

00381  
10



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

---

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO DE ANATOMIA COMPARADA DE LA  
SUPERFAMILIA MYLIOBATOIDEA (CHONDRICHTHYES) EN  
MEXICO, CON ALGUNOS COMENTARIOS DE FILOGENIA

**T E S I S**  
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
DOCTORA EN CIENCIAS  
( B I O L O G I A )  
P R E S E N T A ,  
MONICA GONZALEZ ISAIS

DIRECTOR DE TESIS:  
DR. SHELTON PLEASANTS APPLIGATE

MEXICO, D. F.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

SEPTIEMBRE 2003

A



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.

**TESIS  
CON  
FALLA DE  
ORIGEN**

A MIS PAPAS  
AÍDA Y JOSÉ LUIS

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la  
UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el  
contenido de mi trabajo intelectual.

Nombre: Blanca González  
Isais  
Fecha: 17 Oct 13  
Firma: Blanca G

A MIS NIÑOS  
SANTIAGO, ARTURO Y HÉCTOR

A MIS HERMANOS  
JOSÉ LUIS, ARACELI Y ADRIANA

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

B

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco de manera muy especial a Héctor Montes por el apoyo moral y los consejos que me brindó durante el desarrollo de campo y de laboratorio. Además quiero agradecerle por su apoyo incondicional para la realización de las colectas, ya que trabajar con organismos tan grandes requiere de mucho trabajo y esfuerzo.

Al Dr. Applegate por haber aceptado ser mi director de tesis y por la ayuda y orientación que me brindó a lo largo del desarrollo de mi trabajo.

Al Dr. Manuel Balcázar por su gran apoyo y ayuda para la realización del análisis filogenético. Además quiero agradecerle por todo lo que he aprendido a su lado.

Al Dr. Alfredo Laguarda Figueras por sus valiosos comentarios y todo el apoyo que me brindó durante el desarrollo de mi doctorado.

Al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales y al Dr. Gerardo Pérez Ponce de León porque con sus comentarios enriquecieron mucho la parte evolutiva de este trabajo. En especial le quiero agradecer al Dr. Víctor Hugo por haber revisado de manera exhaustiva todo mi trabajo.

A la Dra. Patricia Escalante y al Dr. Fernando Alvarez por sus valiosas sugerencias que enriquecieron este trabajo.

Además quiero agradecer a todos los pescadores y a todas las personas que me ayudaron a conseguir el material biológico de este proyecto, en especial a los pescadores de Bahía Kino, Son. y al señor León, a su familia y a Pablo Zárate de la Ventana, B. C. S.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## INDICE

Resumen	2
Abstract	3
Introducción	4
Características anatómicas generales de los miliobátidos	6
Superfamilia Myliobatoidea	6
Ubicación taxonómica	9
Antecedentes	11
Objetivos	15
Metodología	16
Resultados. Parte I: Descripción general	23
<i>Gymnura marmorata</i>	24
<i>Gymnura micrura</i>	25
<i>Aetobatus narinari</i>	26
<i>Myliobatis californica</i>	27
<i>Myliobatis longirostris</i>	28
<i>Rhinoptera bonasus</i>	29
<i>Rhinoptera steindacheni</i>	30
<i>Mobula japonica</i>	31
<i>Mobula munkiana</i>	32
<i>Mobula tarapacana</i>	33
<i>Mobula thurstoni</i>	34
<i>Manta birostris</i>	35
Parte II: Esqueleto y sistema muscular	36
Sistema esquelético	37
Neurocráneo: dorsal y ventral	37
Neurocráneo: lateral y occipital	50
Cartilago preespiracular	56
Mandíbulas	56
Esqueleto hiobranquial	59
Sinarcualia	61
Cintura escapular: cartilago escapulacoracoides	71
Cintura pélvica	73
Dientes	77
Sistema muscular	87
Músculos craneales dorsales	87
Músculos craneales ventrales	97
Otros caracteres	116
Análisis de anatomía comparada	118
Parte III: Análisis filogenético	125
Conclusiones	158
Apéndice	161
Bibliografía	175

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## RESUMEN

El presente trabajo tuvo por objetivos el describir la anatomía del esqueleto y musculatura de doce especies de la superfamilia Myliobatoidea presentes en las costas de México y proponer una hipótesis sobre la filogenia de este grupo. Los organismos se recolectaron en las costas del Golfo de California, Pacífico Tropical y Golfo de México. Se describió la anatomía del esqueleto (neurocráneo, esqueleto hiobranquial, sinarcualia, cintura escapular y cintura pélvica) y musculatura cefálica dorsal y cefálica ventral. Para la realización del análisis filogenético se seleccionaron 79 caracteres y se trabajó con doce especies presentes en México. También se incluyeron en el análisis datos de las especies *Gymnura japonica*, *Aetoplatea zonura*, *Myliobatis tobijei*, *Rhinoptera javanica* y *Aetomylaeus*, los cuales fueron obtenidos bibliográficamente. Con los caracteres se elaboró una matriz que fue analizada utilizando máxima parsimonia, con el programa Hennig'86 v.1.5.

Con respecto a la anatomía del esqueleto, se vio que aunque todos los organismos comparten un patrón morfológico común, hay una gran variabilidad entre los diferentes géneros. Sin embargo, la variación entre las especies de un mismo género fue poca, excepto en aquellas del género *Mobula*. Los dientes se presentaron a manera de placas en los organismos que se alimentan de moluscos (*Myliobatis*, *Aetobatus* y *Rhinoptera*) y con cúspides en los que se alimentan de peces y crustáceos (*Gymnura*). En *Manta birostris* que se alimenta de plancton, se pierden los dientes de la mandíbula superior.

En la musculatura dorsal, se observó poca variación de los músculos, con excepción del paquete longitudinal dorsal, el cual tendió a incrementar su tamaño en rinoptéridos y mobúlidos. En la musculatura ventral hubo muy poca variación entre las especies del mismo género pero hubo una gran variación entre los diferentes géneros, lo que se atribuye a los distintos hábitos alimenticios. Se observó una disminución de los músculos ventrales de mobúlidos, los cuales se alimentan de plancton; se vio un incremento de la musculatura de rinoptéridos y miliobátidos, los cuales se alimentan principalmente de moluscos.

En el análisis cladista se obtuvieron dos árboles igualmente parsimiosos, con una longitud de 181 pasos, un índice de consistencia de 0.75 y un índice de retención de 0.88. También se obtuvo un árbol de consenso estricto, donde se encontró que el grupo interno es monofilético, sustentado por diez sinapomorfias. Este grupo está formado a su vez por dos subgrupos, el primero incluye a las especies de los géneros *Gymnura* y *Aetoplatea* y el segundo está formado por los miliobátidos, rinoptéridos y mobúlidos. Los rinoptéridos y los miliobátidos, formaron un grupo monofilético, del cual los mobúlidos resulto ser el grupo hermano. Este último grupo presentó los caracteres más apomórficos, en tanto que los gimnúridos tuvieron los caracteres más plesiomórficos.

## ABSTRACT

The main objectives of this study were to elaborate an extensive description of the skeletal and muscular anatomy of the suborder Myliobatoidei distributed in Mexican seas, and to provide a phylogenetic hypothesis for the group. Specimens were collected in the Gulf of California, the tropical Pacific and the Gulf of Mexico. The skeletal anatomy (neurocranium, hiobranchial skeleton, synarcual, pectoral and pelvic girdle), and the dorsal and ventral cephalic musculature are described. A phylogenetic analysis was performed using 79 characters on the twelve Mexican species; *Gymnura japonica*, *Aetoplatea zonura*, *Myliobatis tobijei*, *Rhinoptera javanica* and *Aetomylaeus* were also included in the analysis using data from the literature. The data matrix obtained was analyzed under the principle of maximum parsimony with the program Hennig86.

Regarding the skeleton anatomy, a wide variation among genera was observed, despite the fact that they all share a common morphological pattern. However, variation among species in the same genus was low, except in *Mobula*. Organisms feeding on mollusks have plate-shaped teeth (*Myliobatis*, *Aetobatus*, and *Rhinoptera*), while those with a diet based on fish and crustaceans have cuspid-shaped teeth, e. g., *Gymnura*. Plankton eaters like *Manta* have lost teeth on the upper mandible.

Dorsal musculature showed a significant consistency, except for the dorsal longitudinal bundle, which had a larger size in rhinopterids and mobulids. Ventral muscles have low variation among species of the same genus, but significant variation among different genera. This is attributed to the different feeding habits. Mobulids have a reduction in ventral muscles, while rhinopterids and myliobatoids display an increase in the muscular mass.

The cladistic analysis resulted in two most parsimonious trees with a length of 181 steps, 0.75 consistency and 0.88 retention indexes. A consensus tree was obtained and discussed. The ingroup is monophyletic supported by ten synapomorphies. The second group includes myliobatoids, rhinopterids and mobulids. Myliobatoids and rhinopterids integrate a monophyletic group, an mobulids are the sister group. The latter showed the most apomorphic characters, while gymnurids displayed the most plesiomorphic.



## INTRODUCCIÓN

Los tiburones, rayas y quimeras son conocidos colectivamente como “peces cartilaginosos”, los cuales comprenden uno de los grupos principales de los peces contemporáneos, la Clase Chondrichthyes. Los primeros condricthos conocidos evolucionaron en el período Silúrico tardío, hace más de 400 millones de años. Actualmente más de 950 especies viven en los sistemas marinos y en agua dulce (Last y Stevens, 1994).

Dentro del grupo de las rayas o batoideos existen casi 600 especies actuales, pertenecientes a 18 familias. Sus formas corporales están altamente modificadas y especializadas. Están aplanados de varias maneras y las aletas pectorales y parte del cuerpo están formando una estructura distintiva denominada disco. Este suele ser más ancho que largo y puede ser fusiforme, ovalado, circular, rómbico o triangular (Tricas *et al.*, 1998). La boca es subterminal (excepto en *Manta*); las aberturas branquiales se localizan en la superficie ventral (Fig. 1); 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 tiene la cloaca separada de las aletas pélvicas (Bigelow y Schroeder, 1953; Compagno, 1973).

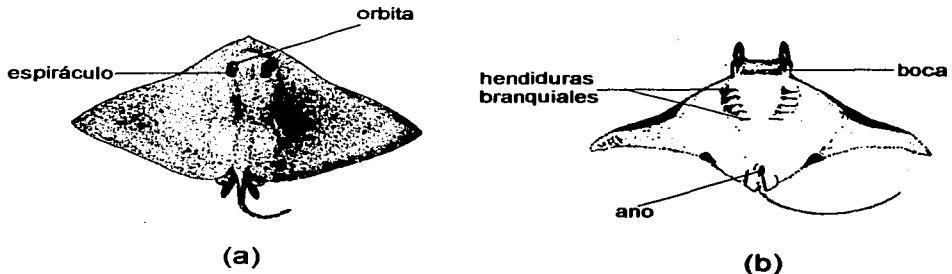


FIGURA 1. a) Vista dorsal de *Gymnura*, b) vista ventral de *Mobula*, (Tomados de McEachran y Notarbartolo-di-Sciara, 1995).

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. *Rhinobatis*, el vulgarmente llamado “pez banjo”, es una forma residual de este grupo (Meléndez, 1978; Romer, 1974).

Por el examen de las distribuciones de los batoideos actuales y por la historia geológica de la Tierra, se sabe que varios grupos de rayas deambulaban por los mares antiguos en fechas aún más tempranas que las que sugieren los hallazgos fósiles. Los fósiles de rayas se encontraron en los sedimentos de un mar prehistórico de finales del Cretácico, hace unos 70 m.a.; se ha sugerido que colonizaron el Atlántico y el Pacífico a través de un antiguo corredor marino, el mar de Tethys. Pero también es posible que un grupo ancestral de rayas tuviera un antepasado en torno a Gondwana, el antiguo supercontinente del sur (Tricas et al., 1998).

En la actualidad, Compagno (1973; 1977) ha dividido al grupo de los batoideos en cinco grupos monofiléticos cuyas características 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.

**Peces guitarra (rinobatoideos):** 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.

**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.

**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.

**Pastinacas o rayas aguijón (miliobatoideos):** este último grupo ha sido clasificado por algunos autores como el suborden Myliobatoidei, el cual está compuesto por siete familias y de 145 a 149 especies, los cuales se encuentran en todo el mundo en aguas templadas y tropicales. La mayoría de las especies son bentónicas y están confinadas a las aguas de la plataforma continental, pero otros son epipelágicos o completamente salobres, o son residentes permanentes de agua dulce (Miyake, 1988).

Los miliobátidos son el grupo más numeroso, avanzado y especializado de los batoideos. Estos organismos se conocen en el registro fósil desde el Paleoceno, y han sido colocados como los parientes más próximos a los Rajoidei, tal vez porque en ambos grupos las aletas pectorales están expandidas. Sin embargo, hay varios caracteres que sugieren que los rinobátidos dieron origen al grupo de los miliobátidos como son la aleta dorsal bien desarrollada de mobúlidos y miliobátidos, la larga aleta caudal de algunos urolófidis y las aletas pélvicas no divididas (Compagno, 1973; Carroll, 1987; Capetta, 1987).

## **Características anatómicas generales de los miliobátidos**

El esqueleto de los miliobátidos se caracteriza por presentar un cráneo con cápsulas nasales bien desarrolladas; el rostrum está ausente o reducido; las fontanelas precerebral y frontoparietal son continuas; los procesos preorbitales van de muy cortos a muy prominentes; los procesos postorbitales son amplios y planos; los cartílagos anterolaterales son simples y están dirigidos anterolateralmente o posterolateralmente y se articulan con el protopterigio; los cóndilos occipitales están en posición ventral comparados con el foramen magnum; la sinarcualia es muy larga, y sobrepasa a la cintura pectoral; los protopterigios son muy largos y están segmentados, alcanzando a veces la punta del hocico. En la cintura pélvica no hay procesos prepélvicos laterales, pero hay un proceso prepélvico medial (Capetta, 1987).

Los músculos de la cabeza y del esqueleto branquial de los miliobátidos, al igual que los del resto de los batoideos, son más complejos que los de otros elasmobranquios y muestran una considerable variación en los batoideos. Probablemente, uno de los músculos más constantes en los miliobátidos, sea el etmoideo-paraetmoidalis, el cual se origina en la cara posterolateral de las cápsulas nasales y corre posterolateralmente a lo largo del protopterigio insertándose en la superficie interna del protopterigio y del cartilago anterorbital (McEachran *et al.*, 1996).

## **Superfamilia Myliobatoidea**

Dentro del suborden Myliobatoidei, se encuentra la superfamilia Myliobatoidea, que incluye a las especies de batoideos de mayor tamaño. Esta superfamilia está integrada por las familias Gymnuridae y Myliobatidae, las cuales de acuerdo con Nishida (1990) forman un grupo monofilético, ya que en ambos el proceso postorbital se localiza anteriormente en la región orbital, lo que constituye una sinapomorfía.

La familia Gymnuridae (Figura 2a) incluye organismos muy planos con un disco característico en forma de rombo que es mucho más ancho que largo (más de 1.5 veces tan ancho como largo), el cual recuerda a una forma de mariposa. La cabeza, con su hocico muy obtuso, no se eleva arriba del disco, por lo que no se distingue de las aletas pectorales. La boca, que se localiza ventralmente, tiene numerosos dientes pequeños y carece de papilas en su piso. Estos organismos algunas veces tienen una pequeña aleta dorsal y/o una espina en forma de aguijón. Su cola delgada es mucho más corta que el disco; algunas especies poseen pliegues caudales longitudinales dorsales y/o ventrales. Su piel generalmente es desnuda, pero ocasionalmente con pequeños denticulos. Los gimnúridos son especies marinas, raramente estuarinas. Este grupo está representado en todo el mundo en mares templados y tropicales. La mayoría de las especies viven en el fondo. Son organismos vivíparos con camadas de 2 a 6. Los gimnúridos se conocen desde el Paleoceno superior e incluyen a dos géneros (*Gymnura* y *Aetoplatea*), y cuando menos 12 especies, dos de las cuales habitan en las costas mexicanas (Cuadro 1) (Bigelow y Schroeder, 1953; Nelson, 1994; McEachran y Notarbartolo-di-Sciara, 1995; Last y Stevens, 1994).

La familia Myliobatidae incluye a los rinoptéridos, miliobátidos y mobúlidos, y se caracterizan porque la cabeza está elevada, los ojos y los espiráculos se localizan a los lados, y la cola es mucho más larga que el disco.

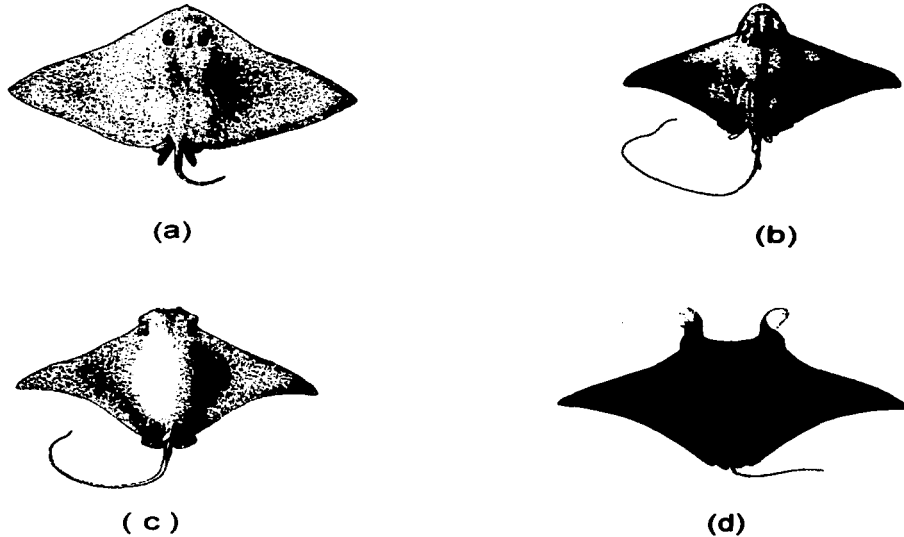


FIGURA 2. Integrantes de la superfamilia Myliobatoidea: a) *Gymnura*, b) *Myliobatis*, c) *Rhinoptera* (Tomados de McEachran y Notarbartolo-di-Sciara, 1995), d) *Manta* (Tomado de Last y Stevens, 1994).

Los miliobátidos presentan un disco en forma de rombo, que es mucho más ancho que largo (Fig. 2b), con un lóbulo rostral no dividido. La boca es amplia, se localiza ventralmente y tiene los dientes arreglados en forma de placas en renglones de 1 a 7. Los denticulos dérmicos y las espinas están presentes alrededor de los ojos y a lo largo de la línea media del disco en algunas especies. La cola que es más larga que el disco, es distalmente filamentosa y tiene una pequeña aleta dorsal cerca de su base. Nadan activamente por movimientos verticales de sus aletas pectorales aliformes, pudiendo recorrer grandes distancias. A menudo se encuentran cerca de la superficie, ocasionalmente saltando totalmente fuera del agua. Sin embargo, por lo general nadan en grupos cerca del fondo. Son vivíparos, con camadas de 2 a 6. Este grupo probablemente se originó del grupo de los dasiátidos, ya que los dientes laterales de miliobátidos son similares a los dientes de *Dasyatidae*. Habitan en todas las aguas

marinas, templadas y tropicales; su registro fósil comprende desde el Cretácico superior, e incluyen a cuatro géneros (*Aetobatus*, *Aetomylaeus*, *Myliobatis* y *Pteromylaeus*) con aproximadamente 24 especies, de las cuales 5 habitan en las costas mexicanas (Cuadro 1) (Nelson, 1994; Last y Stevens, 1994; McEachran y Notarbartolo-di-Sciara, 1995; Castro-Aguirre y Espinosa, 1996).

Los rinoptéridos (Fig. 2c) se caracterizan por tener un disco en forma de rombo, que es más ancho que largo; el hocico tiene dos largos lóbulos, que están claramente separados de la región anterior de las aletas pectorales. La boca es ancha y se localiza en posición ventral, tienen dientes arreglados a manera de placas en siete o más renglones. La cola, que normalmente es más larga que el disco, es distalmente filamentososa; sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal y una o más espinas aserradas cerca de la base. Los miembros de este grupo están representados en mares templados y tropicales de todo el mundo, excepto en las islas del Pacífico oeste. Son más abundantes en aguas costeras y frecuentemente entran a las bocas de los estuarios. Son vivíparos, pero no hay una conexión placentaria entre la madre y su hijo. En el registro fósil se conocen desde el Paleoceno superior; incluyen a un sólo género (*Rhinoptera*) y a 10 especies de las cuales 2 habitan en las costas mexicanas (Cuadro 1) (Acero y Garzón, 1982; S. I. C., 1976; Last y Stevens, 1994; González y Montes, 1996).

CUADRO 1. Especies de la superfamilia Myliobatoidea que habitan en las costas mexicanas

Familia	Especies	Nombre común	Localización
Gymnuridae	<i>Gymnura micrura</i>	Raya mariposa	Golfo de México
	<i>Gymnura marmorata</i>	Raya mariposa	Océano Pacífico
Myliobatidae	<i>Aetobatus narinari</i>	Chucho, gavián, pinta	Océano Pacífico y Golfo de México
	<i>Myliobatis californica</i>	Tecolote	Golfo de California
	<i>Myliobatis longirostris</i>	Águila picuda	Golfo de California
	<i>Myliobatis tremivillii</i>	Raya águila	Océano Atlántico
Rhinopteridae	<i>Myliobatis goodii</i>	Raya águila	Océano Atlántico
	<i>Rhinoptera bonasus</i>	Tecolote	Golfo de México
	<i>Rhinoptera steindachneri</i>	Gavián, tecolote	Océano Pacífico
Mobulidae	<i>Manta birostris</i>	Manta	Océano Pacífico y Golfo de México
	<i>Mobula japanica</i>	Manta azul, Manta agujón, diablo	Océano Pacífico
	<i>Mobula thurstoni</i>	Diablo chupa sangre, manta blanca	Océano Pacífico
	<i>Mobula tarapacana</i>	Baquetilla, diablo	Océano Pacífico
	<i>Mobula munkiana</i>	Tortilla, diablo	Océano Pacífico
	<i>Mobula hypostoma</i>	Raya diablo	Océano Atlántico

El grupo de los mobúlidos (Fig. 2d) incluye a las rayas más grandes y pueden exceder los 9 m de ancho del disco; se caracterizan porque el disco es más ancho que largo, y porque la cabeza, que es ancha, se proyecta anteriormente más allá del nivel de los ojos. Con dos aletas cefálicas móviles, las cuales están sostenidas por cartilagos

radiales; las aletas cefálicas se usan para llevar a su presa a la boca. Los ojos y los espiráculos se localizan lateralmente, y la boca es muy ancha pudiendo ser terminal o casi terminal. Pequeños dientes forman bandas en una o en ambas mandíbulas. La cola es filamentososa con una pequeña aleta dorsal cerca de su base, y una espina aserrada a veces presente. Los miembros de este grupo están representados en todo el mundo en mares templados y tropicales. Son principalmente pelágicos, nadan sobre la plataforma continental y cerca de las islas. Frecuentemente se encuentran en grupos y gastan mucho de su tiempo cerca de la superficie. Este grupo se conoce del Paleoceno superior al Reciente, y contiene a dos géneros (*Mobula* y *Manta*) y 13 especies, de las cuales 6 habitan en costas mexicanas (ver Cuadro 1) (Last y Stevens, 1994; McEachran y Di-Sciara, 1995; Nelson, 1994; Compagno, 1973; S. I. C., 1976).

### **Ubicación taxonómica**

La ubicación taxonómica de estos organismos ha variado mucho, como se observa en el Cuadro 2. Compagno (1973) ubica a los gimnúridos en la superfamilia Dasyatoidea; a miliobátidos y rinoptéridos dentro de la superfamilia Myliobatoidea, y a los mobúlidos en la superfamilia Mobuloidea. Por su parte Nelson (1984) ubica a los gimnúridos dentro de la familia Dasyatidae, a los rinoptéridos, miliobátidos y mobúlidos dentro de la familia Myliobatidae. Nishida (1990) propone una clasificación basada en un análisis cladista, y al igual que Nelson (1984) coloca a los rinoptéridos, miliobátidos y mobúlidos en la familia Myliobatidae, sin embargo, también incluye a la familia Gymnuridae. Posteriormente, Nelson (1994) propone una clasificación, basado en el trabajo de Nishida (1990).

Shirai (1996) al llevar a cabo un análisis filogenético propone una nueva clasificación, él coloca dentro de la superfamilia Myliobatidoidea a la familia Gymnuridae y a la familia Myliobatididae; en esta última familia incluye a tres subfamilias: 1) Myliobatidinae, con el género *Myliobatis*, 2) Aetobatinae, con los géneros *Aetobatus*, *Aetomylaeus* y *Pteromylaeus*, (este último género lo considera con posición incierta) y 3) Mobulinae en donde incluye a *Manta*, *Mobula* y *Rhinoptera*. Finalmente, McEachran *et al.* (1996) consideran dentro de la familia Dasyatidae a las subfamilias Dasyatinae, Gymnurinae y Myliobatinae; dentro de esta última incluye a los géneros *Myliobatis*, *Aetobatus*, *Aetomylaeus*, *Pteromylaeus*, *Manta*, *Mobula* y *Rhinoptera*.

La clasificación más aceptada en este momento es la propuesta por Nelson (1994), el cual, se basó completamente en la filogenia obtenida por Nishida (1990). Las clasificaciones propuestas por Shirai (1996) y McEachran *et al.* (1996), también se basaron en análisis filogenéticos, sin embargo no han tenido aceptación.

CUADRO 2. Ubicación taxonómica de los gimnúridos, rinpotéridos, miliobatídos y mobúlidos de acuerdo con diferentes autores.

Compagno (1973)	Nelson (1984)	Nishida (1990)	Nelson (1994)	Shiraí (1996)	McEachran, et al. (1996)
Orden Myliobatiformes	Suborden Myliobatoidei	Suborden Myliobatoidei	Orden Rajiformes	Orden Rajiformes	Orden Myliobatiformes
Superfamilia Dasyatoidea	Familia Dasyatidae	Superfamilia Myliobatoidea	Superfamilia Myliobatoidea	Superfamilia Myliobatoidea	Suborden Myliobatoidei
Familia Gymnuridae	Subfamilia Gymnurinae	Familia Gymnuridae Myliobatidae	Familia Gymnuridae Myliobatidae	Familia Gymnuridae Myliobatidae	Familia Dasyatidae
Superfamilia Myliobatoidea	Familia Myliobatidae				
Familia Myliobatidae Rhinopteridae	Subfamilia Myliobatidinae Rhinopterinae Mobulinae		Subfamilia Myliobatinae Rhinopterinae Mobulinae	Subfamilia Myliobatidinae Aetobatinae Mobulinae	Subfamilia Dasyatinae Gymnurinae Myliobatinae
Superfamilia Mobuloidea					
Familia Mobulidae					

TESIS CON  
 FALTA DE ORIGEN

## ANTECEDENTES

Se han realizado diferentes tipos de trabajos sobre moliobatoideos. Beebe y Tee-Van (1941), Bigelow y Schroeder (1953), Applegate y Fitch (1964), Wallace (1967), Chen y Chung (1971) y Last y Stevens (1994) se enfocaron a hacer descripciones de nuevas especies, basándose en morfología externa. En estos trabajos se han descrito especies de diferentes partes del mundo, incluyendo a los grupos que se distribuyen en el Pacífico Este, Atlántico Oeste, costa este de Sudáfrica y Australia. La mayoría de los autores incluyen en sus trabajos claves de identificación de este grupo y señalan datos sobre su distribución, tamaño y reproducción.

Otros autores han proporcionado datos generales sobre moliobatoideos. Castello y Pineido (1978), que trabajaron con rayas venenosas (*Myliobatis goodei*, *Rhinoptera bonasus*, *Gymnura altavela*, *Mobula mobular* y *Manta birostris*), aportan datos sobre morfología externa y algunos aspectos ecológicos. Notarbartolo-di-Sciara (1987) trabajó con mobúlidos del Golfo de California, en su trabajo consideró aspectos ecológicos de comportamiento, reproducción, distribución y abundancia.

Con respecto a los trabajos que se han realizado sobre anatomía, están los trabajos sobre esqueleto. Uno de los primeros trabajos, en el cual se basan numerosos autores es el de Garman (1913), quien realizó un trabajo en el que presenta el esqueleto del neurocráneo, arcos branquiales, sinarcualia y el cartilago escapulacoracoides en vista dorsal y ventral de *Pteroplatea altavela*, *Rhinoptera jussieui* y *Mobula hypostoma*; y esquemas de la vista ventral del esqueleto de *Myliobatis aquila*, *Myliobatis peruvianus*, *Aetomylaeus maculatus* y *Aetobatus narinari*.

Nishida (1985), Miyake y McEachran (1991) y Miyake *et al.*, (1992), trabajaron, esqueleto en general, arcos branquiales y anatomía y evolución del cartilago rostral, respectivamente.

Con respecto a la anatomía del sistema muscular, pocos son los trabajos que se han hecho sobre anatomía de musculatura de moliobatoideos. De Andrés *et al.* (1987), Miyake (1988) y Miyake *et al.*, (1992) trabajaron con la musculatura cefálica ventral de diferentes especies, incluyendo a algunos moliobatoideos. Los dos últimos autores incluyen dentro de su trabajo una discusión acerca de las homologías entre los diferentes músculos. Nishida (1990) y González-Isáis (2003), además de la musculatura ventral, describen también la musculatura cefálica dorsal, su estudio también es desde un punto de vista evolutivo.

Dentro de los trabajos que existen sobre anatomía y filogenia de moliobatoideos, Compagno (1973, 1977), es el primero en revisar la filogenia de los batoideos, con los resultados de su análisis filogenético propuso que hay cinco grandes grupos de batoideos: torpedinoideos, peces guitarra, pristoideos, rayas y moliobatoideos.



Posteriormente, Nishida (1990) realizó un trabajo sobre filogenia del suborden Myliobatoidei, en el que incluye datos sobre morfología externa y morfología interna (esqueleto, músculo, dientes, encéfalo etc.). En su análisis encontró que los miliobatoideos forman un grupo monofilético. Dentro de este grupo, obtuvo que hay dos grupos, el primero incluye una politomía formada por las especies de los géneros *Gymnura* y *Aetoplatea*. El segundo grupo, incluye a los miliobátidos, rinoptéridos y mobúlidos. Los miliobatidos forman un grupo monofilético, en tanto que los rinoptéridos y los mobúlidos forman otro grupo (Fig. 3).

Montes (1996) trabajó con la filogenia de la superfamilia Dasyatoidea, incluyendo a *Gymnura micrura* y *G. marmorata*, este trabajo se basó en la clasificación propuesta por Nelson (1984). Por lo que no consideró al resto de los miliobatoideos.

González (1996) trabajó con anatomía del neurocráneo y esqueleto hiobranquial de batoideos, en su estudio incluyó a *Gymnura micrura*, *Gymnura marmorata*, *Rhinoptera bonasus* y *Aetobatus narinari*. Además, realizó un análisis cladista basado en esta estructura. Encontró que los gimnúridos son el grupo hermano de *Rhinoptera bonasus* y *Aetobatus narinari*.

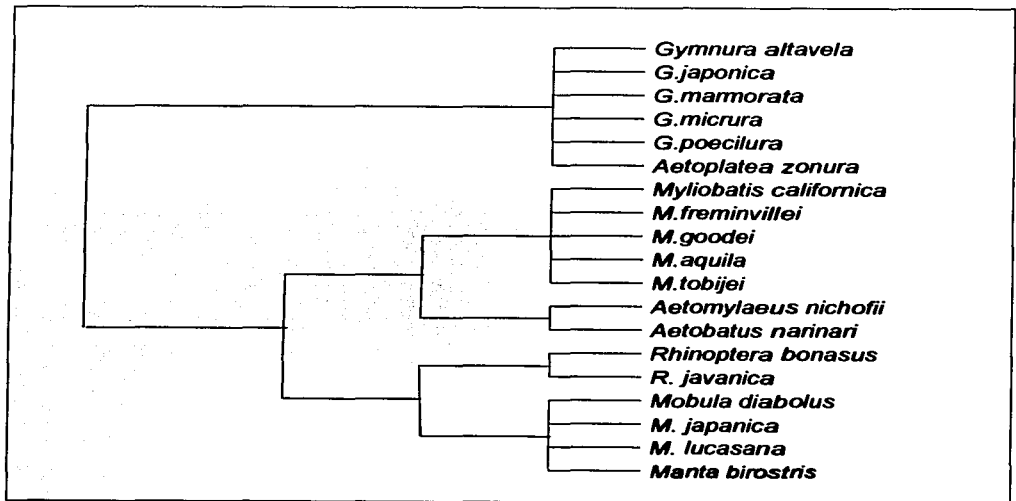


FIGURA 3. Cladograma obtenido por Nishida (1990), en donde se observa la filogenia de los miliobátidos.

Shirai (1996) realizó un trabajo sobre filogenia de tiburones y rayas basándose en la anatomía de los sistemas muscular y esquelético. Su análisis fue a nivel de familia, aunque incluye también algunos géneros. Como resultado obtuvo una politomía entre *Myliobatis*, aetobatines y un grupo monofilético formado por *Rhinoptera*, *Manta* y *Mobula*. Adicionalmente, obtiene otra politomía entre este grupo, los gimnúridos y los dasiátidos y los urolófididos. A estos dos últimos los considera como un grupo (Fig. 4).

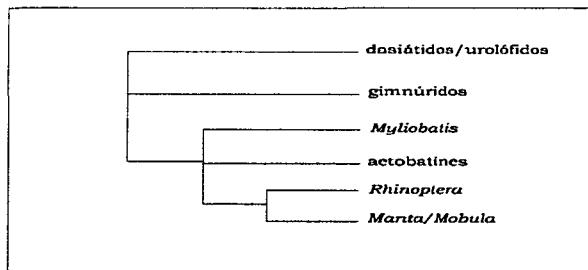


FIGURA 4. Cladograma obtenido por Shirai (1996), en donde se observa la filogenia de los miliobátidos.

McEachran *et al.* (1996), realizaron un trabajo sobre filogenia de batoideos. Consideraron características de morfología externa, de la línea lateral, del sistema esquelético y de musculatura. En su análisis filogenético trabajaron con géneros y familias, obteniendo un cladograma, en el cual *Rhinoptera* y *Mobula* forman un grupo monofilético, del cual *Aetobatus* es el grupo hermano. A su vez *Myliobatis* es el grupo hermano de éstos y los gimnúridos resultaron ser el grupo más plesiomórfico. *Dasyatis* sería el grupo hermano de todos ellos (Fig. 5).

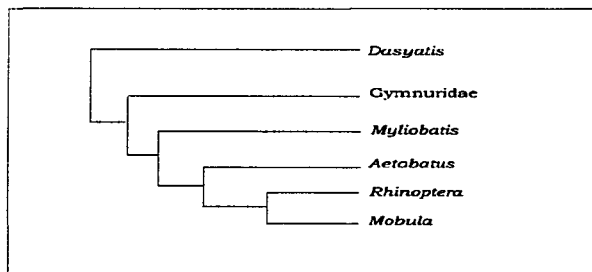


FIGURA 5. Cladograma obtenido por McEachran *et al.*, (1996), en donde se observa la filogenia de los miliobátidos.

Lovejoy (1996), realizó un estudio sobre sistemática de miliobátidos, haciendo énfasis en la familia Potamotrygonidae. En su trabajo proporciona datos sobre los sistemas esquelético y muscular, así como al sistema de la línea lateral. El concluye, con base en un análisis cladista a nivel de género, que *Gymnura*, *Myliobatis*, *Aetobatus*, *Rhinoptera* y *Mobula* forman un grupo monofilético, siendo *Gymnura* la que presentó los caracteres más plesiomórficos, y *Rhinoptera* y *Mobula* los que presentan los caracteres más derivados (Fig. 6). El grupo hermano de este grupo fue *Dasyatis* y *Himantura*.

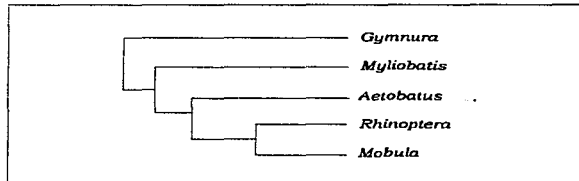


FIGURA 6. Cladograma obtenido por Lovejoy (1996), en donde se observa la filogenia de los miliobátidos.

Tanto los resultados obtenidos por McEachran *et al.*, como los de Lovejoy son similares. Es importante mencionar que en ambos casos no incluyeron a los géneros *Aetomylaeus*, *Pteromylaeus*, *Aetoplatea* y *Manta*.

Como se puede ver, los trabajos que se han realizado sobre la anatomía de miliobátidos son escasos e incompletos, dada la problemática que representa el trabajar con organismos tan grandes, además su tamaño, impide que los organismos adultos sean depositados en las colecciones de los museos. En el caso de los trabajos sobre filogenia, se han incrementado en los últimos años, sin embargo, existe mucha controversia sobre la clasificación filogenética de estos organismos.

## **OBJETIVO GENERAL**

Realizar un estudio de anatomía comparada y proponer un modelo hipotético sobre las relaciones genealógicas de los géneros de gimnúridos, rinoptéridos, miliobátidos y mobúlidos.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

1. Describir la anatomía del cráneo, cinturas escapular y pélvica, y sinarcualia de 12 especies de gimnúridos, rinoptéridos, miliobátidos y mobúlidos que habitan en las costas mexicanas.
2. Describir la morfología de los dientes de 12 especies de rinoptéridos, miliobátidos y mobúlidos, que habitan en las costas mexicanas.
3. Describir la musculatura craneal y branquial de 12 especies de rinoptéridos, miliobátidos y mobúlidos, que habitan en las costas mexicanas.
4. Proponer una hipótesis sobre las relaciones de parentesco de los géneros *Gymnura*, *Aetoplatea*, *Myliobatis*, *Aetobatus*, *Aetomylaeus*, *Rhinoptera*, *Mobula* y *Manta*.

## MÉTODOS

Para el presente trabajo se consideraron 12 especies de la superfamilia Myliobatidoidea de acuerdo con la clasificación de Nelson (1994), la cual se presenta a continuación:

<b>Clase:</b>	Chondrichthyes
<b>Subclase:</b>	Elasmobranchii
<b>Orden:</b>	Rajiformes
<b>Superfamilia:</b>	Myliobatoidea
<b>Familia:</b>	Gymnuridae
	<i>Gymnura</i> Hasselt 1823
	<i>Gymnura marmorata</i> Cooper, 1863
	<i>Gymnura micrura</i> (Block y Schneider) 1801
	<i>Aetoplatea</i> Valenciennes 1841
<b>Familia:</b>	Myliobatidae
<b>Subfamilia:</b>	Myliobatinae
	<i>Aetobatus</i> Blainville 1816
	<i>Aetobatus narinari</i> (Euphrasen) 1790
	<i>Aetomylaeus</i> Garman 1908
	<i>Myliobatis</i> Cuvier, 1817
	<i>Myliobatis californica</i> Gill, 1865
	<i>Myliobatis longirostris</i> Applegate y Fitch, 1964
	<i>Pteromylaeus</i> Garman
<b>Subfamilia:</b>	Rhinopterae
	<i>Rhinoptera</i> Cuvier 1829
	<i>Rhinoptera bonasus</i> (Mitchill) 1815
	<i>Rhinoptera steindachneri</i> Evermann y Jenkis, 1892
<b>Subfamilia:</b>	Mobulinae
	<i>Mobula</i> Rafinesque 1810
	<i>Mobula japonica</i> (Müller & Henle, 1841)
	<i>Mobula munkiana</i> Notarbartolo di Sciarra, 1987
	<i>Mobula tarapacana</i> (Philippi, 1982)
	<i>Mobula thurstoni</i> (Lloyd, 1908)
	<i>Manta</i> Brancroft 1829
	<i>Manta birostris</i> (Donndorff, 1798)

### Sitios de recolecta y determinación

Se trabajó con dos familias y doce especies, pertenecientes a seis géneros (Cuadro 3) de la superfamilia Myliobatoidea. Estos organismos fueron recolectados en las costas del Golfo de México y del océano Pacífico (Fig. 7).

Los organismos fueron determinados con las claves de Bigelow y Schroeder (1953), Compagno (1984), Notarbartolo-di-Sciarra (1987), McEachran y Di-Sciarra (1995) y Castro-Aguirre y Espinosa (1996).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

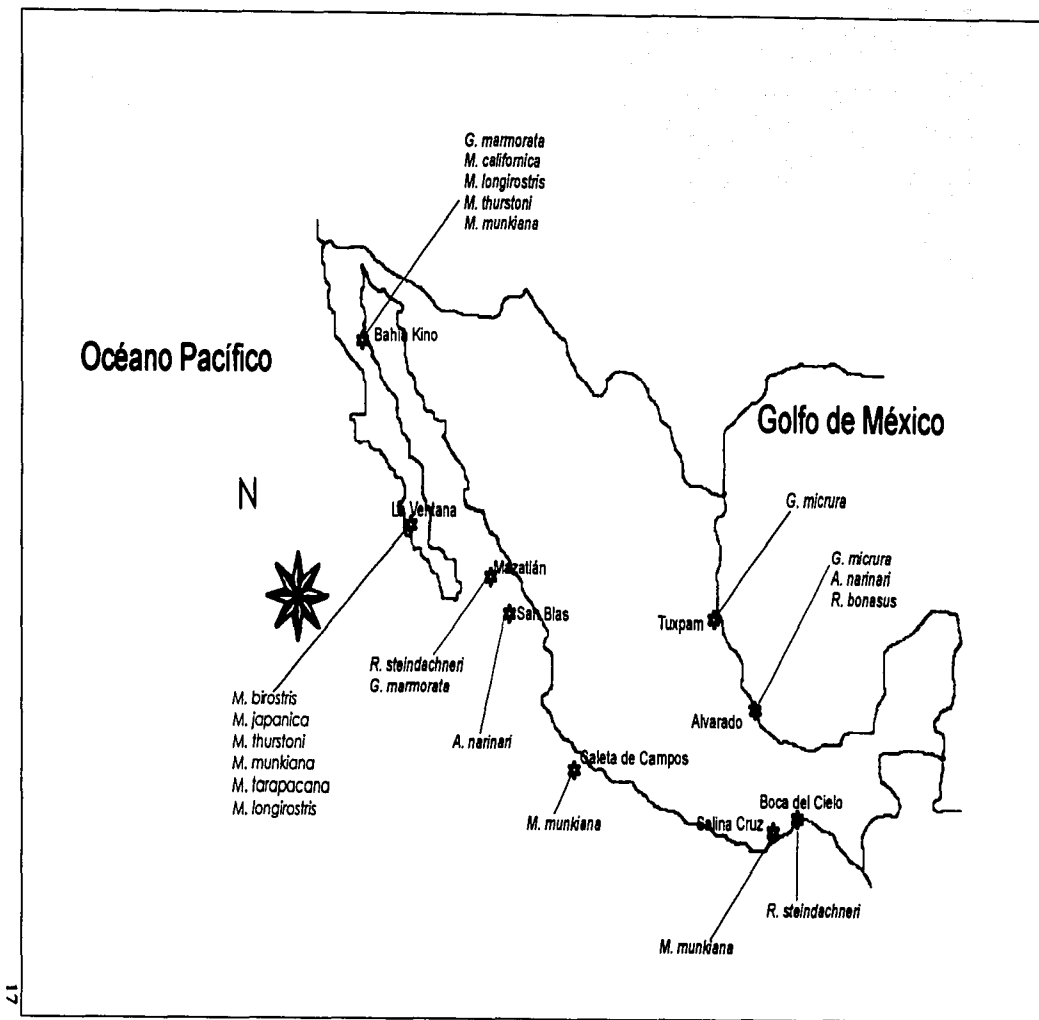


Figura 7. Localidades de colecta de las especies de este estudio.

CUADRO 3. Especies de la superfamilia Myliobatoidea colectadas en las costas mexicanas.

FAMILIA	ESPECIE	# DE ORGANISMOS COLECTADOS	LOCALIDAD DE COLECTA
Gymnuridae	<i>Gymnura micrura</i>	11	Alvarado, Ver. Tuxpam, Ver.
	<i>Gymnura marmorata</i>	5	Mazatlán, Sin. San Blas, Nay.
Myliobatidae			
Subfamilia Myliobatinae	<i>Aetobatus narinari</i>	5	Alvarado, Ver. Mazatlán, Sin.
	<i>Myliobatis californica</i>	3	Bahía de Kino, Son.
	<i>Myliobatis longirostris</i>	3	Bahía de Kino, Son.
Subfamilia Rhinopterinae	<i>Rhinoptera bonasus</i>	2	Alvarado, Ver.
	<i>Rhinoptera steindachneri</i>	5	Maztlán, Sin. San Blas, Nay. Boca del Cielo, Chis.
Subfamilia Mobulinae	<i>Manta birostris</i>	1	La Ventana, B.C.S.
	<i>Mobula japonica</i>	4	La Ventana, B. C. S.
	<i>Mobula tarapacana</i>	2	La Ventana, B. C. S.
	<i>Mobula thurstoni</i>	4	La Ventana, B.C.S. Bahía de Kino, Son.
	<i>Mobula munkiana</i>	4	Caleta de Campos, Mich., La Ventana, B. C. S., Bahía de Kino, Son., Salina Cruz, Oax.

Siempre que fue posible se tomaron 27 medidas morfométricas (Figs. 8 y 9; apéndice 1):

1. Longitud total
2. Longitud del disco
3. Anchura del disco
4. Diámetro del ojo
5. Distancia interorbital
6. Longitud preorbital del morro
7. Distancia interrespiracular
8. Longitud del morro a la axila
9. Longitud del morro a la cloaca
10. Longitud caudal
11. Longitud preoral del morro
12. Distancia intermarinal
13. Distancia de la boca a la primera hendidura branquial
14. Distancia de la boca a la segunda hendidura branquial
15. Distancia de la boca a la tercera hendidura branquial
16. Distancia de la boca a la cuarta hendidura branquial
17. Distancia de la boca a la quinta hendidura branquial
18. Distancia interbranquial de la primera hendidura
19. Distancia interbranquial de la segunda hendidura

20. Distancia interbranquial de la tercera hendidura
21. Distancia interbranquial de la cuarta hendidura
22. Distancia interbranquial de la quinta hendidura
23. Anchura de la boca
24. Altura de la primera aleta dorsal
25. Base de la primera aleta dorsal
26. Longitud del morro a la espina
27. Longitud de la boca a la cloaca

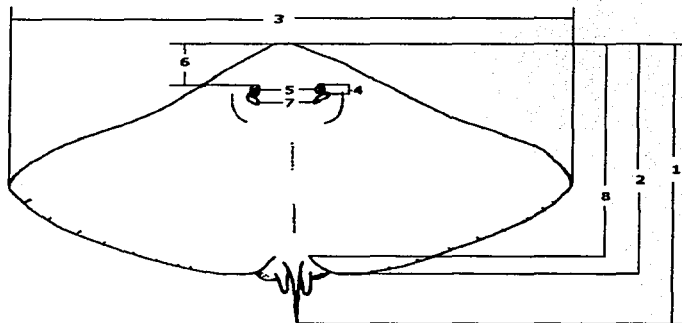


FIGURA 8. Medidas morfométricas. Vista dorsal de *Gymnura*.



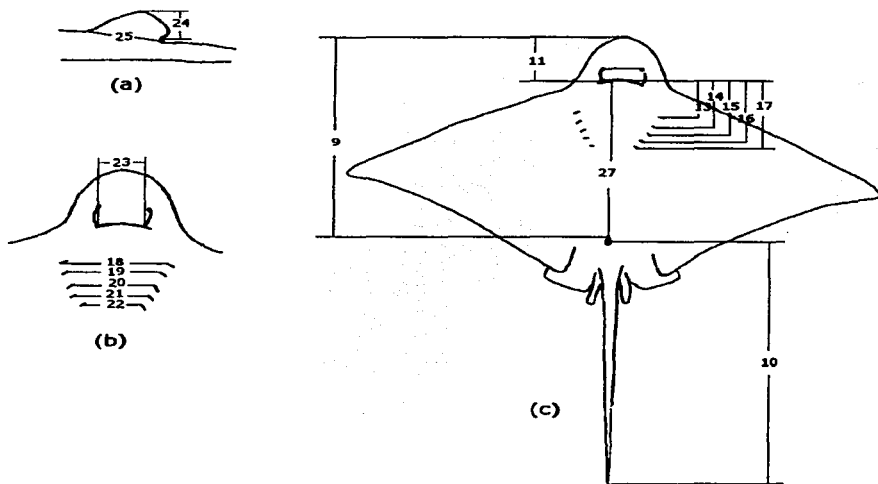


FIGURA 9. Medidas morfométricas. a) Aleta dorsal, b) y c) vista ventral de miliobátido.

## Anatomía

Debido al gran tamaño de la mayoría de las especies, el esqueleto se obtuvo por descarnamiento manual, y sólo cuando se recolectaron organismos menores de 60 cm de longitud del disco, éstos se procesaron con la técnica de transparentación con tinción diferencial (Dingerkus y Ulher, 1977). Posteriormente se describieron y compararon las siguientes estructuras: 1) esqueleto del neurocráneo, y de los arcos branquiales para lo cual se utilizó la terminología empleada por Nishida (1990) y Miyake y McEachran (1991). Como parte de la descripción se tomaron once medidas morfométricas (Fig. 10a y b). 2) Cinturas pectoral y pélvica, las cuales fueron descritas utilizando la terminología empleada por Compagno (1977) y por Nishida (1990). A la cintura pélvica se le tomaron cinco medidas morfométricas (Fig. 10c), las cuales fueron expresadas en porcentaje de la longitud total de la cintura pélvica. 3) Se describió la sinarcualia, para lo cual se utilizó la terminología empleada por Nishida (1990).

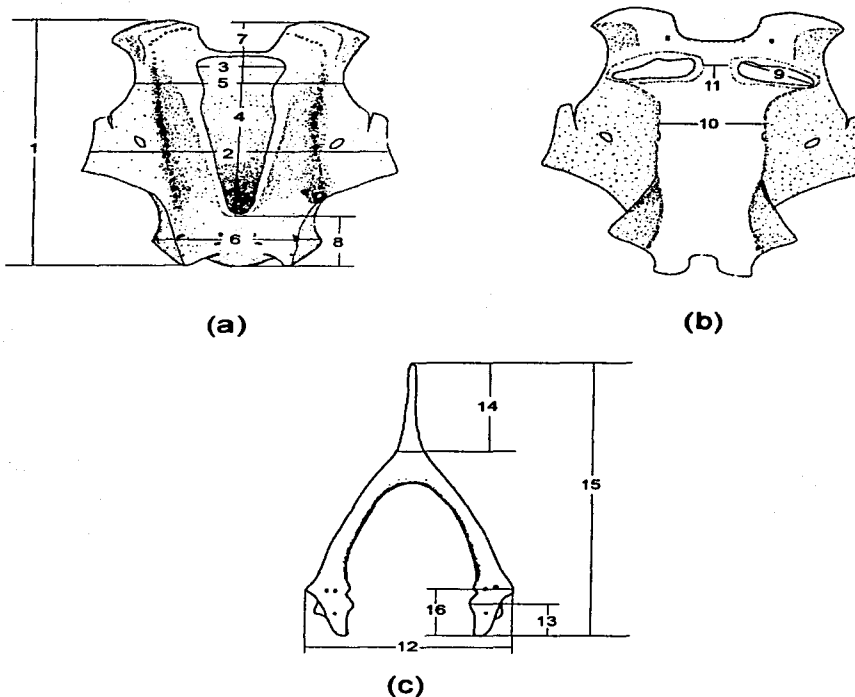


FIGURA 10. Medidas morfométricas del neurocráneo. a) vista dorsal, b) vista ventral. 1= Longitud del cráneo; 2 = anchura mayor del cráneo; 3 = anchura mayor de la fontanela; 4 = longitud de la fontanela; 5 = anchura interorbital; 6= anchura de las cápsulas óticas; 7 = longitud de la prefontanela; 8 = longitud de la postfontanela; 9 = anchura mayor de apertura nasal; 10 = anchura mínima de la placa basal; 11 = anchura internasal. c) Medidas morfométricas de la cintura pélvica. 12 = anchura máxima; 13 = longitud del proceso iliaco; 14 longitud del proceso prepélvico; 15 = longitud total; 16 = longitud de la región ilíaca.

4) Se determinó y describió la forma y el número de dientes de cada especie. La descripción se basó en la terminología empleada por Capetta (1987).

Para describir la musculatura craneal y la musculatura de la región ventral de los arcos branquiales los organismos fueron disectados por la técnica convencional (Fig. 11). De cada músculo se vio la forma, disposición, dirección de las fibras, origen e inserción. La terminología empleada fue la utilizada por De Andrés *et al.* (1987), Nishida (1990), Miyake *et al.* (1992), Godínez (1998) y Wilga y Motta (1998). Adicionalmente se contó el número de espirales del intestino (Fig. 12).



Figura 11. Musculatura: a) cefálica dorsal de *Rhinoptera steindachneri*, b) cefálica ventral de *Mobula munkiana*.



FIGURA 12. Espirales del intestino de *Manta birostris*.

**RESULTADOS**

**PARTE I:**

**DESCRIPCIÓN GENERAL**

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

A continuación se presenta una descripción de la morfología externa de las especies cuya anatomía será posteriormente descrita.

***Gymnura marmorata* Cooper, 1863**

**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 30% de la longitud total; cola a veces con espina aserrada, con un pliegue dérmico muy notable en la superficie dorsal y uno más pequeño en la región ventral; sin aletas dorsales ni caudal. Aletas pectorales con 120 radios, pélvicas con 15. Superficie superior del disco desnuda (Fig. 13).

En esta especie se observó dimorfismo sexual. En los machos la longitud preorbital es mayor que en las hembras. Es muy probable que los organismos descritos como *Gymnura crebipunctata* (McEachran y Notarbartolo-di-Sciara, 1995) sean organismos macho pertenecientes a *Gymnura marmorata*.

**Talla máxima:** 1 m de longitud total y 1.5 m de anchura del disco.

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

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

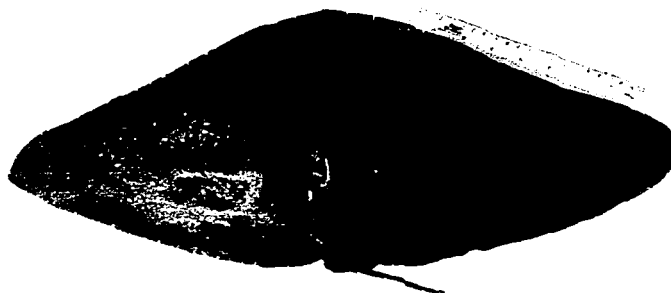


FIGURA 13. *Gymnura marmorata*.

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

**Descripción general:** disco rómbico de 1.5 a 1.8 veces tan ancho como largo. Hocico obtuso, con un ángulo de 100 a 120 grados. Aletas pectorales continuas a ambos lados de la cabeza; márgenes anteriores del disco ligeramente convexos. Cola bastante delgada, más corta que el disco, y constituye en promedio el 28% de la longitud total; cola sin espina aserrada, con un pliegue dérmico poco notable en la superficie ventral; sin aletas dorsales ni caudal. Aletas pectorales con 120 a 130 radios, pélvicas de 17 a 19 radios. Superficie superior del disco lisa (Fig. 14).

En esta especie se observó dimorfismo sexual. En los machos la longitud preorbital es mayor que en las hembras.

**Talla máxima:** 2.4 m de ancho.

**Color:** superficie dorsal parda, cola con manchas blancas; superficie ventral blanquecina.

**Distribución:** se distribuye desde la bahía de Cheasepeake, Maryland, costas del Golfo de México hasta Río de Janeiro, Brasil (Castro-Aguirre y Espinosa, 1996).



FIGURA 14. *Gymnura micrura*.

***Aetobatus narinari* (Euphrasen) 1790**

**Descripción general:** disco rómbico al menos de 1.7 a 2.0 veces tan ancho como largo; cabeza conspicuamente marcada del disco; el hocico se proyecta formando un lóbulo rostral plano, con 15 radios de cada lado. Márgenes anteriores del disco convexos, posteriores cóncavos. Esquinas externas de las aletas pectorales puntiagudas. Ojos y espiráculos en posición lateral; sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola, localizada anteriormente a la espina aserrada. La cola, delgada se diferencia claramente del cuerpo y constituye en promedio del 75 al 80% de la longitud total. La superficie dorsal y ventral de la cola con un pliegue longitudinal, posterior al origen de la espina. Aletas pectorales con 108 radios y pélvicas con 22. Piel lisa (Fig. 15).

**Talla máxima:** más de 2.3 m de anchura del disco, común hasta 1.3 m.

**Color:** en las especies del Golfo de México la superficie dorsal es verde olivo; en las especies de las costas del océano Pacífico es parda; en ambos casos con manchas redondeadas o elípticas blanquecinas o amarillas; superficie ventral blanquecina.

**Distribución:** cosmopolita de mares tropicales y subtropicales. En el Atlántico occidental se distribuye desde Carolina del Norte hasta Brasil. En el Pacífico oriental desde las costas del Golfo de California hasta Panamá, incluyendo las islas Galápagos (Bigelow y Schoreder, 1953; S. I. C., 1976; Castro-Aguirre y Espinosa, 1996).

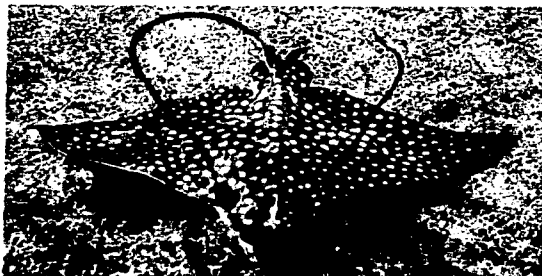


FIGURA 15. *Aetobatus narinari*.

***Myliobatis californica* Gill, 1865**

**Descripción general:** disco rómbico 1.5 veces tan ancho como largo; cabeza conspicuamente marcada del disco; el hocico se proyecta formando un lóbulo rostral plano; longitud preorbital 10.4% de la longitud del disco. Márgenes anteriores del disco convexos; márgenes posteriores cóncavos. Ojos y espiráculos en posición lateral; sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola, atrás de la cual se encuentra una espina aserrada. La longitud preorbital es 12.4% de la longitud del disco. La cola delgada, se diferencia claramente del cuerpo y constituye en promedio el 59% de la longitud total. Piel desnuda, sin denticulos dérmicos (Fig. 16).

**Talla máxima:** 1.8 m de anchura del disco; común hasta 1 m (McEachran y Notarbartolo-di-Sciara, 1996).

**Color:** superficie dorsal de parda a pardo-verdusco; superficie ventral blanquecina.

**Distribución:** se distribuye desde Oregon hasta Cabo San Lucas, B. C. S. y en el Golfo de California, México (Castro-Aguirre y Espinosa, 1996).

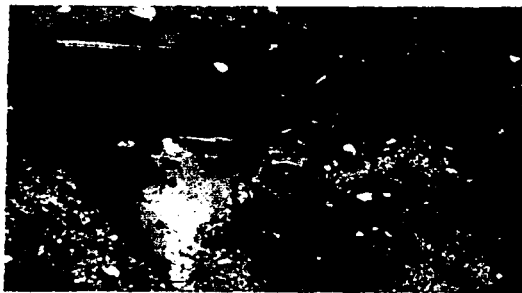


FIGURA 16. *Myliobatis californica*.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



***Myliobatis longirostris* Applegate y Fitch, 1964**

**Descripción general:** disco rómbico de 1.6 a 1.7 veces tan ancho como largo; cabeza conspicuamente marcada del disco; el hocico se proyecta formando un lóbulo rostral plano, 11 radios de cada lado; longitud preorbital 15.3% de la longitud del disco. Márgenes anteriores del disco convexos; márgenes posteriores cóncavos. Ojos y espiráculos en posición lateral; sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola, atrás de la cual se encuentra una espina aserrada. La longitud preorbital es el 14.3% de la longitud del disco. La cola delgada, se diferencia claramente del cuerpo y constituye en promedio el 68% de la longitud total. Piel desnuda, sin agujones ni denticulos dérmicos, excepto la región media dorsal que presenta una línea continua de agujones, que van de la región nugal hasta la zona media del disco (Fig. 17).

**Talla máxima:** 95 cm de anchura del disco (McEachran y Notarbartolo-di-Sciara, 1996).

**Color:** superficie dorsal parda; aletas con manchas doradas y de color púrpura; superficie ventral blanquecina.

**Distribución:** desde la Bahía Sebastián Vizcaino hasta Cabo San Lucas, B. C. S. y el Golfo de California, México (Castro-Aguirre y Espinosa, 1996).



FIGURA 17. *Myliobatis longirostris*.

***Rhinoptera bonasus* (Mitchill) 1815**

**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 bilobulado, con 18 radios en cada lóbulo. Longitud preorbital 10.4% de la longitud del disco. Márgenes anteriores del disco convexos; márgenes posteriores cóncavos. Ojos y espiráculos en posición lateral; sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola, localizada delante 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 (Fig. 18).

**Talla máxima:** 2.4 m de anchura del disco.

**Color:** superficie dorsal parda; superficie ventral blanquecina.

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



FIGURA 18. *Rhinoptera bonasus*.

***Rhinoptera steindachneri* Evermann y Jenkis, 1892**

**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 bilobulado, con 21 radios en cada lóbulo. Márgenes anteriores del disco convexos; márgenes posteriores cóncavos. Ojos y espiráculos en posición lateral; sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola, localizada delante de la espina aserrada. La cola delgada, se diferencia claramente del cuerpo y constituye aproximadamente del 59 al 68% de la longitud total. Piel desnuda, con excepción de la espina aserrada (Fig. 19).

**Talla máxima:** 78 cm de longitud del disco.

**Color:** superficie dorsal de parda o pardo-verdosa; superficie ventral blanquecina.

**Distribución:** se distribuye desde la Bahía de Todos Santos, B. C., hasta Cabo San Lucas, B. C. S. y el Golfo de California hasta Perú e Islas Galápagos (Castro-Aguirre y Espinosa, 1996).

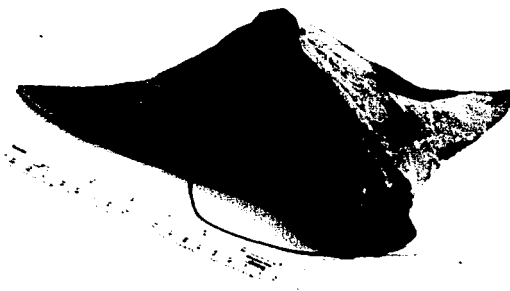


FIGURA 19. *Rhinoptera steindachneri*.

***Mobula japonica* (Müller & Henle, 1841)**

**Descripción general:** disco rómbico de 1.6 a 1.7 veces tan ancho como largo; cabeza ancha y marcada del cuerpo; márgenes anteriores de las aletas pectorales formando dos aletas cefálicas separadas, las cuales se proyectan enfrente de la cabeza y están orientadas verticalmente, su longitud es aproximadamente el 7.5% de la longitud del disco; ojos y espiráculos a los lados de la cabeza. Espiráculos arqueados transversalmente por encima del nivel de las aletas pectorales. Banda superior de los dientes 75% y banda inferior 76% de la anchura de su boca. Sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola. Cola muy larga, su longitud es más o menos igual a la anchura del disco. Piel cubierta en la parte dorsal por denticulos muy pequeños (Fig. 20).

**Talla máxima:** alcanza hasta 3.1 m de ancho del disco; usualmente más pequeñas de 2.5 m; nacen aproximadamente de 0.85 m de ancho del disco.

**Color:** superficie dorsal azul marino; superficie ventral blanquecina.

**Distribución:** conocida en muchas localidades en los océanos Atlántico, Pacífico e Indico (Last y Stevens, 1994).



FIGURA 20. *Mobula japonica*.

***Mobula munkiana* Notarbartolo di Sciara, 1987**

**Descripción general:** disco rómbico de 1.5 a 1.6 veces tan ancho como largo; cabeza ancha y marcada del cuerpo; márgenes anteriores de las aletas pectorales formando dos aletas cefálicas separadas, las cuales se proyectan enfrente de la cabeza y están orientadas verticalmente, su longitud es aproximadamente el 8.2% de la longitud del disco; ojos y espiráculos a los lados de la cabeza. Espiráculos pequeños, subcirculares y ventrales con respecto al plano de las aletas pectorales. Bandas dentarias superior e inferior más del 54% de la anchura de la boca. Sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola. Cola, aproximadamente el 50% de la longitud total. Piel desnuda (Fig. 21).

**Talla máxima:** 1.1 m de anchura del disco, común hasta 1 m.

**Color:** superficie dorsal de púrpura a gris-morada; superficie ventral blanquecina, con excepción de las aletas cefálicas que son grises.

**Distribución:** se distribuye desde el Golfo de California, México hasta Ecuador (Castro-Aguirre y Espinosa, 1996).



FIGURA 21. *Mobula munkiana*.

***Mobula tarapacana* (Philippi, 1982)**

**Descripción general:** disco rómbico, 1.5 veces tan ancho como largo; cabeza ancha y marcada del cuerpo; márgenes anteriores de las aletas pectorales formando dos aletas cefálicas separadas, las cuales se proyectan enfrente de la cabeza y están orientadas verticalmente, su longitud es aproximadamente el 13.3% de la longitud del disco. Ojos y espiráculos a los lados de la cabeza; espiráculos pequeños, subcirculares y ventrales con respecto al plano de las aletas pectorales. Bandas dentarias superior e inferior más del 61% de la anchura de la boca. Sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola. Placas del filtro branquial completamente fusionadas. Superficie dorsal de la piel cubierta por denticulos dérmicos muy pequeños (Fig. 22).

**Talla máxima:** más de 3 m de anchura del disco; común hasta 2.5 m.

**Color:** superficie dorsal de grisácea a parda; superficie ventral blanquecina. Aletas cefálicas, parte superior de la boca y borde inferior de la boca gris plateado.

**Distribución:** posiblemente circumtropical, pelágica en aguas costeras y oceánicas. Conocida en Chile, del Golfo de California, Japón, Taiwán, Mar Rojo y Costa de Marfil (Castro-Aguirre y Espinosa, 1996).



FIGURA 22. *Mobula tarapacana*.

***Mobula thurstoni* (Lloyd, 1908)**

**Descripción general:** disco rómbico, 1.6 veces tan ancho como largo; cabeza ancha y marcada del cuerpo; márgenes anteriores de las aletas pectorales formando dos aletas cefálicas separadas, las cuales se proyectan enfrente de la cabeza y están orientadas verticalmente, su longitud es aproximadamente el 8.6% de la longitud del disco. Banda dentaria superior el 72% y banda inferior 76% de la anchura de la boca. Bordes anteriores de las aletas pectorales con una doble curvatura. Ojos y espiráculos a los lados de la cabeza; espiráculos pequeños subcirculares y ventrales con respecto al plano de las aletas pectorales. Sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola. Cola aproximadamente el 60% de la anchura del disco. Superficie dorsal de la piel cubierta por denticulos dérmicos muy pequeños (Fig. 23).

**Talla máxima:** 1.8 m de anchura del disco, común hasta 1.5 m.

**Color:** superficie dorsal azul oscuro; superficie ventral blanquecina. Los márgenes de las aletas pectorales son plateados, al igual que la región anterior de la boca.

**Distribución:** posiblemente circunglobal y pelágica en mares tropicales. Se distribuye en el Pacífico oriental, desde California hasta el norte de Chile incluyendo a las islas Galápagos (Last y Stevens, 1994).



FIGURA 23. *Mobula thurstoni*.

***Manta birostris* (Donndorff, 1798)**

**Descripción general:** disco rómbico, 1.6 veces tan ancho como largo; cabeza ancha y marcada del cuerpo; márgenes anteriores de las aletas pectorales formando dos aletas cefálicas separadas, las cuales se proyectan enfrente de la cabeza y están orientadas verticalmente, su longitud es aproximadamente el 8.6% de la longitud del disco. Banda dentaria superior el 72% y banda inferior 76% de la anchura de la boca. Bordes anteriores de las aletas pectorales con una doble curvatura. Ojos y espiráculos a los lados de la cabeza; espiráculos pequeños subcirculares y ventrales con respecto al plano de las aletas pectorales. Sin aleta caudal, pero con una pequeña aleta dorsal en la base de la cola. Cola aproximadamente el 60% de la anchura del disco. Superficie dorsal de la piel cubierta por denticulos dérmicos muy pequeños (Fig. 24).

**Talla máxima:** alcanza una anchura del disco de al menos 6.7 m y se ha reportado de hasta 9.1 m; los especímenes de 4 m de anchura del disco son los más comunes (Last y Stevens, 1994).

**Color:** superficie dorsal de parda a negra; superficie ventral blanquecina, con excepción de las aletas cefálicas y los márgenes posteriores de las aletas pectorales, que son negros; región branquial con manchas irregulares negras.

**Distribución:** es cosmopolita de mares tropicales, subtropicales y templados. En el Atlántico occidental se distribuye desde el sur de Canadá hasta Argentina, incluyendo el Golfo de México y el Caribe. En el Pacífico oriental, desde el sur de California hasta el norte de Chile incluyendo a las Islas Galápagos (Castro-Aguirre y Espinosa, 1996).

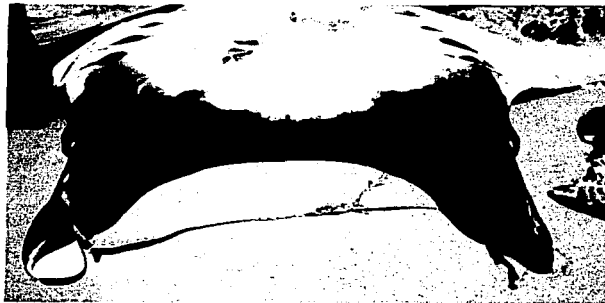


FIGURA 24. *Manta birostris*.



**RESULTADOS**

**PARTE II:**

**ESQUELETO Y SISTEMA  
MUSCULAR**

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## **Sistema esquelético**

### **Neurocráneo: dorsal y ventral**

El neurocráneo de *Gymnura marmorata* (Fig. 25a) presenta un apéndice rostral en la parte anteromedial en donde se unen las aletas pectorales, esta estructura solo se observó en los gimnúridos. Las cápsulas nasales se expanden ventrolateralmente, articulándose con el cartilago anterior. Los procesos preorbital y postorbital están muy desarrollados. Al lado del proceso preorbital está el foramen anterior del canal preorbital. En la cresta supraorbital hay tres forámenes oftálmicos superficiales a ambos lados de la fontanela, la cual es muy grande, constituyendo aproximadamente el 60% de la longitud del cráneo. Los procesos postorbitales tienen dos proyecciones; la primera, se localiza en la región orbital, tiene forma triangular y está muy desarrollada; 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 ótica del nervio facial. En la región ótica hay un par de forámenes linfáticos.

En vista ventral (Fig. 25b), se observa un rostrum vestigial que sale de la parte ventromedial del neurocráneo. La anchura internasal es reducida y corresponde al 8.1% de la longitud del cráneo (cuadro 4). En la placa basal, 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 carótida interna. Existen además dos pares de forámenes; el primero se localiza debajo de las cápsulas nasales, es el foramen del canal orbitonasal, y el segundo está en la parte media justo en donde terminan las cápsulas óticas.

El neurocráneo de *Gymnura micrura* (Fig. 25c) presenta un apéndice rostral, en la parte anteromedial en donde se unen las aletas pectorales. Las cápsulas nasales se expanden ventrolateralmente, articulándose con el cartilago anterior. Los procesos preorbital y postorbital están muy desarrollados. Al lado del proceso preorbital está el foramen anterior del canal preorbital. En la cresta supraorbital hay siete forámenes oftálmicos superficiales a ambos lados de la fontanela; esta última es muy grande, constituyendo aproximadamente el 55.8% de la longitud del cráneo. Los procesos postorbitales tienen dos proyecciones, la primera, se localiza en la región orbital, tiene forma triangular y está muy desarrollada; 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 ótica del nervio facial. En la región ótica hay un par de forámenes linfáticos.

En vista ventral (Fig. 25d), está un cartilago rostral muy reducido, el cual no se observó en todos los organismos examinados. La anchura internasal es reducida y corresponde al 6.2% de la longitud del cráneo (cuadro 4). En la región orbital de la placa basal, hay dos pares de forámenes: el primer par corresponde al foramen de la arteria eferente espiracular y el segundo al foramen de la arteria carótida interna.

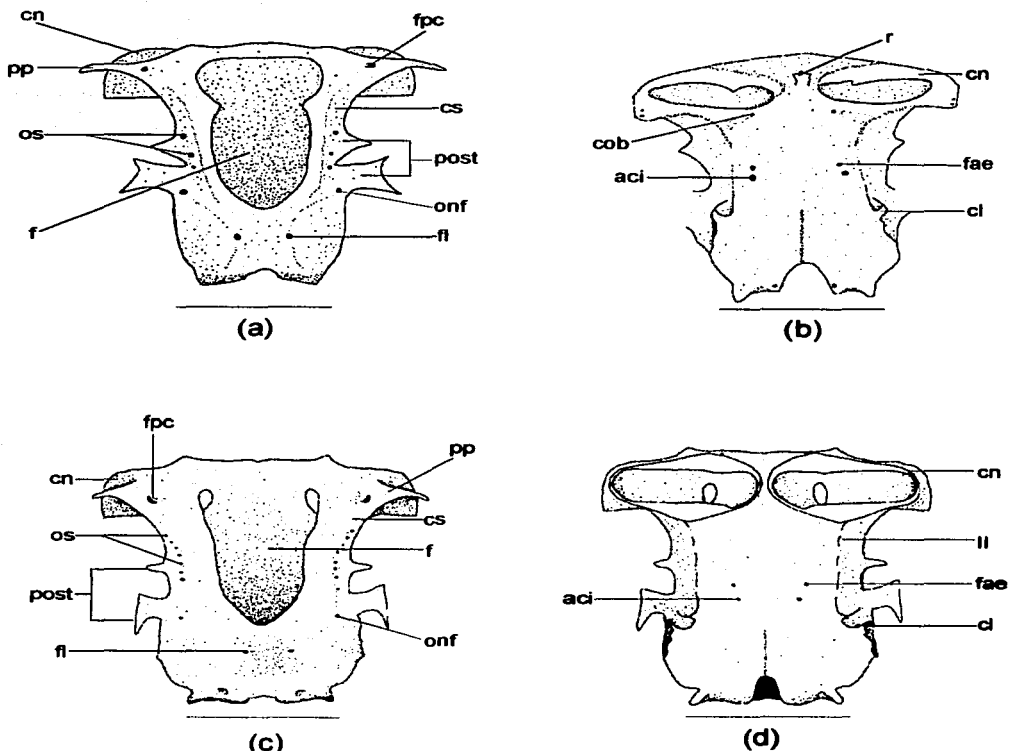


FIGURA 25. Neurocráneo de *G. mamorata*: a) vista dorsal, b) vista ventral. Neurocráneo de *G. micrura*: c) vista dorsal, d) vista ventral. aci, foramen de la arteria carótida interna; cl, comisura lateral; cn, cápsulas nasales; cob, foramen del canal orbitonasal; cs, cresta supraorbital; f, fontanela; fae, foramen de la arteria eferente espiracular; fi, foramen linfático; fpc, foramen anterior del canal preorbital; r, rostrum vestigial; onf, foramen para la rama ótica del nervio facial; os, forámenes orbitálmico superficiales; post, procesos postorbitales; pp, proceso preorbital; II, foramen del nervio óptico. Escala = 10 mm.

Existen además dos pares de forámenes: el primero se localiza debajo de las cápsulas nasales, es el foramen del canal orbitonasal, y el segundo está en la parte media justo en donde terminan las cápsulas óticas.

CUADRO 4. Medidas del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud del cráneo.

	<i>Gymnura memorata</i> n = 5	<i>Gymnura micura</i> n = 11
Anchura mayor del cráneo	89.10	85.60
Anchura mayor de la fontanela	32.29	32.93
Longitud de la fontanela	60.54	55.84
Anchura interorbital	47.88	49.53
Anchura a través de las cápsulas óticas	49.83	50.95
Longitud de la prefontanela	3.38	8.83
Longitud de la posfontanela	26.71	27.85
Anchura mayor de apertura nasal	36.85	34.39
Anchura mínima de la placa basal	34.88	32.79
Anchura internasal	8.07	6.21
Altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales	20.10	18.02
Altura del cráneo a nivel de la región orbital	17.10	17.22

En vista dorsal, el neurocráneo de *Myliobatis longirostris* (Fig. 26a) presenta cápsulas nasales expandidas ventrolateralmente. El foramen anterior del canal preorbital se localiza anteriormente arriba de las cápsulas nasales. En la parte anterior del neurocráneo hay un par de procesos preorbitales muy delgados. La región orbital es ancha y representa aproximadamente el 56% de la longitud del cráneo (cuadro 5). Con dos pares de procesos postorbitales; el primero se localiza en la región orbital y está muy cerca del segundo proceso; éste último es una lámina delgada de forma cuadrangular. Entre ambos procesos se observa un orificio, el cual se encuentra cubierto por una gruesa capa de tejido conjuntivo. A lo largo de la cresta supraorbital hay aproximadamente 23 pares de forámenes oftálmicos superficiales del lado izquierdo y 22 del lado derecho, distribuidos de manera irregular. La fontanela ocupa gran parte del cráneo y constituye el 73.3% de la longitud del cráneo; el margen posterior es completamente redondeado. Las cápsulas óticas están abombadas y representan el 36.6% de la longitud del cráneo (cuadro 5). En la parte dorsal de la región ótica hay dos pares de forámenes: el par anterior es el foramen endolinfático y el par posterior es el foramen perilinfático.

En vista ventral (Fig. 26b) se observan las cápsulas nasales; no hay espacio internarinal. En la parte posterolateral del neurocráneo se encuentra el cóndilo anterorbital, el cual se articula con el cartilago anterorbital, que a su vez se articula fuertemente con el protopterigio dando la apariencia de ser una estructura única. Después de las cápsulas nasales, en posición lateral hay un par de forámenes del canal orbitonasal.

En la parte media de la placa basal está el foramen de la arteria carótida interna, que es par. A los lados está el foramen de la arteria eferente espiracular. En la parte lateral de la región ótica se observa la faceta hiomandibular, que es la zona en donde se articula el cartilago hiomandibular. A diferencia de las otras especies se observa que la placa basal se abomba considerablemente hacia la región dorsal, lo que reduce la cavidad cerebral.

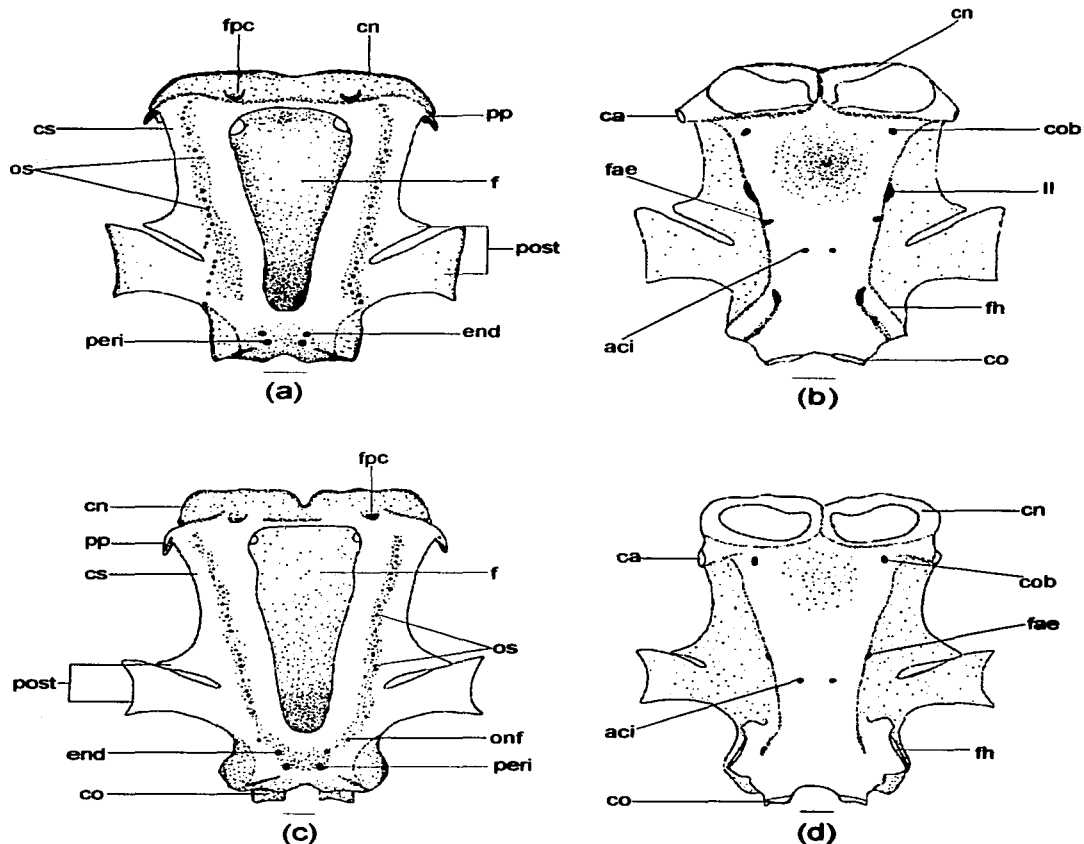


FIGURA 26. Neurocráneo de *M. longirostris*: a) vista dorsal, b) vista ventral. Neurocráneo de *M. californica*: c) vista dorsal, d) vista ventral. ca, cóndilo anterorbitario; co, cóndilo occipital; end, foramen endolinfático; fh, faceta hiomandibular; peri, foramen perilinfático. Abreviaciones en la figura 25. Escala = 10 mm.

El neurocráneo de *Myliobatis californica* (Fig. 26c) presenta cápsulas nasales expandidas ventrolateralmente. El foramen anterior del canal preorbital se localiza anteriormente arriba de las cápsulas nasales. En la parte anterior del neurocráneo hay un par de procesos preorbitales muy delgados. La región orbital es ancha y representa aproximadamente el 48.6% de la longitud del cráneo (cuadro 5). Con dos pares de procesos postorbitales: el primero se localiza en la región orbital y está muy

cerca del segundo proceso; este último es una lámina delgada de forma cuadrangular. Entre ambos procesos se observa un orificio, el cual se encuentra cubierto por una delgada capa de tejido conjuntivo. A lo largo de la cresta supraorbital hay 20 pares de forámenes oftálmicos superficiales, distribuidos de manera irregular. La fontanela ocupa gran parte del cráneo y constituye en promedio el 66.2% de la longitud del cráneo. En la parte anterior de la fontanela se observa una comisura. Las cápsulas óticas están abombadas y representan el 34.7% de la longitud del cráneo (cuadro 5). En la parte dorsal de la región ótica hay dos pares de forámenes: el par anterior corresponde a los forámenes endolinfáticos y el par posterior a los forámenes perilinfáticos.

En vista ventral (Fig. 26d) se encuentran las cápsulas nasales. No hay espacio internasal. En la parte posterolateral del neurocráneo se encuentra el cóndilo anterorbital, el cual a su vez se articula fuertemente con el protopterigio dando la apariencia de ser una estructura única.

En el neurocráneo de *Aetobatus narinari*, las cápsulas nasales se han desplazado hacia la región ventral, por lo cual casi no son visibles en vista dorsal. Como consecuencia de esta migración, el foramen anterior del canal preorbital se ha desplazado hacia la región anterior (Fig. 27a). En la parte anterior del neurocráneo se observa un par de procesos anteriores, los cuales están muy reducidos. La región orbital es ancha representando aproximadamente el 56% de la longitud del cráneo (cuadro 5). El primer proceso postorbital se encuentra en la región orbital y se ha fusionado con el segundo proceso postorbital, prueba de esta fusión es el orificio que se encuentra en la parte media de esta estructura. A lo largo de la cresta supraorbital se observan 23 pares de forámenes oftálmicos superficiales. La fontanela ocupa gran parte del cráneo y constituye en promedio el 68% de la longitud del cráneo. Al inicio de la región ótica se observan los forámenes para la rama ótica del nervio facial. Las cápsulas óticas representan el 22% de la longitud del cráneo (cuadro 5).

CUADRO 5. Medidas del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud del cráneo.

	<i>Myliobatis californica</i> n = 1	<i>Myliobatis longirostris</i> n = 2	<i>Aetobatus narinari</i> n = 7
Anchura mayor del cráneo	82.70	77.50	92.68
Anchura mayor de la fontanela	26.32	29.45	24.87
Longitud de la fontanela	66.24	73.28	67.54
Anchura interorbital	48.65	55.15	62.31
Anchura a través de las cápsulas óticas	34.75	36.67	43.79
Longitud de la prefontanela	18.05	15.80	6.36
Longitud de la postfontanela	21.43	15.72	22.93
Anchura mayor de apertura nasal	21.58	27.37	46.15
Anchura mínima de la placa basal	24.06	22.17	27.48
Anchura internasal	0.00	0.00	1.04
Altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales	35.41	35.54	46.15
Altura del cráneo a nivel de la región orbital	18.27	13.49	21.74

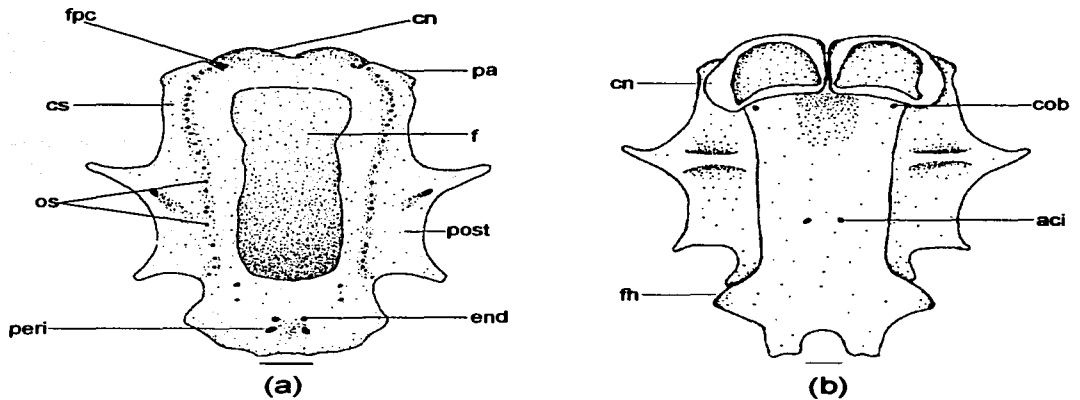


FIGURA 27. Neurocráneo de *Aetobatus narinari*: a) vista dorsal, b) vista ventral. pa, proceso anterior. Abreviaciones en las figuras 25 y 26. Escala = 10 mm.

En la parte dorsal de esa región hay dos pares de forámenes linfáticos, el primer par corresponde al foramen endolinfático y el segundo al foramen perilinfático. El cartilago hiomandibular se articula en la parte media lateral de las cápsulas óticas.

En vista ventral (Fig. 27b), en la parte anterior del neurocráneo, se observan las cápsulas nasales, estas al encontrarse debajo de la región orbital incrementan la altura del cráneo. Las aberturas nasales están muy próximas, dado que el espacio internasal casi ha desaparecido. Los cartilagos anterorbitales, que se articulan con las cápsulas nasales son muy largos y se articulan fuertemente con el protopterigio de la cintura escapular, por lo que se observa como si fuera una estructura única. En la parte superior de las cápsulas nasales, hacia los lados hay un par de forámenes posteriores del canal preorbital; otro par de forámenes se localiza en la parte media del neurocráneo y corresponde al foramen de la arteria carótida interna. La parte central de los procesos postorbitales se proyectan en su parte media formando una estructura en forma de barra.

En el neurocráneo de *Rhinoptera steindachneri*, en vista dorsal (Fig. 28a), no se observan las cápsulas nasales. En la parte anterolateral de la región orbital hay dos procesos anteriores. Los procesos postorbitales están fusionados, por lo que en esa región el neurocráneo es muy ancho. En la cresta supraorbital hay 32 pares de forámenes oftálmicos superficiales. En donde empieza la región ótica se encuentra el foramen de la rama ótica del nervio facial. La fontanela es larga y ocupa en promedio el 64% de la longitud del cráneo (cuadro 6). En la parte media de la región ótica están los forámenes endolinfáticos y perilinfáticos. Hacia los lados hay dos pares de forámenes más. Las cápsulas nasales del neurocráneo se articulan lateralmente con el cartilago anterorbital, el cual a su vez está articulado con el protopterigio de la cintura escapular, esta última articulación es de tipo escamoso.

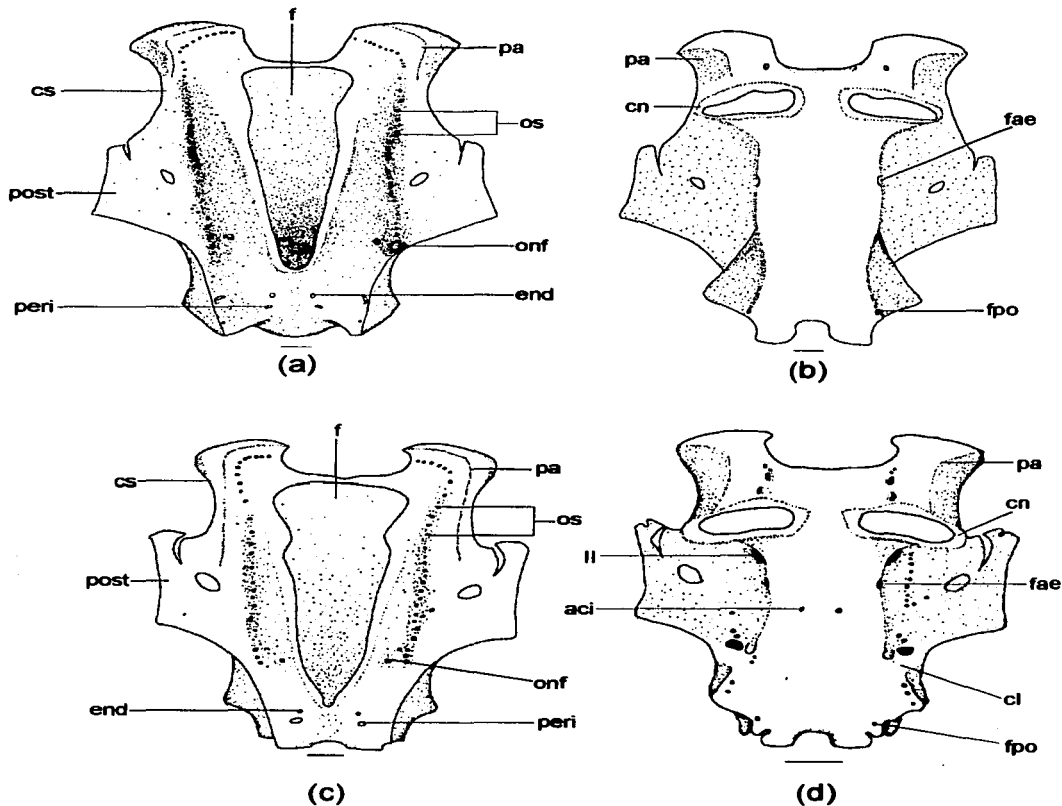


FIGURA 28. Neurocráneo de *Rhinoptera steindachneri*: a) vista dorsal, b) vista ventral. Neurocráneo *Rhinoptera bonasus*: c) vista dorsal, d) vista ventral. fpo, foramen postótico. Abreviaciones en las figuras 25-27. Escala = 10 mm.

En vista ventral (Fig. 28b), se observa que los procesos anteriores están bien desarrollados. Hay dos pares de forámenes localizados en la base de estos procesos, de los cuales el primero es el foramen del canal preorbital. El espacio internasal es amplio y constituye en promedio el 11.7% de la longitud del cráneo (cuadro 6). Entre las dos cápsulas nasales se observa un pequeño cartilago. En la parte mediolateral de la placa basal, está el foramen de la arteria eferente espiracular. En la parte final de la región ótica está el foramen postótico.



CUADRO 6. Medidas del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud del cráneo.

	<i>Rhinoptera bonasus</i> n = 4	<i>Rhinoptera steindachneri</i> n = 2
Anchura mayor del cráneo	84.00	93.70
Anchura mayor de la fontanela	27.99	25.83
Longitud de la fontanela	64.27	67.37
Anchura interorbital	55.91	60.58
Anchura a través de las cápsulas óticas	47.52	50.21
Longitud de la prefontanela	14.47	15.62
Longitud de la postfontanela	20.07	21.31
Anchura mayor de apertura nasal	21.09	24.45
Anchura mínima de la placa basal	29.79	29.92
Anchura internasal	7.35	11.76
Altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales	35.94	
Altura del cráneo a nivel de la región orbital	24.99	

El neurocráneo de *Rhinoptera bonasus* (Fig. 28c) no presenta ni cartilago, ni apéndice rostral. En la vista dorsal, no se observan las cápsulas nasales. En la parte anterolateral de la región orbital se observan dos procesos anteriores, los cuales están bien desarrollados, a estos cartilagos se articulan los lóbulos rostrales. Los procesos postorbitales están bien fusionados, por lo que en esa región el cráneo es muy ancho. En la parte superior de estos procesos se observa una gran comisura, así como un foramen de tamaño considerable. A lo largo de la cresta supraorbital hay 27 pares de forámenes oftálmicos superficiales. En donde empieza la región ótica se encuentra el foramen de la rama ótica del nervio facial. La fontanela es larga y ocupa en promedio el 64% de la longitud del cráneo (cuadro 6). En la parte media de la región ótica están los forámenes endolinfáticos y perilinfáticos. Las cápsulas nasales del neurocráneo se articulan en su porción lateral con el cartilago anterorbital, el cual a su vez está articulado con el protopterigio de la cintura escapular, esta última articulación es muy fuerte, y a simple vista da la impresión de que ambas estructuras están fusionadas.

En vista ventral (Fig. 28d), se observó que el espacio internasal es en promedio el 7% de la longitud del cráneo (cuadro 6). Hay un cartilago en medio de las cápsulas nasales, el cual podría ser un cartilago rostral vestigial. Este cartilago solo se observó en los organismos procesados con la técnica de transparentación. En la región anterior, hay tres pares de forámenes próximos a los procesos anteriores; en la placa basal en posición lateral está el foramen del nervio óptico y el foramen de la arteria eferente espiracular; en posición medial está el foramen de la arteria eferente espiracular. Finalmente en la región ótica hay de cuatro a cinco pares de forámenes, el último es el foramen postótico.

El neurocráneo de *Mobula munkiana*, al igual que el resto de los mobúlidos es más ancho que largo, presenta unos procesos anteriores muy desarrollados, a los cuales se articulan las aletas cefálicas (Fig. 29a). En la cresta supraorbital hay de 18 a 19

forámenes oftálmicos superficiales a cada lado de la fontanela. En donde terminan estos forámenes se observa un par más grande, el cual corresponde al foramen de la rama ótica del nervio facial. La fontanela no es muy larga constituyendo en promedio el 24% de la longitud del cráneo del cráneo (cuadro 7), sin embargo, es considerablemente ancha (60% de la longitud del cráneo). El margen posterior de la fontanela es convexo, ya que se observa que el neurocráneo se proyecta ligeramente hacia la fontanela. Los procesos postorbitales están fusionados y, en los márgenes exteriores presentan de 5 a 6 forámenes. Hay un par de forámenes grandes en la región media de los procesos postorbitales, lo que indica que se dio una fusión entre los dos procesos postorbitales. En la región ótica hay dos pares de forámenes: los endolinfáticos, en posición anterior, y los perilinfáticos, en posición posterior. En la región media posterior de la región ótica, el neurocráneo se eleva formando una pequeña cresta.

En vista ventral (Fig. 29b), hay dos pares de forámenes arriba de cada cápsula nasal. Estas cápsulas, prácticamente no sobresalen del neurocráneo. En la parte media de la placa basal en posición lateral está el foramen del nervio óptico. A la altura de los procesos postorbitales, se observa un par de procesos delgados que se proyectan anterolateralmente desde la pared lateral del neurocráneo. Estos procesos sobresalen de los márgenes externos de los procesos postorbitales. La anchura internasal es amplia y corresponde al 34% de la longitud del cráneo (cuadro 7). En la región ótica del cráneo hay dos cartilagos (uno de cada lado) que se proyectan lateralmente, relativamente gruesos, pero cortos, en cuya parte distal está la faceta hiomandibular, en donde se articula el cartilago hiomandibular.

El neurocráneo de *Mobula thurstoni* es más ancho que largo, presenta unos procesos anteriores muy desarrollados, a los cuales se articulan a las aletas cefálicas (Fig. 30a). En la cresta supraorbital hay de 15 a 19 forámenes oftálmicos superficiales; además hay seis forámenes en la parte posterolateral de la región ótica dos del lado derecho y cuatro del izquierdo. En donde terminan estos forámenes se observa un par más grande, el cual corresponde al foramen de la rama ótica del nervio facial. La fontanela no es muy larga constituyendo en promedio el 36.16% de la longitud del cráneo (cuadro 7), sin embargo, es ancha (40.09% de la longitud del cráneo). El cartilago que se proyecta en la fontanela es considerablemente grande y ocupa casi el 45% de la fontanela; no presenta una cresta en la parte media de la región ótica. Los procesos postorbitales están fusionados. Hay un par de forámenes grandes en la región media de los procesos postorbitales, lo que indica que se dio una fusión entre los dos procesos postorbitales. En la región ótica hay dos pares de forámenes: los endolinfáticos y los perilinfáticos.

En vista ventral (Fig. 30b), hay tres pares de forámenes arriba de cada cápsula nasal. Estas cápsulas, prácticamente no sobresalen del neurocráneo. En la parte media de la placa basal en posición lateral está el foramen del nervio óptico.

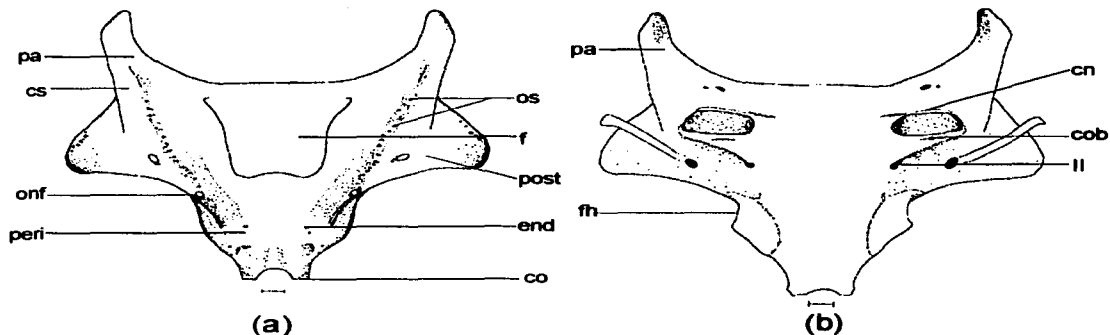


FIGURA 29. Neurocráneo de *Mobula munkiana*: a) vista dorsal, b) vista ventral. Abreviaciones en las figuras 25-27. Escala = 10 mm.

A la altura de la parte anterior de los procesos postorbitales, se observa un par de procesos delgados que se proyectan anterolateralmente desde la pared lateral del neurocráneo. Estos procesos sobresalen de los márgenes externos de los procesos postorbitales. La anchura internasal es amplia y corresponde al 42% de la longitud del cráneo (cuadro 7). En la región ótica el cráneo se proyecta hacia los lados formando dos estructuras (una de cada lado) relativamente gruesas, pero cortas, en cuya parte distal está la faceta hiomandibular, en donde se articula el cartilago hiomandibular.

CUADRO 7. Medidas del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud del cráneo.

	<i>Mobula munkiana</i> n = 3	<i>Mobula thurstoni</i> n = 3	<i>Mobula japonica</i> n = 3
Anchura mayor del cráneo	109.83	108.16	124.16
Anchura mayor de la fontanela	60.60	40.09	41.91
Longitud de la fontanela	24.04	36.16	43.00
Anchura interorbital	83.06	91.13	103.64
Anchura a través de las cápsulas óticas	35.75	25.55	33.64
Longitud de la prefontanela	31.69	25.02	28.90
Longitud de la postfontanela	38.90	38.60	24.46
Anchura mayor de apertura nasal	19.12	19.86	23.03
Anchura mínima de la placa basal	36.06	36.70	36.42
Anchura internasal	34.15	38.13	35.52
Altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales		12.00	
Altura del cráneo a nivel de la región orbital		12.00	

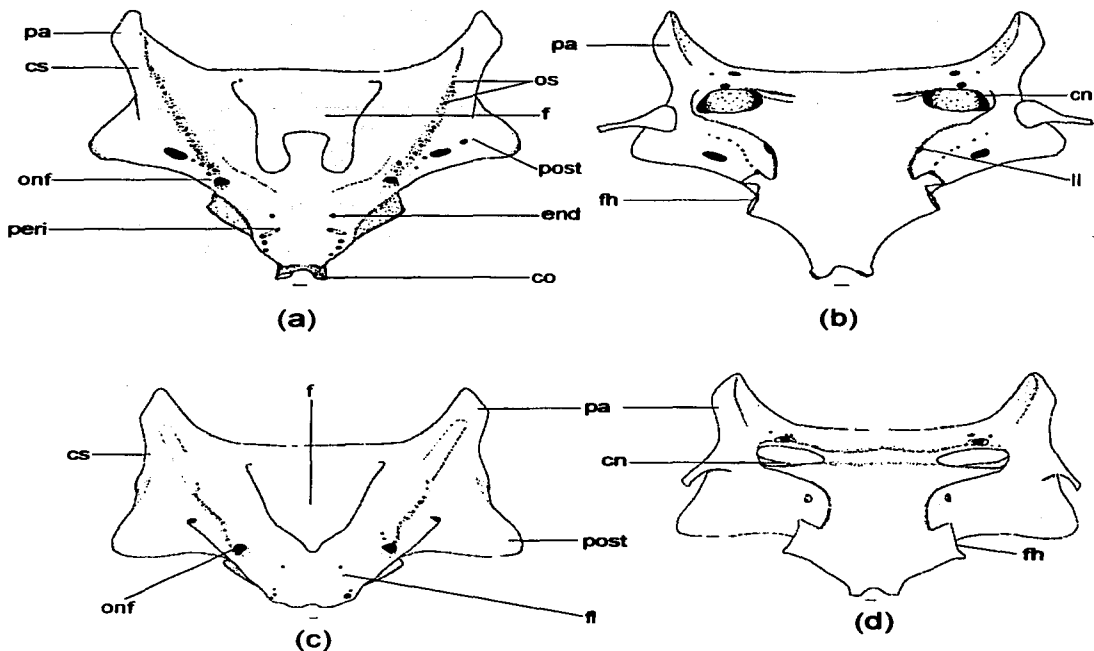


FIGURA 30. Neurocráneo: *Mobula thurstoni*: a) vista dorsal, b) vista ventral. Escala = 10 mm. *Mobula japonica*: c) vista dorsal, d) vista ventral. Escala = 100 mm. Abreviaciones en las figuras 25-27.

El neurocráneo de *Mobula japonica* es más robusto que el de *M. munkiana* y *M. thurstoni*. La distribución de los forámenes oftálmicos superficiales es muy irregular, observándose de 16 a 18 forámenes de cada lado. La fontanela ocupa el 43% de la longitud del neurocráneo; el margen posterior de la fontanela es cóncavo (Fig. 30c). La anchura interorbital y la anchura mayor del neurocráneo constituyen en promedio el 42% y 124.16% de la longitud del cráneo, respectivamente (cuadro 7). A la altura de donde termina la fontanela se observa un par de forámenes grandes que corresponden al foramen de la rama óptica del nervio facial. En posición lateral, en la parte final de la región ótica hay de 2 a 3 forámenes de cada lado.

En vista ventral (Fig. 30d), se observan en la parte anterior las cápsulas nasales, las cuales están prácticamente integradas al resto del cráneo. En la parte anterior a estas estructuras se observan cuatro forámenes de cada lado. Posteriormente se

observa que hay dos proyecciones en la región ótica, cuyo extremo constituye la faceta hiomandibular. En esta zona se articula el cartilago hiomandibular. A la altura de la parte anterior de los procesos postorbitales hay un par de procesos delgados que se proyectan posterolateralmente. Estos procesos sobresalen de los márgenes externos de los procesos postorbitales.

El neurocráneo de *Mobula tarapacana* es casi tan ancho (95.2% de la longitud del cráneo) como largo. En la parte anterior presenta unos procesos anteriores muy desarrollados, a los cuales se articulan los lóbulos cefálicos (Fig. 31a). En la cresta supraorbital hay un número variable de forámenes oftálmicos superficiales a cada lado de la fontanela. La fontanela es relativamente larga constituyendo en promedio el 40% de la longitud del cráneo (cuadro 8), y es relativamente angosta (27.8% de la longitud del cráneo). En los márgenes laterales de la fontanela se observa una comisura. El margen posterior de la fontanela es cóncavo. Los procesos postorbitales están fusionados y hay un foramen en la región media de los procesos, lo que indica que se dio una fusión entre los dos procesos postorbitales. En la región ótica, en posición lateral, hay un par de forámenes linfáticos. En la parte lateral de la región ótica se observan de 2 a 4 forámenes.

En vista ventral (Fig. 31b) se observan las cápsulas nasales, las cuales no sobresalen del neurocráneo. En la parte media de la placa basal, en posición lateral, está el foramen del nervio óptico. Se observó un par de procesos delgados que se proyectan anterolateralmente desde la pared lateral del neurocráneo. Estos procesos sobresalen de los márgenes externos de los procesos postorbitales. La anchura internasal es amplia y corresponde al 27.6% de la longitud del cráneo (cuadro 8). En la región ótica hay dos proyecciones relativamente gruesas, pero cortas, en cuyo extremo está la faceta hiomandibular, a la cual se articula el cartilago hiomandibular.

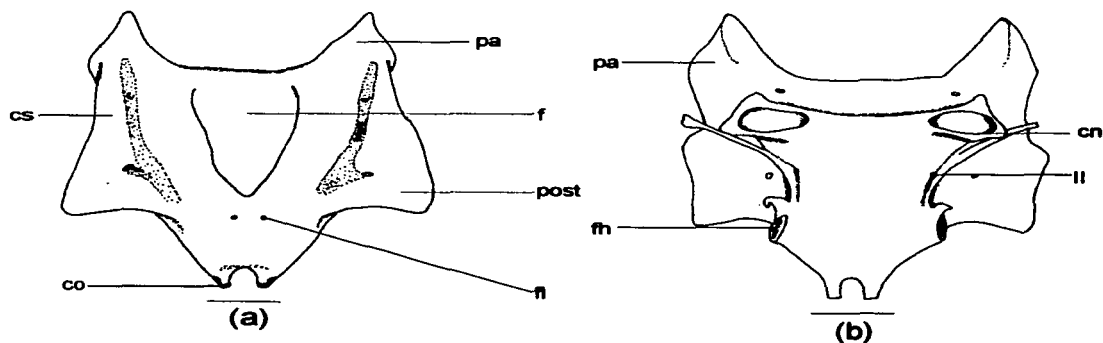


FIGURA 31. Neurocráneo de *Mobula tarapacana*: a) vista dorsal, b) vista ventral. Abreviaciones en las figuras 25-27. Escala = 100 mm.

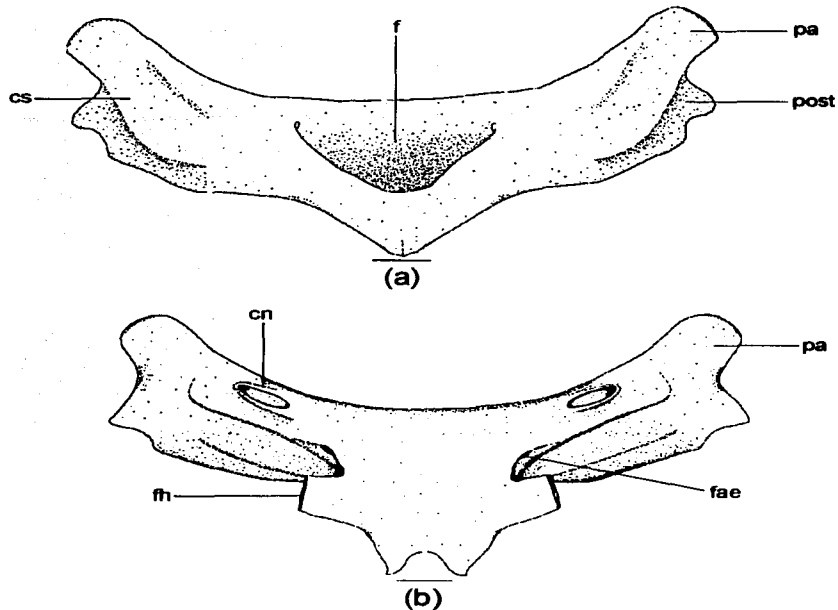


FIGURA 32. Neurocráneo de *Manta birostris*: a) vista dorsal, b) vista ventral. Abreviaciones en las figuras 25-27. Escala = 100 mm.

El neurocráneo de *Manta birostris* es considerablemente ancho (162.65% de la longitud del cráneo; cuadro 8). Los procesos anteriores están muy desarrollados y se han fusionado con los procesos postorbitales (Fig. 32a). La parte anterolateral de estos procesos se articula con las aletas cefálicas. La fontanela es considerablemente más ancha que larga. En la parte media de la región occipital se observa una pequeña cresta. En cuanto al patrón de forámenes no se observaron, dado que no fue posible retirar la capa de tejido conjuntivo que cubre al neurocráneo.

En vista ventral (Fig. 32b), se observa que la anchura internasal es muy amplia y constituye en promedio el 76.63% de la longitud del cráneo (cuadro 8). Las cápsulas nasales casi no sobresalen del neurocráneo, por lo cual solo se observan los orificios nasales. Hay un par de forámenes localizados a los lados de la placa basal, el foramen de la arteria eferente espiracular. Después se encuentran dos procesos de tamaño considerable, cuyo extremo constituye la faceta hiomandibular en la cual se articula el cartilago hiomandibular.

CUADRO 8. Medidas del neurocráneo expresadas en porcentaje de la longitud del cráneo.

	<i>Módula tarapacana</i> n = 1	<i>Módula birostris</i> n = 1
Anchura mayor del cráneo	95.2	162.5
Anchura mayor de la fontanela	27.8	48.51
Longitud de la fontanela	40.0	27.08
Anchura interorbital	81.4	144.79
Anchura a través de las cápsulas óticas	30.0	43.86
Longitud de la prefontanela	28.8	4.76
Longitud de la postfontanela	31.8	21.57
Anchura mayor de apertura nasal	16.2	15.62
Anchura mínima de la placa basal	37.2	41.66
Anchura internasal	27.6	76.63

### Neurocráneo: lateral y occipital

En el neurocráneo de *Gymnura marmorata* (Fig. 33a), en vista lateral se observa que las cápsulas nasales se han desplazado hacia la región ventral, pero debido a que los procesos postorbitales 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 tres pares de forámenes, de los cuales el que se ubica en posición dorsal corresponde al foramen del nervio troclear; los otros dos se encuentran en la parte media y son el foramen del 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 anterior de las cápsulas óticas en posición ventral está la faceta hiomandibular; en la parte posterior está el foramen del nervio glosofaríngeo.

En vista occipital en el neurocráneo de *Gymnura marmorata*, se observa el foramen magnum (Fig. 33a); a ambos lados de éste se encuentran tres pares de forámenes: el que se ubica dorsalmente en posición medial es el foramen de la vena cerebral posterior; a un lado de éste, de tamaño considerable, está el foramen de la rama lateral del nervio vago; en posición ventral a éste se encuentra el foramen del nervio vago. La disposición de estos forámenes fue similar en todos los miliobátidos.

En vista lateral, el neurocráneo de *Gymnura micrura* (Fig. 33b) fue similar al de *G. marmorata*. En vista occipital a los lados del foramen magnum solo se observan dos pares de forámenes: el foramen de la rama lateral del nervio vago, localizado en posición dorsolateral con respecto al foramen magnum, y el foramen del nervio vago, localizado en posición lateral.

En el neurocráneo de *Myliobatis longirostris*, en vista lateral (Fig. 34a), se observa que las cápsulas nasales están completamente desplazadas hacia la región ventral, incrementando considerablemente la altura del cráneo en esa zona. Terminando las cápsulas nasales disminuye considerablemente la altura del cráneo, ya que la placa basal se curva hacia la parte dorsal.

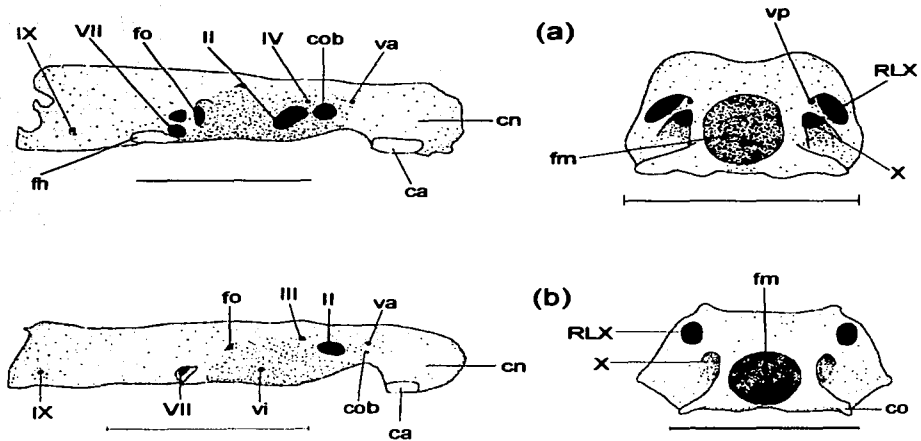


FIGURA 33. Vista lateral (izquierda) y occipital (derecha) del neurocráneo. a) *Gymnura marmorata*, b) *Gymnura micrura*. ca, cóndilo anterorbital; cn, cápsulas nasales; co, cóndilo occipital; cob, foramen del canal orbitonasal; fae, foramen de la arteria eferente espiracular; fh, faceta hiomandibular; fm, foramen magnum; fo, fisura orbital; fpc, foramen posterior del canal preorbital; peri, foramen perilinfático; post, proceso postorbital; to, tallo óptico; va, foramen de la vena cerebral anterior; vi, foramen de la vena interorbital; vp, foramen de la vena cerebral posterior; II, foramen del nervio óptico; IV, foramen del nervio troclear; VII, foramen de la 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.

En las cápsulas nasales está el cóndilo anterorbital, el cual se articula con el cartilago anterorbital. En seguida hay tres forámenes, el superior corresponde al foramen posterior del canal preorbital. En la región orbital está el foramen del nervio óptico y hacia atrás en posición dorsal está el foramen del nervio troclear, abajo del cual está el tallo óptico. Hacia atrás en posición ventral se localiza el foramen de la arteria eferente espiracular. En la parte posterior de la región orbital está la fisura orbital en posición dorsal y en posición ventral el foramen de la rama hiomandibular del nervio facial. En la región ótica está la faceta hiomandibular, detrás de la cual hay un pequeño orificio, es el foramen del nervio glosofaríngeo. En vista occipital se observa el foramen magnum. En posición lateral a éste, hay tres forámenes: el foramen de la rama lateral del nervio vago, el foramen del nervio vago y el foramen del nervio glosofaríngeo.



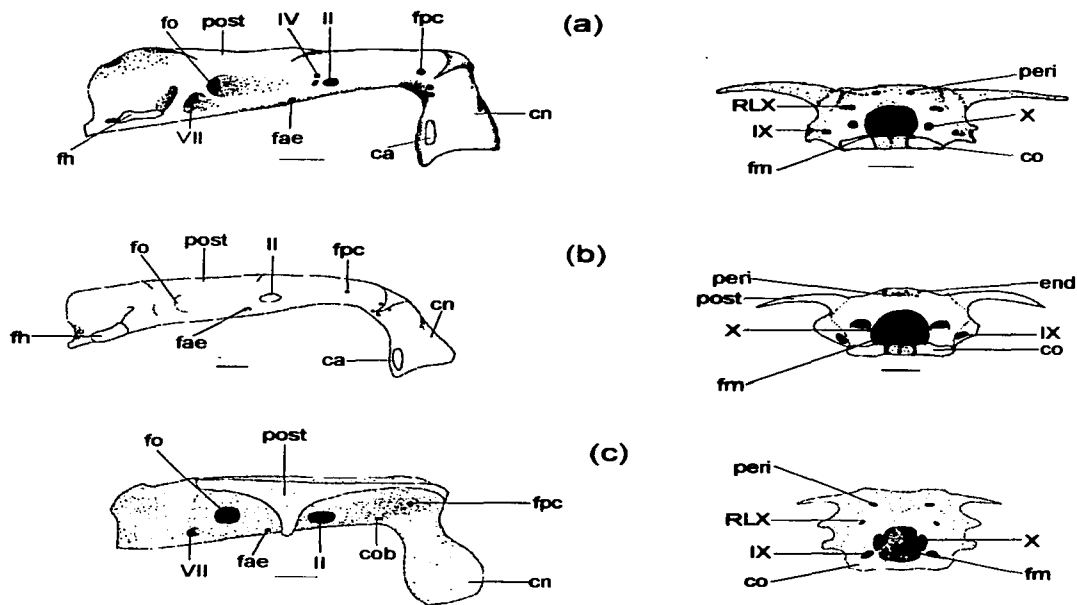


FIGURA 34. Vista lateral (izquierda) y occipital (derecha) del neurocráneo. a) *Myliobatis longirostris*, b) *Myliobatis californica*, c) *Aetobatus naninari*. Abreviaciones de la figura 33. Escala = 10 mm.

En el neurocráneo de *Myliobatis californica*, en vista lateral (Fig. 34b), se observa que las cápsulas nasales están completamente desplazadas hacia la región ventral, incrementando considerablemente la altura del cráneo en esa zona. Terminando las cápsulas nasales disminuye considerablemente la altura del cráneo, ya que la placa dorsal se curva hacia la parte dorsal. En las cápsulas nasales está el cóndilo anterorbital, el cual se articula con el cartilago anterorbital.

En seguida hay tres forámenes, el superior corresponde al foramen posterior del canal preorbital. En la región orbital está el foramen del nervio óptico y hacia atrás en posición dorsal está el foramen del nervio troclear, abajo del cual está el tallo óptico. Hacia atrás en posición ventral está el foramen de la arteria eferente espiracular. En

la parte posterior de la región orbital está la fisura orbital en posición dorsal y en posición ventral el foramen de la rama hiomandibular del nervio facial.

En la región ótica está la faceta hiomandibular, detrás de la cual hay un pequeño orificio, es el foramen del nervio glossofaríngeo. En vista occipital se observa el foramen magnum. En posición lateral a éste, hay tres forámenes: el foramen de la rama lateral del nervio vago, el foramen del nervio vago y el foramen del nervio glossofaríngeo.

En *Aetobatus narinari*, en el neurocráneo en vista lateral (Fig. 34c), se observa que las cápsulas nasales están completamente desplazadas hacia la región ventral, incrementando considerablemente la altura del cráneo en esa zona. En la parte anterodorsal, arriba de las cápsulas nasales, está el foramen posterior del canal preorbital. En la región orbital hay tres forámenes, el primero, ubicado en posición ventral es el foramen del canal orbitonasal; en la región media, de tamaño considerable está el foramen del nervio óptico y en posición ventral el foramen de la arteria eferente espiracular. En la parte posterior de la región orbital en posición medial está la fisura orbital y en posición más posterior está el foramen de la rama hiomandibular del nervio facial. La vista occipital es similar a la de *M. longirostris*.

En *Rhinoptera bonasus*, en el neurocráneo en vista lateral (Fig. 35a), se observa que las cápsulas nasales están completamente desplazadas hacia la región ventral, aumentando considerablemente la altura del neurocráneo en esa zona. La parte anterior del neurocráneo corresponde a los procesos anteriores, observándose dos forámenes en la región posteroventral de esa zona.

Arriba de las cápsulas nasales en la parte posterior se observa de arriba hacia abajo, el foramen posterior del canal preorbital, el foramen de la vena cerebral anterior y el foramen del canal orbitonasal. En la región orbital están los forámenes antes descritos para *A. narinari*. Adicionalmente, se observan algunos de los forámenes oftálmicos superficiales. En la parte posterior de la región ótica está en posición dorsal, el foramen de la rama lateral del nervio vago y el foramen del nervio vago en posición posteroventral.

En el neurocráneo de *R. steindachneri* (Fig. 35b) en vista lateral se observa que las cápsulas nasales están completamente desplazadas hacia la región ventral, aumentando considerablemente la altura del neurocráneo en esa zona. La parte anterior del neurocráneo corresponde a los procesos anteriores, observándose un foramen en la región posteroventral de esa zona. Arriba de las cápsulas nasales en la parte posterior se observa de arriba hacia abajo, el foramen posterior del canal preorbital, el foramen de la vena cerebral anterior y el foramen del canal orbitonasal. En la región orbital está el foramen del nervio óptico, que es el más grande; en seguida se observa el tallo óptico y el foramen del nervio troclear; en la región ventral está el foramen de la arteria eferente espiracular. Adicionalmente, se observan algunos de los forámenes oftálmicos superficiales.

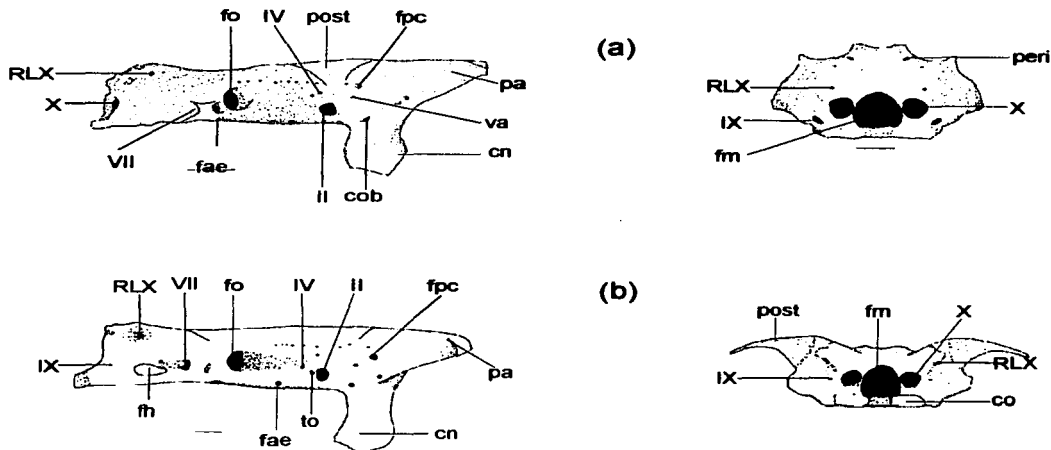


FIGURA 35. Vista lateral (izquierda) y occipital (derecha) del neurocráneo. a) *Rhinoptera bonasus*, b) *Rhinoptera steindachneri*. os, forámenes oftálmico superficiales; pa, proceso anterior. Abreviaciones en la figura 33. Escala = 10mm.

En la parte anterior de la región ótica está la faceta hiomandibular. En la parte posterior de la región ótica está en posición dorsal, el foramen de la rama lateral del nervio vago y el foramen del nervio glosofaríngeo en posición posteroventral.

En el neurocráneo de *Mobula japonica* (Fig. 36a), se observan en vista lateral, en la parte anterior, los procesos anteriores. Posteriormente están las cápsulas nasales en donde se localiza el cóndilo anterorbital, en el que se articula el cartílago anterorbital. En posición dorsal está el foramen del canal preorbital. Posteriormente, en la región orbital se observan los siguientes forámenes: en posición media está el foramen del canal orbitonasal, el foramen del nervio óptico y el foramen del nervio troclear. Posteriormente, en posición ventral, está el foramen de la arteria eferente espiracular; atrás de la comisura lateral, está la fisura orbital. En posición ventral está la faceta hiomandibular, en la cual se articula el cartílago hiomandibular. En la región ótica se encuentra el foramen del nervio glosofaríngeo y el foramen del nervio vago.

En *Mobula thurstoni* (Fig. 36b), en vista lateral, se observan en la parte anterior los procesos anteriores. Posteriormente, se encuentran las cápsulas nasales, en las cuales se localiza el cóndilo anterorbital. En la parte superior está el foramen del canal preorbital. Hacia la región orbital está el foramen del canal orbitonasal, el foramen del nervio óptico y el foramen del nervio troclear.

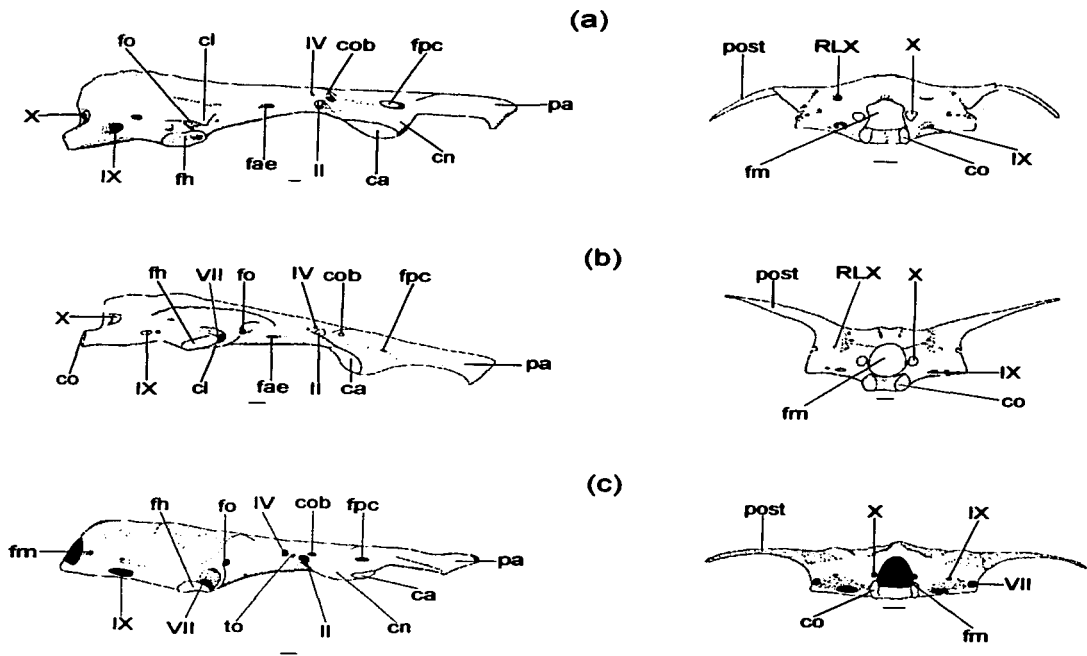


FIGURA 36. Vista lateral (izquierda) y occipital (derecha) del neurocráneo. a) *Mobula japonica*, b) *Mobula thurstoni*, c) *Mobula munkiana*. Abreviaciones en las figuras 33 y 35. Escala = 100mm.

En la región ventral está el foramen de la arteria eferente espiracular; en seguida se encuentra la fisura orbital y el foramen de la rama hiomandibular del nervio facial. Posteriormente, en posición ventral se encuentra la faceta hiomandibular, en el cual se articula el cartilago hiomandibular. En la región ótica está el foramen del nervio glossofaríngeo y el foramen del nervio vago.

En el neurocráneo de *Mobula munkiana* (Fig. 36c), en vista lateral se observan los procesos anteriores; en seguida están las cápsulas nasales en cuya parte inferior está el cóndilo anterorbital; en la parte superior está el foramen posterior del canal preorbital. En donde terminan las cápsulas nasales se observan dos forámenes, el superior es el foramen del canal orbitonasal y el localizado en posición media es el foramen del nervio óptico. Atrás de este foramen está el tallo óptico y junto a éste,

está el foramen del nervio troclear. En la parte final de la región orbital está la fisura orbital y el foramen de la rama hiomandibular del nervio facial.

### Cartilago preespiracular

Este cartilago, como su nombre lo indica se encuentra adelante del espiráculo; no está articulado a ningún otro cartilago. Esta estructura, junto con el músculo elevador espiracular, se encarga de abrir y cerrar el espiráculo. Este cartilago es rectangular, en todos los organismos, con excepción de *Myliobatis longirostris*, el cual tiene forma cuadrada. En la mayor parte de los organismos se observa un proceso que se prolonga anteriormente (Fig. 37).

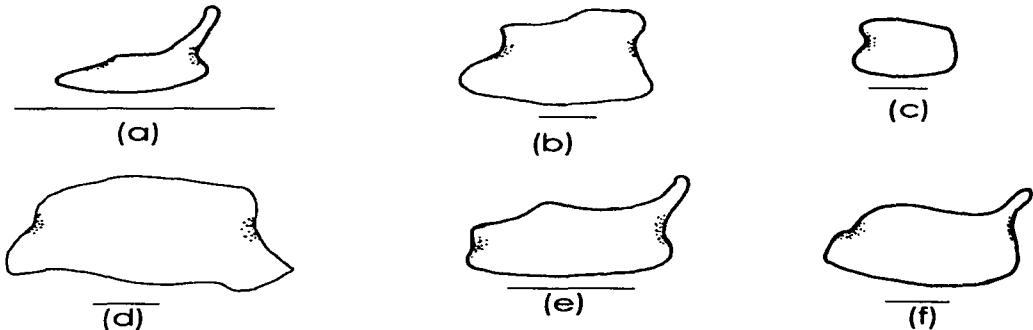


FIGURA 37. Cartilago preespiracular. a) *Gymnura marmorata*, b) *Myliobatis californica*, c) *Myliobatis longirostris*, d) *Aetobatus narinari*, e) *Rhinoptera bonasus*, f) *Rhinoptera steindachneri*, g) *Mobula japonica*, h) *Mobula tarapacana*. Escala = 10 mm.

### Mandíbulas

El primer arco branquial es el arco mandibular y está formado por un cartilago superior llamado palatocadrado y uno inferior, el cartilago de Meckel. En *Gymnura marmorata* (Fig. 38a) y *Gymnura micrura* (Fig. 38b) ambos cartilagos son extremadamente delgados, sobre todo el palatocadrado, sin embargo son muy anchos y su anchura corresponde al 124% (*G. marmorata*) y 126% (*G. micrura*) de la longitud del cráneo.

Las mandíbulas de *Myliobatis longirostris* (Fig. 38c) y *Myliobatis californica* son robustas y se observa que están fusionadas a nivel de la sínfisis mandibular. En la parte inferior del cartilago de Meckel, se observan dos proyecciones, son los llamados procesos alares. Estos ocupan aproximadamente el 64.6% del cartilago de Meckel. Se observa un ligamento que une al cartilago hiomandibular con el cartilago

de Meckel. Además presentan un cartilago delgado que se articula con el hiomandibular, esta estructura se dirige dorsalmente hacia los procesos postorbitales del neurocráneo.

En *Aetobatus narinari* (Fig. 38d) las mandíbulas son robustas y se observa que están fusionadas a nivel de la sínfisis mandibular; la inferior, que es de mayor tamaño, se proyecta hacia adelante, formando los procesos alares, los cuales no están fusionados. Estos procesos abarcan el 38.8% del cartilago de Meckel.

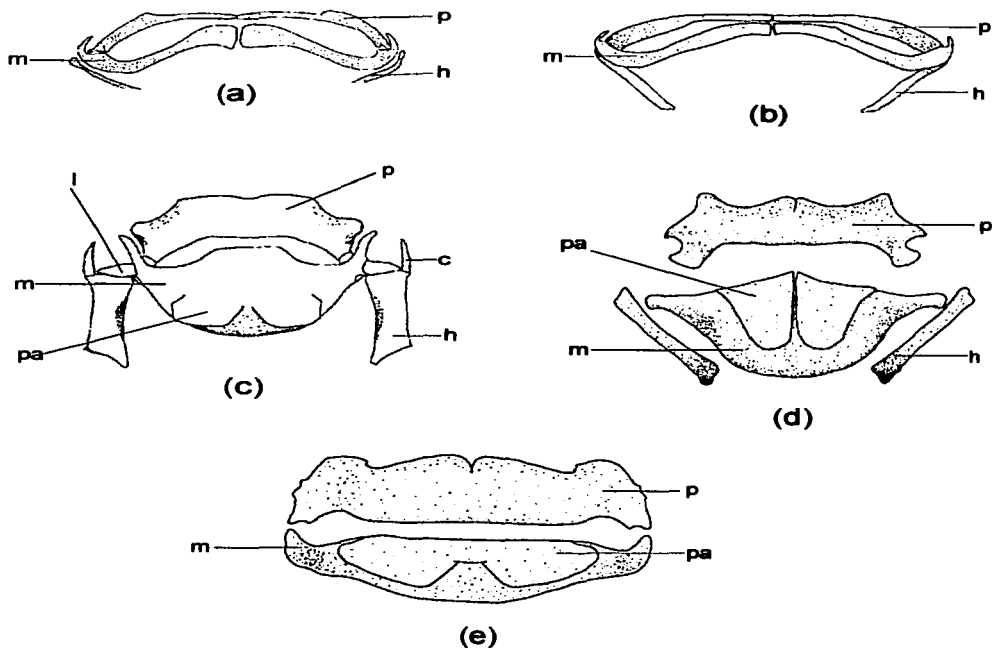


FIGURA 38. Vista ventral de las mandíbulas de: a) *Gymnura marmorata*, b) *Gymnura micrura*, c) *Myliobatis longirostris*, d) *Aetobatus narinari*, e) *Rhinoptera bonasus*. c, cartilago; h, hiomandibular; l, ligamento; m, cartilago de Meckel; p, palatocaudado; pa, procesos alares. Escala = 10 mm.

En *Rhinoptera bonasus* (Fig. 38e) las mandíbulas son muy robustas, las cuales están fusionadas a nivel de la sínfisis mandibular; la inferior, que es de mayor tamaño, se proyecta hacia adelante, formando los procesos alares, los cuales forman una estructura alargada que se bifurca en dos lóbulos; estos procesos se fusionan en la región media y ocupan en promedio el 75.5% de la mandíbula. La mandíbula de *R. steindachneri* es similar a la de *R. bonasus*.

En *Mobula thurstoni* (Fig. 39a), el palatoc cuadrado es sumamente delgado, en tanto que el cartilago de Meckel es una estructura gruesa. Ambos cartilagos están fusionados a nivel de la sínfisis mandibular, observándose como una estructura única. En la parte media inferior del cartilago de Meckel se observan unos procesos alares muy grandes que ocupan prácticamente todo el cartilago de Meckel

Las mandíbulas de *Mobula munkiana*, *Mobula japonica* (Fig. 39b), *Mobula tarapacana* (Fig. 39c) y *Manta birostris* (Fig. 39d) mostraron un patrón similar a *Mobula thurstoni*.

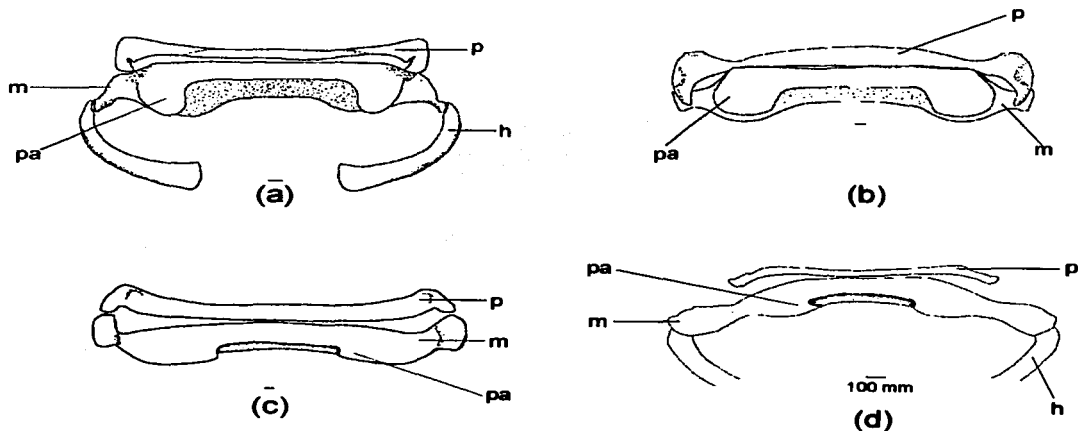


FIGURA 39. Vista ventral de las mandíbulas de: a) *Mobula thurstoni*, b) *Mobula japonica*, c) *Mobula tarapacana*, d) *Manta birostris*. Abreviaciones en la figura 38. Escala = 10 mm.

## Esqueleto hiobranquial

En *Gymnura marmorata* (Fig. 40a) y *Gymnura micrura* (Fig. 40b) el esqueleto hiobranquial está constituido por un cartílago basiial, el cual es una barra cartilaginosa orientada horizontalmente, a la cual se le articula el primer hipobranquial, que es par; este último cartílago se articula con el pseudohial y el primer ceratobranquial. Adicionalmente, estos dos últimos cartílagos se fusionan en su parte proximal, al igual que los ceratobranquiales segundo, tercero y cuarto. Se observa además, un sitio de anquilosamiento entre los ceratobranquiales cuarto y quinto. El basibranquial presenta un orificio en la parte anterior; debajo de este orificio está el puente. El basibranquial se prolonga posteriormente en un proceso agudo, los cinco ceratobranquiales se articulan en ese cartílago. El quinto ceratobranquial se articula además, en su parte posterior con la cara anteroventral del cartílago escapulacoracoides. Este último arco no presenta láminas branquiales.

El esqueleto hiobranquial de *Aetobatus narinari* (Fig. 40c), no presenta ni basiial ni primer hipobranquial. Con seis arcos branquiales, el primero corresponde al pseudohial, el cual se fusiona en la parte proximal con el primer ceratobranquial; los cinco ceratobranquiales se articulan en su parte proximal con el basibranquial, y el último se articula en su parte distal con el cartílago escapulacoracoides. Hay un sitio de anquilosamiento en la parte proximal del cuarto y quinto ceratobranquiales. El basibranquial es una lámina corta, cuya parte posterior se divide en tres procesos, de los cuales el central es el más largo.

El esqueleto hiobranquial de *Myliobatis longirostris* (Fig. 40d), no presenta basiial. El primer hipobranquial, en sus extremos posterolaterales no está articulado con otro cartílago. Con seis arcos branquiales, el primero corresponde al pseudohial, el cual se fusiona en la parte proximal con el primer ceratobranquial; los cinco ceratobranquiales se articulan en su parte proximal con el basibranquial, y el último se articula en su parte distal con el cartílago escapulacoracoides. Hay un sitio de anquilosamiento en la parte proximal del cuarto y quinto ceratobranquiales. El basibranquial es una lámina relativamente corta, pero su parte posterior se prolonga en un proceso muy largo.

En el esqueleto hiobranquial de *Rhinoptera steindachneri* y *Rhinoptera bonasus* (Fig. 40e) no se observa ni basiial ni primer hipobranquial. El pseudohial se fusiona en la parte proximal con el primer ceratobranquial; los primeros cuatro ceratobranquiales se articulan con el basibranquial, y el quinto, se articula con el cartílago escapulacoracoides en su parte anterolateral. Este último es muy robusto, y se articula a todo lo largo con el basibranquial. Los ceratobranquiales cuarto y quinto tienen un sitio de anquilosamiento en la parte proximal. El basibranquial es una lámina continua que termina en un proceso agudo.

En el esqueleto hiobranquial de *Mobula japonica* (Fig. 40f), *Mobula munkiana*, *Mobula thurstoni* y *Mobula tarapacana* no se observa ni el basiial, ni el primer hipobranquial. El cartílago basibranquial es extremadamente delgado.



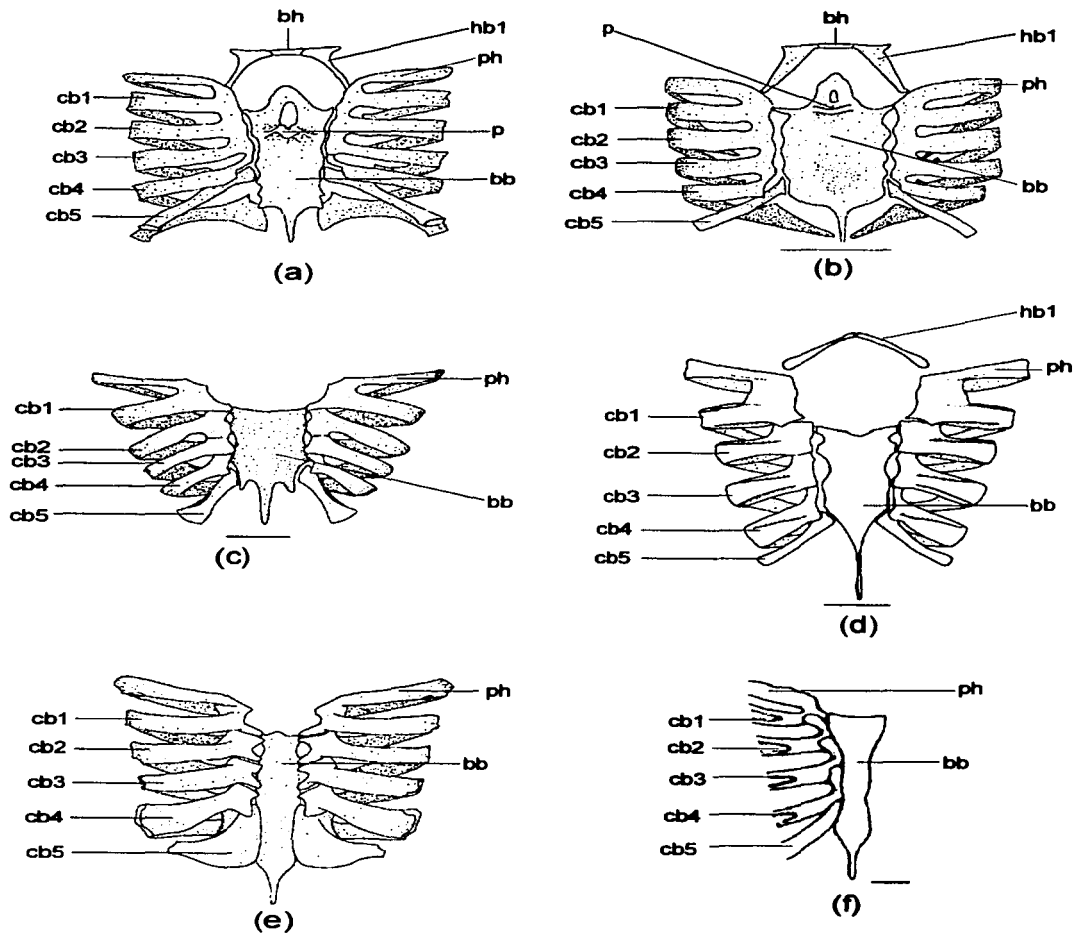


FIGURA 40. Vista ventral del esqueleto hiobranquial: a) *Gymnura marmorata*, b) *Gymnura micrura*, c) *Aetobatus narinari*, d) *Mobula japonica* (tomado de Nishida, 1990), e) *Rhinoptera bonasus*. bb, basibranquial; bh, basihial; cb1-cb5, ceratobranquiales 1-5; hb1, primer hipobranquial; p, puente; ph, pseudohial. Escala = 10mm.

## **Sinarcualia**

La sinarcualia es un cartilago largo en forma de tubo. En la sinarcualia de *G. marmorata* (Fig. 41a), en vista lateral, se observan numerosos forámenes de los nervios espinales, los cuales se encuentran a lo largo de los canales del nervio espinal. Hay un proceso lateral que se proyecta dorsalmente desde el lado ventrolateral de la sinarcualia; este proceso es relativamente delgado. En la región posterior se observa la superficie articular, relativamente pequeña, que es el área en donde se articula el proceso escapular del cartilago escapulacoracoides. En la parte ventral de esta región hay un cóndilo, el cual se articula con el cartilago escapulacoracoides.

En vista dorsal (Fig. 41b), se observa la presencia de una cresta en posición medial, la cual se prolonga posteriormente, pero sin alcanzar a fusionarse con el cartilago supraescapular. Este último cartilago está orientado horizontalmente. En la parte anterior de la sinarcualia se observa un par de procesos anteriores, los cuales son más evidentes en vista ventral (Fig. 41c). Estos procesos son robustos y se proyectan lateralmente.

En vista ventral (Fig. 41c) se observa un par de forámenes pequeños en la parte anterior de la sinarcualia, y dos series de forámenes atrás de los procesos laterales anteriores, posteriormente se observan claramente tres vértebras intersinarcuales.

La sinarcualia de *G. marmorata* es un cartilago largo en forma de tubo. En vista lateral (Fig. 41d), se observan numerosos forámenes de los nervios espinales, los cuales se encuentran a lo largo de los canales del nervio espinal. Hay un proceso lateral que se proyecta dorsalmente desde el lado ventrolateral de la sinarcualia; este proceso es relativamente delgado. En la región posterior se observa la superficie articular, relativamente pequeña, que es el área en donde se articula el proceso escapular del cartilago escapulacoracoides. En la parte ventral de esta región hay un cóndilo, el cual se articula con el cartilago escapulacoracoides.

En vista dorsal (Fig. 41e), se observa la presencia de una cresta en posición medial, la cual se prolonga posteriormente, fusionándose con el cartilago supraescapular. Este último cartilago está orientado horizontalmente. En la parte anterior de la sinarcualia hay un par de procesos anteriores, los cuales son más evidentes en vista ventral (Fig. 41f). Estos procesos se proyectan lateralmente.

En vista ventral (Fig. 41f) se observa un par de forámenes pequeños en la parte anterior de la sinarcualia, y una serie de forámenes atrás de cada proceso lateral anterior; los forámenes posteriores son más pequeños que los anteriores. Las vértebras intersinarcuales están parcialmente fusionadas.

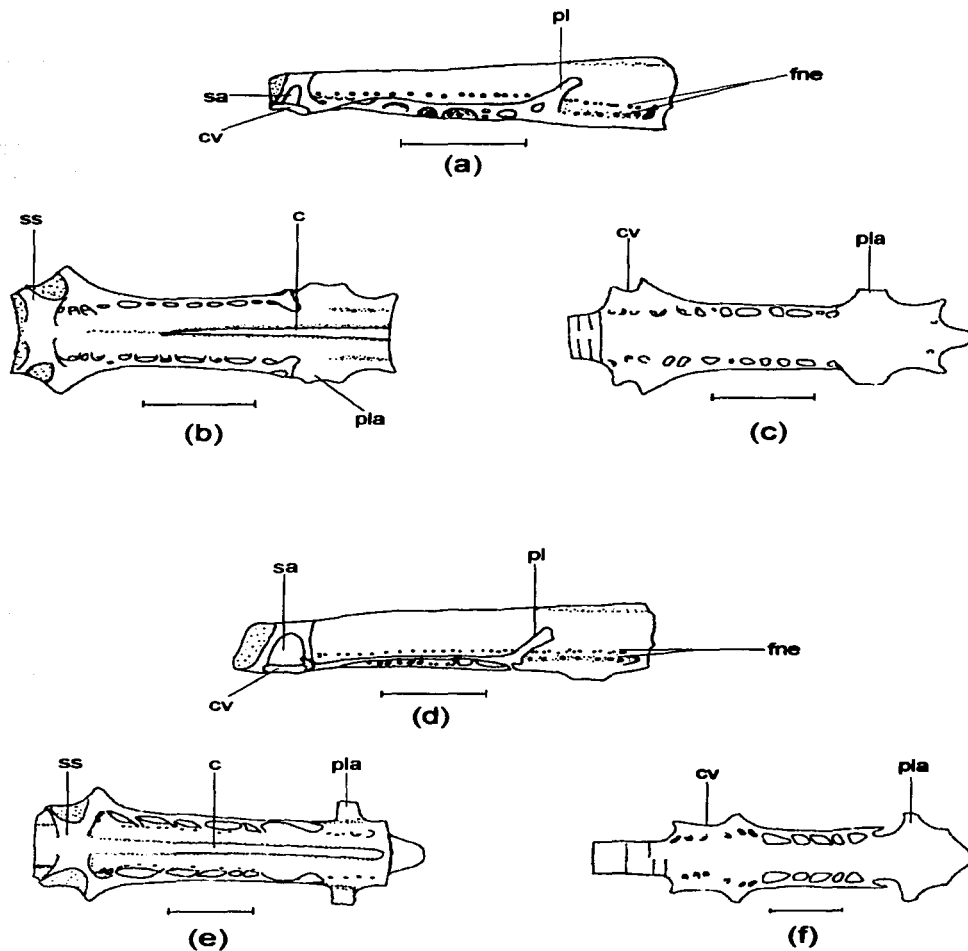


FIGURA 41. Sinarcualia de *Gymnura marmorata*. a) Vista lateral, b) vista dorsal, c) vista ventral. Sinarcualia de *Gymnura micrura*. d) Vista lateral, e) vista dorsal, f) vista ventral c, cresta; cv, cóndilo ventral; fne, forámenes del nervio espinal; pa, proceso lateral anterior; pl, proceso lateral; sa, superficie articular; ss, cartilago supraescapular. Escala = 10 mm.

La sinarcualia en *M. longirostris* presenta también forma tubular. En vista lateral (Fig. 42a) se observa una serie de forámenes de los nervios espinales, los cuales se localizan a lo largo de los canales del nervio espinal. En la parte anterior de la sinarcualia, hay un par de procesos odontoides que se articulan con dos cóndilos occipitales del neurocráneo. Hay un proceso lateral que se proyecta dorsalmente desde el lado ventrolateral de la sinarcualia; este proceso es relativamente delgado. En la región posterior se observa la superficie articular que es una región alargada, en donde se articula el proceso escapular del cartilago escapulacoracoides. En posición ventral a esa zona hay un pequeño cóndilo el cual se articula al cartilago escapulacoracoides.

En vista dorsal (Fig. 42b), se observa una cresta en posición medial, la cual se prolonga posteriormente hasta fusionarse con el cartilago supraescapular. Este último cartilago, aunque ancho, es relativamente corto y se prolonga incluso por arriba de las vértebras intersinarcuales.

En vista ventral (Fig. 42c) se observa un par de forámenes en la región anterior. En esta zona la base de la sinarcualia está ligeramente deprimida mostrando un patrón en forma de "V". Posteriormente, a la altura de donde termina esa depresión se observa un par de cóndilos, los cuales se articulan con los arcos branquiales. Posteriormente hay un par de forámenes grandes; además, a un lado de los cóndilos que se articulan con el cartilago escapulacoracoides hay cinco forámenes de cada lado.

La sinarcualia de *A. narinari* presenta forma tubular. En vista lateral (Fig. 42d), se observan dos series de forámenes de los nervios espinales, los cuales se localizan a lo largo de los canales del nervio espinal. En la parte anterior de la sinarcualia, hay un par de procesos odontoides que se articulan con dos cóndilos occipitales del neurocráneo. El proceso lateral de la sinarcualia es grueso, pero es muy corto; este proceso se proyecta dorsalmente desde la superficie lateral de la sinarcualia. Posteriormente se encuentra la superficie articular, la cual tiene forma redondeada. Esta región está limitada a los lados por dos barras cartilaginosas.

En la parte superior a esa zona se observan dos cóndilos: uno cóndilo anterodorsal orientado lateralmente y un cóndilo posterolateral, orientado ventralmente. En la región ventral hay dos cóndilos: uno anteroventral y otro posteroventral. Los cuatro cóndilos se articulan con el cartilago escapulacoracoides. En la base de la sinarcualia se observan tres cóndilos basales pequeños, los cuales se articulan con los arcos branquiales.

En vista dorsal (Fig. 42e) se observa una cresta en posición medial, la cual se continua posteriormente. En su parte subterminal se fusiona con el cartilago supraescapular; la parte posterior de la cresta no se fusiona. El cartilago supraescapular se prolonga posteriormente siendo relativamente largo.

En vista ventral (Fig. 42f) se observan tres pares de cóndilos, los dos últimos son los que se articulan con el cartilago escapulacoracoides. A ambos lados de estos hay una serie de forámenes de cada lado.

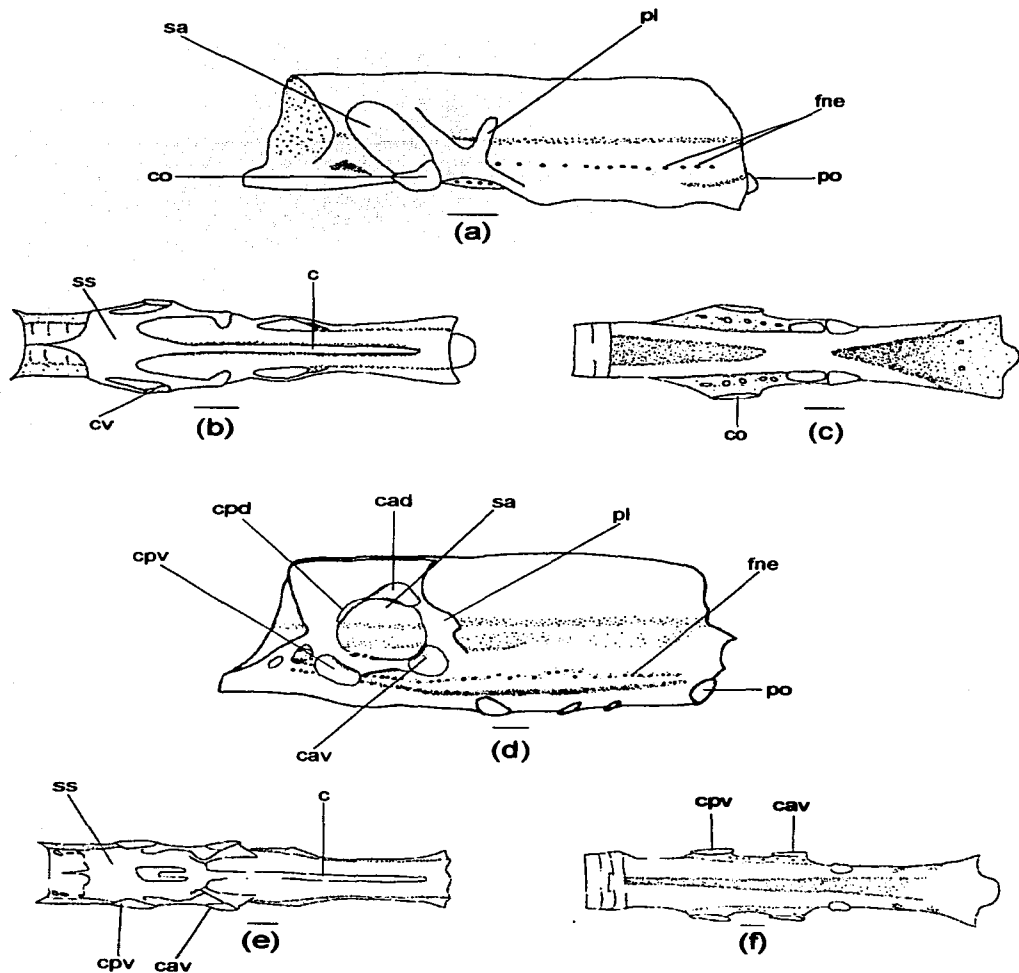


FIGURA 42. Sinarcualia de *Myliobatis longirostris*. a) Vista lateral, b) vista dorsal, c) vista ventral. Sinarcualia de *Aetobatus narinari*. d) Vista lateral, e) vista dorsal, f) vista ventral. cad, cóndilo anterodorsal; cav, cóndilo anteroventral; cpd, cóndilos posterodorsal; cpv, cóndilo posteroventral. Abreviaciones en la figura 41. Escala = 10 mm.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

En la sinarcualia de *R. steindachneri*, en vista lateral (Fig. 43a), en la parte anterior hay un par de procesos odontoides que se articulan con dos cóndilos occipitales del neurocráneo. Hay dos series de forámenes de los nervios espinales, los cuales se ubican a lo largo de los canales del nervio espinal. No se observó el proceso lateral de la sinarcualia. En la parte posterior se observa la superficie articular, la cual tiene forma relativamente redondeada, y esta limitada por dos barras cartilaginosas; a esta zona se articula el proceso escapular del cartilago escapulacoracoides. En posición anterodorsal a esta zona hay dos cóndilos: el primero es el cóndilo anterodorsal que es de tamaño considerable, está orientado anterodorsalmente, el segundo está orientado ventralmente y es el cóndilo posteroventral. En posición ventral se observa un tercer cóndilo. Los tres cóndilos se articulan con el cartilago escapulacoracoides.

En vista dorsal (Fig. 43b) se observa una cresta en posición medial la cual se prolonga posteriormente. Hacia los lados está el cartilago supraescapular el cual, aunque se prolonga posteriormente es relativamente angosto.

En vista ventral (Fig. 43c) se observa un par de forámenes en posición anterior. Posteriormente, hay un par de surcos dispuestos en formade "V". Después hay un par de cóndilos basales, los cuales se articulan con los arcos branquiales. Hacia la región posterior a la altura de los cóndilos hay cuatro forámenes de cada lado.

En la sinarcualia de *R. bonasus*, en vista lateral (Fig. 43d), en la parte anterior hay un par de procesos odontoides que se articulan con dos cóndilos occipitales del neurocráneo. Hay dos series de forámenes de los nervios espinales, los cuales se ubican a lo largo de los canales del nervio espinal. No se observó el proceso lateral de la sinarcualia. En la parte posterior se observa la superficie articular, la cual tiene forma relativamente redondeada y está limitada pos dos barras cartilaginosas; a esta zona se articula el proceso escapular del cartilago escapulacoracoides. En posición anterodorsal a esta zona hay un cóndilo de tamaño considerable, que está orientado anterodorsalmente. En posición ventral se observa un tercer cóndilo. Los dos cóndilos se articulan con el cartilago escapulacoracoides.

En vista ventral (Fig. 43e) se observa un par de forámenes en posición anterior. Posteriormente, hay un par de surcos dispuestos en forma de "V". Hacia la región posterior a la altura de los cóndilos se observan cuatro forámenes de cada lado.

La sinarcualia de *M. munkiana* tiene forma tubular. En vista lateral (Fig. 44a), se observa en la parte anterior un par de procesos odontoides, que se articulan con dos cóndilos occipitales del neurocráneo. Hay dos series de forámenes de los nervios espinales, los cuales se localizan a lo largo de los canales del nervio espinal. El proceso lateral de la sinarcualia, que es relativamente corto se proyecta dorsalmente desde el lado ventrolateral de la sinarcualia. Este proceso en su parte dorsal está fusionado con la pared de la sinarcualia. La superficie articular, la cual es relativamente grande, está limitada en la parte anterior por una barra cartilaginosa; en su parte posterior no hay ningún cartilago que la limite. En la parte dorsal, en posición anterior a la barra hay un cóndilo dorsal pequeño y en la parte ventral de la superficie articular se observan dos cóndilos: el cóndilo anterovertral y el cóndilo posteroventral. Los tres cóndilos se articulan con el cartilago escapulacoracoides.

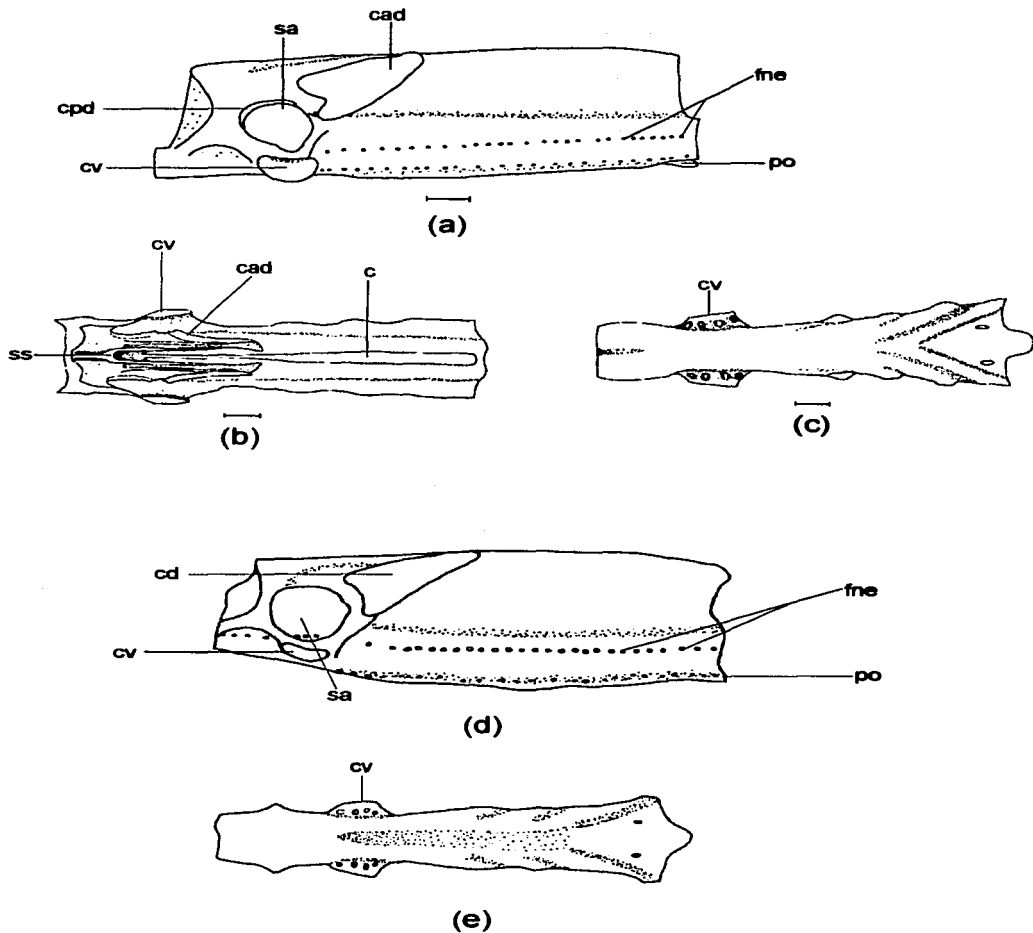


FIGURA 43. Sinarculaia de *Rhinoptera steindachneri*. a) Vista lateral, b) vista dorsal, c) vista ventral. Sinarculaia de *Rhinoptera bonasus*. d) Vista lateral, e) vista ventral. cd, cóndilo dorsal. Abreviaciones en las figuras 41 y 42. Escala = 10 mm.

En vista dorsal (Fig. 44b), en posición medial, hay una cresta que se prolonga hacia la región posterior en donde se fusiona con el cartílago supraescapular y se continúa posteriormente justo hasta antes de donde se encuentran las vértebras intersinarcuales. El cartílago supraescapular es relativamente largo.

En vista ventral (Fig. 44c), en la parte anterior se observa un surco en forma de "V". Posteriormente a la altura de los cóndilos ventrales hay seis forámenes de cada lado, los cuales son relativamente grandes.

La sinarcualia de *M. thurstoni* tiene forma tubular. En vista lateral (Fig. 44d), se observa en la parte anterior un par de procesos odontoides, que se articulan con dos cóndilos occipitales del neurocráneo. Hay dos series de forámenes de los nervios espinales, los cuales se localizan a lo largo de los canales del nervio espinal. El proceso lateral de la sinarcualia, que es relativamente corto se proyecta dorsalmente desde el lado ventrolateral de la sinarcualia. Este proceso en su parte dorsal está fusionado con la pared de la sinarcualia. La superficie articular, la cual es relativamente grande, está limitada tanto en la parte anterior, como en la parte posterior por una barra cartilaginosa. La superficie articular tiene forma cuadrangular. En la parte dorsal a esta zona, en posición anterior a la primera barra cartilaginosa hay un cóndilo dorsal pequeño, y en la parte ventral de la superficie articular se observa un cóndilo ventral, relativamente grande que abarca toda la base de la superficie articular. Estos dos cartílagos se articulan con el cartílago escapulacoracoides. En la base de la sinarcualia se observan cuatro cóndilos basales de cada lado, los cuales se articulan con los arcos branquiales.

En vista dorsal (Fig. 44e), en posición medial, hay una cresta que se prolonga hacia la región posterior en donde se fusiona con el cartílago supraescapular, este cartílago es relativamente largo.

En vista ventral (Fig. 44f) en la parte anterior, se observa un surco en forma de "V" el cual se prolonga posteriormente. En la región media, en posición lateral se observa un par de cóndilos, que corresponde al último par de cóndilos que se articulan con los arcos branquiales. Después, a la altura de los cóndilos ventrales se observan nueve forámenes de cada lado, de gran tamaño.

La sinarcualia de *M. japonica* tiene forma tubular. En vista lateral (Fig. 45a), se observa en la parte anterior un par de procesos odontoides, que se articulan con dos cóndilos occipitales del neurocráneo. Hay dos series de forámenes de los nervios espinales, los cuales se localizan a lo largo de los canales del nervio espinal. El proceso lateral de la sinarcualia, que es relativamente corto se proyecta dorsalmente desde el lado ventrolateral de la sinarcualia. Este proceso en su parte dorsal está fusionado con la pared de la sinarcualia. La superficie articular, la cual es relativamente grande, está limitada en la parte anterior por una barra cartilaginosa; en su parte posterior no hay ningún cartílago que la limite.



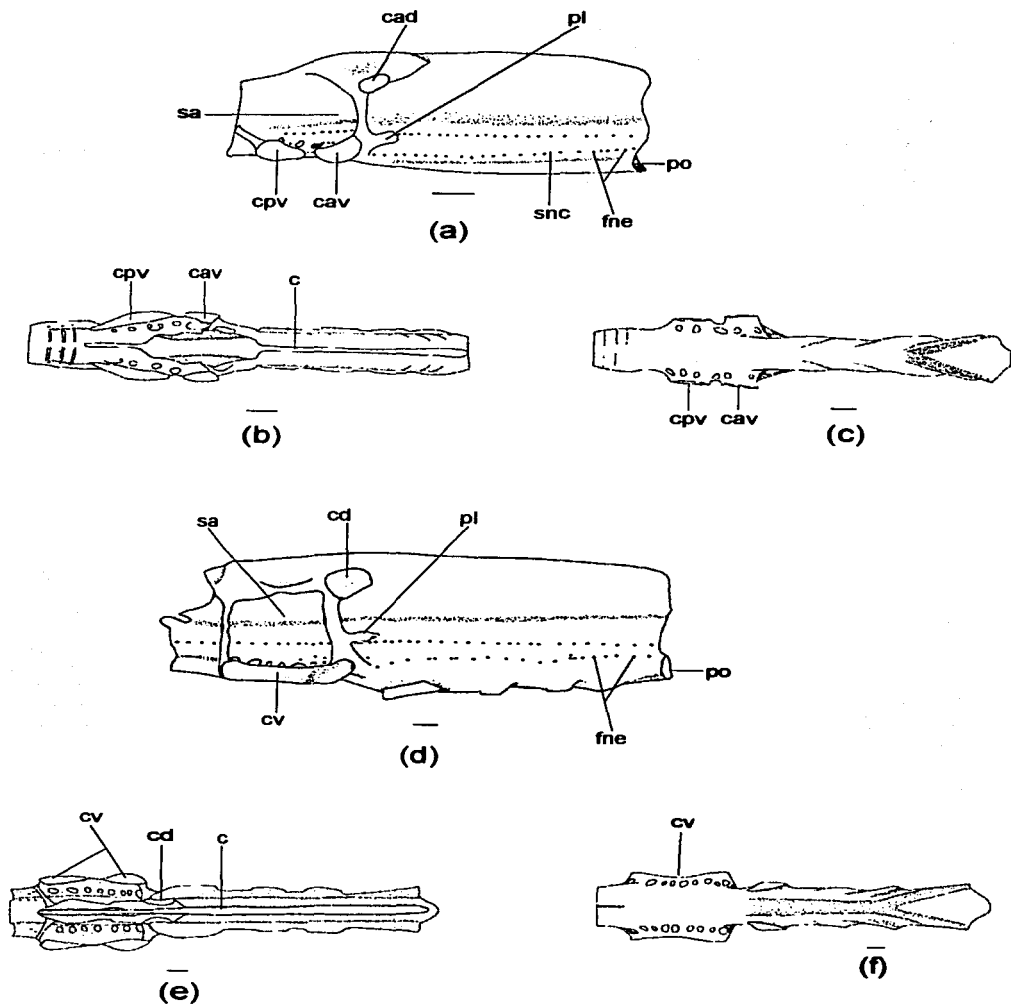


FIGURA 44. Sinarcualia de *Mobula munkiana*. a) Vista lateral, b) vista dorsal, c) vista ventral. Sinarcualia de *Mobula thurstoni*. d) Vista lateral, e) vista dorsal, f) vista ventral. Abreviaciones en las figuras 41-43. Escala = 10 mm.

En la parte dorsal, en posición anterior a la barra hay un cóndilo dorsal pequeño, y en la parte ventral de la superficie articular hay un cóndilo ventral relativamente largo que abarca toda la base de la superficie articular. Estos cóndilos se articulan con el cartilago escapulacoracoides. En la base de la sinarcualia se observan tres cóndilos de cada lado, los cuales se articulan con los arcos branquiales.

En vista dorsal (Fig. 45b), en posición medial, hay una cresta que se prolonga hacia la región posterior en donde se fusiona con el cartilago supraescapular y se continua posteriormente justo hasta antes de donde se encuentran las vértebras intersinarcuales. El cartilago supraescapular es relativamente largo.

En vista ventral (Fig. 45c), en la parte anterior se observa un surco en forma de "V". Posteriormente a la altura de los cóndilos ventrales hay seis forámenes de cada lado, los cuales son relativamente grandes.

La sinarcualia de *M. tarapacana* tiene forma tubular. En vista lateral (Fig. 45d), se observa en la parte anterior un par de procesos odontoides, que se articulan con dos cóndilos occipitales del neurocráneo. Hay dos series de forámenes de los nervios espinales, los cuales se localizan a lo largo de los canales del nervio espinal. El proceso lateral de la sinarcualia, casi no es evidente, ya que aparentemente se ha fusionado completamente con la pared de la sinarcualia. La superficie articular, la cual es relativamente grande, está limitada en la parte anterior por una barra cartilaginosa; en su parte posterior no hay ningún cartilago que la limite. En la parte dorsal, en posición anterior a la barra hay dos cóndilos: uno anterodorsal pequeño ubicado en posición lateral y otro el cóndilo posterodorsal está orientado ventralmente. En la parte ventral de la superficie articular se observan dos cóndilos: el cóndilo anteroventral y el cóndilo posteroventral. Los cuatro cóndilos se articulan con el cartilago escapulacoracoides.

En vista dorsal (Fig. 45e), en posición medial, hay una cresta que se prolonga hacia la región posterior en donde se fusiona con el cartilago supraescapular y se continua posteriormente justo hasta antes de donde se encuentran las vértebras intersinarcuales. El cartilago supraescapular es relativamente largo y angosto.

En vista ventral (Fig. 45f), en la parte anterior se observa un surco en forma de "V". Posteriormente a la altura de los cóndilos ventrales hay once forámenes de cada lado, los cuales son relativamente grandes.

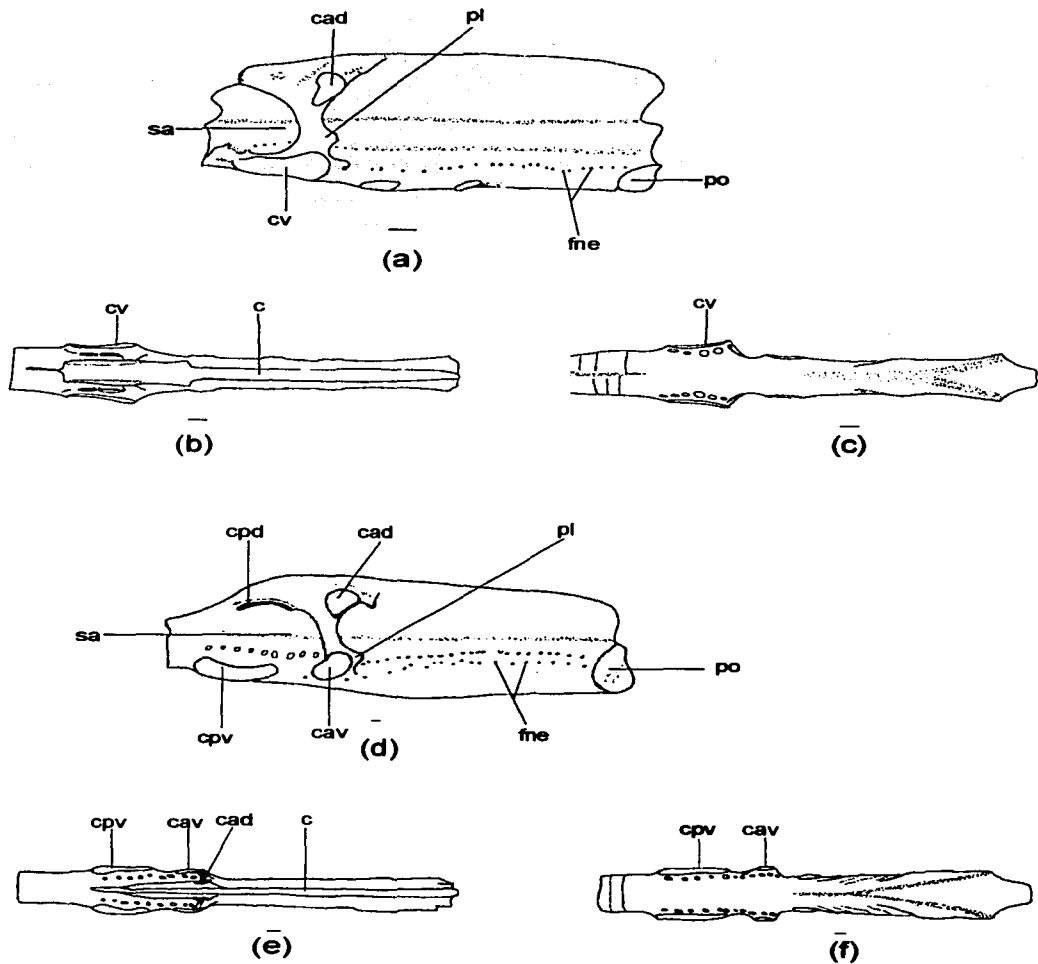


FIGURA 45. Sinarcualia de *Mobula japonica*. a) Vista lateral, b) vista dorsal, c) vista ventral. Sinarcualia de *Mobula tarapacana*. d) Vista lateral, e) vista dorsal, f) vista ventral. Abreviaciones en las figuras 41-43. Escala = 10 mm.

### **Cintura escapular: cartilago escapulacoracoides**

El cartilago escapulacoracoides está dorsoventralmente aplanado, y se localiza debajo de la sinarcualia, sirve de sostén a las aletas pectorales. En *Gymnura marmorata* (Fig. 46a) está elongado anteroposteriormente. En este cartilago se observan tres cóndilos que se articulan con otra parte de la cintura escapular. El precóndilo se articula con el protopterigio, el mesocóndilo con el mesopterigio y el metacóndilo con el metapterigio. Estas tres estructuras se localizan a lo largo de la línea media horizontal del escapulacoracoides. En la parte dorsal se observan dos fontanelas. La anterior, que es la más grande, es la fontanela anterodorsal, la posterior es la fontanela posterodorsal. En la región ventral se observan también dos fontanelas: la anteroventral y la posteroventral. Entre estas dos se observan tres pequeños forámenes.

La cintura escapular de *Gymnura micrura*, es similar a la anterior (Fig. 46b), excepto que entre las fontanelas ventrales se observan cuatro pequeños forámenes.

El escapulacoracoides de *Myliobatis longirostris* (Fig. 46c) está elongado anteroventralmente. En la región media anterior está el procóndilo, el cual se articula con el protopterigio. El mesocóndilo y el metacóndilo no se observan, dado que en este organismo están fusionados con el mesopterigio y el metapterigio, respectivamente, observándose como una estructura única y continua. En la región dorsal se observó únicamente la fontanela anterodorsal; en la parte superior de ésta se encuentra una depresión. En la región ventral está la fenestra anteroventral y la fenestra posteroventral.

En *Rhinoptera bonasus* (Fig. 46d), en la parte dorsal se observa la depresión "a", en cuya parte superior se observa un orificio. En la parte inferior a esta depresión está la fenestra anterodorsal; posteriormente hay un pequeño orificio el cual probablemente corresponde a la fenestra posterodorsal. En la parte ventral hay dos fenestras: la anteroventral y la posteroventral. Hacia la parte posterior está el metacóndilo; el precóndilo y el mesocóndilo están fusionados al protopterigio y metapterigio.

En *Rhinoptera steindachneri* (Fig. 46e), en la parte dorsal se observa la depresión "a", en cuya parte superior se observa un orificio. En la parte inferior de esta depresión se observa la fenestra anterodorsal. En posición dorsal a ésta, hay una pequeña fisura. No se observó la fenestra posterodorsal. En la parte ventral hay dos fenestras: la anteroventral y la posteroventral. Hacia la parte posterior está el metacóndilo; el precóndilo y el mesocóndilo están fusionados al protopterigio y metapterigio.

En *Mobula munkiana* (Fig. 46f), *Mobula thurstoni* (Fig. 47a), *Mobula tarapacana* (Fig. 47b) y *Mobula japonica* (Fig. 47c), en la parte dorsal se observa la depresión "a". En la parte inferior a esta región está la fenestra anterodorsal, que es muy grande y la fenestra posterodorsal, que es muy pequeña. En la región ventral hay dos fenestras: la anteroventral y la posteroventral. El precóndilo y el mesocóndilo están fusionados al protopterigio y metapterigio. En *Manta birostris* (Fig. 47d), hay dos fenestras dorsales y dos ventrales.

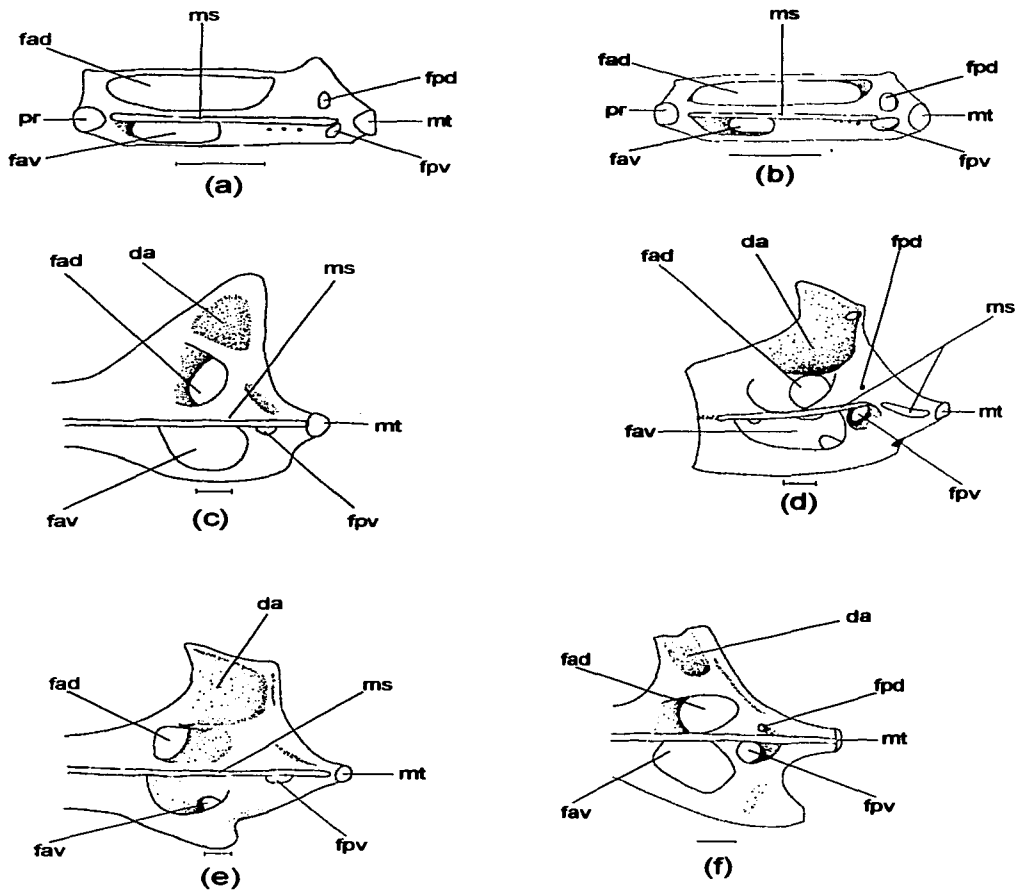


FIGURA 46. Vista lateral del escapulacoracoides: a) *Gymnura marmorata*, b) *Gymnura micrura* c) *Myliobatis longirostris*, d) *Rhinoptera bonasus*, e) *Rhinoptera steindechnari* f) *Mobula munkiana*. da, depresión "a"; fad, fenestra anterodorsal; fav, fenestra anterovernal; fpd, fenestra posterodorsal; fpv, fenestra posteroventral; ms, mesocóndilo; mt, metacóndilo; pr, precóndilo. Escala = 10mm.

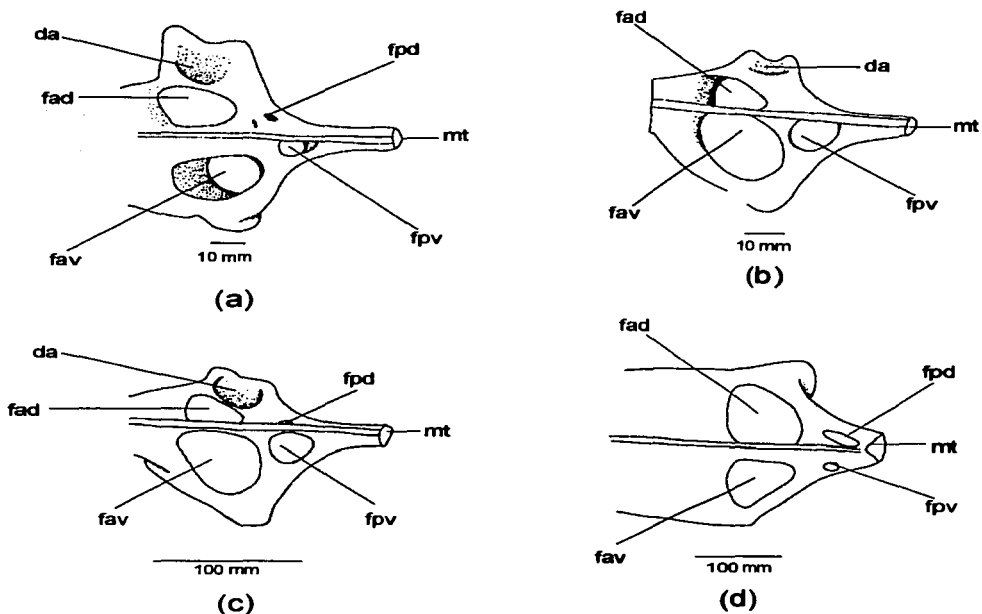


FIGURA 47. Vista lateral del escapulacoracoides: a) *Mobula thurstoni*, b) *Mobula terapacana*, c) *Mobula japonica*, d) *Manta birostris*. Abreviaciones en la figura 46.

### Cintura pélvica

La cintura pélvica de *Gymnura marmorata* (Fig. 48a), consiste de una barra isquípública arqueada. En la parte media anterior hay un proceso prepélvico medial poco desarrollado. Hacia los lados se observan dos pares de procesos prepélvicos laterales, los cuales son pequeños. En la parte posterior de la cintura hay un par de procesos más: los procesos iliacos, los cuales tampoco son de tamaño considerable. En la región iliaca hay un foramen obturador.

La cintura pélvica de *Gymnura micrura* (Fig. 48b) es similar a la anterior, aunque se observa que el proceso prepélvico es ligeramente mayor. Adicionalmente se observan dos pares de forámenes: uno en la región iliaca y otro próximo a los procesos iliacos.

En *Myliobatis californica* (Fig. 48c) la cintura pélvica es una barra isquiopúbica arqueada, bastante robusta. El proceso prepélvico está moderadamente desarrollado; los procesos prepélvicos laterales son poco evidentes, en tanto que los procesos ilíacos están moderadamente desarrollados. La región iliaca posee cuatro forámenes obturadores en cada lado, y se observan dos forámenes más en los procesos ilíacos. En la parte interior de la cintura pélvica hay dos procesos.

La cintura pélvica de *Myliobatis longirostris* (Fig. 48d) es similar a la anterior, aunque es un poco menos robusta. Sin embargo, en la región iliaca solamente hay tres forámenes obturadores de cada lado. No se observan forámenes en los procesos ilíacos.

En *Aetobatus narinari* (Fig. 48e) la cintura pélvica está arqueada. El proceso prepélvico medial está bien desarrollado; los procesos prepélvicos laterales están pobremente desarrollados, en tanto que los procesos ilíacos están muy desarrollados. La región iliaca posee tres forámenes obturadores de cada lado. En la parte interior de la cintura pélvica hay un proceso.

En *Rhinoptera steindechnari* (Fig. 48f) la cintura pélvica es una barra isquiopúbica arqueada. El proceso prepélvico está desarrollado; los procesos prepélvicos laterales están pobremente desarrollados, en tanto que los procesos ilíacos están muy desarrollados. La región iliaca posee cuatro forámenes obturadores en cada lado. Hay dos forámenes en los procesos ilíacos. En la parte interior de la cintura pélvica hay dos procesos.

En la cintura pélvica de *Mobula munkiana* (Fig. 49a) el proceso prepélvico es extremadamente largo. En la parte interior de la región iliaca se observan dos proyecciones. Hay dos forámenes localizados en la región iliaca y uno más en el proceso iliaco. Los procesos ilíacos están bien desarrollados.

En la cintura pélvica de *Mobula tarapacana* (Fig. 49b) el proceso prepélvico es extremadamente largo. En la parte interior de la región iliaca se observan una proyección. Hay dos forámenes localizados en la región iliaca y uno más en el proceso iliaco. Los procesos ilíacos están desarrollados.

La cintura pélvica de *Mobula japonica* (Fig. 49c) es similar a la anterior, aunque los procesos ilíacos son ligeramente más pequeños, además en esta especie la disposición de los forámenes obturadores es muy irregular.

En *Mobula thurstoni* (Fig. 49d) la cintura pélvica es una barra isquiopúbica arqueada. El proceso prepélvico está desarrollado; los procesos prepélvicos laterales están pobremente desarrollados, al igual que los procesos ilíacos. La región iliaca posee de dos a tres forámenes obturadores; en los procesos ilíacos se observa un foramen del lado derecho y tres del lado izquierdo.

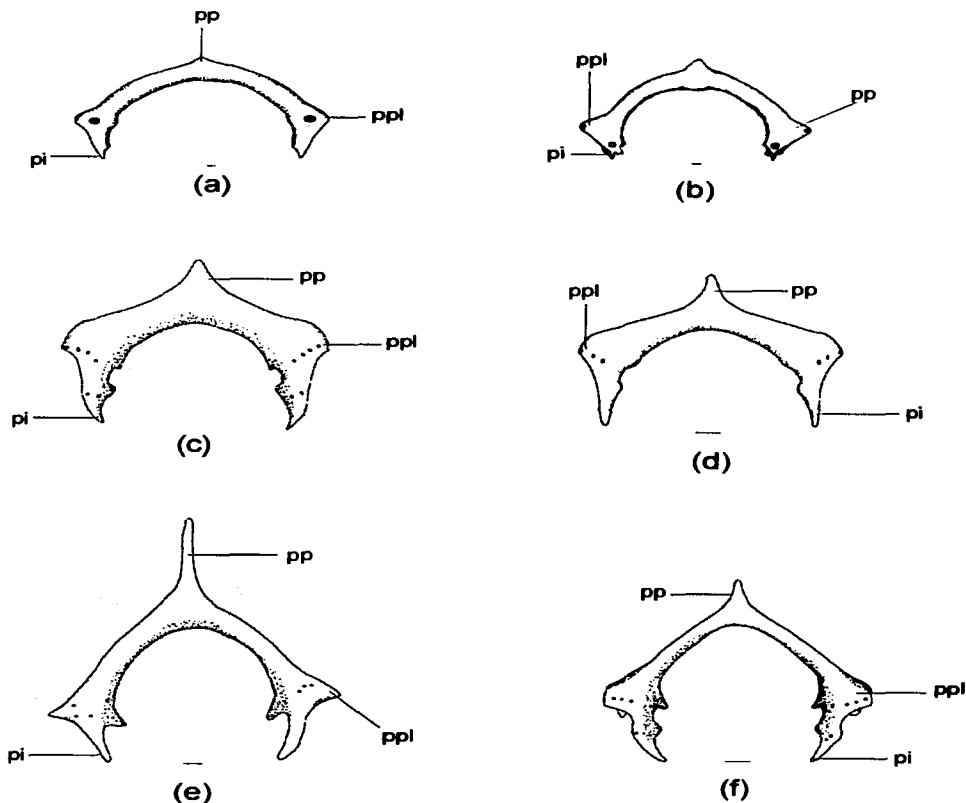


FIGURA 48. Vista dorsal de la cintura pélvica: a) *Gymnura marmorata*, b) *Gymnura micrura*, c) *Myliobatis californica*, d) *Myliobatis longirostris*, e) *Aetobatus natinari*, f) *Rhinoptera steindachneri*. pi, proceso iliaco; pp, proceso prepélvico; ppl, proceso prepélvico lateral. Escala = 10mm.

En *Manta birostris* (Fig. 49e) la cintura pélvica es una barra isquiopúbica arqueada. El proceso prepélvico está moderadamente desarrollado; los procesos prepélvicos laterales están pobremente desarrollados, al igual que los procesos iliacos. La región iliaca posee de dos a tres forámenes obturadores; en los procesos iliacos se observa un foramen del lado derecho y tres del lado izquierdo.



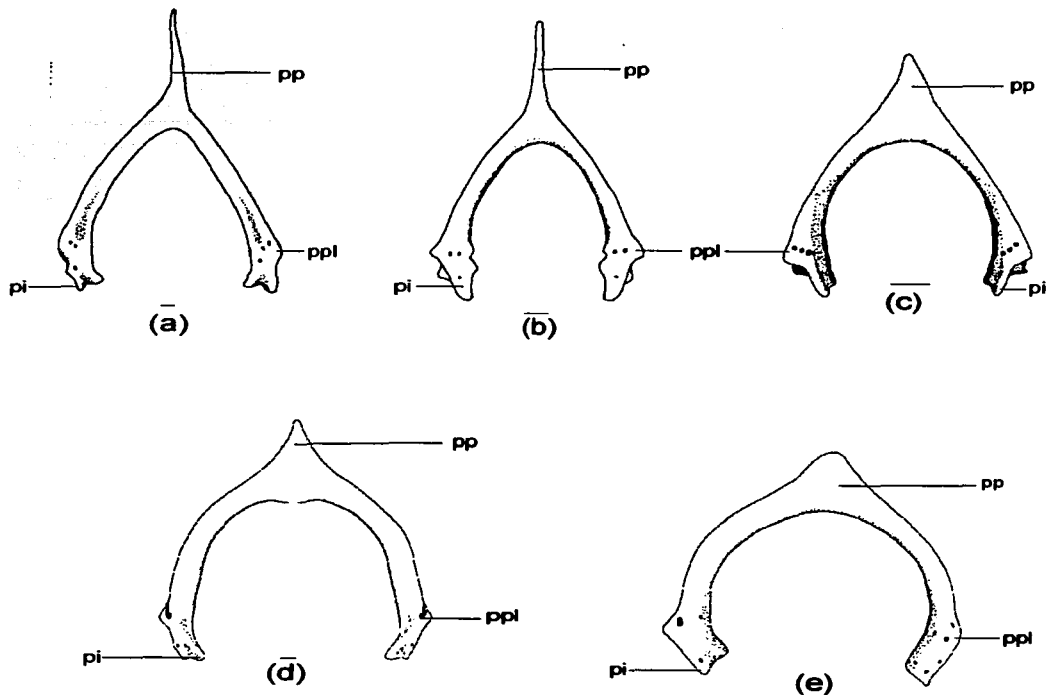


FIGURA 49. Vista dorsal de la cintura pélvica: a) *Mobula munkiana*, b) *Mobula tarapacana*, c) *Mobula japonica*, d) *Mobula thurstoni*, e) *Manta birostris*. Abreviaciones en la figura 48. Escala = 10mm.

CUADRO 9. Promedio de las medidas de la cintura pélvica expresadas en porcentaje de la longitud total de la cintura pélvica.

	Anchura	Long. del proceso prepélvico	Long. del proceso lateral	Long. Región Baza
<i>Gymnura marmorata</i>	222.70	5.45	9.09	40.90
<i>Gymnura micrura</i>	171.18	11.63	7.27	44.72
<i>Myliobatis californica</i>	134.72	27.27	22.22	73.61
<i>Myliobatis longirostris</i>	154.80	29.03	25.80	71.19
<i>Aetobatus naninari</i>	126.58	50.63	30.13	29.11
<i>Rhinoptera steindechnari</i>	131.50	21.91	16.43	54.79
<i>Mobula japonica</i>	97.89	25.26	2.10	25.26
<i>Mobula munkiana</i>	87.03	55.55	13.88	32.40
<i>Mobula tarapacana</i>	54.54	33.76	12.98	18.18
<i>Mobula thurstoni</i>	102.10	41.48	4.25	23.40
<i>Manta birostris</i>	103.15	13.68	2.10	25.26

## Dientes

### *Myliobatis longirostris*

Los dientes se presentan a manera de placas. Tanto la placa superior como la placa inferior están compuestas por siete hileras de dientes: una impar central y las otras son pareadas y se localizan en posición lateral. Los dientes de la hilera central son más anchos que largos (aproximadamente 3.6 veces tan anchos como largos) y presentan la forma poligonal (6 lados). Los dientes de las hileras laterales están reducidos, las dos hileras próximas a la central presentan forma de rombo, la última tiene forma de medio rombo (4 o 6 lados). La placa dentaria inferior es claramente convexa en vista labial; la placa superior es más bien rectilínea, pero está más arqueada hacia el frente (Figs. 50a, b).

### *Myliobatis californica*

Los dientes se presentan a manera de placas. Tanto la placa superior como la inferior están compuestas por siete hileras de dientes: una impar central y las otras son pareadas y se localizan en posición lateral. Los dientes de la hilera central son más anchos que largos (aproximadamente 5.6 veces tan anchos como largos) y presentan una forma de hexágono alargado. Los dientes de las hileras laterales están reducidos, las dos hileras próximas a la central presentan forma de hexágono, en tanto que la hilera ubicada en posición lateral tiene forma de medio hexágono (4 lados). Las placas dentarias están mucho más arqueadas hacia el frente (Figs. 50c, d).

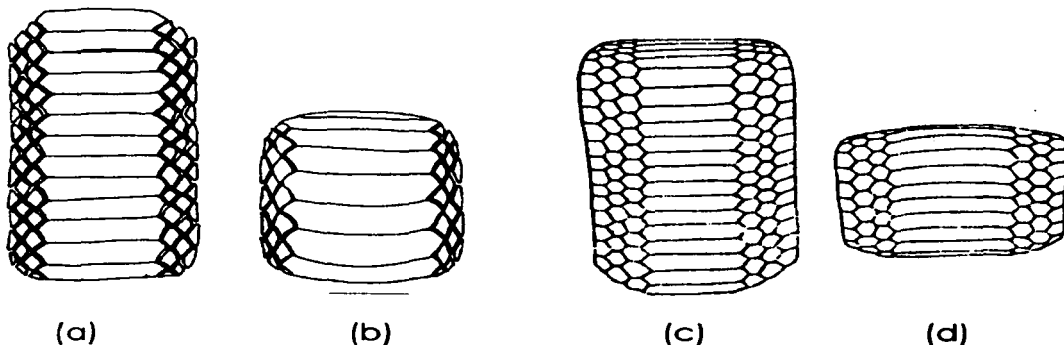


FIGURA 50. Placas dentarias. *Myliobatis longirostris*: a) placa superior, b) placa inferior. *Myliobatis californica* (tomado de Capetta, 1987): c) placa superior, d) placa inferior. Escala = 10 mm.

### ***Aetobatus narinari***

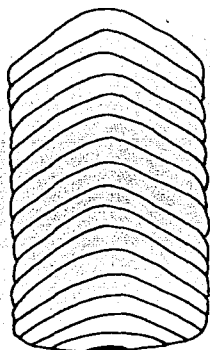
Los dientes se presentan a manera de placas. Tanto la placa superior como la placa inferior están compuestas por una hilera de dientes. Los dientes inferiores están mucho más arqueados hacia el frente. Los dientes superiores son bastante rectilíneos, excepto cerca de los márgenes laterales en donde se curvan. Los dientes anteriores disminuyen su anchura (Figs. 51a, b).

### ***Rhinoptera bonasus***

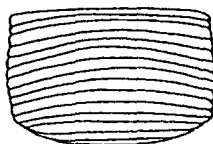
Los dientes se presentan a manera de placas. A diferencia de las otras especies, no se observa una constancia en el número de hileras de dientes presentándose desde siete hileras en los organismos más pequeños hasta nueve hileras de dientes en los más grandes. En los organismos que presentaron siete hileras de dientes, se observa una hilera impar central y las otras son pareadas y se localizan en posición lateral. Los dientes de la hilera central son más anchos que largos (aproximadamente 3.3 veces tan anchos como largos) y presentan la forma poligonal (6 lados). Los dientes de las hileras laterales aumentan de tamaño hacia la región central y tienen forma de hexágono. Las placas dentarias tienen forma convexa en vista labial (Figs. 51c, d).

### ***Rhinoptera steindachneri***

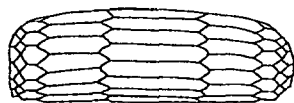
Los dientes se presentan a manera de placas (Figs. 51e, f). Tanto la placa superior como la inferior están compuestas por siete hileras de dientes: una impar central y las otras son pareadas y se localizan en posición lateral. Los dientes de la hilera central son más anchos que largos (aproximadamente 5.2 veces más anchos que largos) y presentan forma poligonal (6 lados). Los dientes de las hileras laterales están reducidos y tienen forma de hexágono; las dos hileras próximas a la central son más grandes que la hilera ubicada en posición más lateral (con 4 o 6 lados). Las placas dentarias se arquean fuertemente hacia el frente. Estos dientes son muy parecidos a los de *Myliobatis californica*.



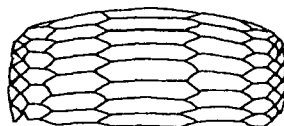
(a)



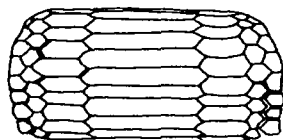
(b)



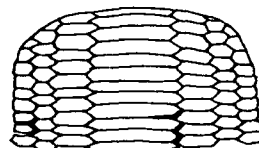
(c)



(d)



(e)



(f)

FIGURA 51. *Aetobatus narinari*: a) placa dentaria superior, b) placa dentaria inferior. *Rhinoptera bonasus*: c) placa dentaria superior, d) placa dentaria inferior. *Rhinoptera steindachneri*: e) placa dentaria superior, f) placa dentaria inferior. Escala = 10 mm.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA

***Gymnura marmorata***

Los dientes de la mandíbula superior están distribuidos en hileras dispuestas diagonalmente; en la parte central se observa como si la placa dentaria estuviera dividida en dos, ya que en la parte central no hay dientes. En cada lado se observaron de 21-23 hileras de dientes, haciendo un total de 42-46 hileras. La mayoría de los dientes presentaron sólo una cúspide (Fig. 52b), sin embargo, ocasionalmente se observaron dientes con dos cúspides.

Los dientes de la mandíbula inferior (Fig. 52a) están distribuidos diagonalmente en 37 hileras de dientes. Cada diente presentó solo una cúspide (Fig. 52c).



(a)



(b)



(c)

FIGURA 52. Vista oclusiva de los dientes de *Gymnura marmorata* (macho), diente de la mandíbula superior, c) diente de la mandíbula inferior (40X).

***Gymnura micrura***

Los dientes de la mandíbula superior (Fig. 53a) están distribuidos diagonalmente en 39 hileras de dientes. Los dientes presentaron solo una cúspide (Figs. 53b, e).

Los dientes de la mandíbula inferior están distribuidos diagonalmente en 40 hileras de dientes en la hembra y 37 hileras de dientes en el macho (Fig. 53a). Los dientes presentaron solo una cúspide (Figs. 53c, f).

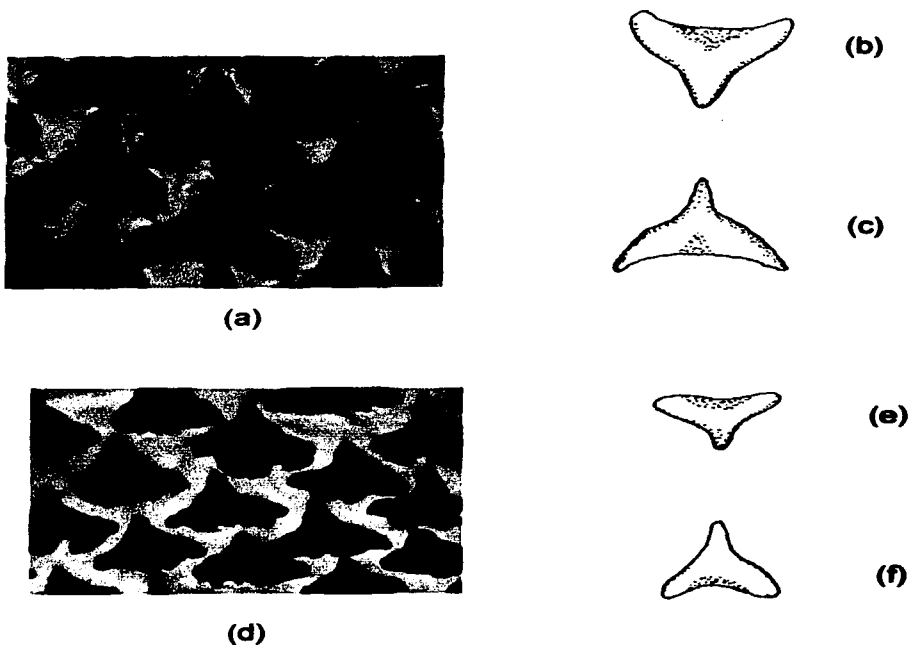


FIGURA 53. Dientes de *Gymnura micrura*. De la hembra: a) vista oclusiva de la mandíbula superior, b) diente de la mandíbula superior, c) diente de la mandíbula inferior. Del macho: d) vista oclusiva de la mandíbula superior, e) diente de la mandíbula superior, f) diente de la mandíbula inferior (40X).

### ***Mobula munkiana***

Los dientes de la mandíbula superior están distribuidos en 51 hileras diagonales. La mayoría de los dientes presentan una cúspide, en otros se observa una cúspide central grande y una pequeña cúspide a cada lado (Fig. 54a). Hacia los extremos hay dientes con dos cúspides, y en menor número hay dientes con 3 y 4 cúspides, ubicados también en los extremos. La forma de estos últimos da la apariencia de que se fusionaron. Las cúspides de estos dientes son de igual tamaño.

Los dientes de la mandíbula inferior están distribuidos en 51-53 hileras diagonales. La mayoría de los dientes presentaron una cúspide central grande (ocasionalmente dividida) y dos cúspides laterales pequeñas. En algunos dientes no se observaron cúspides laterales, principalmente hacia los lados. Aunque poco, también se observaron dientes con 2 y 3 cúspides. Los de dos cúspides se encuentran próximos al borde de la boca (Figs. 54b, c).

### ***Mobula thurstoni***

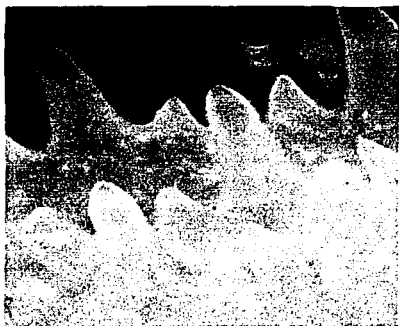
Los dientes de la mandíbula superior están distribuidos en 76 a 80 hileras diagonales. Los dientes presentan de 2 a 3 cúspides (Figs. 55a, b, c) dispuestos sin arreglo aparente. Hacia los extremos se incrementa el número de dientes con 3 cúspides y ocasionalmente se observan dientes con 4 cúspides. En muy pocas zonas se observan dientes con numerosas cúspides los cuales se forman aparentemente por la fusión de varios dientes.

Los dientes de la mandíbula inferior están distribuidos en 99 hileras diagonales. La mayoría de los dientes presentaron de 2 a 3 cúspides de igual tamaño. Muy raros fueron los dientes que presentaron 3 cúspides, en la mayoría de los casos las cúspides eran de igual tamaño, sin embargo, en algunos casos las cúspides laterales eran más pequeñas; en otros, las cúspides laterales son grandes y la central es la más pequeña; y en otros casos las tres cúspides son de diferente tamaño. Hacia la parte lingual, en los extremos, se observa que aparentemente los dientes se fusionaron, ya que hay dientes muy largos con numerosos cúspides.

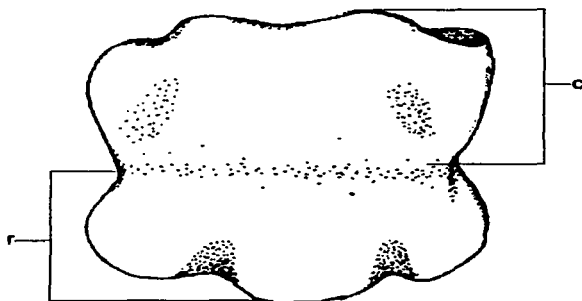
### ***Mobula japonica***

Los dientes de la mandíbula superior están distribuidos en 146 hileras diagonales. Los dientes no están juntos uno a otro, sino que están más espaciados. La mayoría de los dientes presentan 3 cúspides, generalmente las de los lados son más pequeñas. En mucho menor proporción se observaron dientes con 3 cúspides de igual tamaño, o dientes con 4 cúspides. Estos últimos fueron muy escasos. En menor proporción también se observaron dientes con una cúspide, principalmente hacia los extremos (Fig. 56).

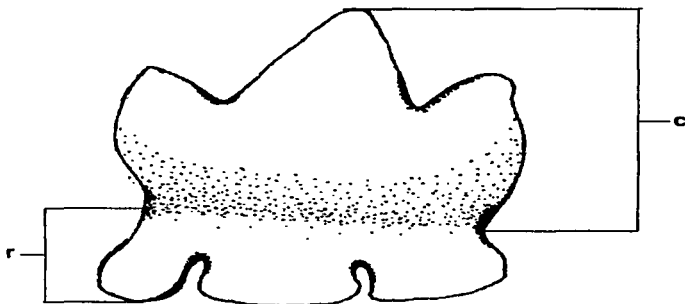
Los dientes de la mandíbula inferior están distribuidos en 164-165 hileras diagonales. Los dientes están espaciados. La mayoría de los dientes presentaron una cúspide central grande y 1 o 2 pequeñas cúspides laterales. Los bordes de los dientes son muy irregulares.



(a)



(b)



(c)

FIGURA 54. Dientes de *Mobula munkiana*. De la hembra: a) mandíbula superior, vista oclusiva; b) diente de la mandíbula inferior, vista lingual (49X); c) diente de la mandíbula inferior, vista labial (40X). c, corona; r, raíz.



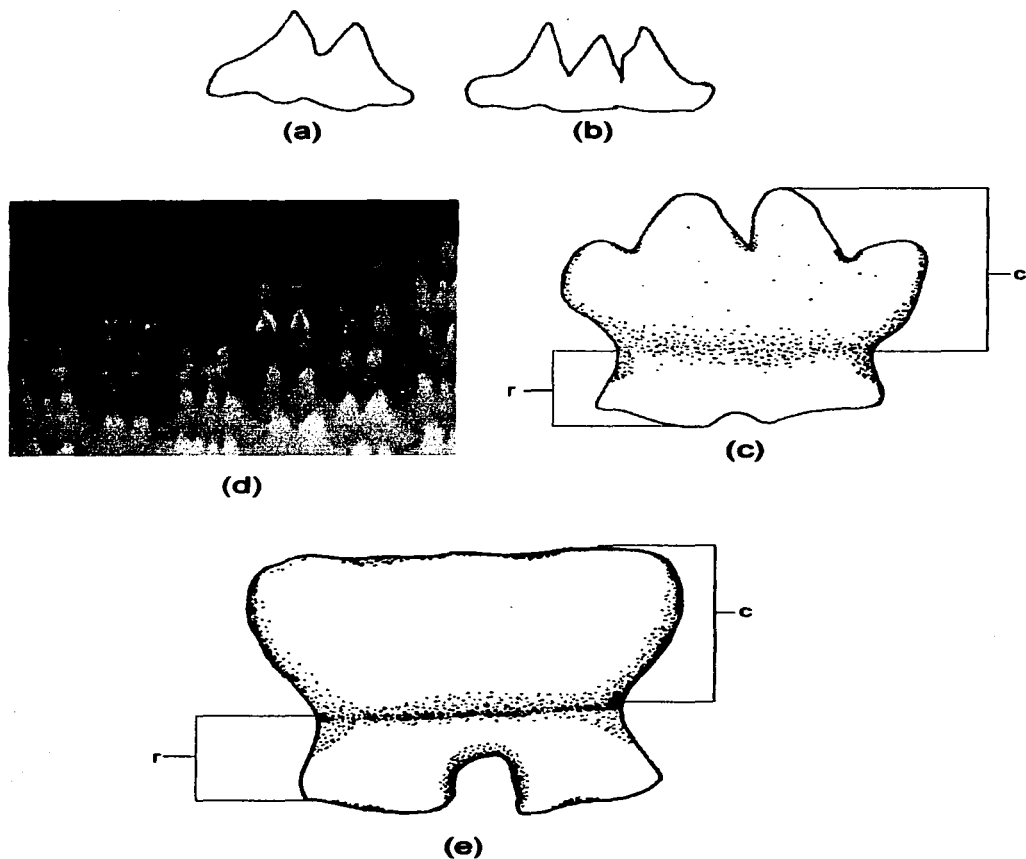


FIGURA 55. Dientes de *Mobula thurstoni*. a) y b) dientes en vista oclusiva con 2 y 3 cúspides (20X); c) dientes de la mandíbula superior, vista oclusiva (10X); d) diente de la mandíbula superior, vista labial (30X); e) diente de la mandíbula inferior, vista lingual (37X). c, corona; r, raíz.

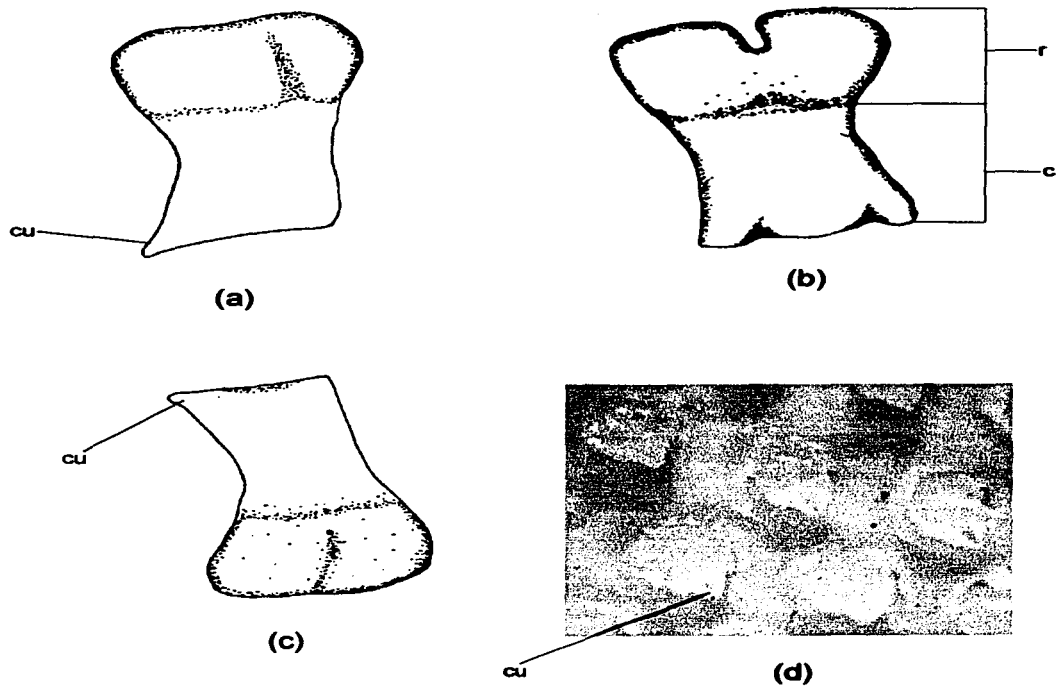


FIGURA 56. Dientes de *Mobula japonica*. a) Diente de la mandíbula superior, mostrando la cúspide (p) (40X); b) diente de la mandíbula superior, vista labial (40X); c) diente de la mandíbula inferior (40X); d) vista oclusiva de la mandíbula inferior (20X). c, corona; cu, cúspide; r, raíz.

***Manta birostris***

La mandíbula superior no presenta dientes. Los dientes de la mandíbula inferior están distribuidos en hileras diagonales. Los dientes no están juntos uno a otro, sino que están espaciados (Figs. 57a, b) Los dientes se caracterizan por presentar forma fungiforme. Su raíz es bulbosa; no presentan cúspides (Fig. 57c).

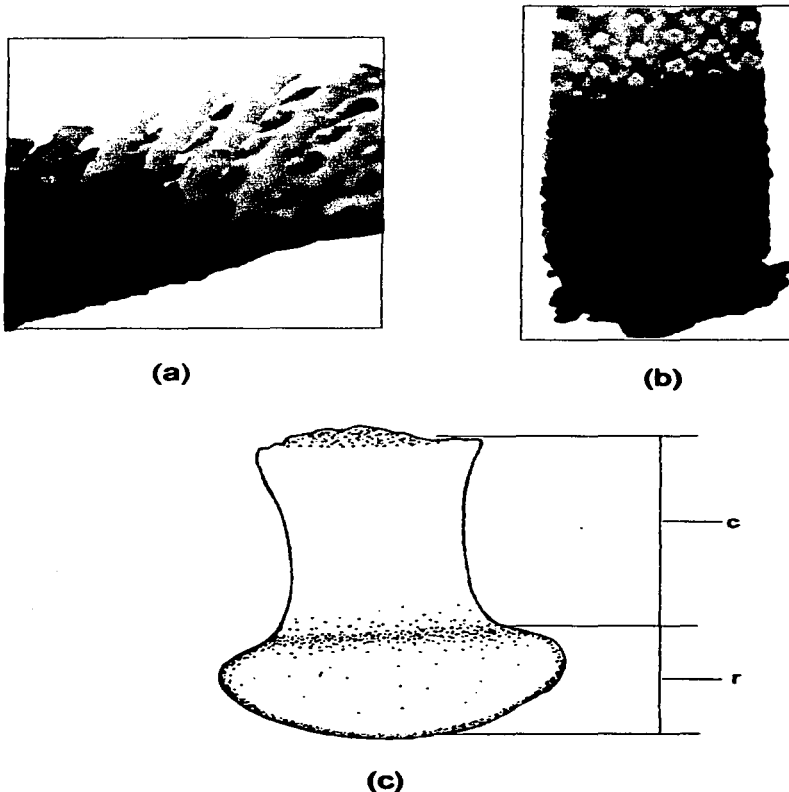


FIGURA 57. Dientes de la mandíbula inferior de *Manta birostris*. a) Vista lateral (10X); b) vista oclusiva; c) diente de la mandíbula inferior, vista lingual (30X). c, corona; r, raíz.

## **Sistema muscular**

A continuación se describen los músculos craneales dorsales y ventrales que han sido identificados.

### **Músculos craneales dorsales**

#### ***Gymnura micrura***

Hacia la región anterior hay un par de músculos precraneales (mp). Cada uno se origina en la línea media, en donde se fusiona con su antímero. Corre posterolateralmente insertándose en la esquina del neurocráneo abajo del proceso preorbital, en las cápsulas nasales (Fig. 58). Caudal a este músculo está el músculo etmoideo paraetomidial (epe), que se origina en la parte anterior del neurocráneo a la altura del foramen anterior del canal preorbital sobre el músculo precraneal, y corre posteriormente a lo largo del margen interno del protoptergio pectoral insertándose en su margen interno a la altura de donde termina el globo ocular.

Asociados con el cartílago hiomandibular hay dos músculos. El músculo elevador espiracular (es) se origina justo debajo del origen del elevador hiomandibular, corre anterolateralmente, y se inserta en la punta distal del cartílago hiomandibular. El músculo elevador hiomandibular (eh) se origina de la pared lateral del neurocráneo, en la región ótica y corre anterolateralmente hasta insertarse en la superficie dorsal del cartílago hiomandibular.

Hacia la parte posterior del neurocráneo, sobre el eje del organismo está el paquete muscular longitudinal dorsal (pld). Es un músculo corto que se origina en la región ótica del neurocráneo, en la parte posterior a los forámenes linfáticos y corre caudalmente a un lado de la sinarcualia, insertándose en la cara anterodorsal del escapulacoracoides. Por debajo de este músculo pasa el músculo neurocraneosinarcualia, que se origina en la cara anteroventral del escapulacoracoides y corre anterolateralmente a un lado de la sinarcualia insertándose en la parte posterior del neurocráneo. El músculo cucularis (cc), se origina en la cara anterodorsal del cartílago escapulacoracoides y corre medialmente, insertándose sobre la parte posterior del paquete longitudinal dorsal. Hacia la parte lateral están los músculos constrictores. Anteriormente está el músculo constrictor hioideo dorsal (chd), que se origina sobre el constrictor dorsal 1 y corre anteroventralmente, hasta insertarse en un septo que se encuentra entre este y el constrictor hioideo ventral. Caudalmente hay cinco pares de músculos: los constrictores dorsales 1-5; las membranas que hay entre ellos proporcionan tanto el origen como la superficie de inserción de cada músculo, corren anteriormente desde su origen.

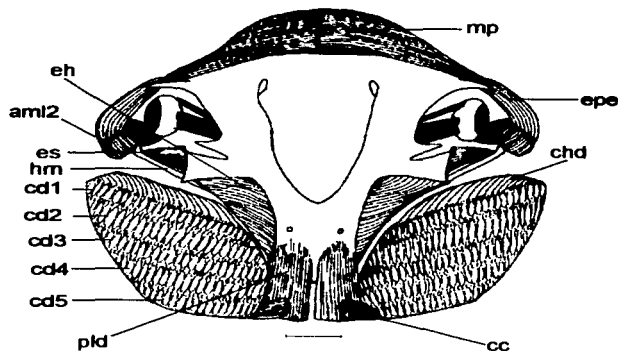


FIGURA 58. Musculatura dorsal de *Gymnura micrura*. cc, cucularis; cd1-cd5, constrictores dorsales 1-5; chd, constrictor hioideo dorsal; eh, elevador hiomandibular; es, elevador espiracular; hm, cartilago hiomandibular; mp, músculos precraneales; n, neurocráneo; pld, paquete longitudinal dorsal; s, sinarcualia. Escala = 10 mm.

### ***Gymnura marmorata***

Hacia la región anterior hay un par de músculos precraneales (mp), cada uno se origina en la línea media en donde se fusiona con su antimero. Corre posterolateralmente insertándose en la esquina del neurocráneo abajo del proceso preorbital, en las cápsulas nasales (Fig. 59). Caudal a este músculo está el músculo etmoideo paraetomidial (epe), que se origina en la parte anterior del neurocráneo a la altura del foramen anterior del canal preorbital sobre el músculo precraneal, y corre posteriormente a lo largo del margen interno del protopterigio pectoral insertándose en su margen interno a la altura de donde termina el globo ocular.

Asociados con el cartilago hiomandibular hay dos músculos, el músculo elevador espiracular (es) que se origina justo debajo del origen del elevador hiomandibular, corre anterolateralmente, y se inserta en la punta distal del cartilago hiomandibular. El músculo elevador hiomandibular (eh) se origina de la pared lateral del neurocráneo, en la región ótica y corre anterolateralmente hasta insertarse en la superficie dorsal del cartilago hiomandibular.

Por debajo de este músculo pasa el músculo neurocraneosinarcualia, que se origina en la cara anteroventral del escapulacoracoides y corre anterolateralmente, a un lado de la sinarcualia insertándose en la parte posterior del neurocráneo. El músculo cucularis (cc), se origina en la cara anterodorsal del cartilago

escapulacoracoides y corre medialmente, insertándose sobre la parte posterior del paquete longitudinal dorsal.

Hacia la parte lateral están los músculos constrictores. Anteriormente está el músculo constrictor hioideo dorsal (chd), que se origina sobre el constrictor dorsal 1 y corre anteroventralmente, hasta insertarse en un septo que se encuentra entre este y el constrictor hioideo ventral. Caudalmente hay cinco pares de músculos: los constrictores dorsales 1-5; las membranas que hay entre ellos proporcionan tanto el origen como la superficie de inserción de cada músculo, corren anteriormente desde su origen.

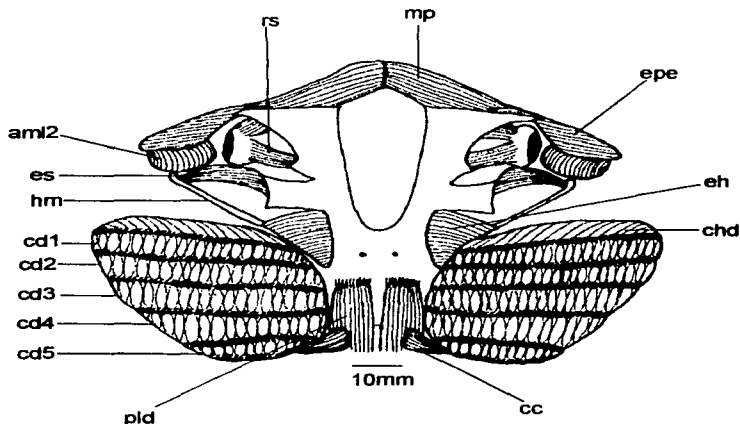


FIGURA 59. Musculatura dorsal de *Gymnura marmorata*. Abreviaciones en la figura 58. Escala = 10 mm.

### ***Myliobatis californica***

No tiene músculos precraneales. El músculo etmoideo paraetomidial (epe), se origina en la parte anterior del neurocráneo abajo del proceso preorbital y corre posterolateralmente hasta insertarse en el protopterigio (Fig. 60).

Asociado con el cartilago hioide hay dos músculos, el músculo elevador hioide (eh), se origina de la pared lateral del neurocráneo, en la región ótica y corre lateralmente hasta insertarse en el cartilago hioide. Unas fibras se unen mediante un tendón con otras fibras musculares, lo que indica que

este músculo es digástrico. El músculo elevador espiracular se origina justo debajo del origen del elevador hiomandibular, corre anterolateralmente y se inserta en la punta distal del cartilago hiomandibular. Este músculo se encuentra por debajo de los procesos postorbitales.

Hacia la parte posterior del neurocráneo, sobre el eje del organismo está el paquete muscular longitudinal dorsal (pld). Es un músculo par, que en su parte anterior es relativamente grueso. Se origina en la cara anterodorsal de la cintura escapular, corre paralelamente a la sinarcualia y se inserta en la parte media de la región ótica a la altura de los forámenes perilinfáticos. El músculo cucularis (cc), se origina en la parte posterior del paquete longitudinal dorsal y corre lateralmente insertándose en la cara anterodorsal del cartilago escapulacoracoides.

Hacia la parte lateral están los músculos constrictores. Anteriormente está el músculo constrictor hioideo dorsal (chd), que se origina sobre el constrictor dorsal 1 y corre anteroventralmente, hasta insertarse en un septo que se encuentra entre este y el constrictor hioideo ventral. Caudalmente están los músculos constrictores dorsales, los cuales se han fusionado, formando un paquete muscular único. Sus fibras musculares corren verticalmente.

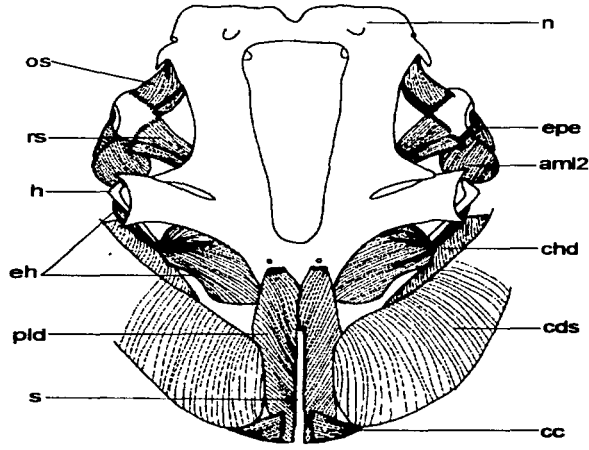


FIGURA 60. Musculatura dorsal de *Myliobatis californica*. aml2, aductor mandibular lateral 2; cds, constrictores dorsales superficiales; os, oblicuo superior; rs, recto superior. Abreviaciones en la figura 58. Escala = 10 mm.

### ***Myliobatis longirostris***

No tiene músculos precraneales. El músculo etmoideo paraetomidal (epe) se origina en la parte anterior del neurocráneo abajo del proceso preorbital y corre posterolateralmente hasta insertarse en el protopterigio. El músculo pasa por debajo del globo ocular (Fig. 61).

Asociado con el cartílago hiomandibular hay dos músculos, el músculo elevador hiomandibular (eh), se origina de la pared lateral del neurocráneo en la región ótica y sus fibras corren lateralmente hasta insertarse en el cartílago hiomandibular. En su parte distal se adelgaza considerablemente y se inserta en la punta dorsal del cartílago hiomandibular. El músculo elevador espiracular se origina justo debajo del origen del elevador hiomandibular, corre anterolateralmente y se inserta en la punta distal del cartílago hiomandibular. Este músculo se encuentra por debajo de los procesos postorbitales.

Hacia la parte posterior del neurocráneo, sobre el eje medio del organismo, está el paquete muscular longitudinal dorsal (pld). Es un músculo par, que en su parte anterior es relativamente grueso. Se origina en la cara anterodorsal de la cintura escapular, corre paralelamente a la sinarcualia y se inserta en la parte media de la región ótica, a la altura de los forámenes perilinfáticos. El músculo cucularis (cc), se origina en la parte posterior del paquete longitudinal dorsal, corre lateralmente y se prolonga por debajo de los músculos constrictores dorsales superficiales, hasta insertarse en la cara anterodorsal del cartílago escapulacoracoides.

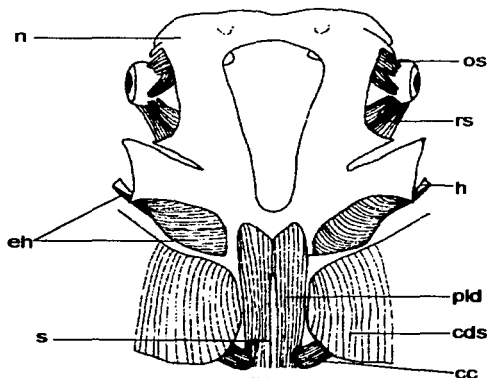


FIGURA 61. Musculatura dorsal de *Myliobatis longirostris*. Abreviaciones en las figuras 58 y 60. Escala = 10 mm.



Hacia la parte lateral están los músculos constrictores. Anteriormente está el músculo constrictor hioideo dorsal (chd), que se origina sobre el constrictor dorsal 1 y corre anteroventralmente, hasta insertarse en un septo que se encuentra entre este y el constrictor hioideo ventral. Caudalmente están los músculos constrictores dorsales superficiales, los cuales se han fusionado, formando un paquete muscular único. Sus fibras musculares corren verticalmente.

### ***Aetobatus narinari***

No tiene músculos precraneales. El músculo etmoideo paraetomidial (epe), se origina en la parte anterior del neurocráneo justo abajo del proceso anterior y corre posteriormente insertándose en el protopterigio (Fig. 62).

Asociado con el cartílago hiomandibular hay dos músculos. El músculo elevador hiomandibular (eh), que se origina de la pared lateral del neurocráneo en la región ótica con fibras que corren lateralmente hasta insertarse en la superficie dorsal del cartílago hiomandibular. El músculo elevador espiracular se origina justo debajo del origen del elevador hiomandibular, corre anterolateralmente y se inserta en la punta distal del cartílago hiomandibular.

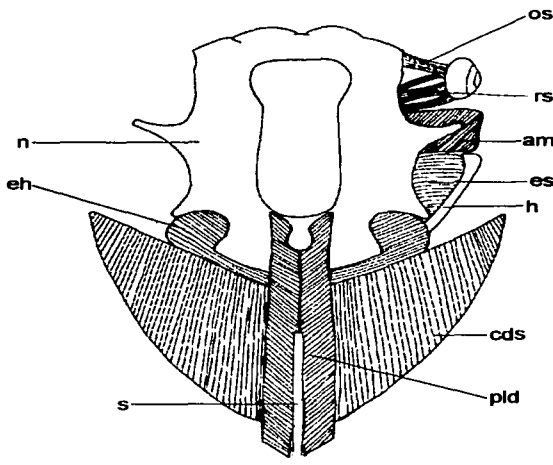


FIGURA 62. Musculatura dorsal de *Aetobatus narinari*. am, aductor mandibular. Abreviaciones en las figuras 58 y 60. Escala = 10 mm.

Hacia la parte posterior del neurocráneo, sobre el eje medio del organismo está el paquete muscular longitudinal dorsal (pld). Es un músculo par que se origina en la cara anterodorsal de la cintura escapular, corre paralelamente a la sinarcualia y se inserta en la parte posterior de la región ótica, justo donde termina la fontanela. No se observó el músculo cucularis.

Hacia la parte lateral están los músculos constrictores. Anteriormente está el músculo constrictor hioideo dorsal (chd), que se origina sobre el constrictor dorsal 1 y corre anteroventralmente hasta insertarse en un septo que se encuentra entre este y el constrictor hioideo ventral. Caudalmente están los músculos constrictores dorsales superficiales, los cuales se han fusionado formando un paquete muscular único. Sus fibras musculares corren verticalmente.

### ***Rhinoptera steindachneri***

Carece de músculos precraneales. El músculo etmoideo paraetomidial (epe) se origina en la parte anterior del neurocráneo justo abajo del proceso anterior y corre posteriormente insertándose en el protopterigio (Fig. 63).

Asociado con el cartilago hiomandibular está el músculo elevador hiomandibular (eh), se origina de la pared lateral del neurocráneo, justo posterior a la base postorbital y corre anterolateralmente a lo largo de la superficie dorsal del cartilago hiomandibular, antes de insertarse en la superficie dorsal de este cartilago.

Hacia la parte posterior del neurocráneo, sobre el eje medio del organismo, está el paquete muscular longitudinal dorsal (pld). Este músculo se ha dividido en dos paquetes: el paquete anterior que sale de la parte anterior de la sinarcualia y se inserta en el neurocráneo a la altura de la región orbital; y el paquete posterior que se origina en la cara anterodorsal de la cintura escapular y corre anteriormente insertándose en la parte posterior del neurocráneo. A la altura de donde empieza la sinarcualia es donde se hacen evidentes los dos paquetes, sin embargo, en la parte ventral de esa zona es difícil de separarlos. El músculo cucularis, se origina en la cara anterodorsal de la cintura pectoral, corre medialmente y se inserta en el paquete longitudinal dorsal.

Hacia la parte lateral están los músculos constrictores. Anteriormente está el músculo constrictor hioideo dorsal (chd), que se origina sobre el constrictor dorsal 1 y corre anteroventralmente, hasta insertarse en un septo que se encuentra entre este y el constrictor hioideo ventral. Caudalmente, en vista dorsal sólo se observa el primer constrictor, ya que los constrictores 2-5 están cubiertos por los músculos de las aletas pectorales; al retirarse estos músculos se observan cinco pares de constrictores; las membranas que hay entre estos músculos proporcionan tanto el origen como la superficie de inserción de cada músculo corriendo anteriormente desde su origen.

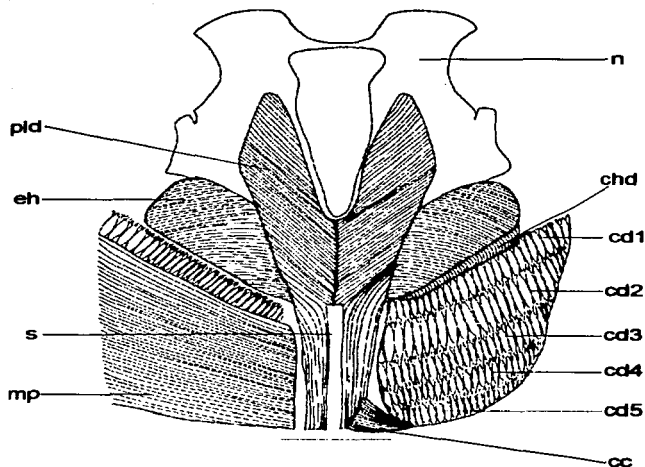


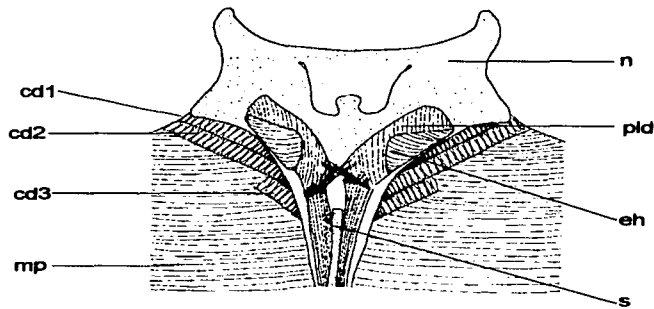
FIGURA 63. Musculatura dorsal de *Rhinoptera steindachneri*. En el lado derecha se han retirado los músculos pectorales (mp) para observar a los constrictores dorsales. Abreviaciones en la figura 58. Escala = 10 mm.

### ***Mobula thurstoni***

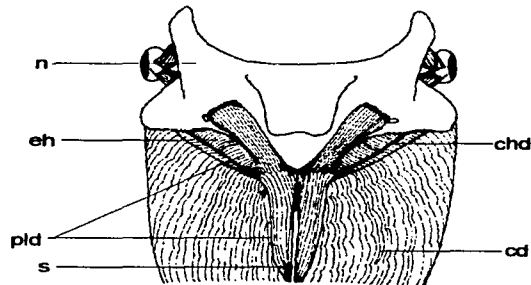
Sin músculos precraneales. El músculo etmoideo paraetomidial (epe) se origina en la parte anterior del neurocráneo justo abajo del proceso anterior y corre posteriormente insertándose en el protoptergio (Fig. 64a).

Asociado con el cartílago hiomandibular está el músculo elevador hiomandibular (eh), que se origina en el paquete muscular longitudinal y corre a lo largo del cartílago hiomandibular insertándose en la superficie dorsal de este cartílago.

Hacia la parte posterior del neurocráneo, sobre el eje medio del organismo está el paquete muscular longitudinal dorsal (pld), aparentemente este músculo se ha dividido en dos músculos. El músculo anterior se inserta en la parte media del neurocráneo (en la parte posterior de la región orbital) a la altura de donde empieza la proyección central de la fontanela, corre posteriormente hasta donde empieza el segundo arco branquial justo donde empieza la sinarcualia. El otro músculo se inserta de manera cruzada sobre el primer músculo a la altura de donde termina el neurocráneo y se prolonga hasta donde empieza la cintura escapular. No se observó el músculo cucularis.



(a)



(b)

FIGURA 64. Musculatura dorsal. a) *Mobula thurstoni*, b) *Mobula munkiana*. Abreviaciones en las figuras 58 y 63. Escala = 10 mm.

Hacia la parte lateral están los músculos constrictores. Anteriormente está el músculo constrictor hioideo dorsal (chd) que se origina sobre el constrictor dorsal 1 y corre anteroventralmente, hasta insertarse en un septo que se encuentra entre este y el constrictor hioideo ventral. Caudalmente, en vista dorsal solo se observa el primer constrictor, ya que los otros cuatro constrictores (2-5) están cubiertos por los músculos de las aletas pectorales. Al retirarse estos músculos se observan cinco pares de constrictores. Las membranas que hay entre estos músculos proporcionan tanto el origen como la superficie de inserción de cada músculo, corren anteriormente desde su origen.

### ***Mobula munkiana***

Sin músculos precraneales. El músculo etmoideo paraetomidial (epe), se origina en la parte anterior del neurocráneo justo abajo del proceso anterior y corre posteriormente insertándose en el protoptergio (Fig. 63b).

Asociado con el cartílago hiomandibular está el músculo elevador hiomandibular (eh), se origina en el margen lateral del paquete muscular longitudinal y corre a lo largo del cartílago hiomandibular insertándose en la superficie dorsal de este cartílago.

Hacia la parte posterior del neurocráneo, sobre el eje medio del organismo está el paquete muscular longitudinal dorsal (pld). Aparentemente, este músculo se ha dividido en dos músculos. El músculo anterior se inserta en la parte media del neurocráneo (en la parte posterior de la región orbital) a la altura de la parte media de la fontanela, corre posteriormente hasta donde empieza el segundo arco branquial justo donde empieza la sinarcualia. El otro músculo se inserta en el primer músculo a la altura de donde termina el neurocráneo y se prolonga hasta donde empieza la cintura escapular.

Hacia la parte lateral están los músculos constrictores. Anteriormente está el músculo constrictor hioideo dorsal (chd), que se origina sobre el constrictor dorsal 1 y corre anteroventralmente, hasta insertarse en un septo que se encuentra entre este y el constrictor hioideo ventral. Caudalmente, en vista dorsal solo se observa el primer constrictor, ya que los otros constrictores (2-5) están cubiertos por los músculos de las aletas pectorales; al retirarse estos músculos se observan cinco pares de constrictores; las membranas que hay entre estos músculos proporcionan tanto el origen como la superficie de inserción de cada músculo, corren anteriormente desde su origen.

### ***Mobula tarapacana***

No tiene músculos precraneales. El músculo etmoideo paraetomidial (epe), se origina en la parte anterior del neurocráneo justo abajo del proceso anterior y corre posteriormente insertándose en el protopterigio. Asociado con el cartílago hiomandibular está el músculo elevador hiomandibular (eh), se origina en el margen lateral del paquete muscular longitudinal y corre a lo largo del cartílago hiomandibular insertándose en la superficie dorsal de este cartílago (Fig. 65).

Hacia la parte posterior del neurocráneo, sobre el eje medio del organismo está el paquete muscular longitudinal dorsal (pld), aparentemente este músculo se ha dividido en dos músculos. El músculo anterior se inserta en la parte media del neurocráneo (en la parte posterior de la región orbital) a la altura de la parte media de la fontanela; corre posteriormente hasta donde empieza el segundo arco branquial, justo a la altura de la sinarcualia. El otro músculo se inserta en el primer músculo a la altura de donde termina el neurocráneo y se prolonga hasta donde empieza la cintura escapular.

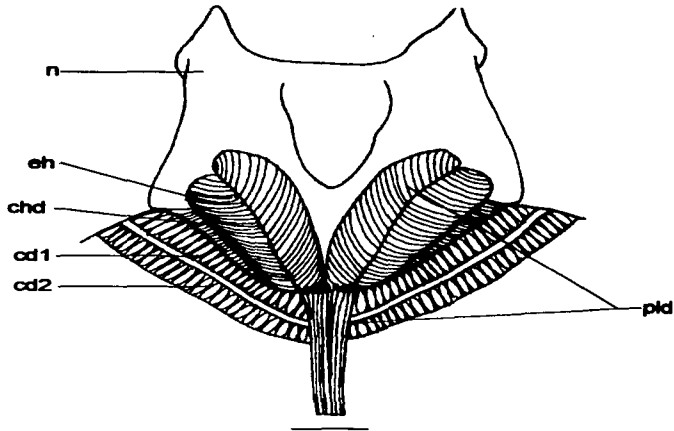


FIGURA 65. Musculatura dorsal de *Mobula tarapacana*. Abreviaciones en la figura 58. Escala = 100 mm.

Hacia la parte lateral están los músculos constrictores. Anteriormente está el músculo constrictor hioideo dorsal (chd), que se origina sobre el constrictor dorsal 1 y corre anteroventralmente, hasta insertarse en un septo que se encuentra entre este y el constrictor hioideo ventral. Caudalmente, en vista dorsal solo se observa el primer constrictor, ya que los otros constrictores (2-5) están cubiertos por los músculos de las aletas pectorales; al retirarse estos músculos se observan cinco pares de constrictores; las membranas que hay entre estos músculos proporcionan tanto el origen como la superficie de inserción de cada músculo, corren anteriormente desde su origen.

### Músculos craneales ventrales

#### *Gymnura micrura*

En la parte anterolateral, hacia la parte caudal de los nostrilios, está el músculo depresor rostral (dr). Este es un músculo grueso que está dividido en dos paquetes que se originan en la línea media, en donde se une con su antímero. La porción anteromedial es más delgada y sus fibras se orientan horizontalmente y se insertan directamente en el protoptergio (Fig. 66a). Hacia la región media se observa el músculo aductor mandibular medial (amm), este es un músculo digástrico par que Wilga y Motta (1998) describieron como cuadratomandibular medial. Este músculo es pequeño, se origina de la parte media del cartilago de Meckel se inserta en la región lateral de este cartilago.

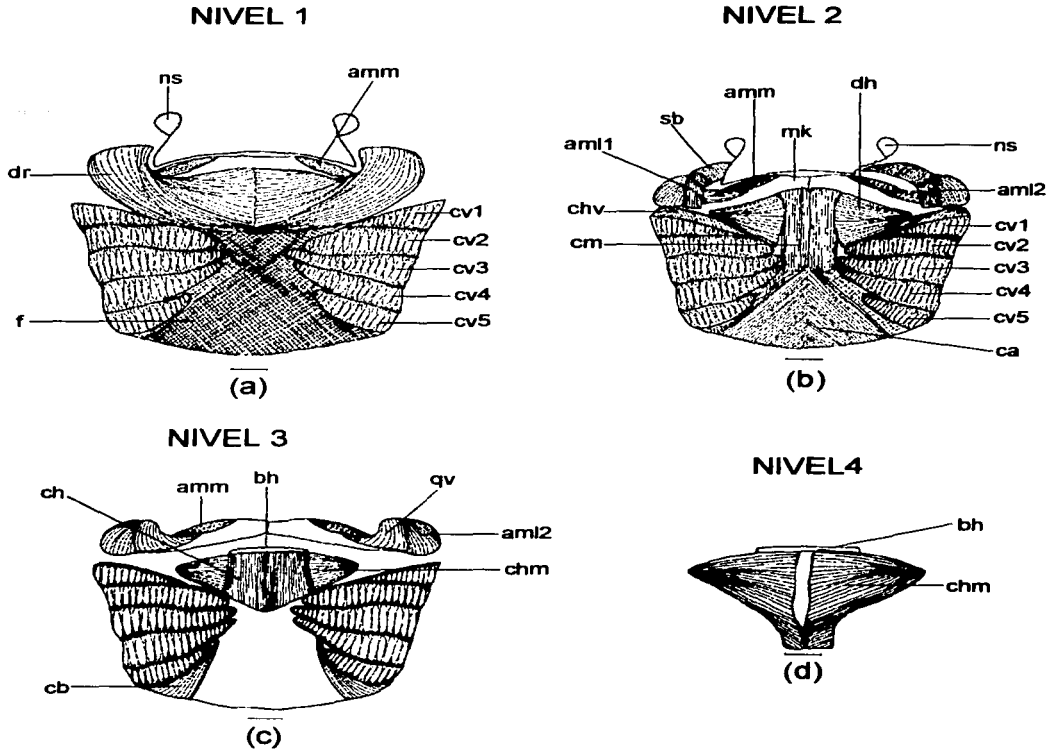


FIGURA 66. Músculos ventrales. *Gymnura micrura*, a) nivel 1, b) nivel 2, c) nivel 3, d) nivel 4. aml1, aductor mandibular lateral 1; aml2, aductor mandibular lateral 2; amm, aductor mandibular medial; bh, basihial; ca, coracohioid; ch, coracohioid; chm, coracohioidmandibular; cm, coracohioidmandibular; chv, constrictor hioideo ventral; cv1-cv5, constrictores ventrales superficiales 1-5; dh, depresor hiomandibular; dr, depresor rostral; f, fascia; mk, cartílago de Meckel; ns, nostrilio; sb, suborbital. Escala = 10 mm.

Hacia la parte posterolateral se observan los músculos constrictores. Los músculos constrictores ventrales superficiales (cv 1-5) son cinco pares (Fig. 66a). Las membranas que hay entre ellos proporcionan tanto el origen como la superficie de inserción de cada músculo corriendo anteriormente desde su origen. Hacia la parte anterior de estos músculos está el músculo constrictor hioideo ventral, que se origina en el septo interbranquial 1, corre dorsalmente, formando la pared anterior de la región branquial y se inserta en la membrana que lo separa del constrictor hioideo dorsal. Hacia la región media se observa una fascia (f).

Al retirar el músculo depresor rostral y la fascia se observan seis músculos (Fig. 66b). Anteriormente está el músculo suborbital (sb), que se origina en la parte dorsal del cartílago palatoc cuadrado y corre posteroventralmente sobre este cartílago hasta insertarse mediante un pequeño tendón sobre el músculo aductor mandibular lateral 1. Hacia los lados están los músculos aductor mandibular lateral 1 y 2. El músculo aductor mandibular lateral 1 (aml1) es un músculo par que se origina en el lado dorsal del cartílago palatoc cuadrado y corre posteriormente hasta insertarse en el cartílago de Meckel. Este músculo corresponde al cuadratomandibular anterior descrito por Wilga y Motta (1998). El músculo aductor mandibular lateral 2 (aml2) es un músculo par que se origina en el lado dorsal del cartílago palatoc cuadrado y corre posteriormente hasta insertarse en la parte ventral del cartílago de Meckel. Este músculo corresponde al cuadratomandibular medial descrito por Wilga y Motta (1998).

Hacia la región media, a la altura de los primeros constrictores ventrales se encuentra el músculo coracomandibular (cm), que es un músculo par que se origina en la superficie ventral del cartílago de Meckel y corre posteriormente insertándose en donde termina el músculo coracoarcual. A ambos lados de este, está el músculo depresor hiomandibular (dh), que se origina en la parte media de la membrana que cubre el músculo coracomandibular abarcando dos terceras partes de este músculo; corre lateralmente hasta insertarse en el borde ventral del cartílago hiomandibular. El sexto músculo, se ubica caudalmente al coracomandibular, es el músculo coracoarcual (ca), que se origina en la cara anteroventral del escapulacoracoides, se dirige anteriormente y se inserta en una fuerte fascia que está sobre el músculo coracomandibular a la altura del constrictor ventral 4.

Al retirar los músculos suborbital y el aductor mandibular 1 se observa el músculo cuadratomandibular ventral (cv). Este músculo se origina en la región superior del cartílago palatoc cuadrado y corre posteriormente hasta insertarse en el margen ventral del cartílago de Meckel (Fig. 66c). Este músculo cubre, junto con los músculos aductor mandibular 1 y 2, la articulación mandibular.

Al retirar el músculo coracomandibular, se observa el músculo coracohioideo (ch), el cual se origina en una membrana a la altura del constrictor ventral 3 y corre anteriormente insertándose en la superficie ventral del cartílago basihial. Este músculo se une con su antímero a todo lo largo. Por debajo del músculo coracoarcual, está el músculo coracobranquial, este es un músculo par que se extiende a los lados de la membrana pericárdica (Fig. 66c). Se origina en la superficie anteroventral del cartílago escapulacoracoides y corre anteriormente.

Por debajo del músculo coracohioideo está el músculo coracohiomandibular, que se origina en la línea media; unas fibras se originan a la altura del constrictor ventral 4 y otras justo abajo del primer cartílago hipobranquial, corre anterolateralmente y se inserta mediante un tendón en el borde posterior del



cartilago de Meckel. Este músculo solamente se une con su antímero en la parte posterior (Fig. 66d).

### ***Gymnura marmorata***

En la parte anterolateral, hacia la parte caudal de los nostrilios, está el músculo depresor rostral (dr). Este, es un músculo grueso, que está dividido en dos paquetes que se originan en la línea media, en donde se unen con su antímero. La porción anteromedial es más delgada y sus fibras se orientan horizontalmente y se insertan directamente en el proptoterigio (Fig. 67a). Hacia la región media se observa el músculo aductor mandibular medial (amm), este es un músculo digástrico pareado, que Wilga y Motta (1998) describieron como cuadratomandibular medial. Este músculo es pequeño, se origina de la parte media del cartilago de Meckel insertándose en la región lateral de este cartilago.

Hacia la parte posterolateral se observan los músculos constrictores. Los músculos constrictores ventrales superficiales (cv 1-5) son cinco pares (Fig. 67a). Las membranas que hay entre ellos proporcionan tanto el origen como la superficie de inserción de cada músculo corriendo anteriormente desde su origen. Hacia la parte anterior de estos músculos está el músculo constrictor hioideo ventral, que se origina en el septo interbranquial 1, corre dorsalmente, formando la pared anterior de la región branquial y se inserta en la membrana que lo separa del constrictor hioideo dorsal. Hacia la región media se observa una fascia (f).

Al retirar el músculo depresor rostral y la fascia se observan seis músculos (Fig. 67b). Anteriormente está el músculo suborbital (sb), que se origina en la parte dorsal del cartilago palatoc cuadrado y corre posteroventralmente sobre este cartilago hasta insertarse mediante un pequeño tendón sobre el músculo aductor mandibular lateral 1. Hacia los lados están los músculos aductor mandibular lateral 1 y 2. El músculo aductor mandibular lateral 1 (aml1) es un músculo par que se origina en el lado dorsal del cartilago palatoc cuadrado y corre posteriormente hasta insertarse en el cartilago de Meckel. El músculo aductor mandibular lateral 2 (aml2) es un músculo par que se origina en el lado dorsal del cartilago palatoc cuadrado y corre posteriormente hasta insertarse en la parte ventral del cartilago de Meckel.

Hacia la región media, a la altura de los primeros constrictores ventrales se encuentra el músculo coracomandibular (cm), que es un músculo par que se origina en la superficie ventral del cartilago de Meckel y corre posteriormente insertándose en donde termina el músculo coracoarcual. A ambos lados de este músculo, está el músculo depresor hiomandibular (dh), que se origina en la parte media de la membrana que cubre el músculo coracomandibular abarcando una tercera parte de este músculo, y corre lateralmente insertándose en el borde ventral del cartilago hiomandibular.

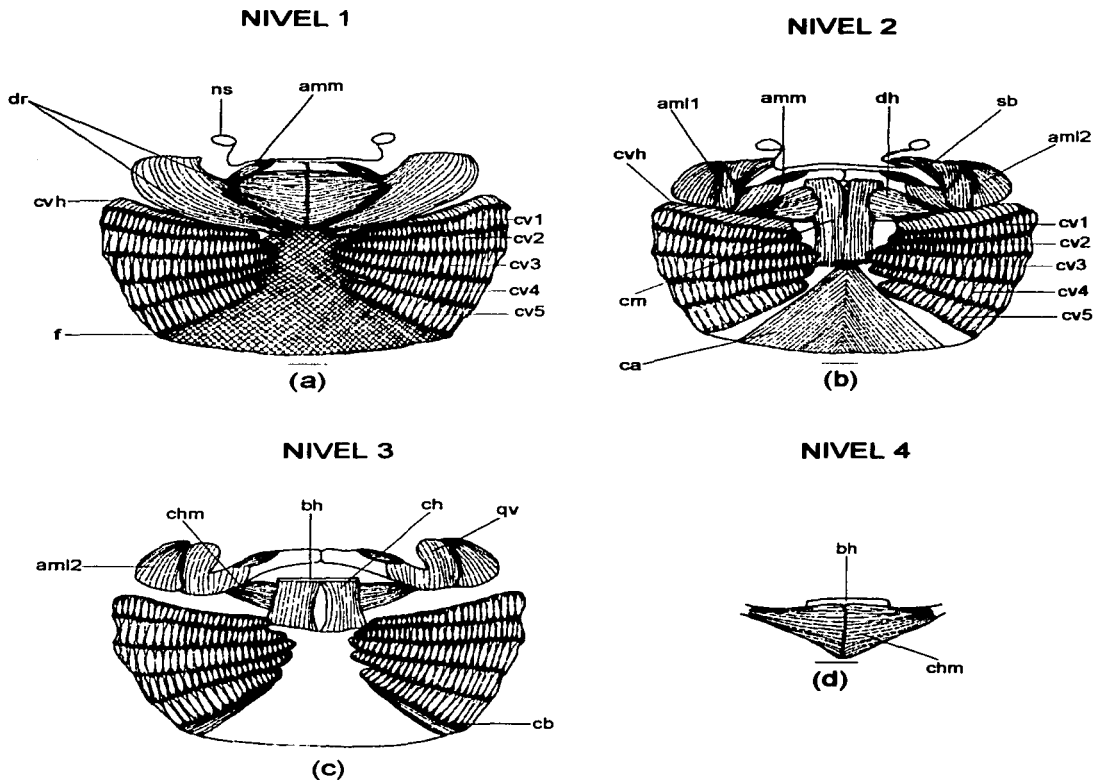


FIGURA 67. Músculos ventrales. *Gymnura marmorata*, a) nivel 1, b) nivel 2, c) nivel 3, d) nivel 4. Abreviaciones en la figura 66. Escala = 10 mm.

El sexto músculo, se ubica caudalmente al coracomandibular, es el músculo coracoarcual (ca), que se origina en la cara anteroventral del escapulacoracoides, y se inserta en una fuerte fascia que está sobre el músculo coracomandibular a la altura del constrictor ventral 4.

Al retirar los músculos suborbital y el aductor mandibular 1 se observa el músculo cuadratomandibular ventral (cv). Este músculo se origina en la región superior del cartilago palatoc cuadrado y corre posteriormente hasta insertarse en el margen ventral del cartilago de Meckel (Fig. 67c). Este músculo cubre, junto con los músculos aductor mandibular 1 y 2, la articulación mandibular.

Al retirar el músculo coracomandibular, se observa el músculo coracohioideo (ch), el cual se origina en una membrana a la altura del constrictor ventral 3 y corre anteriormente insertándose en la superficie ventral del cartilago basihial. Este músculo se une con su antímero solamente en sus extremos. Por debajo del músculo coracoarcual, está el músculo coracobranquial, este es un músculo pareado que se extiende a los lados de la membrana pericárdica (Fig. 67c). Se origina en la superficie anteroventral del cartilago escapulacoracoides y corre anteriormente.

Por debajo del músculo coracohioideo está el músculo coracohiomandibular, que se origina en la línea media en donde se une con su antímero, corre anterolateralmente y se inserta mediante un tendón en el borde posterior del cartilago de Meckel (Fig. 67d).

### ***Myliobatis californica***

En la parte anterolateral, hacia la parte caudal de los nostrilios, está el músculo depresor rostral (dr). Este, es un músculo grueso, par, que se origina en la fascia que está en la región media, corre anterolateralmente, se vuelve aponeurótico insertándose unas fibras en la cápsula nasal y otras en el protopterigio (Fig. 68a). Hacia la región media se observa el músculo aductor mandibular medial (amm), este es un músculo digástrico par, es pequeño y se origina en la parte media del cartilago de Meckel, corre lateralmente hasta insertarse en la parte lateral de este cartilago.

Hacia la parte posterolateral se observan los músculos constrictores. Los músculos constrictores ventrales superficiales (cv 1-5) están fusionados formando un paquete, el cual se origina en el cartilago escapulacoracoides, corre anterolateralmente y paralelo al músculo depresor rostral. Se inserta mediante una aponeurosis en el protopterigio a un lado de la inserción del depresor rostral (Fig. 68a). Hacia la parte anterior de estos músculos, está el músculo constrictor hioideo ventral, que se origina en el septo interbranquial 1, corre dorsalmente, formando la pared anterior de la región branquial y se inserta en la membrana que lo separa del constrictor hioideo dorsal. Hacia la región media no se observa una fascia (f), por lo que es visible el músculo coracoarcual (ca). Este músculo se origina en la cara anteroventral del escapulacoracoides, se dirige anteriormente y se inserta en una fascia localizada en seguida del músculo aductor mandibular, a la altura de la cuarta hendidura branquial.

Al retirar los músculos depresor rostral y coracoarcual se observan cinco pares de músculos (Fig. 68b). Anteriormente está el músculo suborbital (sb), que se origina en la parte dorsal del cartilago palatoc cuadrado y corre posteriormente insertándose por medio de un tendón sobre el músculo aductor mandibular lateral 1. Hacia los lados están los músculos aductor mandibular lateral 1 y 2. El músculo aductor mandibular lateral 1 (aml1) se origina en el lado dorsal del cartilago

palatoc cuadrado y se extiende posteromedialmente en donde se une con su antímero en la región media. Corre por debajo del músculo coracomandibular. Aparentemente está formado por dos paquetes musculares. El músculo aductor mandibular lateral 2 (aml2) se origina en la parte dorsal del cartílago palatoc cuadrado y se extiende posteriormedialmente.

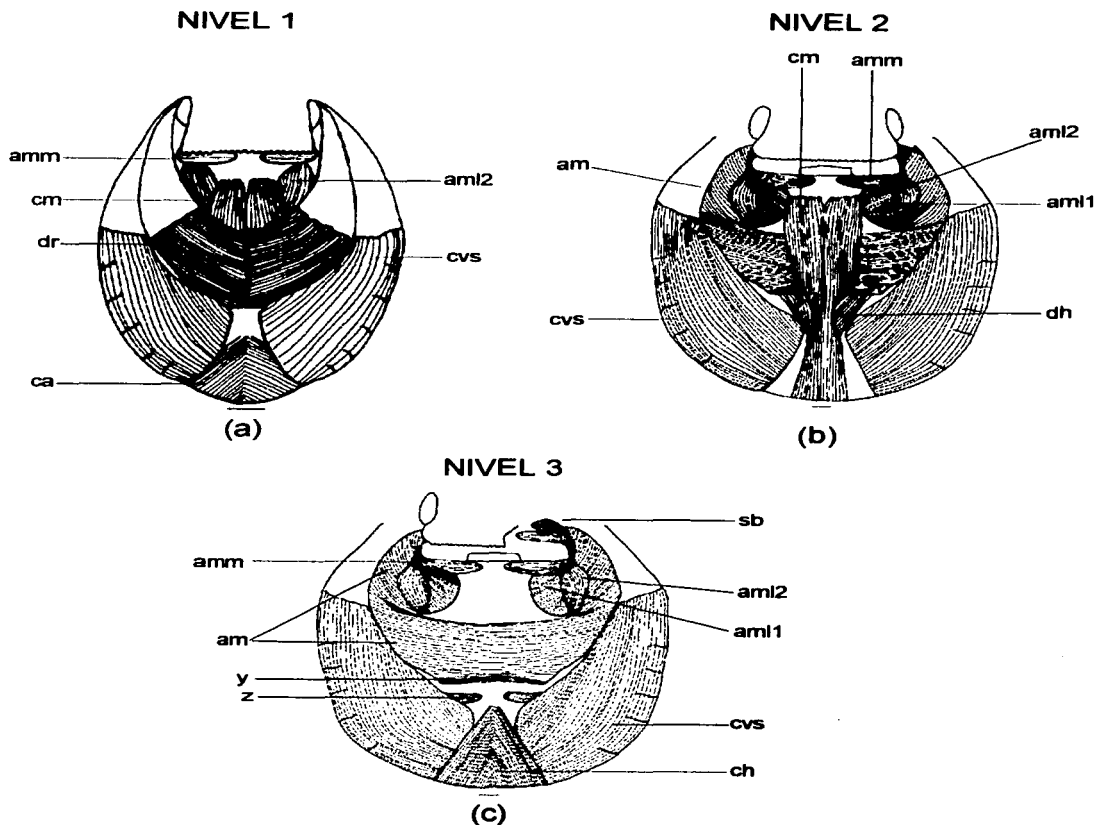


FIGURA 68. Músculos ventrales. *Myliobatis californica*, a) nivel 1, b) nivel 2, c) nivel 3. am, aductor mandibular; cvs, constrictores ventrales superficiales; y, músculo "Y"; z, Músculo "Z". Abreviaciones en la figura 66. Escala = 10 mm.

Caudal al músculo aductor mandibular se observa el músculo "Y" (Fig. 68c), nombrado así por Miyake *et al.*, (1992); es un músculo pequeño que se extiende transversalmente sobre el área de los arcos branquiales ventrales, se localiza caudal al músculo aductor mandibular y entre el septo interbranquial derecho y el septo interbranquial izquierdo se prolonga anterodorsalmente por debajo del aductor mandibular hasta el borde posterior del cartilago de Meckel. Caudal a este músculo se observa el músculo "Z" que es pequeño y se localiza en el septo interbranquial.

### ***Myliobatis longirostris***

En la parte anterolateral, hacia la región caudal de los nostrilios, está el músculo depresor rostral (dr). Este es un músculo pareado grueso, que se origina en una fuerte fascia que cubre al músculo coracomandibular y corre anterolateralmente, insertándose a través de una aponeurosis en la cápsula nasal. El músculo solo llega a la altura en donde empieza el aductor mandibular (Fig. 69a). Hacia la región media se observa el músculo aductor mandibular medial (amm), que es un músculo digástrico que se origina en la parte media del cartilago de Meckel y corre lateralmente rodeando a la boca, formando la comisura y se continua anteromedialmente insertándose en el cartilago palatoc cuadrado. La región que se encuentra sobre el cartilago de Meckel es gruesa y angosta, en tanto que la parte que cubre al palatoc cuadrado es ancha y delgada.

En la parte posterolateral se observan los músculos constrictores ventrales superficiales (cv 1-5) que están fusionados formando un paquete el cual se origina en el cartilago escapulacoracoides. Corre anterolateralmente paralelo al músculo depresor rostral y se inserta mediante una aponeurosis en el protopterigio a un lado de la inserción del depresor rostral (Fig. 69a). Hacia la parte anterior de estos músculos está el músculo constrictor hioideo ventral que se origina en el septo interbranquial 1; corre dorsalmente, formando la pared anterior de la región branquial y se inserta en la membrana que lo separa del constrictor hioideo dorsal. Hacia la región media no se observa una fascia (f), por lo que es visible el músculo coracoarcual (ca). El músculo coracoarcual se origina en la cara anteroventral del escapulacoracoides, se dirige anteriormente y se inserta en la membrana a la altura del origen del transverso superficial.

Al retirar los músculos depresor rostral y coracoarcual se observan cinco pares de músculos (Fig. 69b). Anteriormente está el músculo suborbital (sb) que es un músculo grueso que se origina en la parte anterodorsal del cartilago palatoc cuadrado y corre posteriormente insertándose mediante un tendón grueso en la parte lateral del músculo aductor mandibular lateral 1. Hacia los lados están los músculos aductor mandibular lateral 1 y 2. El músculo aductor mandibular lateral 1 (aml1) se origina en el lado dorsal del cartilago palatoc cuadrado y corre posteriormente hasta insertarse en el cartilago de Meckel.

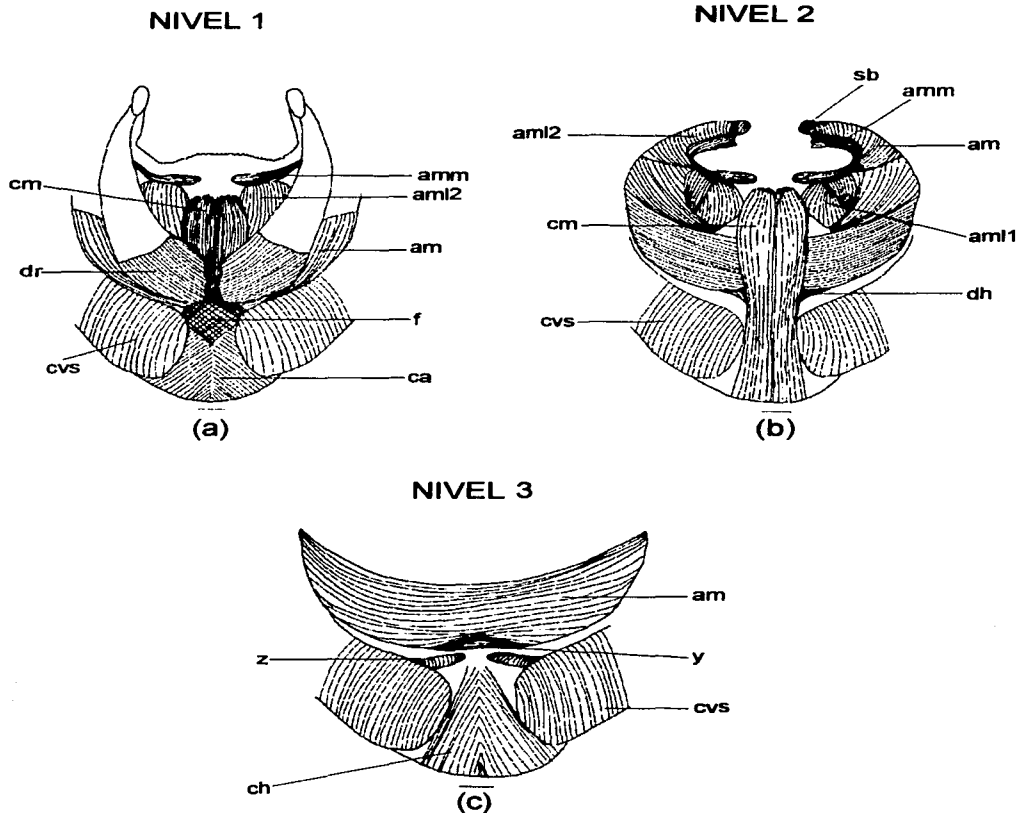


FIGURA 69. Músculos ventrales. *Myliobatis longirostris*, a) nivel 1, b) nivel 2, c) nivel 3. Abreviaciones en las figuras 66 y 68. Escala = 10 mm.

El músculo aductor mandibular lateral 2 (aml2) se origina en la parte dorsal del cartilago palatoc cuadrado y corre posteriormente hasta insertarse en la parte ventral del cartilago de Meckel.

En la región media, está el músculo coracomandibular (cm), que es un músculo largo que se origina en la cara anteroventral del cartilago escapulacoracoides, se dirige anteriormente y se inserta directamente en la mandíbula. A ambos lados de este hay un músculo más, el músculo aductor mandibular (am), que se origina en la parte dorsal del cartilago palatoc cuadrado y se extiende posteromedialmente. Este músculo es muy grande y está dividido en dos paquetes musculares.

Caudal al músculo aductor mandibular se observa el músculo "Y" (Fig. 69c), nombrado así por Miyake *et al.*, (1992); es un músculo pequeño que se extiende transversalmente sobre el área de los arcos branquiales ventrales, se localiza caudal al músculo aductor mandibular y entre el septo interbranquial derecho y el septo interbranquial izquierdo se prolonga anterodorsalmente por debajo del aductor mandibular hasta el borde posterior del cartilago de Meckel. Caudal a este músculo se observa el músculo "Z" que es pequeño y se localiza en el septo interbranquial.

### ***Aetobatus narinari***

En la parte anterolateral, hacia la parte caudal de los nostrilios está el músculo depresor rostral (dr). Este es un músculo pareado muy amplio que se origina en la parte media en donde se une con su antímero y de la parte posterolateral del coracomandibular. Está formado por dos paquetes musculares que corren anterolateralmente insertándose unas fibras mediante una aponeurosis en la cápsula nasal, otras en el protopterigio y otras en la parte posterolateral del aductor mandibular (Fig. 70a). En la región media se observa el músculo aductor mandibular medial (amm) que se origina en lado ventral del cartilago de Meckel cerca de la sínfisis, corre rodeando la mandíbula anterolateralmente para formar la esquina de la boca, insertándose en el lado ventral del palatoc cuadrado.

Al retirar el músculo depresor rostral se observan los siguientes músculos (Fig. 70b): anteriormente está el músculo suborbital (sb) que es un músculo pequeño que se origina en la parte anterodorsal del cartilago palatoc cuadrado y corre posteriormente insertándose mediante un tendón en la parte lateral del músculo aductor mandibular lateral 1. Hacia los lados están los músculos aductor mandibular lateral 1 y 2. El músculo aductor mandibular lateral 1 (aml1) se origina en la parte posterior del cartilago de Meckel, en los procesos alares, corre anteriormente y se inserta en la parte superior del cartilago de Meckel; otras fibras corren anteriormente hasta insertarse en la parte dorsal del cartilago palatoc cuadrado. El músculo aductor mandibular lateral 2 (aml2) se origina en la parte dorsal del cartilago palatoc cuadrado y corre posteriormente hasta insertarse en la parte ventral del cartilago de Meckel.

Sobre el músculo coracomandibular está el músculo coracoarcual (ca), que se origina en la cara anterolateral de la cintura escapular y corre anteriormente

insertándose en el músculo coracomandibular. Este músculo es pequeño y ocupa aproximadamente 1/7 del músculo coracomandibular. El músculo coracomandibular (cm) es un músculo pareado que se origina en la cara anterovernal de la cintura escapular y corre anteriormente insertándose mediante dos tendones en los procesos alares del cartílago de Meckel.

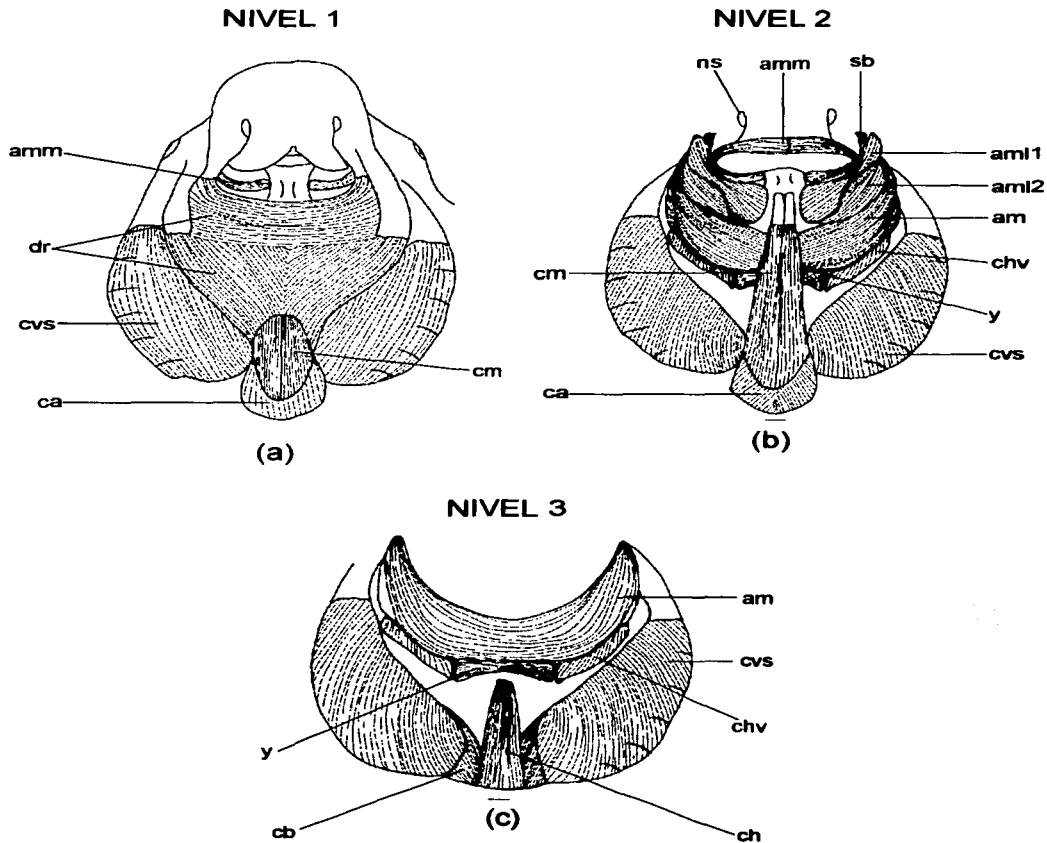


FIGURA 70. Músculos ventrales. *Aetobatus narinari*, a) nivel 1, b) nivel 2, c) nivel 3. Abreviaciones en las figuras 66 y 68. Escala = 10 mm.



Hacia la parte posterolateral se observan los músculos constrictores ventrales superficiales (cv 1-5), los cuales están fusionados formando un paquete que se origina en el cartilago escapulacoracoides, corre anterolateralmente paralelo al músculo depresor rostral. Se inserta mediante una aponeurosis en el proptotergio a un lado de la inserción del depresor rostral (Fig. 70b). El músculo constrictor hioideo ventral, se origina en el septo interbranquial 1, corre dorsalmente formando la pared anterior de la región branquial y se inserta en la membrana que los separa del constrictor hioideo dorsal (Fig. 70c).

Al retirar el músculo coracomandibular se observa el músculo "Y" (Fig. 70c), que corre transversalmente y se encuentra entre el primer septo interbranquial. Es un músculo relativamente delgado.

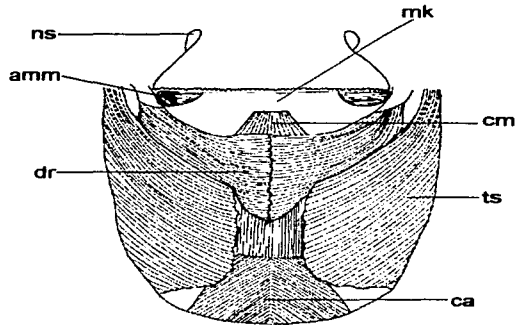
### ***Rhinoptera steindachneri***

En la parte anterolateral, hacia la región caudal de los nostrilios, está el músculo depresor rostral (dr). Este es un músculo pareado muy grande que se origina a partir de una membrana de la región medial en donde se une con su antímero. Corre anterolateralmente; se adelgaza y se inserta en la base del lóbulo dorsal mediante una aponeurosis (Fig. 71a). Lateralmente se encuentra el músculo transverso superficial (ts) que se origina en una membrana que está sobre el músculo coracoarcual; corre anterolateralmente cubriendo a los constrictores ventrales y se inserta en la base del lóbulo rostral.

Al retirar los músculos depresor rostral y transverso superficial, se observan los siguientes músculos (Fig. 71b). Hacia la región media está el músculo aductor mandibular (amm), que se origina del lado ventral del cartilago de Meckel cerca de la sínfisis, corre rodeando la mandíbula anterolateralmente para formar la esquina de la boca, insertándose en el lado ventral del palatoc cuadrado. En estos organismos no se observó el músculo suborbital, y el complejo de aductores mandibulares se presenta como un músculo ampliamente desarrollado, el músculo aductor mandibular (am). Caudalmente está el músculo depresor hiomandibular (dh), que se origina sobre la membrana que cubre al músculo coracomandibular y corre anterolateralmente insertándose en la esquina posterolateral del cartilago hiomandibular.

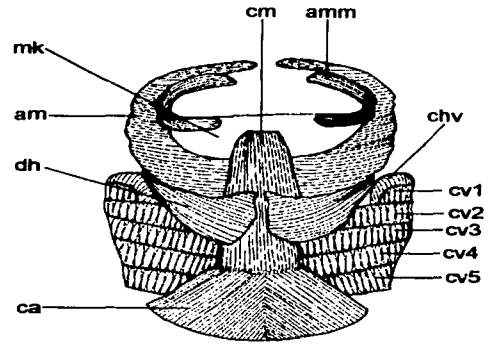
Al retirar el músculo depresor hiomandibular, hacia la región media, está el músculo coracomandibular (cm). Este es un músculo impar que se origina en la cara anterior del cartilago escapulacoracoides, corre anteriormente y se inserta en la parte media del cartilago de Meckel. Caudal a este músculo está el coracoarcual (ca), es un músculo impar que se origina en la cara anterior del cartilago escapulacoracoides, corre anteriormente y se inserta en una membrana sobre el músculo coracomandibular, a la altura del constrictor ventral 4.

### NIVEL 1



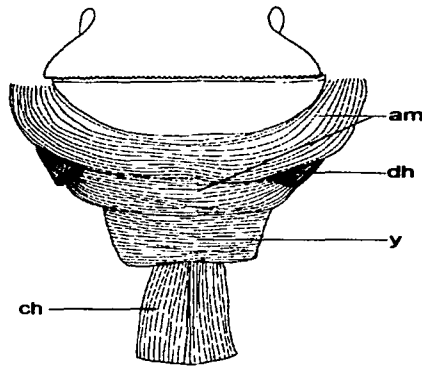
(a)

### NIVEL 2



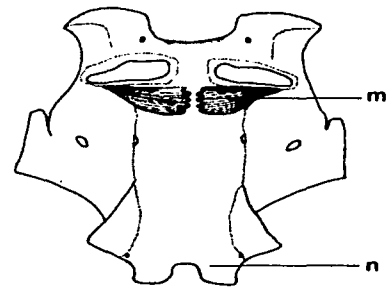
(b)

### NIVEL 3



(c)

### NIVEL 4



(d)

FIGURA 71. Músculos ventrales. *Rhinoptera steindachneri*, a) nivel 1, b) nivel 2, c) nivel 3, d) nivel 4. b, boca; M, músculo "M"; ts, transverso superficial. Abreviaciones en las figuras 66 y 68. Escala = 100 mm.

En la parte posteroventral se observan los músculos constrictores ventrales superficiales (cv 1-5), los cuales, a diferencia de cómo lo reporta Miyake *et al.* (1992) y Nishida (1990), no están fusionados y estos se observan al quitar el músculo transverso superficial. Hay cinco constrictores ventrales de los cuales el primero y el quinto son los más pequeños. Las membranas que hay entre estos músculos proporcionan tanto el origen como la superficie de inserción (Fig. 71b). El músculo constrictor hioideo ventral, se origina en el septo interbranquial 1, corre dorsalmente, formando la pared anterior de la región branquial y se inserta en la membrana que lo separa del constrictor hioideo dorsal (Fig. 71b).

Al retirar los músculos coracomandibular y depresor hiomandibular se observa completamente el músculo aductor mandibular. Este músculo está formado por dos paquetes musculares (Fig. 71c). Se origina del lado derecho del palatoc cuadrado y corre posterolateralmente por debajo del cartilago de Meckel y del músculo coracomandibular insertándose del lado izquierdo. Hacia la región caudal está el músculo "Y" (Fig. 71c) por debajo del músculo coracomandibular, a la altura de los constrictores ventrales 2, 3 y 4. Es un músculo relativamente delgado. Caudalmente se observa el músculo coracohioideo (ch), que es un músculo pareado, que se origina en el cartilago escapulacoracoides, corre posteriormente y se inserta por debajo del músculo "Y".

El músculo "Z" es un músculo pequeño localizado en el septo interbranquial. Este músculo aparentemente es un segmento o forma parte de los músculos constrictores ventrales superficiales.

Al retirar los músculos antes mencionados se observa un músculo nombre de en este trabajo como "M" (Fig. 71d). Es un músculo plano, pareado localizado en la placa basal del neurocráneo, en la parte posterior de las cápsulas nasales. Se origina en la región media ventral y corre lateralmente hasta insertarse en la porción lateral del neurocráneo cerca de la articulación de las cápsulas nasales con el cartilago anterorbital.

### ***Mobula thurstoni***

En la parte anterolateral está el músculo depresor rostral (dr). Este es un músculo pareado, moderadamente desarrollado, que se origina a partir de una membrana de la región media. Corre anteroventralmente adelgazándose y se inserta en la base de la aleta cefálica (Fig. 72a). Lateralmente se encuentra el músculo transverso superficial (ts) que se origina en la región media a un lado del músculo coracoarcual y cubre a la región de las branquias; corre anterolateralmente y se inserta en el lóbulo cefálico a un lado del depresor rostral.

Hacia la región media está el músculo aductor mandibular medial (amm) que se origina en el lado ventral del cartilago de Meckel y corre lateralmente insertándose en la esquina de ese cartilago. El músculo aductor mandibular (am) se origina en la esquina del cartilago de Meckel, corre transversalmente y se inserta en el otro borde. El músculo aductor mandibular lateral 1 (aml1) se origina en el lado dorsal del cartilago palatocadrado y se inserta en el lado ventral del cartilago de Meckel. El músculo aductor mandibular lateral 2 (aml2) se origina en el lado dorsal del cartilago palatocadrado y se inserta en el lado ventral del cartilago de Meckel.

Hacia la región media se observan dos músculos. Anteriormente está el músculo coracomandibular (cm) que se origina en la parte media del músculo aductor mandibular, justo abajo del músculo coracohioideo. Corre caudalmente hasta insertarse en una membrana a la altura del constrictor ventral 2. Caudalmente, está el músculo coracoarcual (ca) que es un músculo pareado que se origina en la cara anterior del cartilago escapulacoracoides, corre anteriormente y se inserta en una membrana en la parte media de la región branquial, a la altura del constrictor ventral 3.

Al retirar los músculos coracomandibular y coracoarcual se observa el músculo coracohioideo (ch), que es un músculo pareado, que se origina en el músculo aductor mandibular, corre posteriormente y se inserta en una membrana a la altura del constrictor ventral 3.

Los músculos constrictores ventrales superficiales están muy reducidos observándose tres pares de constrictores (cv2-4). Los músculos están completamente separados (Fig. 72b).

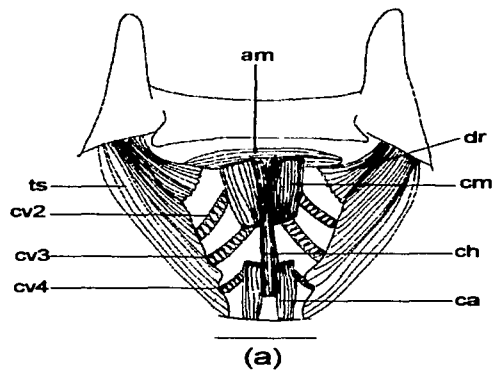
En las especies del género *Mobula*, no se observaron los músculos depresor hiomandibular, suborbital, músculo "Y" y músculo "Z".

### ***Mobula munkiana***

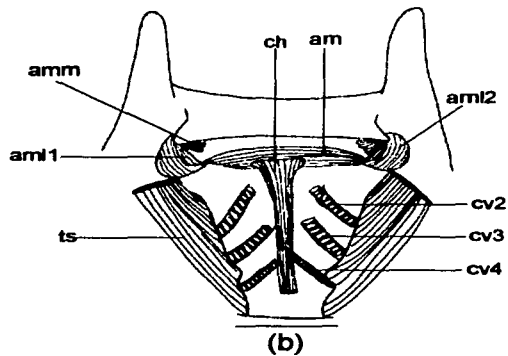
En la parte anterolateral está el músculo depresor rostral (dr). Este es un músculo pareado moderadamente desarrollado, que se origina a partir de una membrana de la región medial y corre anteroventralmente; se va adelgazando y se inserta en la base la aleta cefálica (Fig. 72c). Lateralmente se encuentra el músculo transverso superficial (ts) que se origina en la región media a un lado del músculo coracoarcual y cubre a la región de las branquias; corre anterolateralmente y se inserta en la aleta cefálica a un lado del depresor rostral.

Hacia la región media está el músculo aductor mandibular (amm), se origina en el lado ventral del cartilago de Meckel y corre lateralmente insertándose en la esquina de ese cartilago. El músculo aductor mandibular (am) se origina en la esquina del cartilago de Meckel, corre transversalmente y se inserta en el borde contrario.

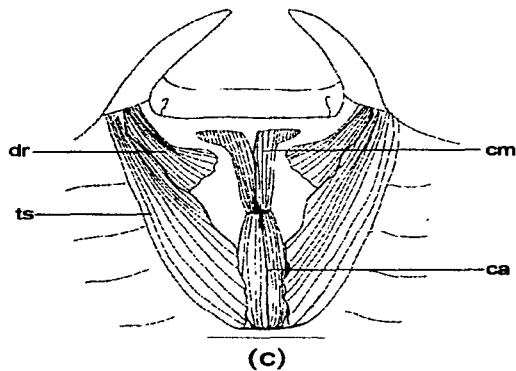
NIVEL 1



NIVEL 2



NIVEL 1



NIVEL 2

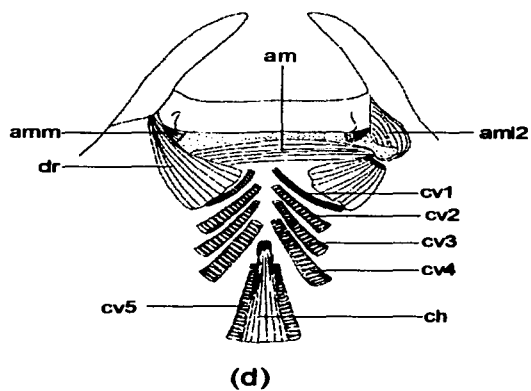


FIGURA 72. Músculos ventrales. *Mobula thurstoni*, a) nivel 1, b) nivel 2. *Mobula munkiana*, c) nivel 1, d) nivel 2. Abreviaciones en las figuras 66, 68 y 71. Escala = 100 mm.

Los aductores mandibulares lateral 1 y 2, se observaron como un músculo único. Este se origina en el lado dorsal del cartílago palatoc cuadrado y se inserta en el lado ventral del cartílago de Meckel.

Hacia la región media están dos músculos. Anteriormente está el músculo coracomandibular (cm) que se origina en la cara anteroventral de la cintura escapular y corre anteriormente insertándose en una membrana a la altura del constrictor ventral 4. Este músculo es sumamente delgado. Caudalmente, está el músculo coracoarcual (ca). Es un músculo pareado que se origina en la cara anterior del cartílago escapulacoracoides, corre anteriormente y se inserta a la altura de la segunda hendidura branquial, en una membrana, justo donde termina el coracomandibular.

Al retirar los músculos coracomandibular y coracoarcual se observa el músculo coracohioideo (ch), que es un músculo pareado que se origina a la altura del constrictor ventral 4 y corre posteriormente hasta insertarse en el cartílago escapulacoracoides.

Los músculos constrictores ventrales superficiales están muy reducidos, agrupados en cinco pares (cv1-5). Los músculos están completamente separados (Fig. 72d).

En las siguientes especies de *Mobula* y *Manta* dado el tamaño de los organismos, no fue posible disectar todos los músculos, por lo que sólo se describe su musculatura parcialmente.

### ***Mobula japonica***

En la parte anterolateral está el músculo depresor rostral (dr). Este es un músculo pareado, moderadamente desarrollado, que se origina en la región media. Corre anterolateralmente insertándose a un lado del músculo transverso superficial (ts). Lateralmente, el transverso superficial, se origina a partir de una fascia en la región media entre el constrictor ventral 3 y el constrictor ventral 5 y corre anterolateralmente insertándose en la aleta cefálica a la altura de las narinas.

Hacia la región media está el músculo aductor mandibular medial (amm). Se origina en la línea media en donde se une con su antímero, corre lateralmente sobre la superficie posterior del cartílago de Meckel y pasa por debajo del proceso alar de la mandíbula, da la vuelta y se inserta en donde termina el cartílago palatoc cuadrado, en el proceso donde termina la placa dentaria. El músculo aductor mandibular (am), se origina en la esquina del cartílago de Meckel, corre transversalmente y se inserta en el otro borde.

Hacia la región media se observa el músculo coracomandibular (cm); este músculo se origina por debajo del músculo coracohioideo y corre anteriormente insertándose en la parte ventral del cartílago de Meckel.

El músculo coracohioideo (ch), se origina en una fascia, a la altura del constrictor ventral 2, corre anteriormente en la línea media y se inserta en la fascia que lo une con el músculo coracomandibular a la altura del constrictor ventral 3.

### ***Mobula tarapacana***

En la parte anterolateral está el músculo depresor rostral (dr). Este, es un músculo pareado, moderadamente desarrollado, que se origina en la región media y corre anterolateralmente insertándose a un lado del músculo transverso superficial (ts). Lateralmente, el músculo transverso superficial se origina a partir de una fascia en la región media a la altura de la cuarta hendidura branquial. Corre lateralmente insertándose en la aleta cefálica a la altura de las narinas (Fig. 73a).

Hacia la región media está el músculo aductor mandibular medial (amm) que se origina en la línea media en donde se une con su antímero. Corre lateralmente sobre la superficie posterior del cartílago de Meckel y pasa por debajo del proceso alar de la mandíbula, da la vuelta y se inserta en donde termina el cartílago palatoc cuadrado, en el proceso en donde termina la placa dentaria. El músculo aductor mandibular (am) se origina en la esquina del cartílago de Meckel, corre transversalmente y se inserta en el otro borde.

Hacia la región media se observan dos músculos. Anteriormente está el músculo coracomandibular (cm) que se origina en la parte media del músculo aductor mandibular y corre posteriormente insertándose por debajo del músculo coracoarcual a la altura de la cuarta hendidura branquial. Caudalmente está el músculo coracoarcual (ca) que es un músculo pareado, que se origina en una membrana en la cara anterior del cartílago escapulacoracoides, corre anteriormente y se inserta a la altura de la cuarta hendidura branquial, justo donde termina el músculo coracohioideo.

El músculo coracohioideo (ch) es un músculo pareado que se origina a la altura del constrictor ventral 4 y corre posteriormente hasta insertarse en el cartílago escapulacoracoides (Figura 73b).

Los músculos constrictores ventrales superficiales se han reducido a tres pares (cv2-4). Los músculos están completamente separados (Fig. 73b).

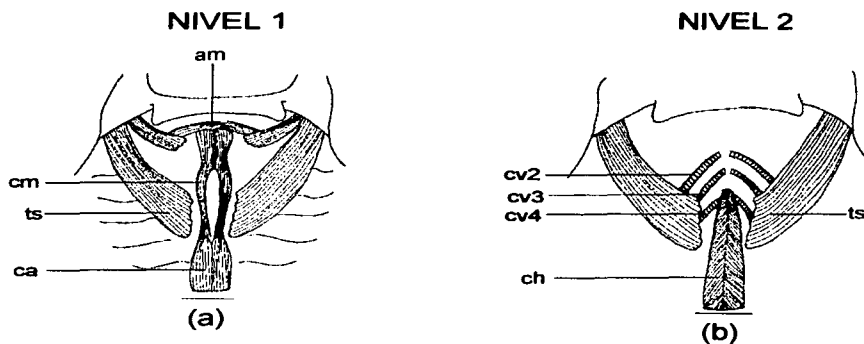


FIGURA 73. Músculos ventrales. *Mobula tarapacana*, a) nivel 1, b) nivel 2. Abreviaciones en las figuras 66, 68 y 71. Escala = 100 mm.

### ***Manta birostris***

En la parte anterolateral está el músculo depresor rostral (dr). Este es un músculo pareado que se origina en la región media a un lado del músculo coracohioideo y corre anterolateralmente. Lateralmente, está el músculo transverso superficial (ts) que se origina a la altura de la cuarta hendidura branquial y corre anterolateralmente.

Hacia la región media está el músculo aductor mandibular medial (amm) que se origina en la línea media en donde se une con su antímero, corre lateralmente sobre la superficie posterior del cartilago de Meckel y pasa por debajo del proceso alar de la mandíbula, da la vuelta y se inserta en donde termina el cartilago palatoc cuadrado en el proceso donde termina la placa dentaria. El músculo aductor mandibular (am), se origina en la esquina del cartilago de Meckel, corre transversalmente y se inserta en el otro borde.

El músculo coracoarcual es un músculo pareado que se origina en la cara anterior del cartilago escapulacoracoides, corre anteriormente y se inserta a la altura del tercer septo interbranquial, en una fascia.

El músculo coracohioideo es un músculo pareado, relativamente corto, que se origina en la fascia que está en la región media y corre anteriormente insertándose en el cartilago de Meckel.



## Otros caracteres

Se contó el número de espirales de la válvula del intestino (Fig. 74), lo que se muestra en el cuadro 10. *Gymnura micrura* presentó el menor número de espirales (9), en tanto que *Mobula munkiana* presentó el mayor número (92).

CUADRO 10. Número de espirales del intestino.

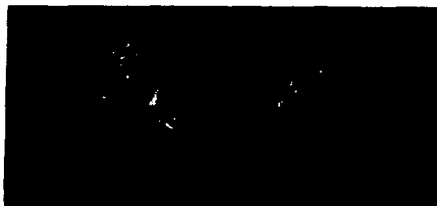
Especie	Número de espirales
<i>Gymnura micrura</i>	9
<i>Gymnura marmorata</i>	12
<i>Myliobatis californica</i>	19
<i>Myliobatis longirostris</i>	17-22
<i>Aetobatus narinari</i>	34
<i>Rhinoptera steindachneri</i>	26
<i>Mobula japonica</i>	53-56
<i>Mobula munkiana</i>	90-92
<i>Mobula tarapacana</i>	45-46
<i>Mobula thurstoni</i>	47-48
<i>Manta birostris</i>	47



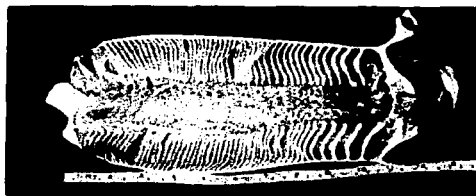
(a)



(b)



(c)



(d)

Figura 74. Intestino mostrando la válvula espiral. a) *Gymnura micrura*, b) *Aetobatus narinari*, c) *Mobula munkiana*, d) *Mobula tarapacana*.

Se revisaron las placas del filtro branquial y se observó que en *Mobula japonica* (Fig. 75a) y *Mobula munkiana* (Fig. 75b), cada placa es delgada y no está fusionada a las otras. En tanto que en *Mobula tarapacana* (Fig. 75e) y *Manta birostris* (Fig. 75c, d) las placas son anchas. En *M. tarapacana* (Fig. 75e) las placas se fusionan completamente, en tanto que en *M. birostris* las placas están fusionadas parcialmente (Fig. 75d).

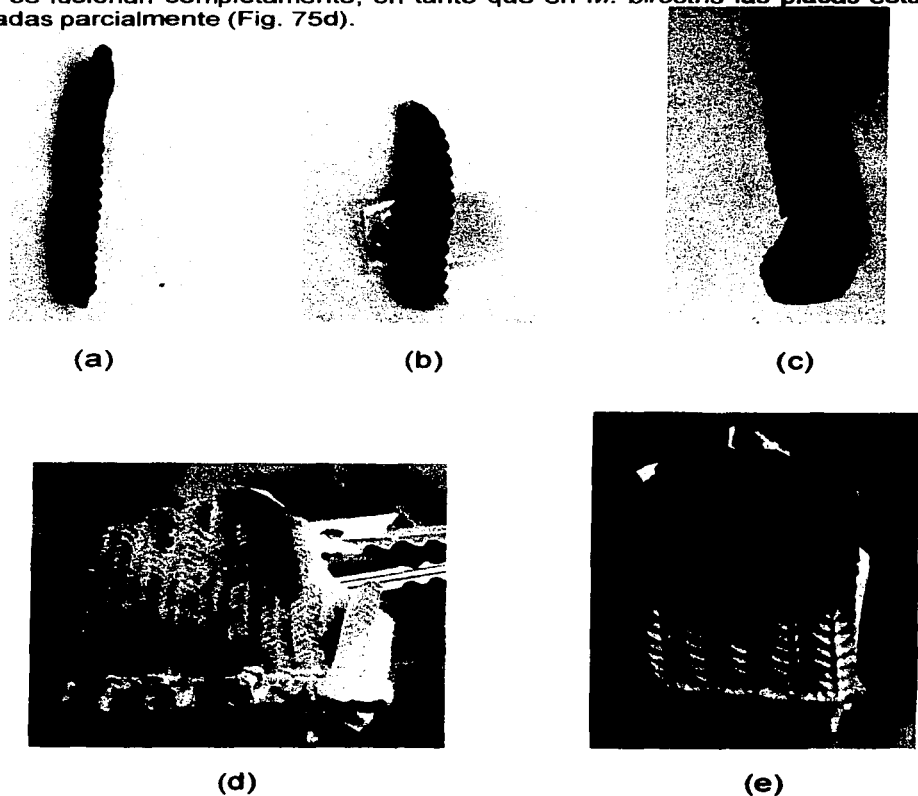


FIGURA 75. Placas del filtro branquial. a) *Mobula japonica*, b) *Mobula munkiana*, c) y d) *Manta birostris*, f) *Mobula tarapacana*.

## **Análisis de anatomía comparada**

### **Esqueleto**

Al examinar los cráneos de las especies estudiadas se observa que pese a que todos comparten un patrón morfológico común hay una gran variabilidad entre los diferentes géneros. Las cápsulas nasales se expanden ventrolateralmente en todos los géneros. En *Aetobatus narinari*, *Myliobatis californica* y *M. longirostris* se desplazan hacia la región ventral, incrementando considerablemente la altura del neurocráneo en esa región, sin embargo, aún se observa parte de esta estructura en vista dorsal. En las especies de los géneros *Rhinoptera*, *Mobula* y *Manta*, las cápsulas nasales están completamente desplazadas hacia la región ventral, por lo que no son visibles en vista dorsal, sin embargo, solo en *R. bonasus* y *R. steindachneri* se incrementa la altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales.

Junto con la migración de las cápsulas nasales cambia la posición del foramen anterior del canal preorbital. Este se encuentra en posición dorsal en *Gymnura micrura* y *G. marmorata*, a la altura de los procesos preorbitales; en el resto de las especies se ubica más anteriormente. En *Myliobatis longirostris* y *M. californica* que tienen procesos preorbitales se localizan en posición anterior a estos procesos. En las otras especies se encuentran en la parte anterior de las cápsulas nasales.

Los procesos preorbitales, que en gimnúridos están muy desarrollados, en *Myliobatis californica* y *M. longirostris* son muy delgados; en el resto de las especies no se observan. Al mismo tiempo que estas estructuras se reducen, se observa el desarrollo de los procesos anteriores. Estos procesos están reducidos en *Aetobatus narinari*, en tanto que en rinoptéridos y mobúlidos están muy desarrollados. En *Aetobatus* y *Rhinoptera* el apéndice subrostral se articula en esta zona, en tanto que en *Mobula* y *Manta* se articulan las aletas cefálicas.

Los procesos postorbitales se localizan en la región orbital; en *G. micrura* y *G. marmorata* los procesos están formados por dos cartílagos que están completamente separados. El primer cartílago tiene forma de triángulo, y el segundo forma de placa. Estos procesos se observan muy próximos en *M. longirostris* y en *M. californica* donde están prácticamente unidos en su parte distal. En *Aetobatus narinari*, *Rhinoptera bonasus*, *R. steindachneri*, *Mobula munkiana*, *M. thurstoni*, *M. japonica* y *M. tarapacana* se han fusionado, y prueba de ello es la presencia de un orificio en la parte media de estos procesos. En *Manta birostris* al parecer se han fusionado completamente por lo que el foramen a desaparecido.

Al mismo tiempo que los cartílagos postorbitales se van fusionando, se observa que el ancho del cráneo se va incrementando. Esto es muy evidente en las especies de los géneros *Mobula* y *Manta*, en donde el cráneo es más ancho que

largo, con excepción de *Mobula tarapacana*. En *Manta birostris* el cráneo es 1.7 veces tan ancho como largo. La fontanela es más larga que ancha en gimnúridos, miliobátidos y rinoptéridos, en tanto que en las especies de los géneros *Mobula* y *Manta* es más ancha que larga.

La anchura internasal fue muy variable. En *Myliobatis longirostris*, *M. californica* y *Aetobatus narinari* no hay espacio entre ambas cápsulas. En *Gymnura micrura* y *G. marmorata* las cápsulas están muy próximas. Sin embargo, en *Rhinoptera* se observa un aumento considerable, siendo aun mayor en *Mobula thurstoni*, *M. japonica*, *M. munkiana* y *M. tarapacana*. En *Manta birostris* se observó el mayor espacio internasal.

En *Mobula munkiana*, *M. thurstoni*, *M. japonica* y *M. tarapacana* se observó un par de proyecciones que no fueron visibles en otras especies. Estos cartílagos se originan en la parte ventral de los procesos postorbitales y se dirigen lateralmente.

En *Mobula thurstoni* se observó que un cartílago se proyecta anteriormente hacia la fontanela, esto no se observó en las otras especies, aunque en *M. munkiana* se observa una ligera proyección.

En cuanto a las mandíbulas, es posible agrupar a los organismos en tres grupos. En el primero *Gymnura micrura* y *G. marmorata* presentaron unas mandíbulas muy delgadas, sin embargo, considerablemente más anchas que el neurocráneo. En el segundo grupo formado por *Myliobatis californica*, *M. longirostris*, *Aetobatus narinari*, *Rhinoptera bonasus* y *R. steindachneri*, se observaron unas mandíbulas robustas, lo que tiene mucho que ver con la alimentación a base de moluscos de estos géneros (Bigelow y Schroeder, 1948). En estas mandíbulas hay fusión a nivel de la sínfisis mandibular. Se observa que el cartílago de Meckel se proyecta hacia delante formando los llamados procesos alares. Estos procesos están separados en *Myliobatis* y *Aetobatus*, sin embargo, en *Rhinoptera* se fusionan. Tanto en *M. californica* como en *M. longirostris* se observa la presencia de un ligamento y de un cartílago no presente en las demás especies. En el tercer grupo integrado por *Mobula thurstoni*, *M. munkiana*, *M. japonica*, *M. tarapacana* y *Manta birostris*, las mandíbulas están moderadamente desarrolladas, siendo mayor el cartílago de Meckel. Estas especies también presentan los procesos alares, los cuales se proyectan prácticamente a todo lo largo de la mandíbula y forman una lámina continua.

En el esqueleto hiobranquial también se observaron algunas modificaciones. En *Gymnura micrura* y *G. marmorata*, presentan un cartílago basihial articulado al primer hipobranquial. En el resto de los organismos se pierde el basihial. El primer hipobranquial solo se presentó en gimnúridos y en *Myliobatis longirostris* y *M. californica*. En *G. micrura* y *G. marmorata* se ve además que los ceratobranquiales están fusionados en su parte proximal. Esta condición no fue observada en las otras especies, en las cuales estos cartílagos están articulados.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

En el caso de la cintura escapular se observa que en *Gymnura micrura* y *G. marmorata* está elongada anteroposteriormente, en tanto que en las otras especies es subrectangular. Solo en la cintura escapular de *G. micrura* y *G. marmorata* hay una serie de pequeños forámenes debajo de la parte posterior del mesocóndilo. En el resto de las especies no están presentes estos forámenes, sin embargo, en estas especies existe una depresión en la parte dorsal nombrada por Nishida (1990) como depresión "a". En la parte superior de esta zona en *Rhinoptera bonasus* y *R. steindachneri* se observó un foramen. La fenestra posterodorsal no se encontró en *Myliobatis longirostris*, *R. steindachneri* y *Mobula tarapacana*, en tanto que en *Mobula thurstoni* y *R. bonasus* está muy reducida.

En la cintura pélvica se ven grandes diferencias, sin embargo, no se observa que esas modificaciones sigan un patrón particular. El proceso prepélvico está poco desarrollado en *Gymnura marmorata* y *G. micrura*, en tanto que en el resto de las especies es más grande, alcanzando el tamaño máximo en *Aetobatus narinari*, *Mobula munkiana* y *M. tarapacana*. Los procesos iliacos están muy desarrollados en *Myliobatis californica*, *M. longirostris*, *Aetobatus narinari*, *Rhinoptera steindachneri* y *Mobula munkiana*, en las otras especies solo hay uno. Pese a estas diferencias se observó que entre las especies del mismo género hay poca variación, con excepción del género *Mobula* en donde hay gran variación. Esta estructura fue similar en *Mobula thurstoni* y *M. japonica*. La de *M. munkiana*, aunque se parece a la de *M. tarapacana* presentó dos procesos en la región iliaca interna, en tanto que en *M. tarapacana* solo hay uno.

Los procesos prepélvico e iliacos están poco desarrollados en *Manta birostris*. La cintura pélvica de *Mobula thurstoni* y *M. japonica* son muy similares a la de *M. birostris* pero sus procesos son más grandes. La cintura pélvica de *Myliobatis californica*, *Rhinoptera steindachneri* son muy parecidas, aunque la de *M. californica* se observa como una estructura más robusta. Esta cintura, junto con la de *R. steindachneri* mostraron dos procesos en la zona interna de la región iliaca. El número de forámenes obturadores fue similar en ambas especies.

En el caso de la sinarcualia, se observaron también grandes diferencias. El proceso lateral en los gimnúridos, *Myliobatis californica* y *M. longirostris* es delgado y se prolonga hasta la parte dorsal de la sinarcualia. En *Rhinoptera steindachneri* no se presenta y en *Mobula munkiana*, *M. japonica*, *M. tarapacana* y *M. thurstoni* está muy reducido y se fusiona parcialmente a la pared lateral de la sinarcualia. El número de cóndilos para articular la sinarcualia con la cintura escapular fue variable. Los cartílagos anterodorsales no se presentaron en gimnúridos, *M. californica* y *M. longirostris*. El cóndilo anterodorsal estuvo presente en el resto de las especies, aunque se observa como una estructura muy desarrollada en *Rhinoptera bonasus* y *R. steindachneri*. El cóndilo posterodorsal se observa en *Aetobatus narinari*, *R. bonasus*, *R. steindachneri* y *Mobula tarapacana*. La superficie articular está rodeada por dos barras cartilaginosas, en todas las especies excepto en *M. tarapacana*, *M. japonica* y *M. munkiana* en donde se

observó la primera barra. El cartílago suprasinarcual es una estructura relativamente corta en las especies de los géneros *Gymnura* y *Myliobatis*, en las demás especies es más bien largo.

### **Dientes**

Con respecto a los resultados observados en los dientes, *Gymnura micrura* y *G. marmorata* mostraron dientes muy parecidos, cada diente está formado por una gran cúspide.

En las especies *Myliobatis californica*, *M. longirostris*, *Aetobatus narinari*, *Rhinoptera bonasus* y *R. steindachneri* se observó que los dientes están modificados a manera de placas. En *M. californica*, *M. longirostris* y *R. steindachneri* hay siete hileras de dientes en cada mandíbula. En *R. bonasus* se observan de 7 a 9 hileras de dientes. En algunas citas bibliográficas se menciona que *R. bonasus* presenta de 6 a 7 hileras de dientes (Bigelow y Schroeder, 1948; S. I. C., 1976; Castro-Aguirre y Espinosa, 1996). Por otra parte, se ha señalado (Bigelow y Schroeder, 1948; Acero y Garzón, 1982; González y Montes, 1996) que *Rhinoptera brasiliensis* tiene como característica principal la presencia de diez hileras de dientes. Por la variación observada en los dientes de *Rhinoptera bonasus* es posible considerar que *R. brasiliensis* y *R. bonasus* son la misma especie. *Aetobatus narinari* presentó solamente una hilera de dientes en ambas placas. Con respecto a los dientes laterales son de forma hexagonal en *M. californica*, *R. bonasus* y *R. steindachneri*, en tanto que los de *M. longirostris* son de forma rómbica.

En el caso de los dientes de las especies del género *Mobula* se observaron grandes diferencias, sin embargo, es posible decir de manera general que las especies *Mobula thurstoni*, *M. tarapacana* y *M. munkiana*, tienen dientes caracterizados por la presencia de cúspides, que en ocasiones como en *M. tarapacana*, son muy numerosas. La disposición de los dientes con respecto al número de cúspides, no guarda un arreglo particular. En el caso de *M. japonica*, aunque pueden presentar de 1 a 3 cúspides, no son tan evidentes como en los otros grupos. Además, a diferencia de los otros organismos los dientes de esta especie se presentan muy espaciados. Esta distribución y la presencia de raíces bulbosas es muy parecida a lo observado en *Manta birostris*. Sin embargo, en esta última especie no se observaron cúspides.

### **Musculatura**

La musculatura fue muy variable en las especies estudiadas. Los músculos dorsales, fueron los que menos variaciones presentaron. Uno de los músculos que mostró mayor variación, fue el paquete longitudinal dorsal. Este músculo, que se origina en la cintura pectoral, corre anteriormente y se inserta en la parte media de la región ótica en las especies de los géneros *Gymnura*, *Myliobatis* y *Aetobatus*. Sin embargo, en *Gymnura* el músculo se inserta por detrás de los forámenes linfáticos, en tanto que en los otros dos géneros se inserta por delante de ellos. En

las especies de los géneros *Rhinoptera*, *Mobula* y *Manta*, el músculo se continua más anteriormente y se inserta en el neurocráneo a nivel de la región orbital; en estos organismos, es por lo tanto de mayor tamaño. En *R. steindachneri*, se observa que el músculo está parcialmente dividido. En las especies del género *Mobula* y en *Manta birostris*, el músculo está completamente dividido en dos paquetes musculares.

Los músculos precraneales se presentaron únicamente en *Gymnura micrura* y *G. marmorata*. Estos fueron reportados por Nishida (1990) únicamente para las especies de los géneros *Gymnura* y *Aetoplatea*.

Los músculos constrictores dorsales superficiales, están separados y bien desarrollados en gimnúridos. En *Myliobatis* y *Aetobatus* se observa que los músculos están fusionados, formando un paquete muscular. En tanto que en los mobúlidos parte de los constrictores dorsales están cubiertos por los músculos pectorales.

El músculo elevador hiomandibular, que se origina en la pared lateral del neurocráneo corre anterolateralmente y se inserta en la región media dorsal del cartílago hiomandibular en gimnúridos y *Aetobatus narinari*. Sin embargo, en las especies del género *Myliobatis*, el músculo se adelgaza mucho y se continua hasta la punta del cartílago. En las especies del género *Mobula* se encuentra sobre el paquete longitudinal dorsal.

En el caso de los músculos ventrales se observa mayor variación. El músculo depresor rostral en *Myliobatis californica* y *M. longirostris* está formado por un paquete muscular. Sin embargo, en el resto de las especies, este músculo está formado por dos paquetes musculares. En la mayoría de los casos este músculo se inserta en las cápsulas nasales mediante una aponeurosis. Sin embargo, en *M. birostris* y gimnúridos se inserta directamente en el protoptergio.

Existe un músculo, que fue descrito como transverso superficial, el cual se encontró en las especies de *Mobula*, *Manta*, *Rhinoptera steindachneri* y aparentemente está presente en *Myliobatis* y *Aetobatus*. En estas dos últimas especies los constrictores ventrales están fusionados y forman un paquete muscular el cual por su forma correspondería al transverso superficial. Sin embargo, en las otras especies al levantarse el transverso superficial, se observan, en el caso de *Rhinoptera* unos músculos constrictores bien desarrollados, en tanto que en *Mobula* y *Manta*, están muy poco desarrollados.

El músculo coracoarcual, que estuvo presente en todas las especies, presentó diferentes grados de desarrollo. En *Aetobatus narinari*, se observa como un músculo muy pequeño y llega a la altura de la quinta hendidura branquial, en tanto que en las demás especies llega a la altura de la tercera o la cuarta hendidura

branquial. En *Mobula munkiana*, está muy desarrollado y llega a la altura de la segunda hendidura branquial.

El músculo coracomandibular, en *Aetobatus narinari*, se inserta mediante tendones en el cartilago de Meckel. Sin embargo, en el resto de las especies se inserta directamente en el cartilago. Este músculo está muy desarrollado en las especies de los géneros *Aetobatus*, *Myliobatis* y *Rhinoptera*. En gimnúridos y mobúlidos está menos desarrollado.

Los músculos adductores mandibulares mostraron diferente grado de desarrollo. En *Gymnura micrura* y *G. marmorata* se observan claramente dos músculos laterales, los cuales corresponden al adductor mandibular lateral 1 y al adductor mandibular lateral 2, descritos por Nishida (1990) y corresponden al cuadratomandibular anterior y cuadratomandibular medial descritos por Wilga y Motta (1998). En *Aetobatus narinari*, también se observan estos dos músculos, sin embargo, hay un tercero, el cual está muy desarrollado. Este mismo músculo se observó en *Rhinoptera steindachneri*, *Myliobatis longirostris* y *M. californica*. Sin embargo, en las dos últimas especies el músculo se divide en las regiones laterales. En *R. steindechnari* no se observaron los músculos adductor mandibular lateral 1 y 2. En *Mobula munkiana* y *M. thurstoni*, sólo se observó un músculo adductor mandibular. Estos músculos son los que presentaron mayor variación.

El músculo depresor hiomandibular, se presenta en casi todas las especies, excepto en *Manta* y *Mobula*. Sin embargo, este músculo está muy reducido en *Aetobatus narinari* y *Myliobatis longirostris*, en tanto que en gimnúridos, *Rhinoptera* y *Myliobatis californica*, está muy desarrollado.

El músculo adductor mandibular medial, en todos los organismos se prolonga hacia la región anterior, insertándose cada uno en la parte lateral del palatoc cuadrado. Sin embargo, en *Aetobatus narinari* se continua hacia la región media en donde se unen con su antímero.

El músculo suborbital, en vista ventral, se observa que está muy desarrollado en gimnúridos. En *Myliobatis californica* y *M. longirostris* están menos desarrollados, en tanto que en *Aetobatus narinari* está aún menos desarrollado. En *Rhinoptera*, *Mobula* y *Manta* no se observa en vista ventral.

El músculo "Y", descrito por Miyake et al. (1992), es un músculo que se encuentra por debajo del músculo adductor mandibular, este músculo solo se observo en *Aetobatus narinari*, *Myliobatis californica*, *M. longirostris* y *Rhinoptera steindachneri*.

El músculo "Z" descrito por Miyake et al. (1992), se observó en *Aetobatus narinari*, *Rhinoptera bonasus* y *R. steindachneri*, es posible por su ubicación y la



orientación de las fibras musculares, que este músculo se formara a partir de los constrictores ventrales.

El músculo coracohioideo, en gimnúridos se inserta en el cartílago basihial y corre posteriormente, llegando a la altura de la segunda hendidura branquial. En el resto de las especies, en las cuales no se presenta el cartílago basihial, el músculo se origina en la cintura escapular y corre anteriormente insertándose en una fascia.

Es posible que las diferencias en la musculatura de la región ventral estén relacionadas con los hábitos alimenticios de estos organismos. El arreglo muscular de *Gymnura micrura* y *G. marmorata* es similar al descrito para *Rhinobatos lentiginosus* por Wilga y Motta (1998). La dieta común de todas estas especies está basada en peces pequeños, crustáceos o moluscos (Bigelow y Schroeder, 1953).

*Aetobatus narinari*, *Myliobatis californica*, *M. longirostris* y *Rhinoptera steindachneri* se alimentan principalmente de moluscos de conchas duras, pero su dieta también incluye crustáceos (Bigelow y Schroeder, 1953). La necesidad que tienen para romper las conchas que consumen puede explicar el porque los músculos adductor mandibular y el coracomandibular están más desarrollados en estas especies. Estos músculos juegan un papel activo en la elevación y depresión mandibular. Aunque estos músculos están presentes en todas las especies incluidas en este estudio, están significativamente más grandes en *A. narinari*, *M. californica*, *M. longirostris* y *R. steindachneri*. El músculo coracomandibular es el primer músculo que se mueve durante la depresión de la mandíbula inferior, apoyado por los músculos mandibular y depresor mandibular. El músculo adductor mandibular juega un papel en el movimiento de la elevación de la mandíbula inferior y la protusión de la mandíbula superior (Wilga y Motta, 1998).

*Mobula munkiana* y *M. thurstoni* son especies filtradoras que se alimentan principalmente de pequeños crustáceos, especialmente misidáceos y eufásidos (Notorbartolo-di-Sciara, 1987). Una reducción significativa de la musculatura cefálica ventral se encontró en estas especies, en tanto que los músculos depresor hiomandibular y coracohiomandibular están ausentes. Como estos organismos mantienen su boca abierta por largos períodos para filtrar su comida, ellos no necesitan fuerza para cerrar sus mandíbulas y triturar a sus presas. Esto explica la ausencia de tales músculos, ya que el coracomandibular solo, puede desarrollar esta función. Además, en estos organismos, se observó un desarrollo significativo del músculo adductor mandibular. Este músculo juega un papel en la elevación mandibular, permitiendo que la boca este abierta durante la filtración. También se observó una reducción de los músculos adductor mandibular lateral 1 y 2 y de los músculos constrictores superficiales ventrales.

# **PARTE III**

## **ANÁLISIS FILOGENÉTICO**

## Método Cladista

Para la realización del análisis filogenético se utilizó el Método Cladista propuesto por Hennig (1968), que considera que solamente los caracteres derivados compartidos constituyen la prueba de un origen común (monofilia). Los pasos que se siguieron son los siguientes:

1. **Selección del grupo interno.** Se consideraron las doce especies, de las cuales se describió su anatomía (Cuadro 1), además se incluyó a las especies *Aetoplatea zonura*, *Aetomylaeus nichoffi*, *Gymnura japonica*, *Myliobatis tobijei* y *Rhinoptera javanica*, cuyos datos fueron obtenidos bibliográficamente (ver apéndice 2). Estas especies han sido reportadas para las costas del Indo-Pacífico Oeste.
2. **Selección de caracteres.** En este estudio fueron considerados 78 caracteres, tanto de morfología interna como externa. En el análisis se utilizaron los sistemas esquelético y muscular incluyendo: neurocráneo, arcos viscerales, escapulacoracoides (cintura pectoral), aletas cefálicas, pectorales y pélvicas, vértebras, dientes, así como los músculos cefálicos y branquiales. Los caracteres que variaron entre individuos de la misma especie y los de homología cuestionable fueron omitidos.
3. **Codificación de caracteres.** La polaridad de los caracteres no fue determinada *a priori*. En este caso la parsimonia cladística se encarga del problema de polaridad al enraizar el cladograma con el grupo externo (Nixon y Carpenter, 1993). Los caracteres fueron tratados como desordenados (= no aditivos).
4. **Selección del grupo externo.** El grupo externo se seleccionó de acuerdo con la filogenia obtenida por Nishida (1990). Las especies que se emplearon como grupo externo, pertenecen a la familia *Dasyatidae* (*Dasyatis sabina* y *Dasyatis americana*), *Urolophidae* (*Urotrygon aspidorus*) y a la familia *Rhinobatidae* (*Rhinobatos lentiginosus* y *Rhinobatos galucostigma*).
5. **Construcción de los cladogramas.** Se elaboró una matriz de datos, la cual fue procesada con el programa Hennig '86 v. 1.5 (Farris, 1989), utilizando el principio de máxima parsimonia. Con este programa se utilizó la opción *ie\**, con la cual se generaron todos los árboles de longitud mínima. La optimización de los caracteres se hizo con el método de ACCTRAN ("Optimización de Farris"). Finalmente, con este programa, se obtuvo un árbol de consenso estricto.

## **Caracteres**

Lista de caracteres que fueron considerados para el análisis filogenético.

### **Neurocráneo**

#### **Carácter 0**

- 0 = cápsulas nasales expandidas lateralmente
- 1 = cápsulas nasales expandidas ventrolateralmente

#### **Carácter 1**

- 0 = foramen anterior del canal preorbital a la altura de los procesos preorbitales
- 1 = foramen anterior del canal preorbital en posición anterior a los procesos preorbitales

#### **Carácter 2**

- 0 = primer proceso postorbital localizado en la región ótica
- 1 = primer proceso postorbital localizado en la región orbital

#### **Carácter 3**

- 0 = procesos preorbitales desarrollados, no sobresalen del neurocráneo
- 1 = procesos preorbitales desarrollados, sobresalen del neurocráneo
- 2 = procesos preorbitales reducidos
- 3 = procesos preorbitales ausentes

#### **Carácter 4**

- 0 = primer proceso postorbital reducido
- 1 = primer proceso postorbital desarrollado

#### **Carácter 5**

- 0 = primer proceso postorbital separado del 2° proceso postorbital
- 1 = primer proceso postorbital fusionado con el 2° proceso postorbital

#### **Carácter 6**

- 0 = fisura entre los procesos postorbitales ausente
- 1 = fisura entre los procesos postorbitales presente

#### **Carácter 7**

- 0 = procesos anteriores ausentes
- 1 = procesos anteriores presentes, reducidos
- 2 = procesos anteriores presentes, desarrollados

#### **Carácter 8**

- 0 = cartilago rostral desarrollado
- 1 = cartilago rostral reducido
- 2 = cartilago rostral ausente

#### **Carácter 9**

- 0 = anchura interorbital menor del 45% de la longitud del cráneo
- 1 = anchura interorbital mayor del 45% de la longitud del cráneo

**Carácter 10**

- 0 = anchura intermasal del 17.1-34% de la longitud del cráneo
- 1 = anchura intermasal del 3.1-17% de la longitud del cráneo
- 2 = anchura intermasal menor del 3% de la longitud del cráneo
- 3 = anchura intermasal mayor del 34.1-50% de la longitud del cráneo
- 4 = anchura intermasal mayor del 50% de la longitud del cráneo

**Carácter 11**

- 0 = procesos laterales en la región orbital ausentes
- 1 = procesos laterales en la región orbital presentes

**Carácter 12**

- 0 = neurocráneo con dos fontanelas
- 1 = neurocráneo con una fontanela

**Carácter 13**

- 0 = anchura del cráneo menor del 50% de la longitud del cráneo
- 1 = anchura del cráneo del 51 al 70% de la longitud del cráneo
- 2 = anchura del cráneo del 71 al 90% de la longitud del cráneo
- 3 = anchura del cráneo del 91 al 110% de la longitud del cráneo
- 4 = anchura del cráneo del 111 al 130% de la longitud del cráneo
- 5 = anchura del cráneo más del 130% de la longitud del cráneo

**Carácter 14**

- 0 = longitud de la fontanela mayor del 100% de la longitud del cráneo
- 1 = longitud de la fontanela del 50-100% de la longitud del cráneo
- 2 = longitud de la fontanela menor del 50% de la longitud del cráneo

**Carácter 15**

- 0 = altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales casi tan largo como el resto del cráneo
- 1 = altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales mayor que el resto del cráneo
- 2 = altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales menor que el resto del cráneo

**Carácter 16**

- 0 = margen posterior de la fontanela no se proyecta hacia la fontanela
- 1 = margen posterior de la fontanela se proyecta hacia la fontanela

**Carácter 17**

- 0 = faceta hiomandibular se expande ligeramente hacia los lados
- 1 = faceta hiomandibular se expande considerablemente hacia los lados
- 2 = faceta hiomandibular no se expande
- 3 = faceta hiomandibular forma un proceso que sobresale del neurocráneo

**Esqueleto hiobranquial**

**Carácter 18**

- 0 = mandíbulas sin procesos alares
- 1 = mandíbulas con procesos alares separados, relativamente cortos
- 2 = mandíbulas con procesos alares separados, relativamente largos
- 3 = mandíbulas con procesos alares fusionados al cartílago de Meckel, sobresalen del neurocráneo

**4 = mandíbulas con procesos alares fusionados al cartilago de Meckel, no sobresalen del neurocráneo**

**Carácter 19**

**0 = cartilago hiomandibular accesorio 1 ausente  
1 = cartilago hiomandibular accesorio 1 presente**

**Carácter 20**

**0 = ligamento intermedio entre hiomandibular y mandibular ausente  
1 = ligamento intermedio entre hiomandibular y mandibular presente**

**Carácter 21**

**0 = sínfisis mandibular articulada  
1 = sínfisis mandibular fusionada**

**Carácter 22**

**0 = basihial fusionado al primer hipobranquial  
1 = basihial formado por un elemento, articulado al primer hipobranquial  
2 = basihial fragmentado, articulado al primer hipobranquial  
3 = basihial ausente**

**Carácter 23**

**0 = basibranquial e hipobranquiales diferenciados  
1 = basibranquial fusionado a los hipobranquiales, con un orificio  
2 = basibranquial fusionado a los hipobranquiales, observándose una depresión  
3 = basibranquial sin orificio ni depresión , relativamente largo  
4 = basibranquial sin orificio ni depresión , relativamente corto**

**Carácter 24**

**0 = primer hipobranquial presente  
1 = primer hipobranquial ausente**

**Carácter 25**

**0 = basibranquial sin puente  
1 = basibranquial con puente**

**Carácter 26**

**0 = quinto ceratobranquial delgado  
1 = quinto ceratobranquial grueso**

**Carácter 27**

**0 = ceratobranquiales 2-4 articulados en la parte proximal  
1 = ceratobranquiales 2-4 fusionados en la parte proximal**

**Carácter 28**

**0 = ceratobranquial 1 y pseudohial articulados en la parte proximal  
1 = ceratobranquial 1 y pseudohial fusionados en la parte proximal**

**Carácter 29**

**0 = anquilosis entre el cuarto y quinto ceratobranquial ausente  
1 = anquilosis entre el cuarto y el quinto ceratobranquial presente**

### **Cintura escapular**

#### **Carácter 30**

- 0 = protoptergio articulado a la cintura escapular
- 1 = protoptergio prácticamente fusionado a la cintura escapular

#### **Carácter 31**

- 0 = depresión fa ausente
- 1 = depresión fa presente

#### **Carácter 32**

- 0 = foramen en la parte superior de la depresión "a" ausente
- 1 = foramen en la parte superior de la depresión "a" presente

#### **Carácter 33**

- 0 = cintura escapular cuadrada
- 1 = cintura escapular subrectangular
- 2 = cintura escapular elongada anteroposteriormente

### **Sinarcualia**

#### **Carácter 34**

- 0 = suprasinarcual corto
- 1 = suprasinarcual largo

#### **Carácter 35**

- 0 = proceso lateral de la sinarcualia presente, desarrollado grueso
- 1 = proceso lateral de la sinarcualia presente, desarrollado delgado
- 2 = proceso lateral de la sinarcualia reducido
- 3 = proceso lateral de la sinarcualia reducido, fusionado a la pared
- 4 = proceso lateral de la sinarcualia ausente

#### **Carácter 36**

- 0 = procesos laterales anteriores ausentes
- 1 = procesos laterales anteriores presentes

#### **Carácter 37**

- 0 = superficie articular inconspicua
- 1 = superficie articular redonda
- 2 = superficie articular ovalada
- 3 = superficie articular cuadrada
- 4 = superficie articular incompleta

#### **Carácter 38**

- 0 = barras en la sinarcualia ausentes
- 1 = con dos barras en la sinarcualia
- 2 = sólo la barra anterior
- 3 = sólo la barra posterior

#### **Carácter 39**

- 0 = cóndilo posterodorsal ausente
- 1 = cóndilo posterodorsal presente

**Carácter 40**

- 0 = cóndilo anterodorsal ausente
- 1 = cóndilo anterodorsal pequeño
- 2 = cóndilo anterodorsal grande

**Carácter 41**

- 0 = sinarcualia sin cóndilos ventrales
- 1 = sinarcualia con un cóndilo ventrolateral pequeño
- 2 = sinarcualia con un cóndilo ventrolateral grande
- 3 = sinarcualia con dos cóndilos ventrolaterales

**Carácter 42**

- 0 = la cresta no se prolonga posteriormente
- 1 = la cresta se prolonga posteriormente

**Cintura pélvica**

**Carácter 43**

- 0 = proceso prepélvico ausente
- 1 = proceso prepélvico poco desarrollado
- 2 = proceso prepélvico desarrollado en forma de triángulo
- 3 = proceso prepélvico muy desarrollado en forma de triángulo

**Carácter 44**

- 0 = procesos ilíacos reducidos
- 1 = procesos ilíacos desarrollados

**Carácter 45**

- 0 = región ilíaca con un proceso en su parte interna
- 1 = región ilíaca con dos procesos en su parte interna

**Carácter 46**

- 0 = procesos prepélvicos laterales muy desarrollados
- 1 = procesos prepélvicos laterales moderadamente desarrollados
- 2 = procesos prepélvicos laterales reducidos o ausentes

**Sistema muscular**

**Carácter 47**

- 0 = paquete longitudinal dorsal formado por un paquete muscular
- 1 = paquete longitudinal dorsal se observa formado por dos paquetes
- 2 = paquete longitudinal dorsal dividido en dos paquetes

**Carácter 48**

- 0 = el paquete longitudinal dorsal se inserta en la región ótica del cráneo atrás de los forámenes linfáticos
- 1 = el paquete longitudinal dorsal se inserta en la región ótica delante de los forámenes linfáticos
- 2 = el paquete longitudinal dorsal se inserta en la región orbital del cráneo



**Carácter 49**

- 0 = músculos precraneales ausentes
- 1 = músculos precraneales presentes

**Carácter 50**

- 0 = depresor rostral formado por un paquete muscular
- 1 = depresor rostral formado por dos paquetes musculares

**Carácter 51**

- 0 = el depresor rostral se inserta por medio de un tendón
- 1 = el depresor rostral se inserta por medio de una aponeurosis
- 2 = el depresor rostral se inserta directamente

**Carácter 52**

- 0 = cuadratomandibular presente
- 1 = cuadratomandibular ausente

**Carácter 53**

- 0 = músculo "Z" ausente
- 1 = músculo "Z" presente

**Carácter 54**

- 0 = músculo "Y" ausente
- 1 = músculo "Y" presente

**Carácter 55**

- 0 = transverso superficial ausente
- 1 = transverso superficial presente, fusionado con los constrictores ventrales
- 2 = transverso superficial presente, no fusionado con los constrictores ventrales

**Carácter 56**

- 0 = constrictores dorsales separados
- 1 = constrictores dorsales fusionados

**Carácter 57**

- 0 = depresor hiomandibular presente
- 1 = depresor hiomandibular ausente

**Carácter 58**

- 0 = elevador hiomandibular no se prolonga por arriba del paquete longitudinal dorsal
- 1 = elevador hiomandibular si se prolonga por arriba del paquete longitudinal dorsal

**Carácter 59**

- 0 = coracomandibular bien desarrollado, se inserta directamente en la mandíbula
- 1 = coracomandibular bien desarrollado, se inserta por medio de dos tendones en la mandíbula
- 2 = coracomandibular reducido

**Carácter 60**

- 0 = constrictores ventrales bien desarrollados
- 1 = constrictores ventrales reducidos
- 2 = constrictores ventrales fusionados

**Carácter 61**

- 0 = aductor mandibular poco desarrollado
- 1 = aductor mandibular desarrollado
- 2 = aductor mandibular muy desarrollado

**Carácter 62**

- 0 = coracoarcual llega a la altura de la segunda hendidura branquial
- 1 = coracoarcual llega a la altura de la tercera hendidura branquial
- 2 = coracoarcual llega a la altura de la cuarta hendidura branquial
- 3 = coracoarcual llega a la altura de la quinta hendidura branquial

**Carácter 63**

- 0 = coracomandibular par, músculos separados
- 1 = coracomandibular sin división aparente

**Dientes**

**Carácter 64**

- 0 = dientes presentes en ambas mandíbulas
- 1 = dientes presentes solo en la mandíbula inferior

**Carácter 65**

- 0 = dientes con una raíz no bulbosa
- 1 = dientes con una raíz bulbosa

**Carácter 66**

- 0 = dientes no están dispuestos a manera de placas
- 1 = dientes dispuestos a manera de placas

**Otros caracteres**

**Carácter 67**

- 0 = de 1-15 espirales en el intestino
- 1 = de 16-30 espirales en el intestino
- 2 = de 31-45 espirales en el intestino
- 3 = de 45-60 espirales en el intestino
- 4 = más de 61 espirales en el intestino

**Carácter 68**

- 0 = sin lóbulo rostral
- 1 = con lóbulo rostral impar continuo
- 2 = con lóbulo rostral impar discontinuo
- 3 = con lóbulo rostral par
- 4 = lóbulo rostral modificado en aletas cefálicas

**Carácter 69**

- 0 = aletas cefálicas presentes
- 1 = aletas cefálicas ausentes

**Carácter 70**

- 0 = disco menos de 1.1 veces tan ancho como largo
- 1 = disco de 1.11 a 1.3 veces tan ancho como largo
- 2 = disco más de 1.5 veces tan ancho como largo

**Carácter 71**

- 0 = con aleta caudal desarrollada
- 1 = con aleta caudal reducida
- 2 = sin aleta caudal

**Carácter 72**

- 0 = con dos aletas dorsales
- 1 = con una aleta dorsal
- 2 = sin aletas dorsales

**Carácter 73**

- 0 = aletas pectorales se unen adelante del cráneo
- 1 = aletas pectorales se unen atrás de la región orbital

**Carácter 74**

- 0 = boca subterminal
- 1 = boca terminal

**Carácter 75**

- 0 = branquias no modificadas
- 1 = con placas en el filtro branquial sin fusionar
- 2 = con placas en el filtro branquial parcialmente fusionadas
- 3 = con placas en el filtro branquial totalmente fusionadas

**Carácter 76**

- 0 = locomoción principalmente por medio de la aleta caudal
- 1 = locomoción por medio de ondulaciones del disco
- 2 = locomoción tipo aleteo

**Carácter 77**

- 0 = Branquias no modificadas
- 1 = Branquias modificadas a manera de filtro branquial

## **Matriz**

La matriz generada por el programa DELTA, para la realización del análisis filogenético se presenta en el cuadro 11.

Cuadro 11. Matriz generada por el programa DELTA.

Taxón	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39		
<i>G. micura</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0		
<i>G. memorata</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0		
<i>M. californica</i>	1	1	1	2	1	0	0	0	2	1	2	0	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	3	3	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>M. longirostris</i>	1	1	1	2	1	0	0	0	2	1	2	0	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	3	3	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>A. narinari</i>	1	1	1	3	1	1	0	1	2	1	2	0	1	1	1	1	0	0	2	0	1	1	3	4	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	1	1	1		
<i>R. bonasus</i>	1	1	1	3	1	1	1	2	2	1	1	0	1	2	1	1	0	1	3	0	1	1	3	3	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	4	0	1	1	1		
<i>R. steindachneri</i>	1	1	1	3	1	1	1	2	2	1	1	0	1	2	1	1	0	1	3	0	1	1	3	3	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	4	0	1	1	1		
<i>M. japonica</i>	1	1	1	3	1	1	1	2	2	1	1	1	1	4	2	2	0	3	4	0	0	1	3	3	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	3	0	4	2	0		
<i>M. munkiana</i>	1	1	1	3	1	1	1	2	2	1	3	1	1	3	2	2	1	1	4	0	0	1	3	3	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	3	0	4	2	0		
<i>M. thurstoni</i>	1	1	1	3	1	1	1	2	2	1	3	1	1	3	2	2	1	1	4	0	0	1	3	3	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	3	0	3	1	0		
<i>M. tarapacana</i>	1	1	1	3	1	1	1	2	2	1	0	1	1	4	2	2	0	1	4	0	0	1	3	3	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	3	0	4	2	1		
<i>M. birostris</i>	1	1	1	3	1	1	0	2	2	1	4	0	1	5	2	2	0	3	4	0	0	1	3	3	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?		
<i>A. zonura</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	?	1	1	0	1	2	1	0	0	2	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0	2	0	?	1	1	1	0		
<i>G. japonica</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	2	0	?	1	?	1	0		
<i>R. juvenica</i>	1	1	1	3	1	1	1	2	2	1	1	0	1	3	1	1	0	1	3	0	1	1	3	3	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	?	4	0	1	3	1		
<i>M. tobjei</i>	1	1	1	2	1	0	0	0	2	1	2	0	1	3	1	1	0	0	1	1	1	1	3	3	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Aetomyiaeus</i>	1	1	1	3	1	1	0	1	2	1	2	0	1	2	1	1	0	0	2	?	1	1	3	4	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?		
<i>R. galucostigma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>R. lentiginosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>D. sabina</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	2	3	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	1	0
<i>U. aspidorus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	3	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>D. americana</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	2	3	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	2	1	0	

TESIS CON  
 FALTA DE ORIGEN

Cuadro 11 (continúa).

Taxón	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	
<i>G. micrura</i>	0	2	0	1	0	1	2	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	2	0	
<i>G. marmorata</i>	0	2	0	1	0	1	2	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	2	0	
<i>M. californica</i>	0	1	1	2	1	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	2	2	0	0	0	1	1	1	1	2	2	1	1	0	0	2	0	
<i>M. longirostris</i>	0	1	1	2	1	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	2	2	0	0	0	1	1	1	1	2	2	1	1	0	0	2	0	
<i>A. narinari</i>	1	3	1	3	1	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	2	2	3	0	0	0	1	2	2	1	2	2	1	1	0	0	2	0	
<i>R. bonasus</i>	2	1	1	2	1	1	2	1	2	0	1	1	1	1	1	1	?	?	0	0	0	?	2	?	?	0	0	1	?	3	1	2	2	1	1	0	0	2	0
<i>R. steindachneri</i>	2	1	1	2	1	1	2	1	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	2	2	1	0	0	1	1	3	1	2	2	1	1	0	0	2	0	
<i>M. japonica</i>	1	2	1	2	0	0	2	2	2	1	0	1	1	0	0	2	0	1	?	2	1	1	1	?	0	1	0	3	4	0	2	2	1	1	0	1	2	0	
<i>M. munkiana</i>	1	3	1	3	1	1	2	2	2	0	0	1	1	0	0	2	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	4	4	0	2	2	1	1	0	1	2	1	
<i>M. thurstoni</i>	1	2	1	2	0	0	2	2	2	0	0	1	1	0	0	2	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	0	3	4	0	2	2	1	1	0	1	2	1	
<i>M. tarapacana</i>	1	3	1	3	0	0	2	2	2	0	0	1	1	0	0	2	0	1	0	2	1	1	1	0	0	0	0	3	4	0	2	2	1	1	0	3	2	1	
<i>M. birostris</i>	?	?	?	2	0	0	2	?	2	0	0	2	1	0	0	2	0	1	?	2	1	1	1	0	1	1	0	3	4	0	2	2	1	1	1	2	2	1	
<i>A. zonura</i>	0	2	0	1	0	0	2	0	0	1	?	2	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	0	?	0	1	2	2	1	0	0	0	2	0		
<i>G. japonica</i>	0	2	0	1	0	0	2	0	0	1	?	2	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	1	2	2	0	0	0	0	2	0	
<i>R. javanica</i>	2	1	1	2	1	1	2	?	2	0	?	1	?	1	1	2	0	0	0	0	0	2	?	?	0	0	1	?	3	1	2	2	1	1	0	0	2	0	
<i>M. tobjei</i>	0	1	1	2	1	1	2	0	1	0	0	1	?	1	1	1	1	0	0	0	2	2	?	?	0	0	1	1	1	1	2	2	1	1	0	0	2	0	
<i>Aetomyiaeus</i>	?	?	?	2	1	0	2	0	?	?	1	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	1	2	1	2	2	1	1	0	0	2	0	
<i>R. galucostigma</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>R. lentiginosus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>D. sabina</i>	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	1	1	2	2	0	0	0	1	0	
<i>U. aspidorus</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0	
<i>D. americana</i>	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	1	1	2	2	0	0	0	1	0	

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## **Análisis de la filogenia de los miliobátidos**

Se obtuvieron dos árboles igualmente parsimoniosos (Fig. 76-77), con una longitud de 181 pasos, un índice de consistencia de 0.75 y un índice de retención de 0.88. Además, se obtuvo un árbol de consenso estricto en el que las relaciones filogenéticas fueron iguales a las obtenidas en el árbol 1 (Fig.79).

En los dos árboles se encontró que las relaciones genealógicas fueron similares, observándose diferencias únicamente en la filogenia de rinoptéridos.

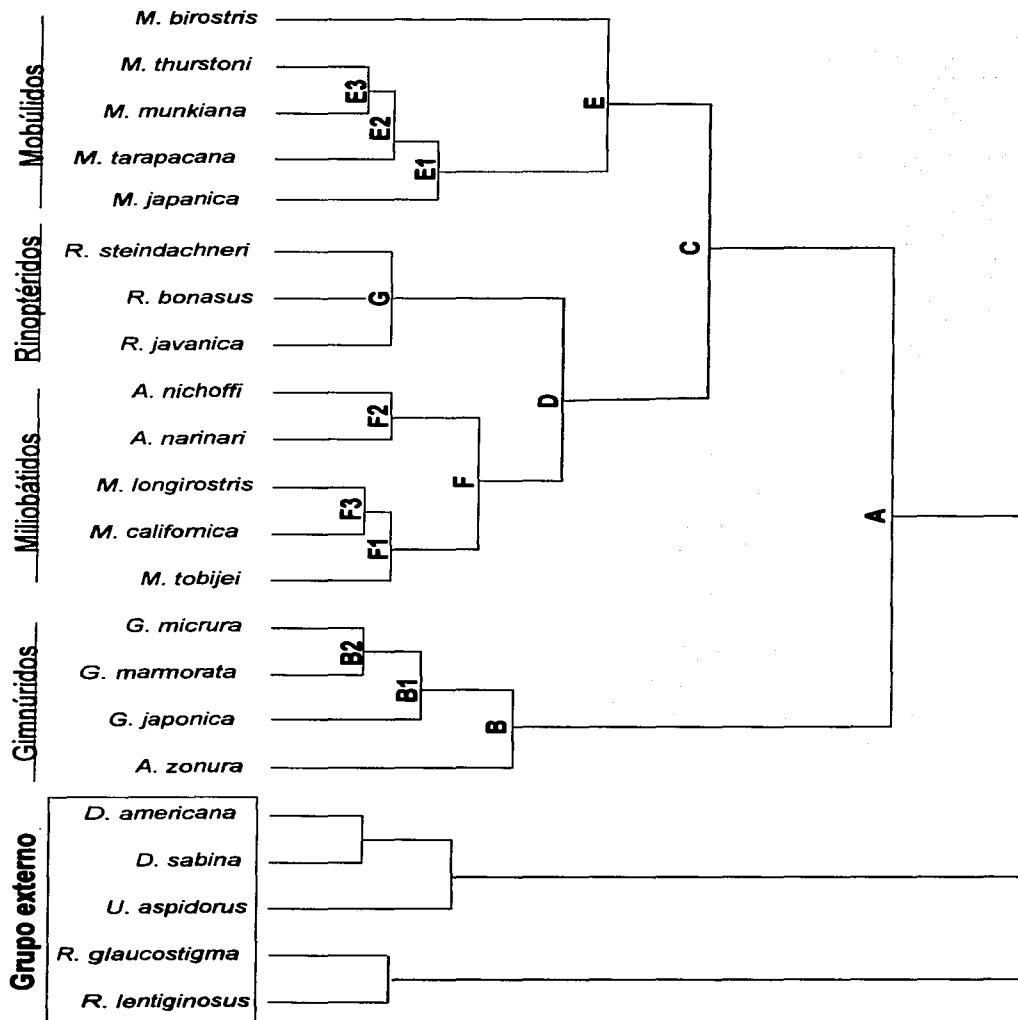
La filogenia representada en los dos árboles (Fig. 76-79) nos señala que dentro del grupo interno, el grupo más plesiomórfico es el de los gimnúridos, en tanto que el más derivado es el de los mobúlidos, lo cual corresponde a lo reportado por Nishida (1990), Shirai (1996), McEachran, *et al.*, (1996) y Lovejoy (1996). Es importante mencionar que aunque se utilizaron caracteres semejantes en los diferentes estudios, el presente trabajo difirió particularmente en la inclusión de los caracteres de la musculatura cefálica dorsal y ventral, ya que se hizo un análisis más profundo de estas estructuras.

En el primer árbol (Fig. 76, rama A; Fig. 78), que es igual al árbol de consenso (Fig. 79) se obtuvo que las especies de la superfamilia Myliobatoidea son monofiléticas, ya que comparten 10 sinapomorfias:

- 2(1) Primer proceso postorbital localizado en la región orbital
- 4(1) Primer proceso postorbital desarrollado
- 9(1) Anchura interorbital mayor del 45% de la longitud del cráneo
- 13(2) Anchura del cráneo del 71 al 90% de la longitud del cráneo
- 37(1) Superficie articular de la sinarcualia redonda
- 41(2) Sinarcualia con un cóndilo ventrolateral grande
- 46(2) Cintura pélvica con procesos prepélvicos laterales reducidos a ausentes
- 70(2) Disco más de 1.5 veces tan ancho como largo
- 72(1) Con una aleta dorsal
- 76(2) Locomoción de tipo aleteo

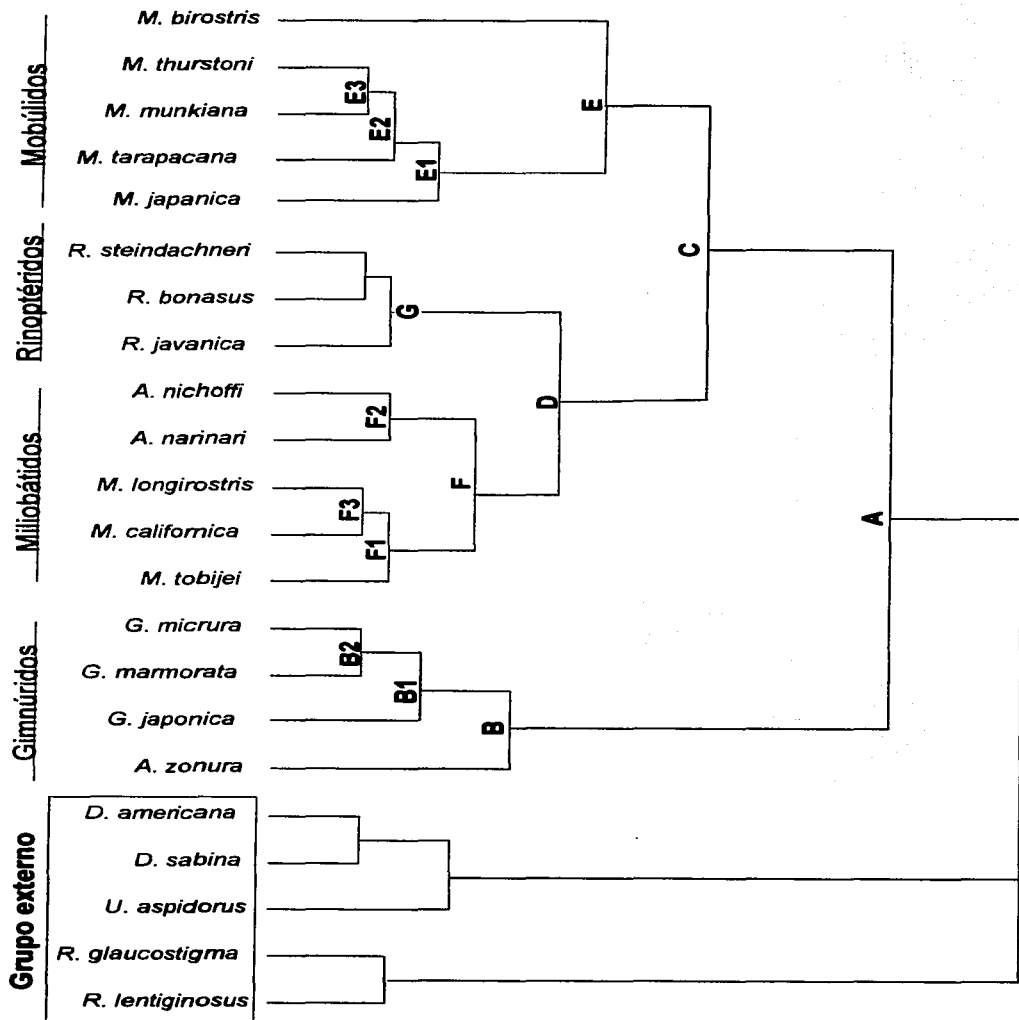
Los caracteres 4(1), 70(1), 72(1) y 76(2), son caracteres únicos, que comparten todos los miliobatoideos.

Se observa que el grupo interno está formado por tres grandes grupos: 1) gimnúridos, con dos géneros: *Aetoplatea* y *Gymnura*; 2) Miliobátidos y Rinoptéridos, con cuatro géneros: *Myliobatis*, *Aetobatus*, *Aetomylaeus* y *Rhinoptera*; y 3) Mobúlidos, con dos géneros: *Manta* y *Mobula*. De estos tres grupos, el 2 y 3 forman un grupo monofilético cuyas especies forman parte de la familia Myliobatidae.



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Figura 76. Arbol 1 obtenido con el programa Hennig86 Versión 1.5.



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Figura 77. Arbol 2 obtenido con el programa Hennig'86 Versión 1.5.



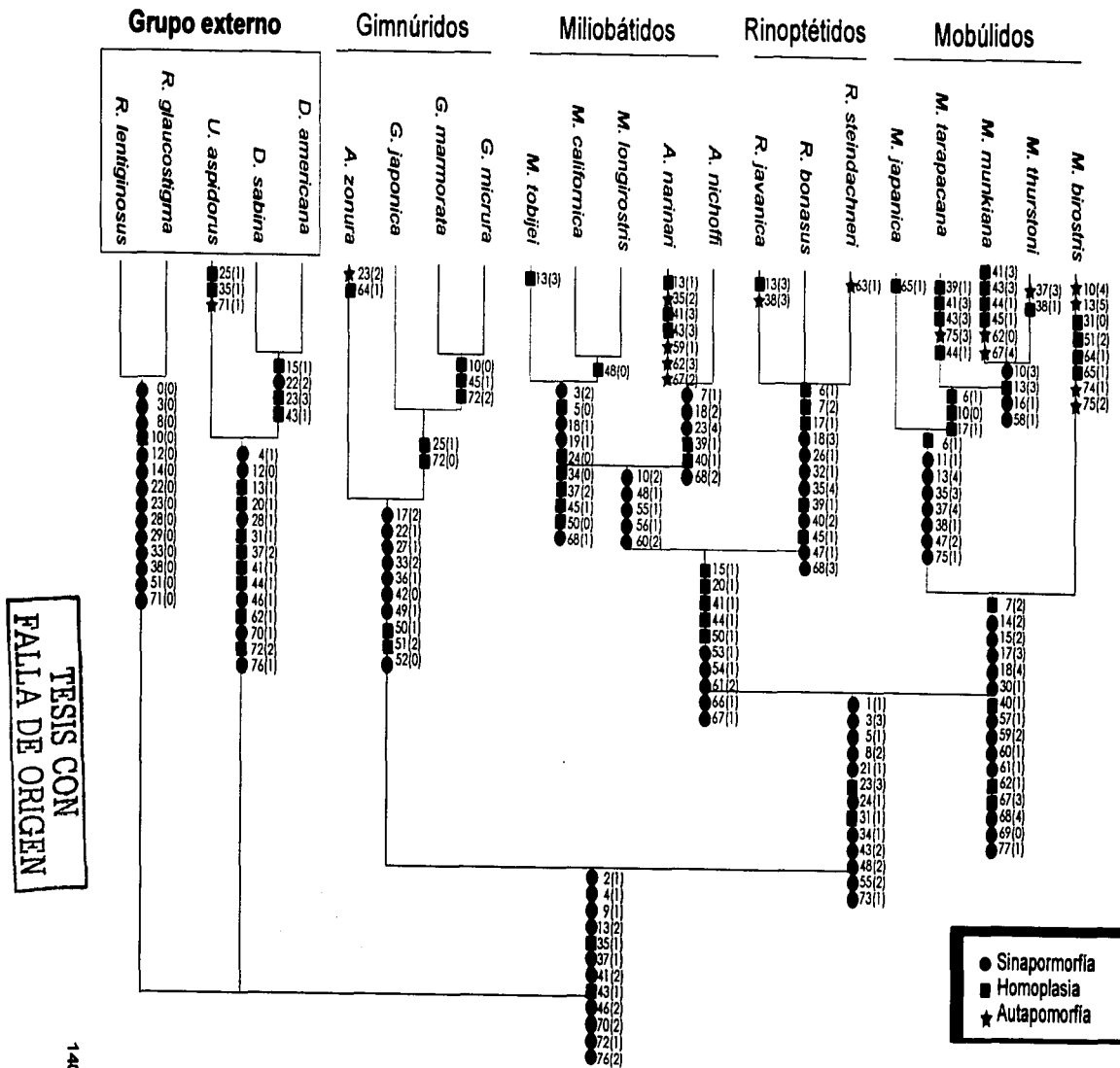


Figura 78. Arbol 1 obtenido con el programa Hennig'86 Versión 1.5.

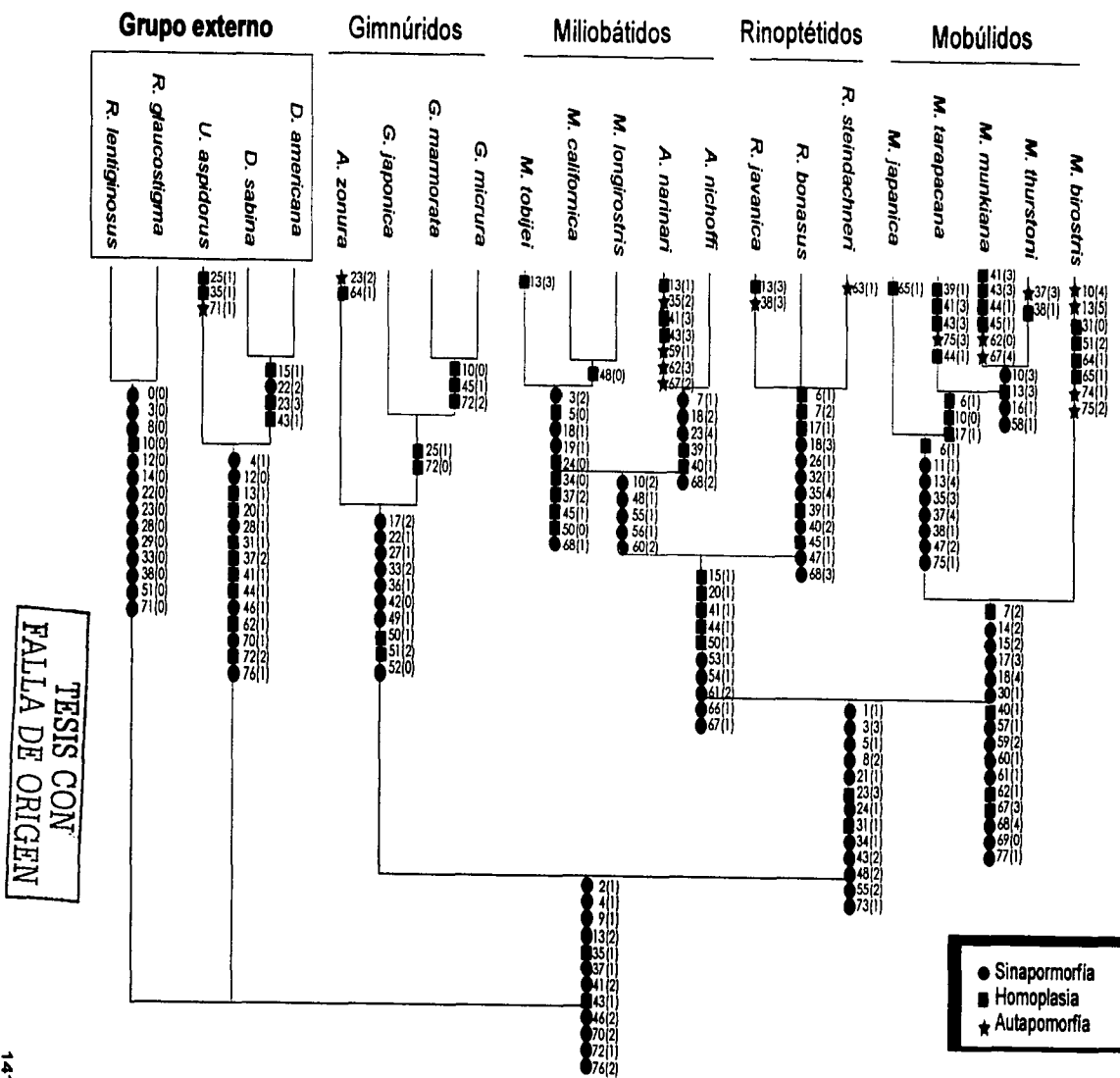


Figura 79. Arbol de consenso estricto obtenido con el programa Hennig'86 Versión 1.5.

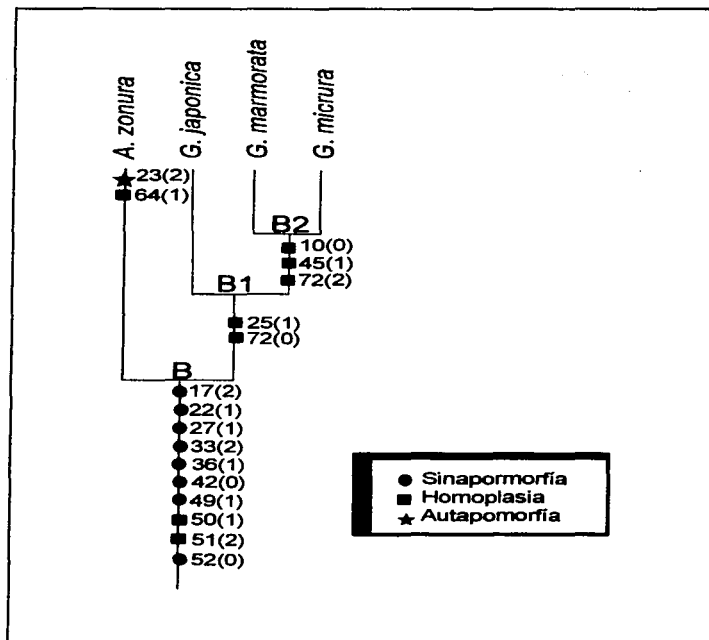


FIGURA 80. Filogenia del grupo de los gimnúridos.

El primer grupo (rama B), incluye a las especies pertenecientes a la familia Gymnuridae: *Gymnura micrura*, *G. marmorata*, *G. japonica* y *Aetoplatea zonura*. Este grupo está sustentado por ocho sinapomorfias (Fig. 80):

- 17(2) La faceta hiomandibular no se expande
- 22(1) Basihial formado por un elemento, articulado al primer hipobranquial
- 27(1) Ceratobranquiales 2-4 fusionados en la parte proximal
- 33(2) Cintura escapular elongada anterioposteriormente
- 36(1) Procesos laterales anteriores presentes en la sinarcualia
- 42(0) En la sinarcualia la cresta no se prolonga posteriormente
- 49(1) Músculos precraneales presentes
- 52(0) Cuadratomandibular presente

La fusión de los cartílagos ceratobranquiales 2-4 (carácter 27) y la presencia de músculos precraneales (carácter 49) en gimnúridos son considerados como caracteres derivados. Los músculos precraneales nombrados así por Nishida (1990) sólo han sido reportados por este autor para los géneros *Gymnura* y *Aetoplatea*, de la familia Gymnuridae.

Dentro de este grupo (Fig. 80) *Gymnura micrura* y *G. marmorata* son especies hermanas, con base en tres caracteres homoplásicos (caracteres 10, 45 y 72).

La especie hermana de *Gymnura micrura* y *G. marmorata* es *G. japonica*; este grupo está sustentado por una homoplasia. *Aetoplatea zonura* es el clado basal de los gimnúridos (Fig. 79), y presenta una autapomorfía (carácter 23, basibranquial con una depresión); *Aetoplatea* tiene muchos caracteres que comparte con *Gymnura*, sin embargo, una de las grandes diferencias, es que *Aetoplatea* presenta una aleta dorsal, que no se observa en *Gymnura* (carácter 45). También presentan algunas diferencias en el esqueleto hiobranquial, particularmente a nivel de los cartílagos basibranquial e hipobranquiales, sin embargo, las diferencias son mínimas en el neurocráneo y en la musculatura.

El grupo hermano de los gimnúridos es monofilético. Este grupo está representado por el resto de las especies incluyendo a los miliobátidos, rinoptéridos y mobúlidos, y está sustentado por once sinapomorfías (Fig. 78):

- 1(1) Foramen anterior del canal preorbital a la altura de los procesos preorbitales
- 3(3) Procesos preorbitales ausentes
- 5(1) Primer proceso postorbital fusionado con el segundo
- 8(2) Cartilago rostral ausente
- 21(1) Sinfisis mandibular fusionada
- 24(1) Primer hipobranquial ausente
- 34(1) Suprasinarcual largo
- 43(2) Proceso prepélvico desarrollado en forma de triángulo
- 48(2) Paquete longitudinal dorsal se inserta en la región orbital del cráneo
- 55(2) Transverso superficial presente, no fusionado a los constrictores ventrales
- 73(1) Aletas pectorales se unen atrás de la región orbital

La pérdida de los procesos preorbitales (carácter 3), la fusión de los dos procesos postorbitales (carácter 5), la pérdida del cartilago rostral (carácter 8), la fusión de la sínfisis mandibular (carácter 21), la pérdida del primer cartilago hipobranquial y la presencia del músculo transverso superficial (carácter 55) son considerados como caracteres derivados.

Este grupo a su vez se subdivide en dos grupos monofiléticos. El primero está integrado por las especies *Aetobatus narinari*, *Aetomylaeus*, *Myliobatis tobijei*, *M. californica*, *M. longirostris*, *Rhinoptera bonasus*, *R. steindachneri* y *R. javanica*. El segundo incluye a *Mobula japonica*, *M. tarapacana*, *M. munkiana*, *M. thurstoni* y *Manta birostris*. Las especies del primer grupo comparten cinco sinapomorfías (Fig. 78):

- 53(1) Músculo "Z" presente
- 54(1) Músculo "Y" presente

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

- 61(2) Aductor mandibular muy desarrollado  
 66(1) Dientes dispuestos a manera de placas  
 67(1) De 15-30 espirales en el intestino

La presencia de los músculos "Y" y "Z" (caracteres 53 y 54, respectivamente), el músculo aductor mandibular muy desarrollado (carácter 61), y los dientes dispuestos a manera de placas (carácter 66), son considerados como caracteres derivados.

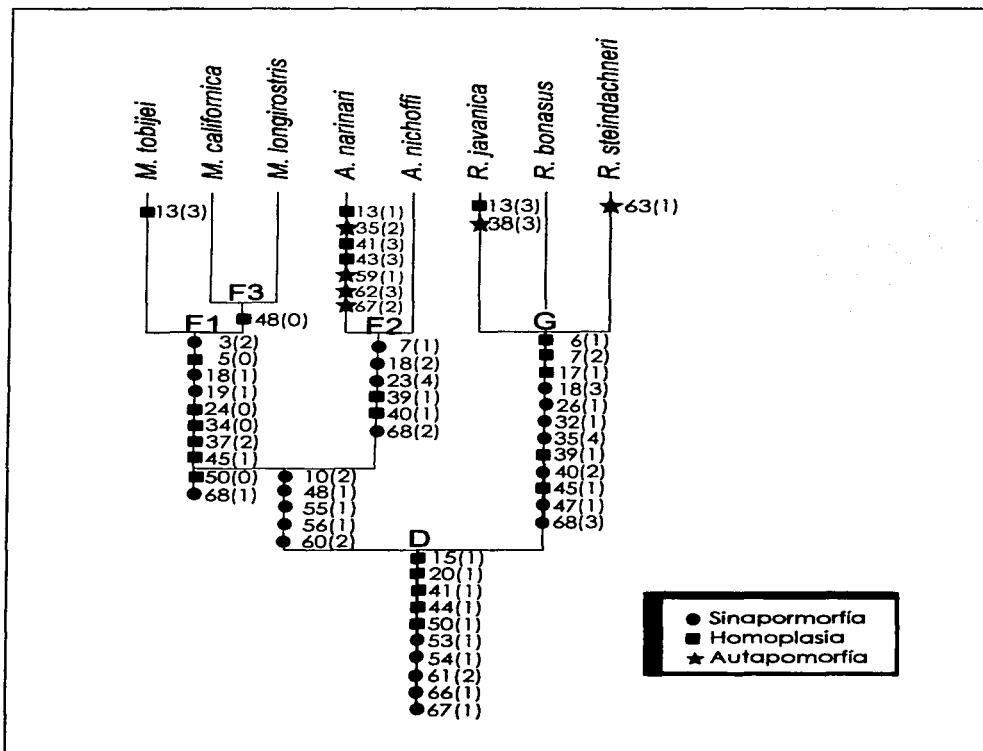


FIGURA 81. Filogenia del grupo de los miliobátidos y rinoptéridos.

Se observa que este grupo, incluye a su vez dos grupos hermanos. El primero contiene a las especies de la subfamilia Myliobatinae (miliobátidos) y el segundo a las especies de la subfamilia Rhinopterinae (rinoptéridos). El grupo de los miliobátidos está sustentado por cinco sinapomorfias (Fig. 81):

- 10(2) Anchura internasal menor del 3% de la longitud del cráneo
- 48(1) El paquete longitudinal dorsal se inserta en la región ótica delante de los forámenes linfáticos
- 55(1) Transverso superficial presente, fusionado con los constrictores ventrales
- 56(1) Constrictores dorsales fusionados
- 60(2) Constrictores ventrales fusionados

La fusión de los constrictores dorsales (carácter 56) y ventrales (carácter 60), son considerados como caracteres derivados.

Este grupo a su vez se subdivide en dos grupos monofiléticos. El primero incluye a las especies del género *Myliobatis* (Fig. 81). Dentro de este grupo *Myliobatis californica* y *M. longirostris* forman un grupo monofilético, el cual está sustentado solamente por una reversión:

- 48(0) El paquete longitudinal dorsal se inserta en la región ótica del cráneo atrás de los forámenes linfáticos

El grupo hermano de estas especies, que es el clado basal, es *Myliobatis tobjei*, con la cual comparten cuatro sinapomorfias:

- 3(2) Procesos preorbitales reducidos
- 18(1) Mandíbulas con procesos alares separados, relativamente cortos
- 19(1) Cartilago hiomandibular accesorio 1 presente
- 68(1) Con lóbulo rostral impar continuo

La presencia del cartilago hiomandibular accesorio 1 presente es considerado como un carácter derivado (carácter 19), para las especies del género *Myliobatis*.

El grupo hermano de las especies del género *Myliobatis*, está integrado por *Aetomylaeus* y *Aetobatus narinari*. Estas especies comparten cuatro sinapomorfias:

- 7(1) Procesos anteriores presentes, reducidos
- 18(2) Mandíbulas con procesos alares separados, relativamente largos
- 23(4) Basibranchial sin orificio ni depresión, relativamente corto
- 68(2) Con lóbulo rostral impar discontinuo

*Aetobatus narinari* está definida por cuatro autapomorfias:

- 35(2) Proceso lateral de la sinarcualia reducido
- 59(1) Coracomandibular bien desarrollado, se inserta por medio de dos tendones en la mandíbula
- 62(3) El coracoarcual llega a la altura de la quinta hendidura branquial

**67(2) De 31 a 45 espirales en el intestino**

En el caso del grupo de los rinoptéridos, se observa que forman una tricotomía. Las tres especies comparten siete sinapomorfias:

- 18(3) Mandíbulas con procesos alares fusionados al cartilago de Meckel, sobresalen del neurocráneo**
- 26(1) Quinto ceratobranquial grueso**
- 32(1) Foramen en la parte superior de la depresión "a" presente**
- 35(4) Proceso lateral de la sinarcualia ausente**
- 40(2) Códilo anterodorsal de la sinarcualia grande**
- 47(1) El paquete longitudinal dorsal está formado por dos paquetes**
- 68(3) Con lóbulo rostral par**

El quinto cartilago ceratobranquial grueso (carácter 26), la presencia de un foramen en la parte superior de la depresión "a" (carácter 32) y la pérdida del proceso lateral de la sinarcualia son considerados como caracteres derivados, para las especies del género *Rhinoptera*.

*Rhinoptera steindachneri* está definida por una autapomorfía:

- 63(1) Coracomandibular sin división aparente**

*Rhinoptera javanica* presentó también una autapomorfía:

- 38(3) En la sinarcualia solo hay una barra posterior**

El otro gran grupo monofilético que incluye a las cinco especies de mobúlidos está sustentado por once sinapomorfias (Fig. 82):

- 14(2) Longitud de la fontanela menor del 50% de la longitud nasobasal**
- 15(2) Altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales menor que el resto del cráneo**
- 17(3) Faceta hiomandibular forma un proceso que sobresale del cráneo**
- 18(4) Mandíbulas con procesos alares fusionados al cartilago de Meckel, no sobresalen del neurocráneo**
- 30(1) Protoptergio fuertemente articulado a la cintura escapular**
- 57(1) Depresor hiomandibular ausente**
- 59(2) Coracomandibular reducido**
- 60(1) Constrictores ventrales reducidos**
- 61(1) Aductor mandibular desarrollado**
- 68(4) Lóbulo rostral modificado en aletas cefálicas**
- 69(0) Con aletas cefálicas presentes**

La faceta hiomandibular con un proceso que sobresale del neurocráneo (carácter 17), la pérdida del músculo depresor hiomandibular (carácter 57), la reducción de los músculos constrictores ventrales (carácter 60) y la presencia de aletas cefálicas (caracteres 68 y 69) son considerados como caracteres derivados, para las especies de la subfamilia Myliobatinae.

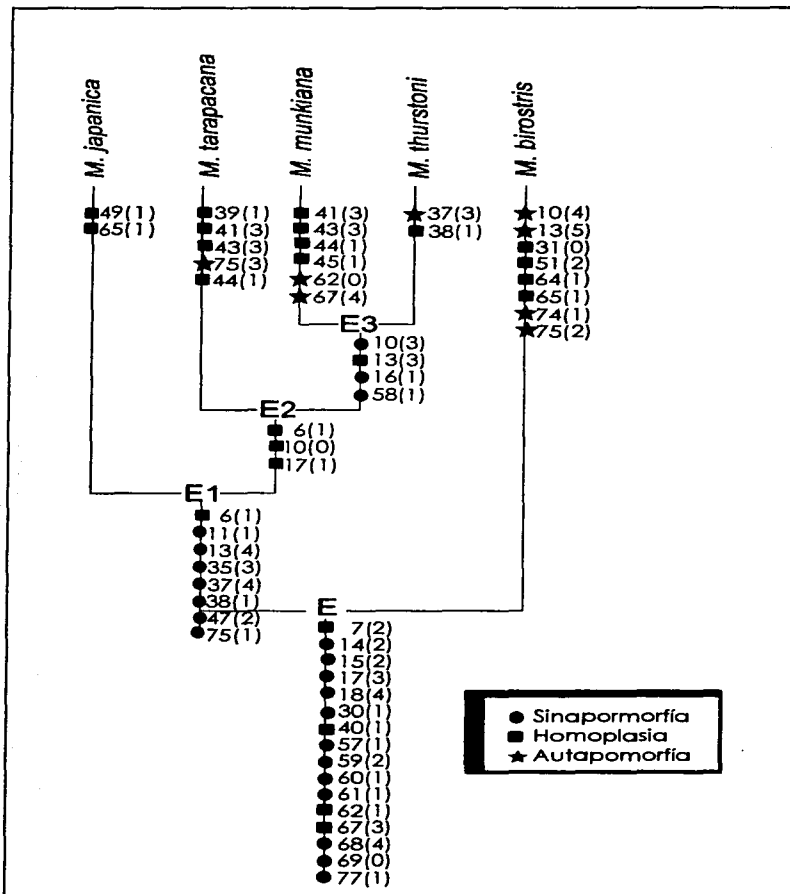


FIGURA 82. Filogenia del grupo de los mobúlidos.

Este grupo se divide en dos grupos, el primero integrado por *Manta birostris*. Esta especie presentó cuatro autapomorfias:

- 10 (4) Anchura internasal mayor del 50% de la longitud del cráneo  
 13 (5) Anchura del cráneo más del 130% de la longitud del cráneo



74 (1) Boca terminal

75 (2) Con placas en el filtro branquial parcialmente fusionadas

El otro grupo, que incluye a las cuatro especies del género *Mobula* comparte siete sinapomorfias:

11(1) Procesos laterales en la región orbital presentes

13(4) Anchura del cráneo de 111 a 130% de la longitud del cráneo

35(3) Proceso lateral de la sinarcualia reducido, fusionado a la pared

37(4) Superficie articular de la sinarcualia incompleta

38(1) Sinarcualia con dos barras

47(2) Paquete longitudinal dorsal dividido en dos paquetes

75(1) Con placas en el filtro branquial sin fusionar

En este grupo se observa que *Mobula japonica* es el clado basal, en tanto que *M. munkiana* y *M. thurstoni* presentaron los caracteres más derivados. Estas dos últimas especies forman un grupo monofilético el cual está sustentado por tres sinapomorfias:

10(3) Anchura internasal del 34.1-50% de la longitud del cráneo

16(1) En el margen posterior de la fontanela se proyecta un cartilago hacia la fontanela

58(1) El músculo elevador hiomandibular se prolonga por arriba del paquete longitudinal dorsal

Que en el margen posterior de la fontanela se proyecte un cartilago (carácter 16) y que el músculo elevador hiomandibular se prolongue por arriba del paquete longitudinal dorsal (carácter 58) son considerados como caracteres derivados.

*Mobula tarapacana* estuvo definida una autapomorfia:

75(3) Con placas en el filtro branquial totalmente fusionadas

*Mobula thurstoni* presentó una autapomorfia:

37(3) Superficie articular de la sinarcualia cuadrada

*Mobula munkiana* estuvo definida por dos autapomorfias:

62(0) El coracoarcual llega a la altura de la segunda hendidura branquial

67(4) Más de 61 espirales en el intestino

En el segundo árbol filogenético (Fig. 77), se observa que las relaciones de parentesco entre la mayoría de los clados son iguales a las señaladas para los clados del árbol 1. Sin embargo, la filogenia que fue diferente, fue la de los rinoptéridos tal como se observa en la figura 83. En el árbol 1 se observó una tricotomía entre las tres especies del género *Rhinoptera* (Fig. 83a), en tanto que en el árbol 2 (Fig. 83b) se obtuvo que *Rhinoptera steindachneri* y *R. bonasus* forman un grupo monofilético, el cual está sustentado por dos sinapomorfias:

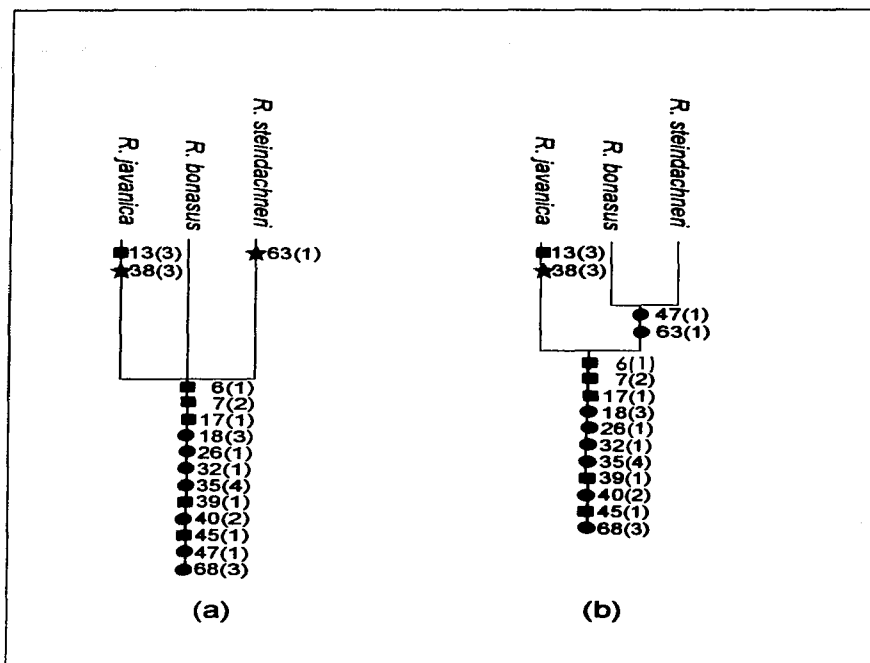


FIGURA 83. Se muestra la filogenia obtenida para el grupo de rinoptéridos. a) árbol 1, b) árbol 2.

47(1) Paquete longitudinal dorsal formado por dos paquetes musculares  
 63(1) Coracomandibular sin división aparente

*Rhinoptera javanica*, que es el grupo basal, dentro del clado de los rinoptéridos, comparte seis sinapomorfias con su grupo hermano (Fig. 83b):

- 18(3) Mandíbulas con procesos alares fusionados al cartílago de Meckel, sobresalen del neurocráneo
- 26(1) Quinto ceratobranquial grueso
- 32(1) Foramen en la parte superior de la depresión "a" presente

- 35(4) Proceso lateral de la sinarcualia ausente
- 40(2) Cóndilo anterodorsal de la sinarcualia grande
- 68(3) Con lóbulo rostral par

Es interesante señalar, que en el árbol 1 (Fig. 83a), el grupo que incluye a las tres especies de rinoptéridos, está sustentado por siete sinapomorfias, como ya se mencionó anteriormente. Considero que en estudios más profundos se podrían definir mejor las relaciones de este grupo.

Con los resultados obtenidos en los dos árboles, es posible observar de manera general, la formación de tres grandes grupos: gimnúridos, miliobátidos-rinoptéridos y mobúlidos. Cada uno de ellos presenta un patrón morfológico particular y ciertas adaptaciones, de acuerdo al lugar en el que viven y a sus hábitos alimenticios.

### **Gimnúridos**

Este grupo, fue el que presentó los caracteres más plesiomórficos, tales como:

- En el esqueleto, el neurocráneo presentó procesos postorbitales no fusionados (carácter 5, estado 0), foramen anterior del canal preorbital en posición dorsal (carácter 1, estado 0), con procesos preorbitales (carácter 3, estado 1), la anchura internasal no fue muy grande (carácter 10, estado 0), el cráneo es más largo que ancho (carácter 13, estado 2). En el esqueleto hiobranquial se observó la presencia del cartilago basihial e hipobranquial (carácter 24, estado 0). Sinarcualia con proceso lateral desarrollado (carácter 35, estado 1) y número reducido de cóndilos para articularse con la cintura escapular (caracteres 39-41).
- En la musculatura, los caracteres plesiomórficos fueron: constrictores superficiales dorsales (carácter 57, estado 0) y ventrales desarrollados no fusionados, (carácter 60, estado 0).

Los caracteres para gimnúridos, no se observan en los árboles, dado que la mayoría son compartidos con el grupo externo, por lo que no es raro que este grupo sea el más plesiomórfico.

Sin embargo, también presentaron caracteres derivados, mismos que hacen de los gimnúridos un grupo monofilético. Estos caracteres son: la fusión de los cartilagos ceratobranquiales 2-4 (carácter 27, estado 1), la presencia de procesos laterales en la sinarcualia (carácter 36, estado 1), la presencia de músculos precraneales (carácter 49, estado 1) y la presencia del músculo cuadradomandibular (carácter 52, estado 0).

Al igual que la mayoría de las especies del grupo externo, los gimnúridos son bentónicos y se caracterizan por vivir en el fondo, en donde se alimentan de pequeños peces, crustáceos o moluscos (Bigelow y Schroeder, 1953). Se observa que la musculatura asociada a la región mandibular y branquial de estos organismos y la de los miembros del grupo externo, comparten un patrón muscular similar.

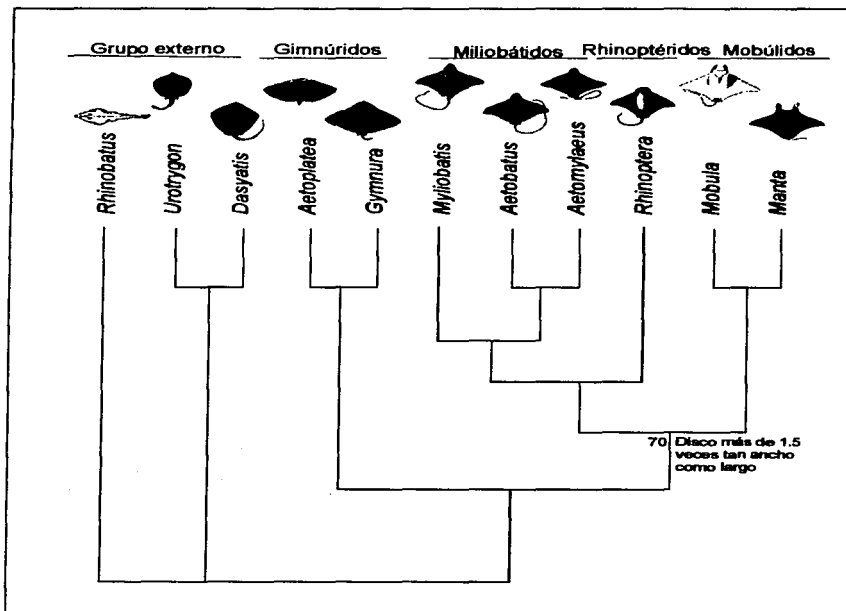


FIGURA 84. Evolución de la forma de nado en miliobatoideos. Se mapea sobre la filogenia morfológica la anchura del disco (carácter 70).

En los gimnúridos se observa que el disco es considerablemente más ancho que largo (aproximadamente 1.5 veces), a diferencia del grupo externo en donde el disco es casi tan largo como ancho (Fig. 84). Este ensanchamiento del disco permitió que los gimnúridos, pese a que son bentónicos, no se desplazarán por medio de movimientos ondulatorios característicos de los batoideos bentónicos, sino que sus movimientos fueran de tipo "aleteo". En miliobatidos, rinoptéridos y mobúlidos, también se observa que el disco es considerablemente más ancho que largo, además hay un incremento de la masa muscular en la parte proximal de las aletas pectorales; estas dos características han permitido que estos organismos puedan mantener un nado de tipo "aleteo" a larga distancia. En el caso de los gimnúridos, sus movimientos no son a larga distancia, ya que son organismos extremadamente planos, en los cuales no se observa un incremento de la masa muscular en la parte proximal de las aletas pectorales. Por este motivo sus movimientos son a distancias cortas, tal como ocurre en las especies del grupo externo.

Este nuevo tipo de locomoción estuvo dado por cambios tanto en el esqueleto como en la musculatura, lo que les permitió explotar otros hábitats, pudiendo así modificar sus hábitos alimenticios. Esto a su vez disminuyó la competencia por el alimento, lo que favoreció eventos de especiación.

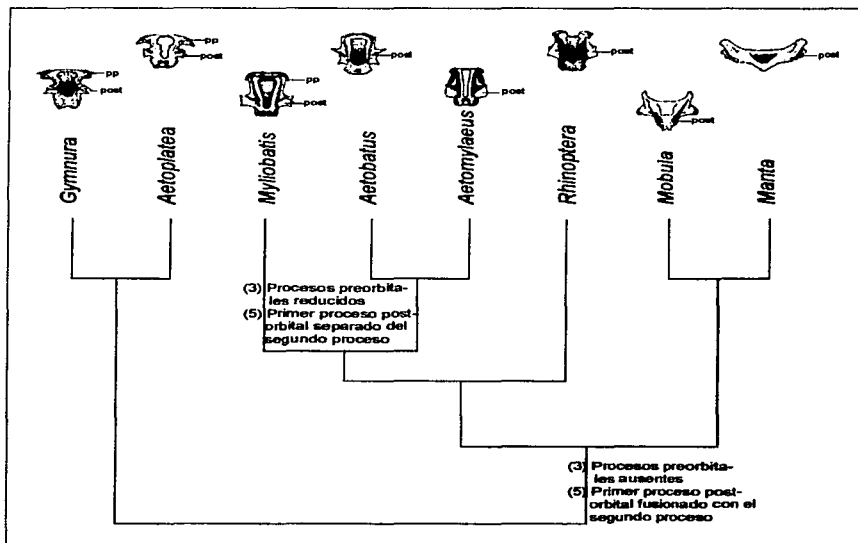


FIGURA 85. Evolución del neurocráneo en miiobátidos. Se mapea sobre la filogenia morfológica los procesos preorbitales (pp) y postorbitales (post) (caracteres 3 y 5).

Algunos de los cambios en la morfología de estos grupos están encaminados a proporcionar una forma hidrodinámica a los organismos. En el caso del cráneo, se observa una tendencia a la fusión y/o pérdida de los procesos, una migración completa de las cápsulas nasales a la región ventral y un ensanchamiento del cráneo. Los procesos preorbitales que están muy desarrollados en el grupo externo y en gimnúridos, están poco desarrollados en *Myliobatis* en tanto que en el resto de los géneros han desaparecido. Por otra parte, los procesos postorbitales crecen y se fusionan. Esto se empieza a hacer evidente en *Myliobatis*, en donde los procesos están juntos; en *Aetobatus*, *Aetomylaeus*, *Rhinoptera* y *Mobula* los procesos se fusionan, observándose solo un foramen como prueba de la fusión; en tanto que en *Manta* la fusión es completa

por lo que ya no se observa el foramen (Fig. 85). Esto hace del cráneo una estructura más resistente a la tensión mecánica, y a la vez, con la fusión de las estructuras, se han adquirido formas más hidrodinámicas en las especies más derivadas.

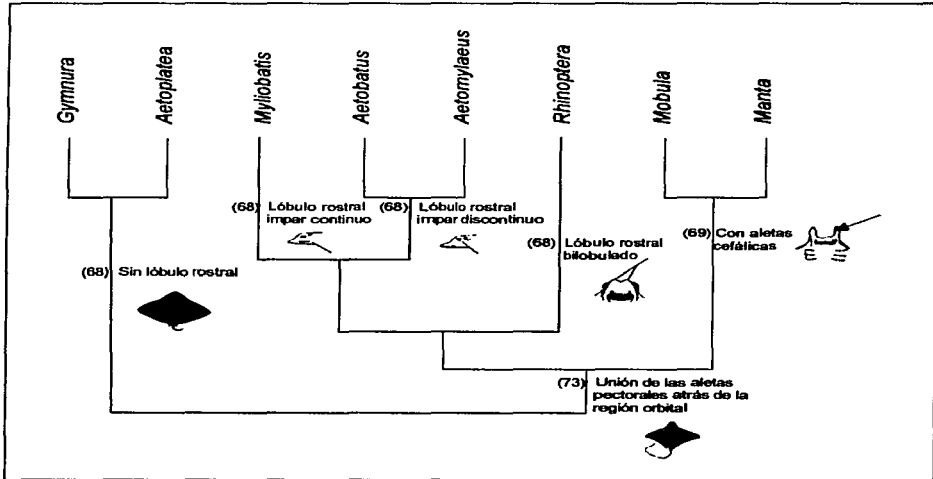


FIGURA 86. Evolución de la región anterior de miiobatidos. Se mapea sobre la filogenia morfológica los lóbulos rostrales (carácter 73).

Se observa también, que las aletas pectorales que se fusionan a nivel del rostrum en gimnúridos y en el grupo externo. En *Aetobatus*, *Aetomylaeus*, *Rhinoptera*, *Mobula* y *Manta* las aletas pectorales se fusionan hacia la parte posterior, atrás de la región orbital (Fig. 86). Esto les permitió tener un campo de visión diferente a los gimnúridos, lo cuales ven hacia arriba debido a que son bentónicos, mientras que en los miiobatidos, el campo de visión se amplía por la ubicación lateral de los ojos.

En *Myliobatis*, *Aetobatus*, *Aetomylaeus* y *Rhinoptera* se observa que la parte anterior de las aletas pectorales, junto con un cartilago rostral reducido, forman un lóbulo rostral. Esta estructura en *Myliobatis* es impar y se continúa con las aletas pectorales; en *Aetobatus* y *Aetomylaeus* es impar, pero no se continúa con las aletas pectorales (Fig. 86). En *Rhinoptera* este lóbulo se divide formando una estructura bilobulada. La presencia de este lóbulo contribuye a que estos géneros tengan una forma más hidrodinámica. En *Mobula* y *Manta* el lóbulo rostral se modifica y forma las aletas cefálicas, las cuales ayudan al organismo a dirigir el alimento a la boca.

Los grupos de los miliobatoideos, rinoptéridos y mobúlidos comparten una serie de características que los agrupan como un grupo monofilético. En el cladograma (Fig. 78) se observa claramente la formación de dos grandes grupos: el primero formado por miliobatidos y rinoptéridos, y el segundo por los mobúlidos. Cada uno de estos grupos presenta ciertas características que los separan, las cuales se mencionan a continuación.

### **Miliobátidos- rinoptéridos**

Los miliobátidos (*Myliobatis*, *Aetobatus*, *Aetomylaeus* y *Rhinoptera*) presentaron caracteres derivados como:

- En el esqueleto, neurocráneo con procesos postorbitales muy desarrollados fusionados (carácter 5, estado 1), foramen anterior del canal preorbital en posición anterior (carácter 1, estado 1), procesos preorbitales reducidos o ausentes (carácter 3, estados 2 y 3, respectivamente). En el esqueleto hiobranquial no se observó la presencia del cartilago basihial (carácter 22, estado 3) y en *Aetobatus*, *Aetomylaeus* y *Rhinoptera* tampoco se observó el cartilago hipobranquial (carácter 24, estado 1). Mandíbulas considerablemente robustas, con procesos alares. La sinarcualia presenta cartilago supraescapular orientado verticalmente, proceso lateral reducido y un mayor número de cóndilos que se articulan con la cintura escapular. Algunos de estos caracteres los comparte con los mobúlidos, por lo que aparecen en la base, en donde se unen ambos grupos.
- En la musculatura, constrictores superficiales dorsales (carácter 56, estado 1) y ventrales fusionados (carácter 60, estado 2) en *Myliobatis* y *Aetobatus*. Gran desarrollo de los músculos abductores.

Estos géneros presentan unas mandíbulas muy grandes, las cuales están fusionadas a nivel de la sínfisis lo que les proporciona mayor fuerza. Además en la mandíbula inferior (Cartilago de Meckel) presentan los procesos alares, los cuales proporcionan una superficie de mayor inserción para los músculos aductores mandibulares (Figs. 87, 88). Estos músculos, junto con el músculo coracomandibular están notablemente desarrollados, ya que juegan un papel activo en la elevación y en la depresión mandibular. En las mandíbulas presentan dientes modificados a manera de placas con las cuales trituran a sus presas. Estos géneros se encuentran la mayor parte del tiempo a lo largo de la columna de agua, sin embargo, se desplazan al fondo en donde se alimentan de organismos bentónicos, principalmente de moluscos de conchas duras, tanto bivalvos (ostras, almejas) como univalvos, además consumen grandes gasterópodos, langostas y cangrejos (Bigelow y Schroeder, 1953).

### **Mobúlidos**

Estos organismos presentaron los caracteres más derivados, como son:

- En el esqueleto, el neurocráneo es considerablemente más ancho que largo. Fontanela corta y ancha (carácter 14, estado 2). Altura del cráneo a nivel de las cápsulas nasales menor que el resto del cráneo (carácter 15, estado 2).

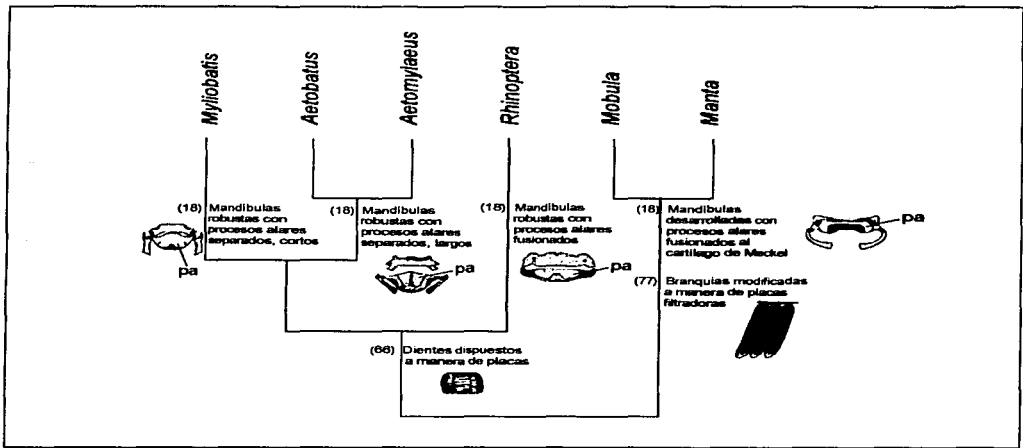


FIGURA 86. Cambios relacionados con el tipo de alimentación de los miliobátidos. Se mapea sobre la filogenia morfológica la evolución de las mandíbulas, de los dientes y los cambios en las branquias (caracteres 18 y 66). pa, procesos alares.

- En la musculatura, constrictores superficiales ventrales reducidos. Pérdida del músculo depresor hiomandibular (carácter 57, estado 1). Coracomandibular reducido (carácter 59, estado 2). Constrictores ventrales reducidos (carácter 60, estado 1). Músculo aductor mandibular desarrollado (carácter 61, estado 1).
- Otros caracteres: con aletas cefálicas (carácter 69, estado 1).

Los mobúlidos son organismos pelágicos, filtradores, que se alimentan principalmente de pequeños crustáceos, especialmente misidáceos y eufásidos (Notarbartolo-di-Sciara, 1987). Para poder ser organismos filtradores, las branquias se han modificado a manera de placas filtradoras, asimismo, los dientes se han reducido considerablemente, e incluso en *Manta birostris* faltan en la mandíbula superior. En estos organismos se han desarrollado las aletas cefálicas, las cuales les ayudan a introducir el alimento a la boca. Dado que no necesitan ejercer ningún tipo de presión en sus presas, se observa que hay una reducción significativa en la musculatura cefálica ventral e incluso algunos músculos, como el depresor hiomandibular y el coracohiomandibular están ausentes. Sin embargo, el músculo aductor mandibular, muestra un grado de desarrollo importante (Fig. 87), dado que este músculo tiene un papel fundamental en la elevación mandibular, permitiendo que la boca esté abierta durante la filtración.

En la figura 89 se presenta un cladograma en el cual se esquematiza la filogenia de la superfamilia Myliobatoidea obtenida a nivel de género.

Se encontró, que el grupo de los miliobátidos forma un grupo monofilético, en el cual *A. narinari* y *Aetomylaeus* son el grupo hermano de *Myliobatis*, esto corresponde a lo reportado por Nishida (1990), que es el único autor que incluye a *Aetomylaeus* en su estudio.



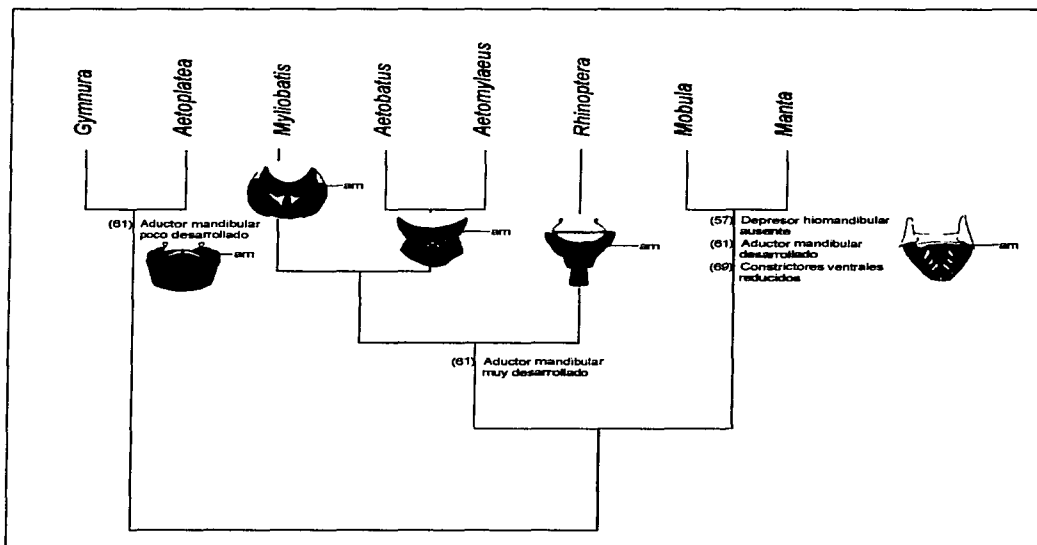


FIGURA 87. Evolución de la musculatura en miliobátidos. Se mapea sobre la filogenia morfológica los cambios en la musculatura cefálica ventral (caracteres 57, 61 y 69). am, aductor mandibular.

En este trabajo se obtuvo que *Rhinoptera* es el grupo hermano de los miliobátidos. Esto no corresponde a lo obtenido por Nishida (1990), Shirai (1996), Lovejoy (1996) y McEachran *et al.*, (1996), lo cuales reportan que *Rhinoptera* es el grupo hermano de *Mobula* y *Manta*. En el caso de Nishida reporta que ambos grupos comparten tres sinapomorfías: proceso anterior del neurocráneo, proceso preorbital ausente y origen del paquete longitudinal dorsal anterior al proceso postorbital. En este trabajo se observó que *Aetobatus narinari* presenta un par de procesos anteriores muy reducidos, además en esta especie no se observó la presencia de los procesos preorbitales en ninguno de los organismos procesados por descarnamiento manual, ni en los organismos transparentados. En cuanto al paquete longitudinal dorsal, en este trabajo se encontró tal como la reporta Nishida (Fig. 77; carácter 48).

En el análisis realizado en el presente estudio, se encontró una homoplasia que comparten las especies del género *Rhinoptera* con *Manta* y *Mobula*, y una homoplasia entre *Rhinoptera* y *Mobula*. Ambos caracteres son del neurocráneo, en el resto de las estructuras no hubo homoplasias. Es importante recalcar que aunque compartan esas dos características, los caracteres que los rinoptéridos comparten con los miliobátidos son

mayores. En el caso del neurocráneo se observa que se da una transición entre *Myliobatis*, *Aetomylaeus*, *Aetobatus*, *Rhinoptera*, *Mobula* y *Manta*. En donde *Myliobatis* presentó los caracteres mas plesiomórficos y *Manta* los más derivados.

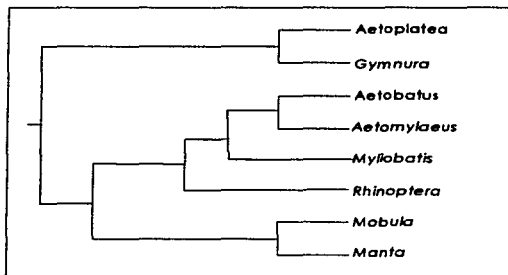


FIGURA 89. Filogenia del Suborden Myliobatoidei a nivel de género.

En el caso de los dientes se observa como *Myliobatis*, *Aetomylaeus*, *Aetobatus* y *Rhinoptera* presentaron dientes a manera de placa, los cuales están perfectamente adaptados para consumir moluscos. La musculatura ventral entre estos organismos es, por lo tanto, muy similar. Otros caracteres similares son el número de espirales del intestino y su sistema branquial no modificado.

Por los motivos expuestos anteriormente se considera que la hipótesis presentado en este trabajo representa bien las relaciones de parentesco de estos grupos. Es importante señalar que el trabajo pionero sobre las relaciones evolutivas de los miliobatoideos es el realizado por Nishida (1990). El resto de los autores basaron su trabajo principalmente en los caracteres propuestos por Nishida. En el presente trabajo, si bien se consideraron estos caracteres, en algunos casos se hicieron modificaciones dado que las observaciones de Nishida no concordaban con lo observado en el laboratorio. También se amplió el estudio de la musculatura cefálica dorsal y ventral, lo que proporcionó evidencia que cambio las filogenias antes propuestas.

## CONCLUSIONES

- ✓ Existe poca variación en la anatomía del sistema esquelético, de las especies de los géneros *Gymnura*, *Myliobatis* y *Rhinoptera*.
- ✓ Existe gran variación en la anatomía del sistema esquelético, en las especies del género *Mobula*, sobre todo en la cintura pélvica y en la sinarcualia.
- ✓ En la musculatura dorsal se observó una gran constancia de los músculos, con excepción del paquete longitudinal dorsal, el cual tendió a incrementar su tamaño en rinoptéridos y mobúlidos (carácter 48).
- ✓ En la musculatura ventral hubo muy poca variación entre las especies del mismo género, pero hubo gran variación entre los diferentes géneros, lo que se atribuye a los distintos hábitos alimenticios. Los músculos que mostraron mayor variación son los músculos aductores mandibulares.
- ✓ El grupo interno forma un grupo monofilético, lo que está sustentado por diez sinapomorfias.
  - Primer proceso postorbital localizado en la región orbital
  - Primer proceso postorbital desarrollado
  - Anchura interorbital mayor del 45% de la longitud del cráneo
  - Superficie articular de la sinarcualia redonda
  - Sinarcualia con un cóndilo ventrolateral grande
  - Cintura pélvica con procesos prepélvicos laterales reducidos a ausentes
  - Disco más de 1.5 veces tan ancho como largo
  - Con una aleta dorsal
  - Locomoción de tipo aleteo
- ✓ *Gymnura* y *Aetoplatea* forman un grupo monofilético, sustentado por siete sinapomorfias.
- ✓ *Myliobatis*, *Aetomylaeus* y *Aetobatus* formaron un grupo monofilético sustentado por cinco sinapomorfias.
- ✓ Los miliobátidos y los rinoptéridos forman un grupo monofilético, sustentado por cinco sinapomorfias.
- ✓ Dentro del contexto general del análisis se encontró que los gimnúridos presentaron los caracteres más plesiomórficos y los mobúlidos los caracteres más apomórficos
- ✓ Con base en la filogenia obtenida, los caracteres del esqueleto mostraron las siguientes tendencias:
  - Reducción y pérdida de los procesos preorbitales (carácter 2)

- Procesos postorbitales muy desarrollados y fusionados (carácter 5)
  - Presencia y desarrollo de los procesos anteriores (carácter 7)
  - Incremento de la anchura internasal (carácter 10)
  - Incremento en la anchura del cráneo (carácter 13)
  - Pérdida el cartílago basihial (carácter 22)
  - Pérdida del primer hipobranquial (carácter 24)
  - Fusión de los cartílagos ceratobranquiales en su parte proximal (carácter 27)
  - Elongación del cartílago supraescapular de la sinarcualia (carácter 34)
  - Reducción de el proceso lateral de la sinarcualia (carácter 35)
  - Incremento en el número de superficies de articulación (cóndilos) de la sinarcualia (caracteres 40-41)
- ✓ Con base en la filogenia obtenida los músculos cefálicos ventrales se observaron las siguientes tendencias:
- Fusión de los constrictores ventrales superficiales o reducción (carácter 60)
  - Gran desarrollo de los músculos aductores mandibulares (carácter 61)
  - Músculos precraneales (carácter 49) y cuadratomandibular ventral (carácter 52) sólo en gimnúridos
  - Músculo "Z" (carácter 53) sólo en miliobátidos y rinoptéridos.
  - Músculo "Y" (carácter 54) sólo en miliobátidos y rinoptéridos.
- ✓ Los miliobatoideos, rinoptéridos y mobúlidos mostraron las siguientes adaptaciones:
- Disco más ancho que largo con un incremento en la masa muscular de las aletas pectorales lo que les permitió un nado tipo "aleteo" a larga distancia
  - Fusión de las aletas pectorales a tras de la región orbital, lo que favoreció un campo de visión más amplio
  - Con lóbulo rostral par o impar, proporcionándoles una forma más hidrodinámica
  - En el cráneo se observa una fusión y/o pérdida de los procesos, una migración completa de las cápsulas nasales a la región ventral y un ensanchamiento del cráneo, lo que hace que sea una estructura más resistente a la tensión mecánica, y a la vez, proporciona una forma más hidrodinámica.
- ✓ En el grupo de los miliobátidos y rinoptéridos los cuales no pueden ser considerados como especies totalmente pelágicas dado que se alimentan en el fondo se observaron una mandíbulas muy grandes, las cuales están fusionadas a nivel de la sínfisis. En la mandíbula inferior presentan procesos alares, los cuales proporcionan una superficie de mayor inserción para los músculos aductores mandibulares. Con dientes modificados a manera de placas.

- ✓ En mobúlidos se observó que son organismos pelágicos, filtradores, cuyas branquias se han modificado a manera de placas filtradoras, asimismo, los dientes se han reducido considerablemente, e incluso en *Manta birostris* faltan en la mandíbula superior. Hay una reducción significativa en la musculatura cefálica ventral e incluso algunos músculos como el depresor hiomandibular y el coracohiomandibular han desaparecido.
- ✓ Este tipo de trabajos son pocos los realizados en México y, dada la diversidad de los miliobátidos en nuestro país es importante realizar estudios más profundos.

# APÉNDICE

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## Apéndice 1

### *Gymnura marmorata*

	♂	♂	♂	♂	♀
Long. total	24.0	14.4	26.7	29.8	16.65
Long. del disco	18.5	11.7	21.0	22.2	13.2
Anchura del disco	31.7	21.2	35.0	36.9	24.0
Diámetro del ojo	0.75	0.35	0.65	0.9	0.6
Dist. interorbital	2.7	1.8	3.2	3.4	2.0
Long. preorbital	2.8	1.8	3.7	4.1	1.9
Dist. interespiracular	2.8	2.1	3.1	3.2	2.0
Long. morro-axila	16.3	10.4	18.8	19.3	11.4
Long. morro-cloaca	12.9	10.8	18.0	19.6	11.6
Long. caudal	6.8	3.8	8.6	8.7	5.0
Long. preoral	3.1	2.3	4.0	4.3	2.4
D. internarinal	1.85	1.3	2.1	2.3	1.5
Boca-1ª hendidura	1.5				1.2
Boca-2ª hendidura	2.1				1.6
Boca-3ª hendidura	2.75				2.05
Boca-4ª hendidura	3.4				2.2
Boca-5ª hendidura	3.9				2.7
Interbranquial 1	5.1				4.05
Interbranquial 2	5.0				3.9
Interbranquial 3	4.6				3.5
Interbranquial 4	4.0				3.3
Interbranquial 5	3.5				3.1
Ancho de la boca	2.7	2.1	3.0	3.2	2.1

### *Gymnura micrura*

	♂	♂	♂	♀	♀	♀
Long. total	14.9	16.2	15.5	18.3	17.2	27.9
Long. del disco	11.8	13.0	11.2	13.5	15.1	40.3
Ancho del disco	21.4	22.6	21.8	26.8	28.2	21.9
Diámetro del ojo	0.35	0.35	0.4	0.8	0.6	0.55
Dist. interorbital		2.2			2.3	
Long. preorbital	2.3	2.3	2.3		2.7	3.8
Dist. interespiracular		2.2			2.5	
Long. morro-axila	10.6	11.7	11.1		13.8	19.9
Long. morro-cloaca	10.2	11.3	11.1		13.5	19.2
Long. caudal	4.2	4.7	4.2		3.6	8.4
Long. preoral	2.2	2.6	2.4		2.8	4.2
D. internarinal	1.3	1.5	1.5		1.8	2.5
Boca-1ª hendidura		1.15				
Boca-2ª hendidura		1.7				
Boca-3ª hendidura		2.05				
Boca-4ª hendidura		2.45				
Boca-5ª hendidura		2.8				
Interbranquial 1		3.6				
Interbranquial 2		3.4				
Interbranquial 3		3.2				
Interbranquial 4		2.8				
Interbranquial 5		2.6				
Ancho de la boca		2.1				

*Aetobatus narinari*

	AE1 ♂	AE4 ♂	♂	♂	♀	AE2 ♀	AE3 ♀
Long. total	141.7	142.0		121.4		167.5	121.4
Long. del disco	30.3	33.6	106	25.5	87.0	43.1	25.5
Ancho del disco	52.5	52.0	130	42.4	113	86.0	42.4
Diámetro del ojo	2.1	2.6	2.8	1.8	3.5	2.5	1.8
Dist. interorbital	5.0	5.4	16.0	5.0	13.0	9.5	5.0
Long. preorbital		3.0	13.6	3.0	11.0	4.8	3.0
Dist. interespiracular	5.6	5.6		5.2	11.0	7.1	5.2
Dist. morro-aleta dorsal	30.5	30.8		26.6		40.2	26.6
Long. morro-axila	30.0	29.0		22.1	67.0	35.6	22.1
Long. morro-cloaca	31.5	28.3		23.5		41.6	23.5
Long. caudal	110.2	110.3		100.1		135.5	100.1
Long. preoral	5.3	5.4	14.9	4.2	12.0	7.1	4.2
D. internarinal	2.6	2.5	7.0	2.0	6.0	3.3	2.0
Boca-1ª hendidura	4.25	4.5		3.5	9.5	5.0	3.5
Boca-2ª hendidura	5.2	5.6		4.4	12.2	6.4	4.4
Boca-3ª hendidura	6.4	6.5		5.4	14.8	8.1	5.4
Boca-4ª hendidura	7.5	7.3		6.2	17.1	9.7	6.2
Boca-5ª hendidura	8.4	8.3		6.9	18.8	11.1	6.9
Interbranquial 1	9.5	9.7		12.1		12.1	8.1
Interbranquial 2	8.9	8.8		11.2		11.2	7.3
Interbranquial 3	7.8	7.5		10.0		10.0	6.6
Interbranquial 4	6.5	6.1		8.4		8.4	5.2
Interbranquial 5	5.5	5.2		7.3		7.3	4.2
Ancho de la boca	4.4	4.3		5.0	8.3	5.0	2.8
Alt. de la aleta dorsal	1.6	1.8					1.3
Base de la aleta dorsal	2.2	2.3					1.7

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



**Myliobatis**

	<i>Myliobatis californica</i> ♀	<i>Myliobatis californica</i> ♀	<i>Myliobatis longirostris</i> ♂	<i>Myliobatis longirostris</i> ♀
Long. total	103.1	123	109.5	137.0
Long. del disco	47.6	59.1		43.75
Ancho del disco	71.5	90.0	60.3	
Diámetro del ojo		2.2		3.2
Dist. interorbital		9.6		8.8
Long. preorbital		6.8		5.5
Dist. interespiracular		12.2		10.9
Dist. morro-espina		67	45.8	56.0
Dist. boca- cloaca	33.3	39.8	24.0	30.7
Dist. morro-aleta dorsal		61.0	40.5	51.4
Long. morro-axila	41.0			41.0
Long. morro-cloaca	40.3	7.03	33.0	40.0
Long. caudal	62.2	70.2	76.3	94.0
Long. preoral				9.4
D. internarinal	4.5	5.6		5.0
Boca-1ª hendidura				5.6
Boca-2ª hendidura				7.3
Boca-3ª hendidura				8.4
Boca-4ª hendidura				9.7
Boca-5ª hendidura				11.0
Interbranquial 1	11.3			11.3
Interbranquial 2	10.1			10.1
Interbranquial 3	8.7			7.8
Interbranquial 4	7.5			7.1
Interbranquial 5	6.7			5.6
Ancho de la boca	6.3	7.4		6.1
Alt. de la aleta dorsal				1.75
Base de la aleta dorsal				3.8

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

	<i>Mente bivostris</i> ♀	<i>Mobula thurstoni</i> ♂	<i>Mobula thurstoni</i> ♂	<i>Mobula thurstoni</i> ♂	<i>Mobula tarapacana</i> ♂	<i>Mobula tarapacana</i> ♂
Long. total	421	160.1	99.0	104.0	256.0	
Long. del disco	272	103.3	60.5	66.55	186.0	176.0
Ancho del disco	470	169.4	109		268.0	260.0
Diámetro del ojo	16	4.6	1.9		12.0	
Dist. interorbital		29.3	16.0	16.0	43.3	
Long. preorbital	43	14.7	7.9	9.0	20.66	
Dist. interespiracular		29.6	18.0	16.8	38.3	
Dist. boca- cloaca			42.0			
Dist. morro-aleta dorsal			54.0	54.8		
Long. morro-axila	238	93.0	55.0			
Long. morro-cloaca			53.8			
Long. caudal			42.3	49.75		
Long. preoral	56	20.5	12.3	12.4		
D. internarinal	64.6	17.9	10.6	11.3	23.2	
Boca-1ª hendidura		12.1	7.7	7.1	19.5	
Boca-2ª hendidura		17.2	10.3	10.3	24.5	
Boca-3ª hendidura		22.6	13.1	13.2	29.5	
Boca-4ª hendidura		27.0	16.0	15.8	34.0	
Boca-5ª hendidura		31.3	18.5		38.0	
Interbranquial 1	53	22.2	12.4	12.8	19.5	
Interbranquial 2	48.5	20.6	11.5	12.1	17.5	
Interbranquial 3	44	17.5	9.8	10.1	13.5	
Interbranquial 4	37	13.1	8.5	7.3	10.5	
Interbranquial 5	20.5	9.6	4.4		8.25	
Ancho de la boca	77	21.4	11.7	12.8	30.8	
Alt. de la aleta dorsal		17.7	3.3	4.5		
Base de la aleta dorsal		24.5	4.7	6.5		

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

	<i>Mobula munkiana</i> ♂	<i>Mobula munkiana</i> ♂
Long. total	79.2	111.6
Long. del disco	34.6	67.5
Ancho del disco	54.9	101.5
Diámetro del ojo	2.0	
Dist. interorbital	8.9	17.5
Long. preorbital	5.0	9.7
Dist. interespiracular	9.4	18.7
Dist. morro-espina		
Dist. boca- cloaca	22.5	45.0
Dist. morro-aleta dorsal	32.2	59.5
Long. morro-axila	31.1	60.6
Long. morro-cloaca	29.6	58.5
Long. caudal	49.0	54.2
Long. preoral	7.6	13.5
D. internarinal	5.7	10.6
Boca-1ª hendidura	3.8	7.0
Boca-2ª hendidura	5.8	11.4
Boca-3ª hendidura	7.7	14.8
Boca-4ª hendidura	8.8	18.0
Boca-5ª hendidura	11.0	21.5
Interbranquial 1	7.6	15.2
Interbranquial 2	6.7	13.1
Interbranquial 3	5.6	10.9
Interbranquial 4	3.6	7.4
Interbranquial 5	2.1	3.8
Ancho de la boca	7.1	12.0
Alt. de la aleta dorsal	1.9	4.3
Base de la aleta dorsal	2.8	6.5

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

**Rhinoptera steindachneri**

	♂	♂	♂	♀	♀
Long. total	135.0	122.9	108.9	58.2	82.1
Long. del disco	55.0	51.5	53.0	22.6	29.9
Ancho del disco	83.0	83.8	87.6	37.2	51.9
Diámetro del ojo	2.5	2.4	2.4	2.15	1.7
Dist. interorbital	10.5	10.8	10.6	4.8	7.0
Long. preorbital	3.5	3.2	2.9	1.2	0.9
Dist. interespiracular	13.0	11.8	12.2	7.2	8.9
Dist. morro-espina	11.5	-	12.5	23.6	31
Dist. boca-cloaca	-	-	-	14.6	23
Dist. morro-aleta dorsal	47.3	48.7	50.2	21.5	28.5
Long. morro-axila	44.7	45.5	56.9	20.1	27.4
Long. morro-cloaca	45.3	45.2	48.0	20.0	29.3
Long. caudal	85.1	77.1	63.0	39.4	55.6
Long. preoral	10.4	10.0	10.7	5.1	6.2
D. internarinal	6.5	6.3	6.5	3.1	4.9
Boca-1ª hendidura	2.5	3.0	3.3	1.1	2.0
Boca-2ª hendidura	4.6	5.5	6.2	2.1	3.4
Boca-3ª hendidura	7.0	7.5	7.3	3.2	4.8
Boca-4ª hendidura	8.8	9.4	9.3	4.1	6.0
Boca-5ª hendidura	10.6	11.4	11.4	5.2	7.2
Interbranquial 1	13.9	13.5	14.5	7.0	9.4
Interbranquial 2	13.4	12.5	14.8	6.5	8.8
Interbranquial 3	12.3	11.2	12.4	6.2	8.7
Interbranquial 4	10.9	10.1	11.2	5.4	7.3
Interbranquial 5	10.9	9.4	9.8	5.0	6.6
Ancho de la boca	9.0	9.0	9.5	4.4	6.0
Alt. de la aleta dorsal	3.0	3.9	3.0	1.0	2.6
Base de la aleta dorsal	5.1	-	5.2	1.8	1.7

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## APÉNDICE 2

Especies que fueron utilizadas en el análisis filogenético.

### *Aetoplatea zonura* Bleeker

Disco muy ancho, dos veces tan ancho como largo. Cabeza muy ancha y aplanada. Hocico corto con una pequeña prominencia al final. Ojos pequeños, 2.5 en el hocico. Espiráculos más largos que los ojos. Dientes pequeños, similares en ambas mandíbulas. Nostrilios largos, oblicuos; membrana nasal casi recta. Con una pequeña aleta dorsal, pequeña redondeada, anterior a la espina aserrada. Cola pequeña corta con una membrana cutánea sobre la superficie ventral de la cola.

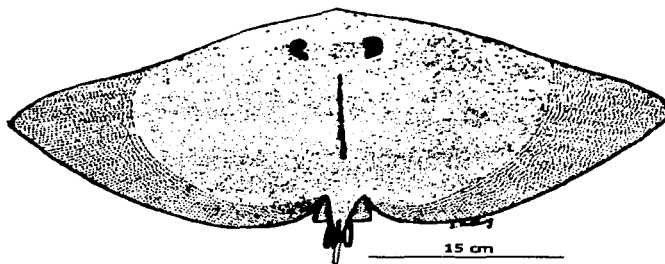


FIGURA 90. *Aetoplatea zonura* (Tomado de Chen y Chung, 1971).

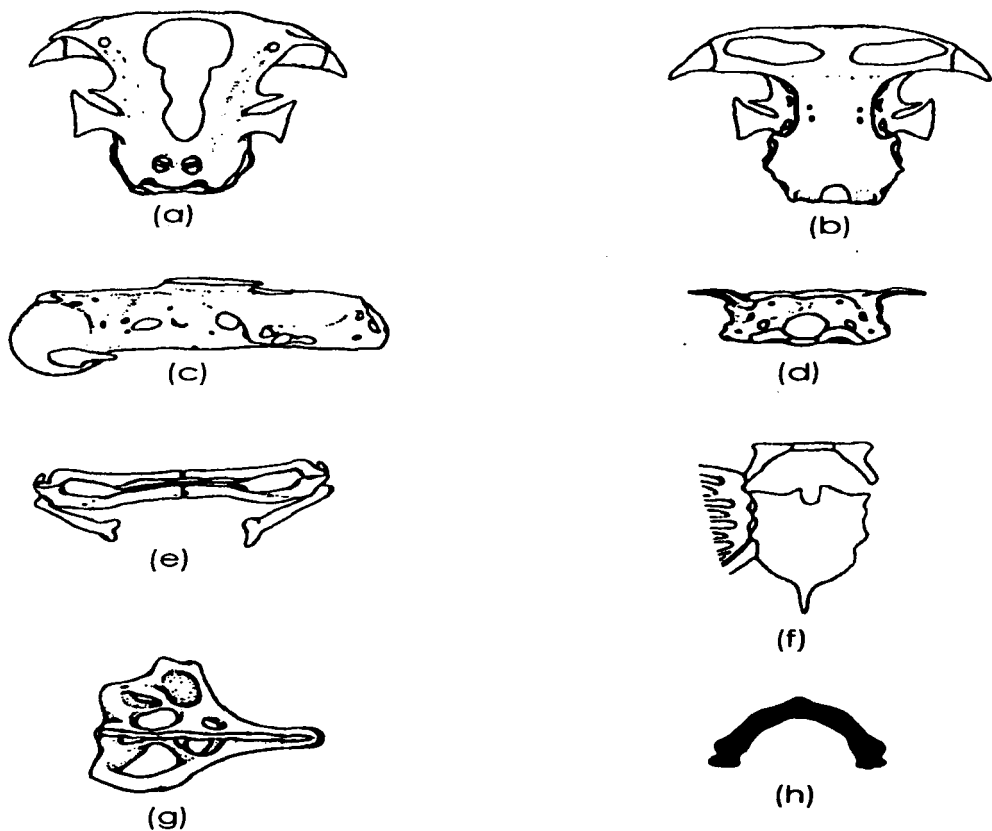


FIGURA 91. *Aetoplatea zonura*. A) vista dorsal de neurocráneo, b) vista ventral de neurocráneo, c) vista lateral de neurocráneo, d) vista occipital de neurocráneo, e) vista ventral del arco mandibular, f) vista ventral del esqueleto hiobranquial, g) vista lateral del escapulacoracoides, h) vista dorsal de cintura pélvica. (Tomados de Nishida, 1990).

***Aetomylaeus nichofii* (Schneider)**

Disco muy ancho, su longitud es 1.67 en su ancho. Hocico corto, 2.4 veces en su cabeza, un lóbulo de forma punteada enfrente en el nivel bajo. Ojos no visibles desde arriba, 2.2 veces en el hocico. Espiráculos largos, profundos, abiertos lateralmente. Nostrilios confluentes con la boca. Dientes con la hilera media grande y tres hileras delgadas laterales a cada lado. Aberturas branquiales pequeñas, subiguales. Con una aleta dorsal, pequeña. Ventrals aproximadamente dos veces tan largas como anchas, ángulo externo redondeado. Pectorales subfalciformes. Cola larga, delgada, sin espina caudal.

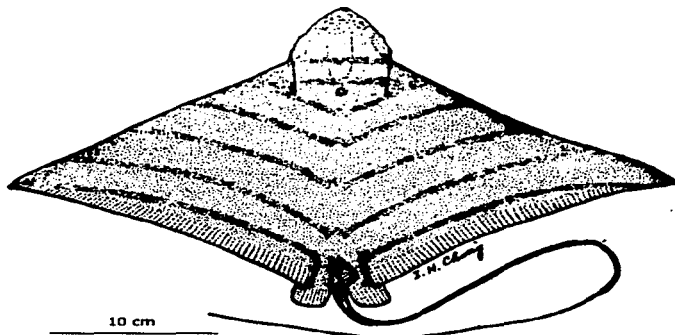
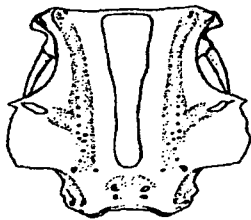
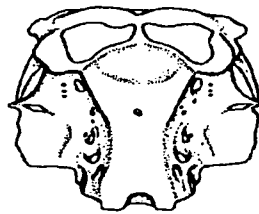


FIGURA 92. *Aetomylaeus nichofii* (Tomado de Chen y Chung, 1971).

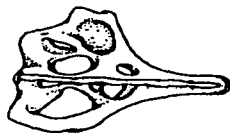
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



(a)



(b)



(c)



(d)

FIGURA 93. *Aetomylaeus nichofii*. a) vista dorsal del neurocráneo, b) vista ventral del neurocráneo, c) vista lateral del escapulacoracoides, d) vista dorsal de la cintura pélvica (Tomados de Nishida, 1990).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



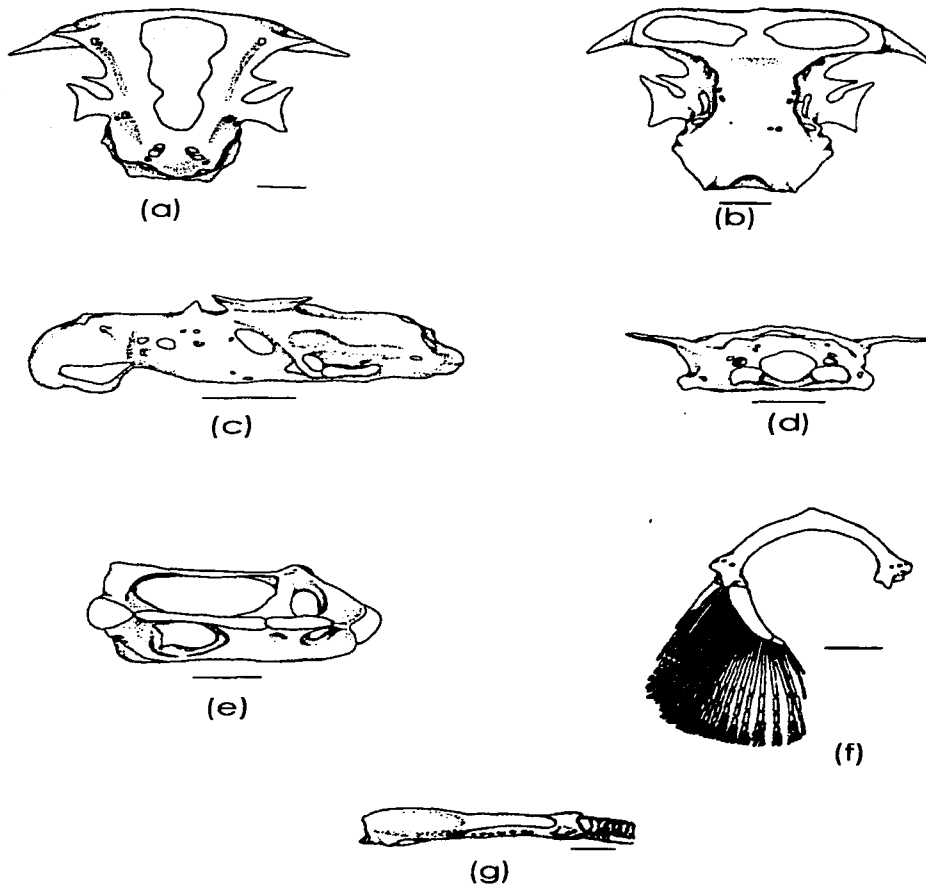
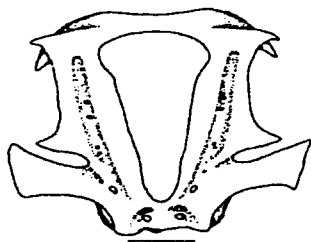
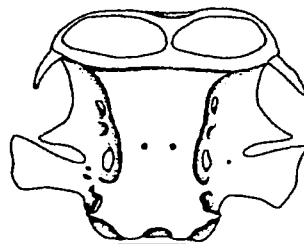


FIGURA 94. *Gymnura japonica*. a) vista dorsal del neurocráneo, b) vista ventral del neurocráneo, c) vista lateral del neurocráneo, d) vista occipital del neurocráneo, e) vista lateral del escapulacoracoides, f) vista dorsal de la cintura pélvica, g) vista lateral de la sinarcualia (Tomados de Nishida, 1985, 1990).

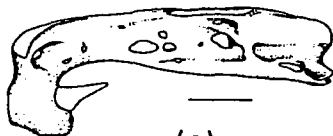
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



(a)



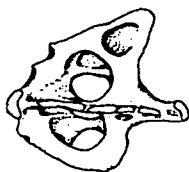
(b)



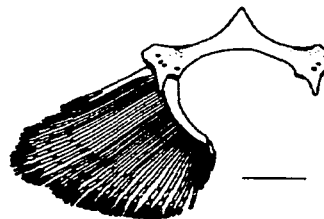
(c)



(d)



(e)



(f)



(g)

FIGURA 95. *Myliobatis tobijei*. a) vista dorsal del neurocráneo, b) vista ventral del neurocráneo, c) vista lateral del neurocráneo, d) vista occipital del neurocráneo, e) vista lateral del escapulacoracoides, f) vista dorsal de la cintura pélvica, g) vista lateral de la sinarcualia (Tomados de Nishida, 1985, 1990).

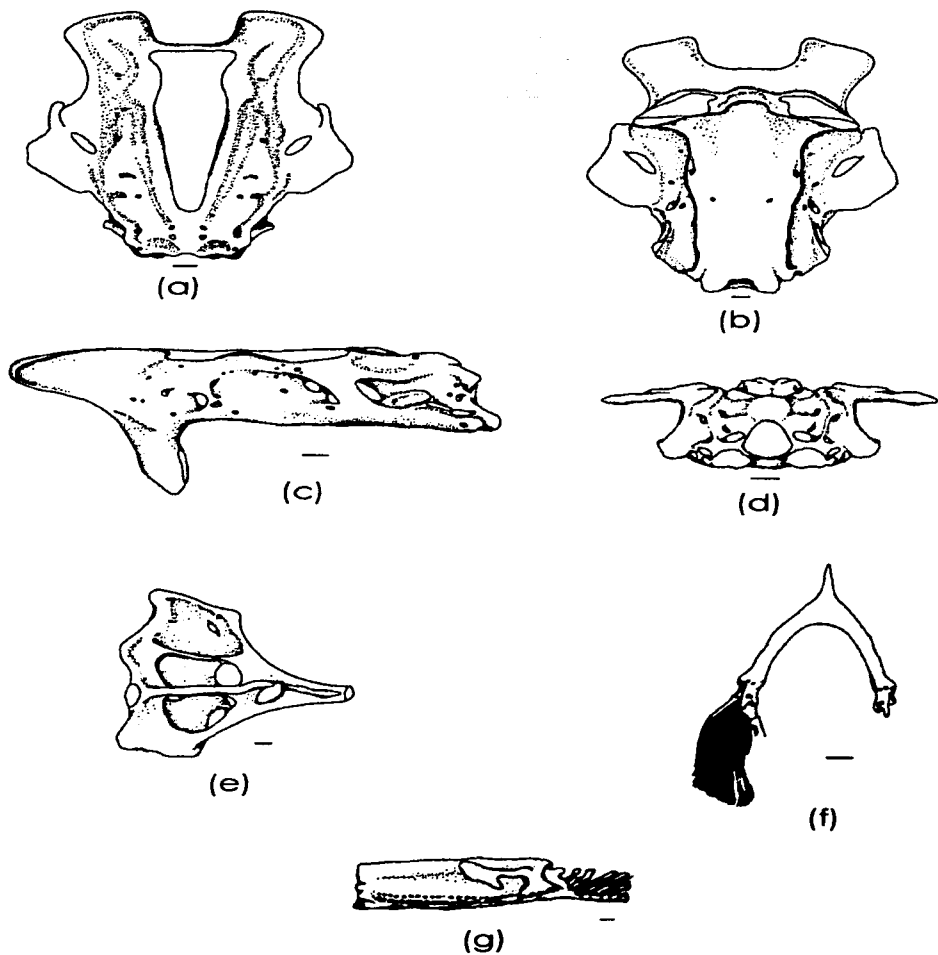


FIGURA 96. *Rhinoptera javanica*. a) vista dorsal del neurocráneo, b) vista ventral del neurocráneo, c) vista lateral del neurocráneo, d) vista occipital del neurocráneo, e) vista lateral del escapulacoracoides, f) vista dorsal de la cintura pélvica, g) vista lateral de la sinarcualia (Tomados de Nishida, 1985, 1990).

## **BIBLIOGRAFÍA**

- Aceró, P. A. y J. F. Garzón. 1982. On an interesting specimen of cownose ray (Pisces: Rhinopteridae) from the Colombian Caribbean. *Bol. Inst. Oceanogr.*, 31(2):9-11.
- Applegate, S. P. And J. E. Fitch. 1964. A new species of eagle ray, *Myliobatis longirostris*, from Baja California Mexico. *California Fish and Game*, 50(3):189-194.
- Beebe, W. y J. Tee-Van. 1941. Fishes from the Tropical Eastern Pacific (from Cedros Island, Baja California, South to the Galapagos Island and Northern Peru). Rays, mantas and chimaeras. *Zoologica, N. Y.*, 26(3):245-280.
- Bigelow, H. B. and Schroeder. 1953. Fishes of Western North Atlantic, Part 2. Sawfishes, guitarfishes, skates, rays, chimaeroids. *Mem. Sears Foun. Mar. Res.* 588 p.
- Capetta, H. 1987. Chondrichthyes II: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchs. In H. P. Schultz (Ed.), *Handbook of Paleichthyology*, Vol. 3B. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Carroll, R. L., 1988. Vertebrate paleontology and evolution. W. H. Freeman and Company, New York.
- Castello, H. P. Y M. C. Pineido. 1978. Arraias venenosas e gigantes. *Naturaleza*, (4):25-30.
- Castro-Aguirre J. L. y H. P. Espinosa. 1996. Catálogo sistemático de las rayas y especies afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes = Batoidimorfa). Instituto de Biología UNAM.
- Chen, J. T. F. Y I. Chung. 1971. A review of rays and skates or Batoidea of Taiwan. *Ichthyological Series N° 8. Biol. Bull.* 40. 1-53 pp.
- Compagno, L. J. V. 1973. Interrelationships of living elasmobranchs. Pages 15-61 in P. H. Greenwood, R. S. Miles, and C. Patterson, eds. *Interrelationships of fishes*. Academic Press.
- Compagno, L. J. V. 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. *Amer. Zool.*, 17:303-322.
- Compagno, L. J. V. 1984. *FAO Species Catalogue. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known to date.* *FAO Fish. Synop.*, 4(125), Pt. 1:249.
- De Andrés, Av., García, G. J. M. y R. Muñoz-Chápuli. 1987. Ventral musculature in elasmobranchs: some functional and phylogenetic implications. *Fifth Congress of European Ichthyologists Proceedings Stockholm*.
- Dingerkus, G. y D. L. Ulher. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol.*, 52:229-232.

Farris, J. S. 1989. Hennig'86. Version 1.5. Published by the author. Port Jefferson Station, New York (Software).

Garman, S. 1913. The plagiostoma. Mem. Mus. Comp. Zool. Harv., 36:1-515.

Godínez R. J. 1998. Contribución al conocimiento de la musculatura craneal y branquial de *Rhinobatos productus*, *Rhinobatos glaucostigma*, *Rhinobatos lentiginosus* y *Zapteryx exasperata* (Batoidei: Rhinobatidae). Tesis (Biología). Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM, México.

González, I. M. 1996. Filogenia de doce especies de batoideos (Chondrichthyes: Batoidimorpha) de México con base en la anatomía del cráneo. Tesis (Biología). Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

González-Isáis, M. 2003. Anatomical comparison of the cephalic musculature of some members of the Superfamily Myliobatoidea (Chondrichthyes): implications for evolutionary understanding. Anat. Rec., 271A(1):259-272.

González I. M. y D. H. M. Montes. 1996. Primer registro de *Rhinoptera brasiliensis* (Batoidei: Rhinopteridae) en Veracruz, México. Rev. Biol. Trop., 44(2):947-948.

Hennig, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Eudeba, Buenos Aires.

Last, P. R., y J. D. Stevens. 1994. Sharks and rays of Australia. CSIRO, Australia.

Lovejoy, N. R. 1996. Systematics of myliobatid elasmobranchs: with emphasis on the phylogeny and historical biogeography of neotropical freshwater stingrays (Potamotrygonidae: Rajiformes). Zool. J. Lin. Soc., 117:207-257.

McEachran, J. D. y G. N. Di-Sciara. 1995. Peces Batoideos. En: Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Vol. II Vertebrados-Parte I. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma.

McEachran, J. D., Miyake, T. y K. A. Dunn. 1996. Interrelationships of the batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). En: Stiassny M. L. J., Parenti, L. R. y G. D. Johnson, eds. Interrelationships of fishes. Academic Press.

Meléndez, B. 1878. Paleontología Tomo 2. Vertebrados: peces anfibios, reptiles y aves. Paraninfo, Madrid. 542 p.

Miyake, T. 1988. The Systematics of the stingray genus *Urotrygon* with comments of the interrelationships within Urolophidae (Chondrichthyes, Myliobatiformes). Unpublished Ph. D. Dissertation, Texas A & M University, College Station, Texas, U. S. A.

Miyake, T. and J. D. McEachran. 1991. The morphology and evolution of the ventral gill arch skeleton in batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). Zool. J. Linn. Soc., 102:75-100.

- Miyake, T., McEachran, J. D. and B. K. Hall. 1992. Edgeworth's legacy of cranial muscle development with an analysis of muscles in the ventral gill arch of batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). *J. Morphology*, 212:213-256.
- 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.
- Montes D. H. M. 1996. Relaciones de parentesco y similitud entre ocho especies de la Superfamilia Dasyatoidea (Pisces: Batoidea). Tesis (Biología). Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM, México.
- Motta, P. J. and C. D. Wilga. 1995. Anatomy of the feeding apparatus of the Lemon Shark, *Negaprion brevirostris*. *J. Morph.* 226:309-329.
- Nelson, J. S. 1984. *Fishes of the world*. 3<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. 1985. Comparative skeletal of six myliobatoid fishes from Japan. Japanese Group for Elasmobranch Studies. N<sup>o</sup> 19:21-42.
- Nishida, K. 1990. Phylogeny of the Suborder Myliobatoidei. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1-108.
- Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9:413-426.
- Notobartolo-di-Sciara. 1987. Natural History of the Rays of the Genus *Mobula* in the Gulf of California. *Fish. Bull.*, 86(1):45-66.
- Romer, A. S. 1974. *Vertebrate paleontology*. 3<sup>a</sup> ed. The University of Chicago Press. E. U. 468 p.
- S. I. C. (1976). Catálogo de peces marinos mexicanos. Secretaría de Industria y Comercio.
- Taniuchi, T. and H. Ishihara. 1990. Anatomical comparison of claspers of freshwater stingrays (Dasyatidae and Potamotrygonidae). *Jap. J. Ichty.*, 37(1):10-16.
- Shirai, S. 1996. Phylogenetic Interrelationships of the Neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). En: Stiassny M. L. J., Parenti, L. R. y G. D. Johnson, eds. *Interrelationships of Fishes*. Academic Press.
- Tricas, T. C., Deacon, K., Last, P., McCosker, J. E., Walker, I. y L. Taylor. 1998. *Tiburones y rayas*. Omega, Barcelona.

Wilga, Ch. D. y P. J. Motta. 1998. Feeding mechanism of the atlantic guitarfish *Rhinobatos lentiginosus*: modulation of kinematic and motor activity. J. Exp. Biol., 201:3167-3184.

Wallace, J. H. 1967. The batoid fishes of the East Coast of Southern Africa. Part II: Manta, eagle, duckbill, cownose, butterfly and sting rays. The Oceanographic Research Institute. Investigational Report N° 16.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN