mandíbulas	80.35	76.20	78.87	86.72

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal

## APENDICE 10

### *Urotrygon asterias*

	♂	♂	♂	♂	♀	♀	♀	♀	♀
Longitud total (mm)	222	225	260	269	221	222	228	263	382
Long. del disco (mm)	110	113	138	143	114	113	111	132	192
Anchura del disco (mm)	124	131	159	162	121	131	124	151	215
Long. nasobasal (mm)	26	29.3	31.2	36.1	24	29.3	26.6	31.5	39
Anchura del cráneo	76.15	71.67	76.60	77.83	76.66	71.67	73.31	71.11	79.48
Anchura interorbital	31.92	32.08	32.37	31.30	30.00	32.08	30.45	29.20	33.84
Long. de la fontanela ant.	72.30	70.64	72.11	70.63	71.25	70.64	73.30	70.79	73.07
Anchura de la fontanela ant.	42.30	36.51	40.70	37.67	38.33	36.51	37.59	36.82	41.02
Long. prefontanela	3.84	2.73	2.72	5.54	4.16	2.73	2.63	3.49	7.69
Anchura a través de las cápsulas óticas	40.38	38.22	40.06	42.93	43.75	38.22	39.47	41.90	38.97
Anchura mayor de apertura nasal	29.61	26.27	33.33	34.62	30.0	26.27	27.81	29.52	33.84
Anchura internasal	4.61	2.38	5.12	2.21	4.16	2.38	4.88	2.69	3.84
Anchura mínima de la placa basal	26.92	27.64	28.20	29.91	25.00	27.64	30.45	28.25	28.46
Long. de la postfontanela	16.53	17.06	15.06	18.59	17.08	17.06	16.16	17.46	16.41
Long. de las cápsulas óticas	22.30	19.45	19.23	20.77	22.91	19.45	19.54	18.73	18.20
Anchura del apéndice rostral	6.15	6.99	9.29	8.58	8.33	6.99	5.63	7.93	-
Long. del apéndice rostral	19.23	15.35	12.17	12.74	14.58	15.35	13.53	12.06	-
Alt. del cráneo (caps. nasales)	33.07	26.27	22.43	24.93	26.66	26.27	24.81	27.61	28.2
Alt. del cráneo (reg. orbital)	11.53	13.65	17.62	14.68	17.08	13.65	17.66	16.50	21.2
Anchura de las mandíbulas	81.92	79.86	81.73	80.88	87.08	79.86	77.06	79.36	92.3

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal

## APENDICE 11

### *Urotrygon nana*

	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♀	♀	♀	♀
Longitud total (mm)	89	215	175	198	209	72	96	101	238	239
Long. del disco (mm)	45	85	91	99	105	35	49	51	128	121
Anchura del disco (mm)	52	102	102	111	111	42	63	60	134	127
Long. nasobasal (mm)	12	22.8	25	25.3	27	10	13	12	29	27
Anchura del cráneo	75.0	80.2	80.4	79.0	81.4	80.5	81.5	72.8	74.8	83.3
Anchura interorbital	33.7	30.7	32.8	33.9	25.9	36.0	36.1	25.4	27.5	26.6
Long. de la fontanela ant.	66.6	63.1	65.2	63.2	62.9	73.0	63.8	66.9	63.7	63.7
Anchura de la fontanela ant.	41.6	40.3	40.4	41.8	44.4	43.0	39.2	38.1	34.4	38.5
Long. prefontanela	4.5	4.8	5.2	4.7	5.5	3.0	5.3	4.2	7.5	4.4
Anchura a través de las cápsulas óticas	46.6	43.8	42.8	43.8	38.8	55.5	46.1	50.0	44.8	51.1
Anchura mayor de apertura nasal	32.5	33.7	38.0	35.5	35.9	36.0	38.4	33.8	31.7	40.7
Anchura internasal	4.1	2.1	2.4	1.9	2.5	1.5	3.8	3.3	1.7	1.8
Anchura mínima de la placa basal	27.5	31.4	29.6	30.4	33.3	30.0	30.7	30.5	26.8	26.6
Long. de la postfontanela	20.8	17.5	18.8	12.2	22.2	23.0	23.8	19.4	17.9	22.9
Long. de las cápsulas óticas	30.8	22.3	22.4	24.9	22.9	30.0	26.9	28.8	25.1	25.9
Anchura del apéndice rostral	11.6	9.2	9.2	9.0	8.5	-	7.6	-	-	8.1
Long. del apéndice rostral	10.8	roto	9.2	12.6	-	-	-	-	-	11.1
Alt. del cráneo (caps. nasales)	25.8	17.9	24.4	19.7	18.5	26.0	20.0	25.4	23.1	27.0
Alt. del cráneo (región orbital)	20.0	13.5	19.2	15.8	14.7	21.5	14.6	19.4	19.6	18.5
Anchura de las mandíbulas	85.0	77.6	78.8	80.2	77.	86.0	80.7	84.7	82.0	81.4

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal



## APENDICE 12

### *Gymnura marmorata*

Longitud total (mm)	144	267	298	240	166
Long. del disco (mm)	117	210	222	185	132
Anchura del disco (mm)	211	350	369	317	240
Long. nasobasal (mm)	23.5	40.1	42.2	36.5	2.5
Anchura del cráneo	85.1	91.2	90.7	86.5	98.0
Anchura interorbital	46.8	45.7	47.3	44.9	50.4
Long. de la fontanela ant.	57.4	60.8	60.4	60.0	69.8
Anchura de la fontanela ant.	32.3	30.6	31.2	30.9	34.9
Long. prefontanela	3.4	3.1	3.7	4.9	13.1
Anchura a través de las cápsulas óticas	51.0	47.2	45.4	46.0	55.5
Anchura mayor de apertura nasal	35.3	39.4	36.9	36.1	37.7
Anchura internasal	6.3	7.2	8.2	5.4	7.9
Anchura mínima de la placa basal	34.8	35.7	33.1	31.5	38.1
Long. de la postfontanela	25.5	27.0	26.5	27.9	26.9
Long. de las cápsulas óticas	34.0	32.8	27.9	32.8	27.7
Anchura del apéndice rostral	8.5	11.4	11.8	11.5	-
Long. del apéndice rostral	12.7	17.5	16.5	-	-
Alt. del cráneo (caps. nasales)	22.1	17.5	18.9	16.4	21.8
Alt. del cráneo (región orbital)	14.4	14.8	17.2	12.0	21.8
Anchura de las mandíbulas	119.1	120.4	119.9	129.8	136.9

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal

## APENDICE 13

### *Gymnura micrura*

	♂	♂	♂	♂	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀
Longitud total (mm)	123	154	162	194	275	143	161	183	172	272	462
Long. del disco (mm)	98	115	130	148	215	118	112	135	151	205	355
Ancho del disco (mm)	178	215	226	255	360	213	220	268	282	399	625
Long. nasobasal (mm)	20.3	24.1	26.3	27.4	42.5	23	27.4	29.5	29.6	43	66
Anchura del cráneo	82.8	84.2	85.9	81.4	84.0	84.7	83.2	88.8	91.5	86.0	90.9
Anchura interorbital	54.1	50.2	51.3	48.5	47.0	47.8	52.5	48.8	48.3	51.1	46.9
Long. de la fontanela antl.	51.9	51.8	59.3	52.5	58.8	58.6	51.0	57.2	52.3	53.4	63.6
Anchura de la fontanela antl.	30.0	31.1	34.9	32.2	36.0	34.7	28.8	33.2	32.0	33.2	35.6
Long. prefontanela	9.8	8.2	7.6	9.6	8.4	3.9	9.8	11.1	9.1	13.9	5.3
Anchura a través de las cápsulas óticas	53.2	50.6	53.9	48.5	48.2	48.6	50.0	50.5	50.6	53.4	51.5
Anchura mayor de apertura nasal	32.0	33.1	34.2	35.9	36.4	34.7	32.7	30.8	35.8	37.2	35.6
Anchura intermasal	3.4	4.1	4.5	3.3	2.5	11.7	7.6	7.1	6.7	8.6	8.3
Anchura mínima de la placa basal	32.5	31.1	32.6	35.9	34.1	30.4	31.7	33.8	34.7	37.2	30.3
Long. de la postfontanela	27.0	29.0	28.8	28.1	22.8	30.4	27.0	27.4	31.0	25.5	28.7
Long. de las cápsulas óticas	29.5	33.1	31.5	29.6	32.2	32.6	29.9	27.1	33.7	30.2	33.3
Anchura del apéndice rostral	-	-	-	7.7	6.1	8.6	-	-	7.0	-	-
Long. del apéndice rostral	-	-	-	-	12.0	11.7	-	-	13.5	-	-
Alt. del cráneo (caps. nasales)	17.4	17.4	17.4	15.1	17.4	17.3	19.7	20.3	17.5	18.1	20.1
Alt. del cráneo (región orbital)	16.0	18.6	15.5	22.2	13.8	18.6	20.4	15.9	14.5	14.8	19.0
Anchura de las mandíbulas	120	126	121	124	115	126	124	128	131	134	136

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal

## APENDICE 14

### *Aetobatus narinari*

	♂	♂	♂	♀	♀	♀	♀
Longitud total (mm)	1362	1417	1420	1214	1552	1670	1675
Long. del disco (mm)	310	303	336	255	372	470	481
Anchura del disco (mm)	540	525	520	424	581	705	860
Long. nasobasal (mm)	80	82.5	87	74	83	102.7	105
Anchura del cráneo	60.1	58.1	58.6	51.2	61.0	62.3	54.2
Anchura interorbital	64.3	59.3	59.7	56.2	69.2	65.2	61.9
Long. de la fontanela ant.	68.7	67.6	63.2	63.5	72.8	70.1	66.6
Anchura de la fontanela ant.	26.8	24.2	25.2	22.2	25.3	26.2	23.8
Long. prefontanela	6.2	4.3	9.1	3.7	8.4	6.8	5.7
Anchura a través de las cápsulas óticas	46.2	41.6	42.5	41.2	48.1	43.8	42.8
Anchura mayor de apertura nasal	27.2	30.1	21.8	24.3	26.5	21.4	22.8
Anchura internasal	1.6	0.6	1.0	1.7	0.1	0.7	1.3
Anchura mínima de la placa basal	32.5	28.6	23.5	24.3	28.9	30.7	23.8
Long. de la postfontanela	26.2	24.0	17.2	20.2	25.3	22.6	24.7
Long. de las cápsulas óticas	30.0	24.3	21.8	22.9	28.9	27.8	26.6
Alt. del cráneo (caps. nasales)	46.7	51.1	54.4	36.8	48.0	48.9	36.7
Alt. del cráneo (región orbital)	21.5	17.9	22.9	22.0	25.9	24.3	17.4
Anchura de las mandíbulas	76.2	81.2	80.3	70.5	80.1	70.3	72.3
Alt. del cráneo (región orbital)	23.1	23.9	18.9	20.4	25.1	17.2	22.1
Ancho de las mandíbulas	79.6	83.0	84.3	92.7	85.6	80.0	81.3

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal

## APENDICE 15

### *Rhinoptera bonasus*

Longitud total (mm)	585	1590	730	-
Long. del disco (mm)	226	597	287	363
Anchura del disco (mm)	280	761	495	580
Long. nasobasal (mm)	62.1	178	74.9	103
Anchura del cráneo	57.9	57.8	64.0	59.2
Anchura interorbital	50.4	52.8	60.7	59.7
Long. de la fontanela ant.	65.2	60.1	68.7	66.0
Anchura de la fontanela ant.	24.9	25.8	32.0	29.1
Long. prefontanela	0.0	0.0	0.0	0.0
Anchura a través de las cápsulas óticas	50.7	43.2	50.4	45.6
Anchura mayor de apertura nasal	20.9	23.0	20.0	20.3
Anchura internasal	6.1	9.3	7.0	6.7
Anchura mínima de la placa basal	29.3	26.4	33.3	30.0
Long. de la postfontanela	21.7	16.9	17.3	24.2
Long. de las cápsulas óticas	18.3	23.7	23.6	22.3
Alt. del cráneo (caps. nasales)	35.5	37.2	34.1	36.8
Alt. del cráneo (región orbital)	26.8	25.4	24.4	23.3
Anchura de las mandíbulas	78.9	72.8	77.1	72.8

Medidas expresadas en porcentaje de la longitud nasobasal

## APENDICE 16

Resultados obtenidos con el programa "Phylogenetic Analysis Using Parsimony" (PAUP):

Longitud del árbol más corto = 74

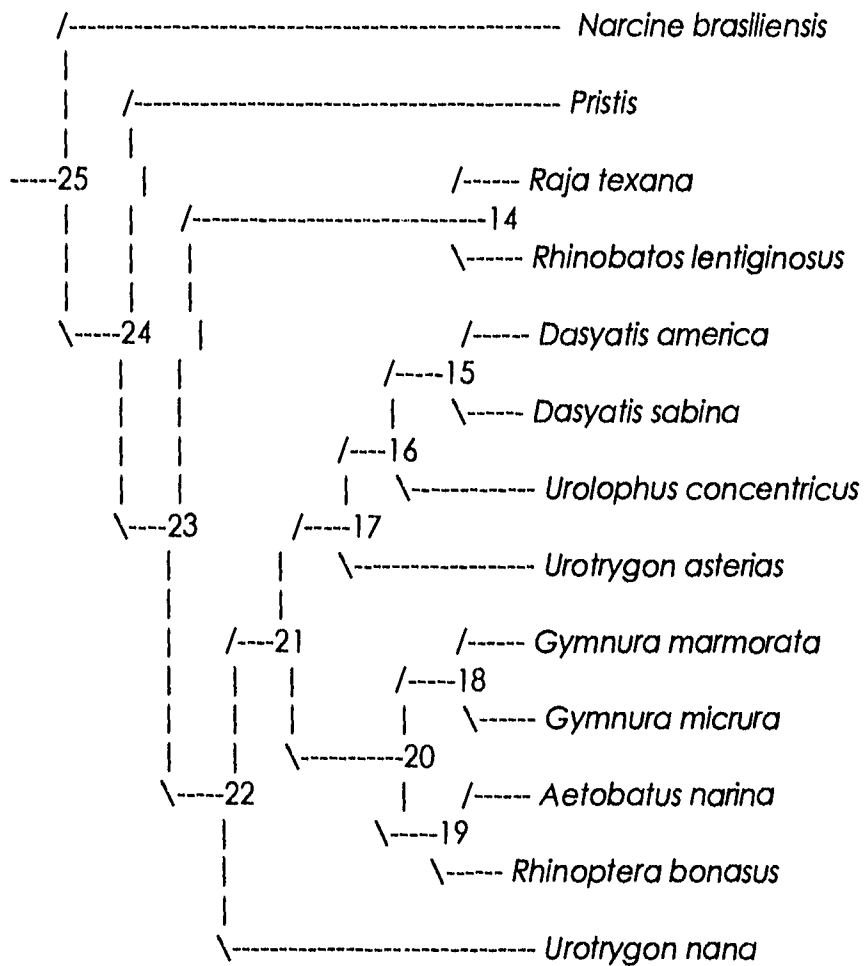
Número de árboles retenidos = 1

Tiempo usado 1.07 seg.

Índice de consistencia (IC) = 0.827

Índice de homoplasia (IH) = 0.173

Índice de retención (IR) = 0.865



## APENDICE 17

Resultados obtenidos con el programa Hennig '86:

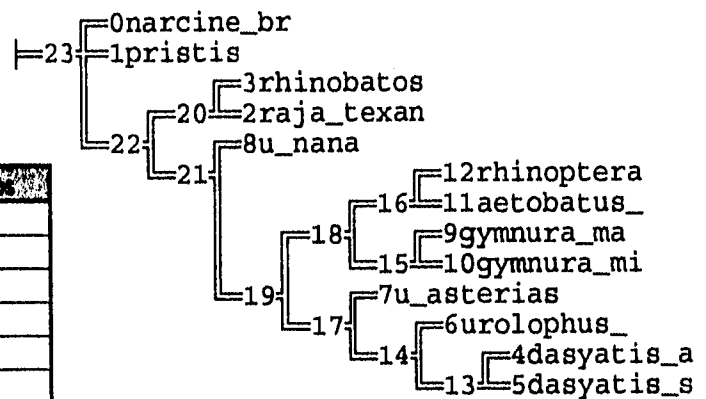
Un árbol: nodo basal

Longitud = 74

I.C. = 0.83

I. R. = 0.87

Carácter	I.C.	I.R.	Pos.
1	1.00	1.00	3
2	0.50	0.00	2
3	0.66	0.75	3
4	1.00	1.00	1
5	0.50	0.66	2
6	1.00	1.00	2
7	0.50	0.50	2
8	1.00	1.00	3
9	1.00	1.00	1
10	1.00	1.00	2
11	1.00	1.00	1
12	1.00	1.00	1
13	1.00	AUT	1
14	0.66	0.80	3
15	0.66	0.83	3
16	1.00	1.00	4
17	1.00	1.00	3
18	1.00	1.00	3
19	1.00	1.00	1
20	1.00	1.00	1
21	1.00	1.00	1
22	0.40	0.25	5
23	0.66	0.50	3
24	1.00	1.00	1
25	1.00	1.00	1
26	1.00	1.00	1
27	1.00	AUT	2
28	1.00	1.00	1
29	1.00	1.00	1
30	1.00	1.00	3
31	0.66	0.83	3
32	0.50	0.75	2
33	1.00	1.00	3
34	1.00	1.00	2
35	1.00	1.00	1
36	1.00	1.00	1
37	1.00	AUT	1



## BIBLIOGRAFIA

- Archie, J. W. 1985. Methods for Coding Variable Morphological Features for Numerical Taxonomic Analysis. *Syst. Zool.*, 34(3):326-345.
- Bell, M. A. 1993. Convergent Evolution of the Nasal Structure in Sedentary Elasmobranchs. *J. Mar. Res.*, 7:543-566.
- Benton, M. J. 1990. *Vertebrate Paleontology*. Unwin Hyman, London. 377 p.
- Bigelow, H. B. and Schroeder. 1948. New Genera and Species of Batoid Fishes. *J. Mar. Res.*, 7:543-566.
- Bigelow, H. B. and Schroeder. 1953. *Fishes of the Gulf of Maine*. Vol. 53. Department U.S. Printing Office, Washington.
- Bigelow, H. B. and Schroeder. 1953. *Fishes of Western North Atlantic, Part 2. Sawfishes, Guitarfishes, Skates, Rays, Chimaeroids*. Mem. Sears Foun. Mar. Res. 588 p.
- Castro-Aguirre, J. L. 1965. Peces Sierra, Rayas, Mantas y Especies Afines de México. *Anal. Inst. Nac. Invest. Biol.-Pesq.*, 1:170-250.
- 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.
- Chang, H., Sang T., Jan K. y Ch. Chen. 1995. Cellular DNA Contents and Cell Volumes of Batoids. *Copeia*, 3:571-576.
- 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 Shark Species Known to Date*. *FAO Fish. Synop.*, 4(125), Pt. 1:249.
- De Buen, F. 1959. Notas Preliminares sobre la Fauna Marina Preabismal de Chile, con Descripción de una Familia de Rayas, dos Géneros y Siete Especies Nuevas. *Boletín Mus. Nac. Hist.*, Santiago, 27:173-201.
- 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.
- Daniel, W. W. 1977. *Bioestadística*. 1ª ed. Limusa, México. 485 p.
- Dunn, K.A. y J. F. Morrisey 1995. Molecular Phylogeny of Elasmobranchs. *Copeia*, 3:526-531.
- Espinosa, P. H. 1993. Riqueza y Diversidad de Especies. *Ciencias*, número especial, 7:77-84.

- Farris, J. S. 1989. Hennig'86. Version 1.5. Published by the author. Port Jefferson Station, New York (Software).
- Fechhelm, J. D. and J. D. McEachran. 1984. A Revision of the Electric Ray Genus *Diplobatis* with Notes on the Interrelationships of Nacrinidae (Chondrichthyes, Torpediniformes). Bull. Florida State Mus., Biol. Sci., 29(5):171-209.
- Forster, G. R. 1967. A New Deep-Sea Ray from the Bay of Biscay. J. Mar. Biol., 47:281-286.
- González, I. M., Gersenowies, R. J., Montes, D. H. y F. M. Patricia. 1994. Aplicación de la Técnica de Transparentación con Hidróxido de Potasio y Tinción con Rojo de Alizarina "S" para el Estudio de Batoideos. Mem. IV Congreso Nacional de Ictiología, Morelia 94.
- Hay, O. P. 1903. On a Collection of Upper Cretaceous Fishes from Mount Lebanon, Syria, with Descriptions of Four New Genera and Nineteen New Species. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 19:71-119.
- Hennig, W. 1968. Elementos de una Sistemática Filogenética. Eudeba, Buenos Aires.
- Hoese, H. D. y R. H. Moore. 1982. Fishes of the Gulf of Mexico. Texas A&M University Press, London. 327 p.
- Hubbs, C. L. and R. Ishiyama. 1968. Methods for the Taxonomic Study and Description of Skates (Rajidae). Copeia:483-454.
- Hulley, P. A. 1970. An Investigation of the Rajidae of the West and South Coasts of Southern Africa. Ann. S. Afr. Mus., 55:151-220.
- Hulley, P. A. 1972. The Family Gurgestiellidae (Chondrichthyes, Batoidel), with Reference to *Pseudoraja atlántica* Bigelow and Schroeder. Copeia, 2:356-359.
- Hulley, P. A. 1972a. The Origin, Interrelationships and Distribution of Southern African Rajidae (Chondrichthyes, Batoidel). Ann. S. Afr. Mus. 60:1-103.
- Hulley, P. A. 1972b. A New Species of Southern African Brevirajid Skate (Chondrichthyes, Batoidel, Rajidae). Ann. S. Afr. Mus., 60:253-263.
- Ishiyama, R. and C. L. Hubbs. 1968. *Bathyraja*, a Genus of Pacific Skates (Rajidae), Regarded as Phyletically Distinct from the Atlantic Genus *Breviraja*. Copeia, 1968(2):407-410.
- Jordan, D. S. and B. W. Evermann. 1896. The Fishes of North and Middle America: a Descriptive Catalogue. Part I. Smithsonian Institution, Washington 95 p.
- Kent, G. C. 1978. Anatomy of the Vertebrates. A Laboratory Guide. 3<sup>o</sup> ed. The C. V. Mosby Company, Saint Louis.
- Maisey, J. G. 1984. En: Bell, M. A. 1993. Convergent Evolution of the Nasal Structure in Sedentary Elasmobranchs. J. Mar. Res., 7:543-566.
- Mayr, E. y P. D. Ashlock. 1991. Principles of Systematic Zoology. 2<sup>o</sup> de. McGraw-Hill, INC. New York.475 p.



- McEachran, J. D. 1977. Variation in *Raja garmani* and the Status of *Raja lentiginosa* (Pisces: Rajidae). Bull. Mar. Sci., 27(3):423-439.
- McEachran, J. D. 1982. Revision of the South American Skate Genus *Sympterygia* (Elasmobranchii: Rajiformes). Copeia, 4:867-890.
- McEachran, J. D. 1984. Anatomical Investigations of the New Zealand Skates *Bathyraja asperula* and *B. spinifera*, with an Evaluation of their Classification within the Rajoidel (Chondrichthyes). Copeia, 1984(1):45-58.
- McEachran, J. D. and C. O. Martin. 1978. Interrelationships and Subgeneric Classification of *Raja erinacea* and *Raja ocellata* Based on Claspers, Neurocrania and Pelvic Girdles (Pisces: Rajidae). Copeia, 1978:593-601.
- McEachran, J. D. and M. Stehmann. 1977. Subgeneric Placement of *Raja bathyphila* Based on Anatomical Characters of the Clasper, Cranium and Pelvic Girdle. Copeia, 1:20-25.
- 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.
- McEachran, J. D. y R. E. Matheson. 1985. Polychromatism and Polymorphism in *Breviraja spinosa* (Elasmobranchii, Rajiformes), with Description of the Tree New Species. Copeia, 1985(4):1035-1052.
- McEachran, J. D. y T. Miyake. 1987. A New Species of Skate of the Genus *Breviraja* from off Nova Scotia, with Comments on the Status of *Breviraja* and *Neoraja* (Chondrichthyes, Rajoidei). Copeia, 1987(2):409-417.
- McEachran, J. D. and T. Miyake. 1988. A New Species of Skate from the Gulf of California (Chondrichthyes, Rajoidei). Copeia, 4:877-886.
- McEachran, J. D., Seret, B. and T. Miyake. 1989. Morphological Variation within *Raja miraletus* and Status of *R. ocellifera* (Chondrichthyes, Rajoidei). Copeia, 3:629-641.
- McEachran, J. D. y P. R. Last. 1994. New Species of Skate *Notoraja ochroderma*, from off Queensland, Australia, with Comments on the Taxonomic Limits of *Notoraja* (Chondrichthyes, Rajoidei). Copeia, 1994(2):413-421.
- Melendez, B. 1978. Paleontología Tomo 2. Vertebrados: Peces, Anfibios, Reptiles y Aves. Paraninfo, Madrid. 542 p.
- Miller, W. A. 1974. Observations on the Developing Rostrum and Rostral Teeth of Sawfish: *Pristis perotteti* and *P. cuspidatus*. Copeia, 2:311-318.

- Miyake, T., McEachran, J. D., Walton, P. J. and B. K. Hall. 1992. 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.
- 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.
- Nelson, J. S. 1984. *Fishes of the World*. 2<sup>a</sup> ed. John Wiley & Sons. USA 523 p.
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the World*. 3<sup>a</sup> 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, Hawaii*, 237-346.
- Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. 1993. On Outgroups. *Cladistics*, 9:413-426.
- Orr, R. T. 1978. *Biología de los Vertebrados*. Interamericana, México.
- Raschi, W. y J. D. McEachran. 1991. *Rhinoraja longi*, a new species of skate from the the outer Aleutian Islands, with comments on the status of *Rhinoraja* Chondrichthyes, Rajoidei). *Canadian J. Zoology*, 69(7):1889-1903.
- Romer, A. S. 1974. *Vertebrate Paleontology*. 3<sup>a</sup> ed. The University of Chicago Press. E. U. 468 p.
- Rosa, R. S., Castello, H. P. y T. B. Thorson. 1987. *Plesiotrygon iwamae*, a New Genus and Species of Neotropical Freshwater Stingray (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). *Copeia*, 1987(2):447-458.
- Ruiz, C. A. 1993. *Contribución al Estudio Osteológico de Elasmobranchios Hipotremados del Golfo de México a través de la Técnica de Transparentación*. Tesis (Biólogo). Licenciatura. ENEPI, UNAM, México.
- S. I. C. (1976). *Catálogo de Peces Marinos Mexicanos*. Secretaría de Industria y Comercio.
- Shirai S. 1992. Phylogenetic Relationship of the Angel Sharks, with Comments on Elasmobranch Phylogeny (Chondrichthyes, Squatinidae). *Copeia*, 2:505-518.
- Slaughter, B. H. and S. Springer. 1968. Replacement of Rostral Teeth in Sawfishes and Sawsharks. *Copeia*, 3:499-506.
- Swofford, D. L. 1991. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (PAUP)*, Version 3.0. Illinois Nat. Hist. Surv., Urbana. (Software).

- Villaseñor, J. L. y P. Dávila. 1992. Breve Introducción a la Metodología Cladística. Prensas de Ciencias. UNAM. México.
- Walker, W. F. 1980. Vertebrate Dissection. 6<sup>o</sup> ed. Saunders College, Philadelphia.
- Wiley, E. O., Brooks, D. R., Siegel-Causey, D. and V. A. Funk. 1991. The Compleat Cladist. A Primer of Phylogenetic Procedures. The University of Kansas Museum of Natural History. Special Publication N° 19.
- Yáñez-Arancibia, A. 1978. Taxonomía, Ecología y Estructura de las Comunidades de Peces en Lagunas Costeras con Bocas Efímeras del Pacífico de México. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Aut. de México. Publicación Especial, 2:1-306.
- Yearsley G. K. and P. R. Last. 1992. *Pavoraja (Insentiraja) laxipella*, a New Subgenus and Species of Skate (Chondrichthyes: Rajoidel) from the Western Pacific. *Copeia*, 1992(3):839-850.