



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**ANÁLISIS MORFOLÓGICO DEL GÉNERO *ZAPTERYX* (RHINOBATIDAE:
BATOIDEA) Y SUS IMPLICACIONES EN LA EVOLUCIÓN DE LOS PECES**

GUITARRA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

EDUARDO VILLALOBOS SEGURA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA

INSTITUTO DE GEOLOGÍA. UNAM

MIEMBRO DEL COMITÉ TUTOR: M. en C. HÉCTOR SALVADOR ESPINOSA PÉREZ

INSTITUTO DE BIOLOGÍA. UNAM

MIEMBRO DEL COMITÉ TUTOR: DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN

INSTITUTO DE BIOLOGÍA. UNAM

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2015



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**ANÁLISIS MORFOLÓGICO DEL GÉNERO *ZAPTERYX* (RHINOBATIDAE:
BATOIDEA) Y SUS IMPLICACIONES EN LA EVOLUCIÓN DE LOS PECES**

GUITARRA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

EDUARDO VILLALOBOS SEGURA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA

INSTITUTO DE GEOLOGÍA. UNAM

MIEMBRO DEL COMITÉ TUTOR: M. en C. HÉCTOR SALVADOR ESPINOSA PÉREZ

INSTITUTO DE BIOLOGÍA. UNAM

MIEMBRO DEL COMITÉ TUTOR: DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN

INSTITUTO DE BIOLOGÍA. UNAM

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2015

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 21 de septiembre de 2015, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **VILLALOBOS SEGURA EDUARDO**, con número de cuenta **303223652**, con la tesis titulada **"ANÁLISIS MORFOLÓGICO DEL GÉNERO *Zapteryx* (RHINOBATIDAE: BATOIDEA) Y SUS IMPLICACIONES EN LA EVOLUCIÓN DE LOS PECES GUITARRA."**, realizada bajo la dirección del **DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA**:

Presidente: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Vocal: DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA
Secretario: M. en C. HÉCTOR SÁLVADOR ESPINOSA PÉREZ
Suplente: DR. JOSÉ MARTÍN GARCÍA VARELA
Suplente: DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 03 de noviembre de 2015.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



Agradecimientos.

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM., por todo el apoyo brindado durante mi periodo de estudios de maestría
- Al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico recibido como becario durante el periodo 2014-1 - 2015-2.
- Al programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica PAPIIT IN-207314. Cuya contribución fue fundamental para la conclusión de mi proyecto de investigación.
- Al programa de Apoyo de Estudios de Posgrado (PAEP), por el soporte otorgado para asistir a la estancia de Investigación en la Universidad del Estado de Rio de Janeiro (UERJ).
- A los miembros del comité Tutor, por su paciencia y aportaciones.
 - Dr. Jesús Alvarado Ortega
 - Dr. Gerardo Pérez Ponce de León
 - M. en C. Héctor Salvador Espinosa Pérez.

Agradecimientos a título personal

- A mis padres por su ejemplo y paciencia.
- A mis compañeros de laboratorio y amigos por sus aportes al presente trabajo.
 - Dr. Fernando del Moral por su guía y ayuda en la colecta de ejemplares en Oaxaca.
 - Dr. Felipe Galván por su ayuda en la colecta de ejemplares de Baja California.
 - Biól. Armando Martínez por su apoyo en la colecta de ejemplares y su disposición en la discusión de ideas.
 - M. en C. Héctor S. Espinosa por su apoyo en la elaboración de este trabajo.
 - Dr. Jesús Alvarado por su guía y apoyo en la elaboración de este trabajo.
 - Dr. Paulo M. Brito por permitirme la oportunidad de conocer otro país, por su guía y sus aportes al presente trabajo.
 - A los compañeros de laboratorio de la UERJ, por su apoyo.
 - A los Biólogos Leonardo García, Daniel Sepúlveda y a la Bióloga Cristian Lambarri por su amistad y apoyo.
- Agradezco al personal del Centro de Diagnóstico Médico de Alta Especialidad (UDR) y del Hospital de la Facultad de Veterinaria, por permitirme tomar radiografías y tomografías de los ejemplares utilizados en el presente estudio.
- Al personal de la Colección Nacional de Mamíferos, por permitirme utilizar su dermestario para la limpieza de los esqueletos de los ejemplares usados en el presente estudio.
- A mi familia por su incondicional apoyo y paciencia.

ÍNDICE

RESUMEN	12
ABSTRACT	13
INTRODUCCIÓN	14
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	15
HIPÓTESIS	15
OBJETIVO	15
OBJETIVO PARTICULAR.....	15
MATERIALES Y MÉTODO	16
RESULTADOS	21
Descripción del género y las especies	21
Género <i>Zapteryx</i> Jordan y Gilbert, 1880a.	21
<i>Zapteryx brevis</i> (Müller y Henle, 1841).....	24
<i>Zapteryx exasperata</i> (Jordan y Gilbert, 1880b).....	29
<i>Zapteryx xyster</i> Jordan y Evermann, 1896	34
Listado de Caracteres	39
Análisis filogenético.....	88
Cladogramas.....	89
Relaciones filogenéticas del género <i>Zapteryx</i>	94
DISCUSIÓN.....	95
Relaciones filogenéticas y evolutivas del género <i>Zapteryx</i>	98
CONCLUSIÓN	101
Consideraciones a futuro	102
BIBLIOGRAFÍA.....	103
Anexo 1.....	107
Matriz de characters.	107

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. <i>Zapteryx brevirostris</i> (UERJ-PMB 400), colectado en Brasil.....	24
Figura 2. Condrocáneo de <i>Zapteryx brevirostris</i>	25
Figura 3. Cartílago Sinarcual de <i>Zapteryx brevirostris</i> . Vista lateral.	26
Figura 4. Esqueleto branquial de <i>Zapteryx brevirostris</i> . Vista ventral.....	27
Figura 5. Aleta pectoral de <i>Zapteryx brevirostris</i> . Vista dorsal.	28
Figura 6. Cintura pélvica de <i>Zapteryx brevirostris</i> . Vista ventral.	28
Figura 7. <i>Zapteryx exasperata</i> Jordan y Gilbert, 1880b, CNPE-IBUNAM 17825, Bahía Santa Inés, Baja California Sur, Golfo de California.....	29
Figura 8. Condrocáneo de <i>Zapteryx exasperata</i>	31
Figura 9. Cartílago sinarcual <i>Zapteryx exasperata</i> . Vista lateral.....	32
Figura 10. Esqueleto branquial <i>Zapteryx exasperata</i>	32
Figura 11. Aleta pectoral <i>Zapteryx exasperata</i> Vista dorsal.	33
Figura 12. Cintura pélvica <i>Zapteryx exasperata</i> . Vista ventral.	34
Figura 13. <i>Zapteryx xyster</i> Jordan y Evermann, 1896: CNPE-IBUNAM 16661, ejemplar recolectado en San Francisco del Mar, Oaxaca, México.....	34
Figura 14. Condrocáneo de <i>Zapteryx xyster</i>	36
Figura 15. Cartílago sinarcual de <i>Zapteryx xyster</i> . Vista lateral.	37
Figura 16. Esqueleto branquial de <i>Zapteryx xyster</i> . Vista ventral.	37
Figura 17. Aletas pectorales de <i>Zapteryx xyster</i>	38
Figura 18. Cintura pélvica de <i>Zapteryx xyster</i> . Vista ventral.....	39
Figura 19. Condrocáneos: de <i>Zanobatus</i> sp., ápices rostral reducido (0) y de <i>Rhynchobatus lübberti</i> , ápices rostral bien desarrollado (1).....	40
Figura 20. Condrocáneos: de <i>Rhynchobatus lübberti</i> , ápice rostral en forma de flor de lis (0), de <i>Rhinobatos productus</i> , ápice rostral con forma ovalada y de <i>Zapteryx exasperata</i> , ápice rostral con forma trapezoidal (2).	41
Figura 21. Condrocáneos: de <i>Rhinobatos lentiginosus</i> , procesos rostrales ausentes (0) y de <i>Platyrrhina sinensis</i> , procesos rostrales presentes (1).	42
Figura 22. Condrocáneos: de <i>Rhinobatos productus</i> , foramen rostral ausente (0) y de <i>Rhynchobatus lübberti</i> , foramen rostral presente (1).	43
Figura 23. Condrocáneos: en <i>Rhynchobatus djiddensis</i> , cartílagos rostrales bien desarrollados (0), en <i>Platyrrhina sinensis</i> , cartílagos rostrales no alcanzan la punta del hocico (1) y en <i>Zanobatus</i> sp., cartílagos rostrales reducidos (2).	45
Figura 24. Condrocáneos: de <i>Rhinobatos lentiginosus</i> , punta de los cartílagos rostrales cerrada (0) y de <i>Zapteryx exasperata</i> , punta de los cartílagos rostrales abierta (1).....	46
Figura 25. Condrocáneos: de <i>Platyrrhina sinensis</i> , cartílagos rostrales robustos, paralelos y fusionados al ápice rostral ausente (0) y de <i>Zapteryx exasperata</i> , cartílagos rostrales robustos, paralelos y fusionados al ápice rostral presente (1).	47
Figura 26. Condrocáneos: de <i>Platyrrhina sinensis</i> , cartílagos rostrales triangulares presente (0) y de <i>Narcine entemedor</i> , cartílagos rostrales triangulares ausente (0).....	48
Figura 27. Condrocáneos: de <i>Pristis</i> sp., fontanela anterior ausente (0) y de <i>Zapteryx exasperata</i> , fontanela anterior presente (1).	49

Figura 28. Condrocráneos: de <i>Rhynchobatus lubberti</i> , fontanela precerebral semi-abierta (0) y de <i>Zapteryx exasperata</i> , fontanela precerebral abierta (1).....	50
Figura 29. Condrocráneos: de <i>Zanobatus sp.</i> , procesos anteriores de las cápsulas nasales ausente (0) y de <i>Stahlraja sertanensis</i> , procesos anteriores de las cápsulas nasales presente (1).....	51
Figura 30. Condrocráneos: de <i>Pliotrema warreni</i> , cartílagos antero-orbitales ausentes (0) y de <i>Zapteryx brevirostris</i> , cartílagos antero-orbitales presentes (1).....	52
Figura 31. Forma de los cartílagos antero-orbitales: de <i>Zapteryx exasperata</i> , luna menguante (0), de <i>Narcine brasiliensis</i> , ramificado (1) y de <i>Platyrrhina sinensis</i> , irregular (2).	53
Figura 32. Condrocráneos: de <i>Zanobatus sp.</i> , cartílagos antero-orbitales reducidos (0) y de <i>Zapteryx exasperata</i> , cartílagos antero-orbitales bien desarrollados (1).....	54
Figura 33. Condrocráneos: de <i>Narcine entemedor</i> , proyección del cartílago antero-orbital anterior (0), <i>Rhynchobatus djiddensis</i> , proyección del cartílago antero-orbital postero-lateral (1) y de <i>Zapteryx brevirostris</i> , proyección del cartílago antero-orbital posterior (2).	56
Figura 34. Condrocráneos: de <i>Platyrrhina sinensis</i> , articulación directa del cartílago antero-orbital con el condrocraqueo ausente (0) y de <i>Pristis sp.</i> , articulación directa del cartílago antero-orbital con el condrocraqueo presente (1).....	57
Figura 35. Mandíbulas de <i>Zapteryx exasperata</i> , proceso inferior del cartílago de Meckel ausente (0) y de <i>Rhynchobatus lubberti</i> , proceso inferior del cartílago de Meckel presente (1).	58
Figura 36. Región cefálica de <i>Narcine entemedor</i> , no hay sobre-posición del cartílago antero-orbital y los próximos del propterigio pectoral (0) y de <i>Zapteryx exasperata</i> , presencia de sobre-posición del cartílago antero-orbital y los radios próximos del propterigio pectoral (1).	59
Figura 37. Esqueleto branquial de <i>Squatina dumeril</i> , barra pseudo-hioidal ausente (0) y de <i>Zapteryx exasperata</i> , barra pseudo-hioidal presente (1).....	60
Figura 38. Condrocráneos: de † <i>Stahlraja sertanensis</i> , cresta supra-orbital bien desarrollada (0) y de <i>Narcine entemedor</i> , cresta supra-orbital reducida (1).....	61
Figura 39. Condrocráneos: de <i>Zapteryx exasperata</i> , proceso post-orbital bien desarrollado (0) y de <i>Narcine entemedor</i> , proceso post-orbital reducido (1).	62
Figura 40. Condrocráneos: de <i>Narcine entemedor</i> , arco yugal ausente (0) y de <i>Zapteryx brevirostris</i> , arco yugal presente (1).	63
Figura 41. Cartílagos sinarcuales: de <i>Rhinobatos percellens</i> , arcualias dorsales ausentes (0) y de † <i>Stahlraja sertanensis</i> , arcualias dorsales presentes (1).	64
Figura 42. Cartílagos sinarcuales: de <i>Rhinobatos percellens</i> , cartílagos pre-sinarcuales dorsales ausentes (0) y de <i>Zapteryx brevirostris</i> , cartílagos pre-sinarcuales dorsales presentes (1).	65
Figura 43. Radiografía de <i>Squatina dumeril</i> , cartílago sinarcual ausente (0) y ejemplar teñido de <i>Zapteryx brevirostris</i> , cartílago sinarcual presente (1).....	66
Figura 44. Condrocráneo y cartílago sinarcual: de <i>Narcine entemedor</i> , septum central ausente (0) y de <i>Zapteryx brevirostris</i> , septum central presente (1).....	67
Figura 45. Cartílago sinarcual: de <i>Rhinobatos productus</i> , cara anterior del sinarcual es cóncava (0) y de <i>Zapteryx exasperata</i> cara anterior del sinarcual es convexa (1).....	68
Figura 46. Cartílagos sinarcuales: de <i>Pristis pectinata</i> , soportes laterales ausentes (0) y de <i>Zapteryx brevirostris</i> soportes laterales presentes (1).	69
Figura 47. Región cefálica y cartílago sinarcual: de <i>Narcine entemedor</i> , soportes laterales en dirección lateral (0) y de <i>Zapteryx brevirostris</i> soportes laterales en dirección dorsal (1).....	70

Figura 48. Escápula-coracoides: de <i>Squatina dumeril</i> , supra-escápula ausente (0) y de <i>Zapteryx xyster</i> supra-escápula presente (1).	71
Figura 49. Supra-escápula: de <i>Zapteryx brevirostris</i> , cara anterior de la supra-escápula recta (0) y de <i>Rhinobatos horkelli</i> cara anterior de la supra-escápula arqueada (1).	72
Figura 50. Supra-escápula: de <i>Narcine entemedor</i> superficie de articulación entre la supra-escápula y la escápula-coracoides recta (0) y de <i>Rhinobatos horkelli</i> superficie de articulación entre la supra-escápula y la escápula-coracoides en zigzag (1).	73
Figura 51. Región cefálica y esqueleto branquial de <i>Squatina dumeril</i> ceratobranquial y la escápula-coracoides separados (0) y esqueleto branquial de <i>Zapteryx xyster</i> ceratobranquial y la escápula-coracoides articulados (1).	74
Figura 52. Supra-escápula: de <i>Narcine brasiliensis</i> , supra-escápula libre del esqueleto axial (0), de <i>Rhinobatos productus</i> , supra-escápula articulada a la primera vértebra después del sinarcual (1) y de <i>Raja texana</i> , supra-escápula fusionada al cartílago sinarcual (2).	76
Figura 53. Propterigio pectoral: de (a) <i>Zapteryx xyster</i> , proceso posterior del propterigio pectoral ausente (0) y de <i>Platyrrhina sinensis</i> , proceso posterior del propterigio pectoral presente (1).	76
Figura 54. Propterigio y mesopterigio pectoral: de <i>Platyrrhina sinensis</i> , proceso anterior del mesopterigio pectoral ausente (0) y de (b) <i>Zapteryx brevirostris</i> , proceso anterior del mesopterigio pectoral presente (1).	77
Figura 55. Aletas pectorales: de <i>Platyrrhina sinensis</i> , radios pectorales articulados de manera directa al escápula-coracoides ausentes (0) y <i>Zapteryx xyster</i> radios pectorales articulados de manera directa al escápula-coracoides presente (1).	78
Figura 56. Aleta pectoral: de <i>Squalus</i> , aplesódicas (0) y de <i>Narcine entemedor</i> , plesódicas (1).	79
Figura 57. Gonopterigios o cláspers y aleta pélvica: de <i>Narcine brasiliensis</i> , cláspers cortos (0) y de <i>Zapteryx brevirostris</i> , cláspers largos (1).	80
Figura 58. Organismo trasparentado de <i>Zapteryx brevirostris</i> , costillas bien desarrollada (0) y radiografía de <i>Raja texana</i> , costillas reducidas (1).	81
Figura 59. Barra púbico isquiónica: de <i>Raja inortata</i> , gruesa (0) y de <i>Zapteryx brevirostris</i> , delgada (1).	82
Figura 60. Barra púbico isquiónica: de <i>Narcine entemedor</i> , curvada hacia atrás (0) y de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> , curvada hacia el frente (1).	83
Figura 61. Barra púbico isquiónica: <i>Narcine brasiliensis</i> , procesos laterales prepélvicos largos (0) y de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> , procesos laterales prepélvicos cortos (0).	84
Figura 62. Cintura pélvica: de <i>Squatina</i> , proceso iliaco ausente (0) y de <i>Zapteryx exasperata</i> , proceso ilíaco presente (1).	85
Figura 63. Cintura pélvica: de <i>Zapteryx brevirostris</i> , procesos post-pélvicos ausentes (0) y de <i>Platyrrhina sinensis</i> procesos post-pélvicos presentes (1).	86
Figura 64. Cola y cintura pélvica: <i>Zapteryx xyster</i> , hilera de tubérculos ausente (0) y de <i>Platyrrhina sinensis</i> hilera de tubérculos presente (1).	87
Figura 65. Cladogramas de consenso estricto obtenidos con Parsimonia de matraca y TBR a) análisis con especies fósiles y b) análisis solo con especies actuales.	89
Figura 66. Cladogramas de Bootstrap con Parsimonia de matraca y TBR: a) análisis con especies fósiles y b) análisis solo con especies actuales.	90

Figura 67. Cladogramas con Soporte de Bremer obtenidos con Parsimonia de matraca a) análisis con especies fósiles y b) análisis solo con especies actuales	91
Figura 68. Consenso estricto del análisis de TBR con especies fósiles. Marcado en rojo está la parte del cladograma obtenido mediante parsimonia de matraca.....	92
Figura 69. Consenso estricto del análisis de TBR sin especies fósiles con mapeo de caracteres.	93

RESUMEN

El género *Zapteryx* es considerado grupo monofilético compuesto por tres especies marinas que se distribuyen en las costas del continente americano; *Z. exasperata* y *Z. xyster* en costas del Pacífico y *Z. brevis* en las costas de Brasil hasta Argentina. Actualmente el género *Zapteryx* es uno de los cuatro géneros que comprende la familia Rhinobatidae. Desde el punto de vista filogenético el género *Zapteryx* es un grupo poco estudiado, del que se desconocen las relaciones filogenéticas en su interior, con los otros miembros de la familia (*Aptychotrema*, *Rhinobatos* y *Trygonorrhina*) y con los demás miembros de los peces guitarra (Platyrrhinidae, Rhinidae, Rhynchobatidae y Zanobatidae). El presente trabajo busca determinar la topología filogenética al interior del género *Zapteryx* y aportar más información sobre las relaciones filogenéticas de este género con la familia Rhinobatidae y con los peces guitarra. Para cumplir con este objetivo se realizó una revisión del condroesqueleto de las especies del género *Zapteryx* y se llevó a cabo un análisis filogenético con parsimonia utilizando los caracteres del condroesqueleto. En el análisis filogenético se incluyeron varias especies actuales de diferentes miembros de los peces guitarra y seis especies fósiles de peces guitarra del Cretácico Superior. El análisis del condroesqueleto se realizó mediante disecciones, fotografías, radiografías y tomografías, de organismos depositados en la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la UNAM, la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM y en la Colección de Peces de la Universidad del Estado de Rio de Janeiro, así como en los museos de historia natural de Inglaterra (The Natural History Museum o British Museum) y de París, Francia (Muséum national d'Histoire naturelle). Se integró una matriz de 46 caracteres y 30 especies utilizando el programa WINCLADA, para la construcción de los árboles se usaron los algoritmos TBR (Tree Bisection and Reconnection) y parsimonia de matraca con los programas TNT y NONA. A partir de estos análisis se determinó que el género *Zapteryx* no es un grupo monofilético, que no debe de ser incluido en la familia Rhinobatidae y que esta familia es una agrupación artificial, que puede ser dividida en por lo menos en dos entidades filogenéticas bien definidas.

ABSTRACT

The genus *Zapteryx* is considered a monophyletic group composed by three entirely marine species, which are distributed in the coast of the American continent: in the Pacific coast *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster* and in the Atlantic coast from Brazil to Argentina *Z. brevirostris*. Currently the genus *Zapteryx* is one of the four genera that compose the family Rhinobatidae. The genus *Zapteryx* is a group poorly studied from the phylogenetic perspective, the phylogenetic relation within this genus, with the other members of the family Rhinobatidae (*Aptychotrema*, *Rhinobatos* y *Trygonorrhina*) and with other groups of the guitar fishes (Platyrrhinidae, Rhinidae, Rhynchobatidae y Zanobatidae) are unknown. The objective of the present study is to determinate the phylogenetic topology on the genus *Zapteryx* and the phylogenetic relations of this genus within the family Rhinobatidae and with the guitar fishes. To reach this goal, a review of the chondroskeleton of the species of the genus *Zapteryx* and a parsimony phylogenetic analysis using the chondroskeleton characters from this review and from the bibliography were made. The phylogenetic analysis included several species from the guitar fishes and six fossil species of guitar fishes from de Upper Cretaceous. The character review was made via dissections or using images from x-rays and tomographs from specimens deposited in the Colección Nacional de Peces, del Instituto de Biología UNAM, in the Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología UNAM and the Ichthyology Collection of the University of the State of Rio du Janeiro, as well in the natural history museums of United Kingdom (The Natural History Museum ó British Museum) and the Paris, France (Muséum national d'Histoire naturelle). For the phylogenetic analysis a matrix with 46 characters and 30 species was elaborated, using the program WINCLADA and the parsimony algorithms to TBR and Ratchet analysis. The results of these analyses were: The genus *Zapteryx* is a non-monophyletic taxon, its phylogenetic affiliations are not with the family Rhinobatidae and this family is an artificial group, which encompasses at least two phylogenetically well-defined entities.

INTRODUCCIÓN

El género *Zapteryx* Jordan y Gilbert, 1880b forma parte del grupo conocido como los peces guitarra. Los peces guitarra (*sensu* Compagno, 1977 y 1999), es el nombre común del desaparecido orden Rhinobatiformes que estaba compuesto por las familias: Platyrrhinidae, Rhinidae, Rhinobatidae, Rhynchobatidae y Zanobatidae. McEachran y Aschliman (2004) dividieron el orden Rhinobatiformes, asignando las familias: Rhinobatidae, Rhinidae, Rhynchobatidae, al orden Rajiformes y a las familias Zanobatidae y Platyrrhinidae al orden Myliobatiformes, esta clasificación fue reconocida por Nelson (2006). Aschliman *et al.* (2012a) propusieron mantener la composición de Rajiformes y Myliobatiformes, pero mencionan que el soporte de las relaciones filogenéticas al interior de Rajiformes es muy bajo. La clasificación presentada por Eschmeyer (2015), muestra al orden de los Rajiformes compuesto por cinco familias Anacanthobatidae, Arhynchobatidae, Crurirajidae, Rajidae y Rhinobatidae. Actualmente los peces guitarra son considerados un grupo artificial compuesto por dos o más linajes del que desconocen las relaciones filogenéticas entre los grupos que lo conforman (Nishida, 1990; McEachran *et al.*, 1996; Brito y Seret, 1996; Aschliman *et al.*, 2012a).

El género *Zapteryx* es uno de los cuatro géneros que comprende la familia Rhinobatidae, siendo los otros cuatro géneros: *Aptychotrema* Norman, 1926, *Rhinobatos* Linck, 1790, *Trygonorrhina* Müller y Henle, 1838 (McEachran y Aschliman, 2004). Actualmente esta familia es considerada un taxón monofilético del que se desconocen cuáles son las relaciones filogenéticas entre los grupos que lo conforman (Aschliman *et al.*, 2012a).

Dentro del género *Zapteryx* hay tres especies, las cuales sólo habitan litorales americanos; *Z. exasperata* (Jordan y Gilbert, 1880a) y *Z. xyster* Jordan y Evermann, 1896, que se distribuyen en el océano Pacífico y *Z. brevirostris* (Müller y Henle, 1841) en el océano Atlántico. Las especies del género *Zapteryx*, al igual que otros grupos de batoideos presentan una morfología externa muy conservada, en la que destaca la presencia de un pedúnculo caudal musculoso con aletas dorsales y aleta caudal bien desarrolladas. Otros caracteres relevantes son el disco pectoral aplanado y de forma romboide, producto de la unión del hocico con los bordes redondeados de las aletas pectorales (Castello, 1971); los cartílagos rostrales robustos, separados y sin ornamentaciones; la piel densamente cubierta por denticulos dérmicos con forma de estrella y arreglados de manera irregular (Jordan y Gilbert, 1880b); la superficie dorsal de cuerpo con dos espiráculos que carecen de pliegues dérmicos en su borde superior; la presencia de una hilera de espinas bien desarrolladas en la parte media del dorso que se extienden desde la cintura escapular hasta del origen de la aleta caudal y la presencia en su superficie ventral de dos narinas con pliegues anteriores que cubren casi la mitad de las aberturas nasales (Garman, 1880; Castello, 1971).

Esta morfología tan conservada dificulta la clasificación de dichas especies y ha llevado ubicarlas dentro del mismo género. Sin embargo, la revisión de nuevas fuentes de caracteres, como el condroesqueleto, podrían cambiar sus relaciones filogenéticas. A este respecto, se han utilizado varios complejos de caracteres del condroesqueleto, como el neurocráneo, el esqueleto branquial, los cartílagos rostrales, la escápula-coracoides, el cartílago sinarcual, las cinturas pélvica, pectoral y

los gonopterigios, para obtener información filogenética de los rinobátidos (Nishida, 1990; Miyake *et al.*, 1992; Shirae 1996; McEachran *et al.*, 1996; Brito y Seret, 1996; McEachran y Dunn, 1998; Brito y Dutheil, 2004).

El género *Zapteryx* en México, ha sido estudiado principalmente desde el punto de vista pesquero, pues representan un grupo de interés comercial en algunos estados de la república y aunque estos trabajos abordan ciertos aspectos de la biología, la mayoría están orientados al posible impacto que puede tener la explotación del recurso (Blanco, 2009; Márquez-Farías, 2005 y 2007). A pesar de que existen listados faunísticos que mencionan algunos aspectos morfológicos distintivos de estos organismos (Castro-Aguirre, 1965; Castro-Aguirre y Espinosa Pérez 1996), se puede decir que el género *Zapteryx* es un grupo poco estudiado; debido a que en la mayoría de las descripciones de sus especies, sólo se utilizan caracteres externos que son útiles en la distinción taxonómica, pero no siempre son adecuados en la elaboración de hipótesis filogenéticas.

El presente trabajo es el primero en incluir a las tres especies de *Zapteryx* en un mismo análisis. La inclusión de especies fósiles en el análisis busca integrar la clasificación de especies actuales de peces guitarra con la de las especies fósiles. Además de que la inclusión de las especies fósiles aporta información filogenética importante cuando los grupos a estudiar presentan poca variación morfológica (Maisey, 1984)

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas del género *Zapteryx* con otros miembros de la familia Rhinobatidae y con otros peces guitarra?
- ¿El género *Zapteryx* es un grupo monofilético?

HIPÓTESIS

Ha1: El género *Zapteryx* no es un miembro de la familia Rhinobatidae.

Ha2: El género *Zapteryx* se encuentra conformado por más de una entidad taxonómica del mismo nivel jerárquico.

OBJETIVO

Aportar información acerca de la topología filogenética al interior del género *Zapteryx* y sobre las relaciones filogenéticas de este género con la familia Rhinobatidae y con los peces guitarra, mediante la descripción y comparación de caracteres del condroesqueleto en especies actuales y especies fósiles de los peces guitarra.

OBJETIVO PARTICULAR

- 1) Efectuar una revisión del condroesqueleto de las especies del género *Zapteryx* mediante disecciones, fotografías, radiografías y tomografías, de organismos depositados en colecciones científicas (CNPE/IBUNAM, CNP/IGUNAM y Colección de Peces/UERJ), así

como en los museos de historia natural de Inglaterra (BHNM o NHM) y de París, Francia (MNHM).

- 2) Realizar descripciones del condroesqueleto de las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*.
- 3) Llevar a cabo un análisis filogenético con parsimonia incluyendo a las especies del género *Zapteryx*, así como diferentes miembros de los peces guitarra y seis especies fósiles de peces guitarra del Cretácico Superior.
- 4) Presentar el conceso de los cladogramas más parsimoniosos, en donde se esquematice las relaciones filogenéticas del género *Zapteryx* y la familia Rhinobatidae.
- 5) Proponer un esquema nuevo de organización para el género *Zapteryx*.

MATERIALES Y MÉTODO

Para la realización del presente estudio, se utilizaron ejemplares depositados en la Colección Nacional de Peces (CNPE), del Instituto de Biología (IB), de la UNAM, en la Colección Nacional de Paleontología (CNP) del Instituto de Geología (IG) de la UNAM y la Colección de Peces de la Universidade do Estado do Rio de Janeiro (CNPE/IBUNAM, CNP/IGUNAM y Colección de Peces/UERJ), así como fotografías tomadas por el Dr. Paulo M. Brito de la UERJ de ejemplares depositados en los museos de historia natural de Inglaterra (Natural History Museum BHNM o NHM) y de París, Francia (Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN)).

Para la selección de especies se tomaron como referencia las matrices presentadas por Brito y Seret (1996), Brito y Dutheil (2004) y Brito *et al.* (2013).

Acrónimos institucionales: **BMNH:** Natural History Museum (anteriormente British Museum of Natural History), Londres. **CNPE-IBUNAM:** Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. **CT:** Cantera Tlayúa. **DGM:** Colección paleontológica del Setor de Paleontología, Departamento Nacional de Produjo Mineral, Universidade do Estado do Rio de Janeiro. **DNPM:** Departamento Nacional de Produjo Mineral, Brasil. **MNHN:** Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. **NHMUK:** Natural History Museum, Londres. **UERJ-PMB:** Museo de paleontología de la Universidade do Estado do Rio de Janeiro. **USNM:** United States National Museum, Smithsonian Institute, USA. **MN:** Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, **UERJ;** Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Especies examinadas

Squatinae

Squatina californica (CNPE-IBUNAM 1603), *Squatina dumeril* (USNM 400796).

Pristiophoridae

Pliotrema warreni (MNHN 1987-1266).

Rhinobatidae

Material fósil: †*Britobatus primarmatus* (MNHN 1946.18.94 y NHMUK 4014), †*Iansan beurleni* (DGM-917, BMNH 62947), †*Rhinobatos hakelensis* (MNHN 1946.17.272 y 1946.17.272),

†*Rhinobatos maronita* (MNHN 1946.17.274), † *Stahlraja sertanensis* (UERJ-PMB 400) y CT-7333 (Fósil extraído de la cantera de Tlayúa, Tepeji de Rodríguez, Puebla, México).

Material actual: Aptychotrema vincentiana (MNHN 2019), *Rhinobatos glaucostigma* (CNPE-IBUNAM 17810), *Rhinobatos horkelli* (MN 5, 7, 10, 13 y 1397), *Rhinobatos lentiginosus* (CNPE-IBUNAM 17827), *Rhinobatos leucorhynchus* (CNPE-IBUNAM 1039), *Rhinobatos percellens* (MN 6, 66, 621, 622, 942, 1699 y UERJ 1240), *Rhinobatos productus* (CNPE-IBUNAM 17829 y 17821), *Trygonorrhina fasciata* (MNHN 1372), *Zapteryx brevirostris* (UERJ-PMB 35, UERJ 1234 y 1237), *Zapteryx exasperata* Revisión de morfología externa: CNPE-IBUNAM 17822 (1), CNPE-IBUNAM 17823 (1), 17824 (1), 17826 (1), 17825 (1), 20528 (2), *Zapteryx xyster* : CNPE-IBUNAM 16661(1), 19790 (4).

Platyrrhinidae

Platyrrhina sinensis (MNHN (Espécimen tipo), *Platyrrhinoidis triseriata* (MNHN 4329).

Pristidae

Pristis pectinata (CNPE-IBUNAM 8309).

Rhynchobatidae

Rhynchobatus djiddensis (MNHN 7850), *Rhynchobatus lübberti* (MNHN 50-22-04.80).

Zanobatidae

Zanobatus sp. (MNHN 1989.12.91).

Rajidae

Raja inornata (CNPE-IBUNAM 1351), *Raja texana* (CNPE-IBUNAM 1790).

Torpedinidae

Tetronarce nobiliana (CNPE-IBUNAM 9869).

Narcinidae

Narcine brasiliensis (CNPE-IBUNAM 9280), *Narcine entemedor* (CNPE-IBUNAM 5807).

Grupo externo

Las especies *Aptychotrema vincentiana* (Haacke, 1885), †*Britobatus primarmatus* (Woodward, 1889), †*Iansan beurleni* (Silva Santos, 1968), *Narcine brasiliensis* (Olfers, 1831), *N. entemedor* Jordan y Starks, 1895, *Platyrrhina sinensis* (Bloch y Schneider, 1801), *Platyrrhinoidis triseriata* (Jordan y Gilbert, 1880), *Pristis pectinata* Latham, 1794, *Raja inornata* Jordan y Gilbert, 1881, *R. texana* Chandler, 1921, *Rhinobatos glaucostigma* Jordan y Gilbert, 1883, †*R. hakelensis* Capetta, 1980, *R. horkelli* Müller y Henle, 1841, *R. lentiginosus* Garman, 1880, *R. leucorhynchus* Günther, 1867, †*R. maronita* Pictet and Humbert, 1866, *R. percellens* (Walbaum, 1792), *R. productus* Ayres, 1854, *Rhynchobatus djiddensis* (Forsskål, 1775), *R. lübberti* Ehrenbaum, 1915, †*Stahlraja sertanensis* Brito, Leal y Gallo, 2013, *Tetronarce nobiliana* (Bonaparte, 1835), *Trygonorrhina*

fasciata Müller y Henle, 1841 y *Zanobatus* sp., fueron usadas como grupo externo (GE) de acuerdo con las hipótesis filogenéticas basadas en caracteres morfológicos, en donde se les considera grupos cercanos al género *Zapteryx* (Nishida, 1990; Brito y Dutheil, 2004; McEachran y Aschliman, 2004; Claeson, 2010; Aschliman *et al.*, 2012a; Brito *et al.*, 2013 y Claeson *et al.*, 2013). Para el caso de los peces guitarra se decidió utilizar a las especies *Pliotrema warreni* Regan, 1906, *Squatina californica* Ayres, 1859 y *S. dumeril* Lesueur, 1818, como grupos cercanos a los peces guitarra, debido a los resultados de las hipótesis filogenéticas basadas en caracteres morfológicos de Compagno (1977).

El grupo interno lo conformaron las especies *Zapteryx brevirostris* (Müller y Henle, 1841), *Z. exasperata* (Jordan y Gilbert, 1880), *Z. xyster* Jordan y Evermann, 1896 y CT-7333.

Disección de ejemplares

Debido a que parte del proyecto se realizó con especímenes depositados en la CNPE y a que éstos no pueden ser manipulados y para evitar dañarlos se descartó la transparentación y tinción del material; por lo que la revisión de su condroesqueleto se realizó mediante la toma de radiografías y tomografías (ver sección correspondiente).

Tomografías

Las tomografías computarizadas se tomaron por emisión de positrones utilizando el protocolo para senos nasales, en el Centro de Diagnóstico Médico del Alta Especialidad (UDR) en la ciudad de México.

Radiografías

La toma de radiografías se realizó en el Centro de Diagnóstico Médico del Alta Especialidad (UDR) y en el hospital veterinario de la Facultad de Veterinaria y Zootecnia de la UNAM. Se utilizaron los siguientes parámetros 150 KVP (Peak kilovoltage) con un voltaje de aceleración 60 mAs (tiempo de exposición).

Para el análisis más detallado de las estructuras de interés, se hicieron disecciones de organismos frescos procedentes de colectas en Oaxaca (La Ventosa, Salina Cruz) y Baja California Sur (Playa Tortugas).

La disección de los ejemplares se realizó en dos pasos.

- Se retiraron manualmente la piel, musculatura y órganos de los ejemplares. Este proceso se realizó de la siguiente manera.
 - Con un bisturí se retiró piel, órganos y parte de la musculatura.
 - Con una cuchara se retiró gran parte del tejido muscular de las aletas y de la parte central del cuerpo para no dañar el cartílago.
- Una vez separado el tejido muscular, se realizó una limpieza más profunda con dermatidos en el dermestario de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la UNAM este procedimiento tomó dos semanas.

- Los ejemplares previamente humedecidos, se depositaron en contenedores de plástico a los que se les colocó un fondo de lana (esta superficie ayuda a la reproducción de los derméstidos). Se revisó el avance de los derméstidos diariamente.
- Una vez retirados del dermestario, los ejemplares se lavaron varias veces con agua corriente y agua oxigenada, para eliminar los residuos del proceso de descomposición.

Análisis filogenético

Se elaboró una matriz de 46 caracteres y 30 especies (Anexo. 1) utilizando sólo caracteres del condroesqueleto. La matriz fue construida con el programa de cómputo WINCLADA (Nixon, 2002). Se realizaron dos análisis con los métodos de permutación global de ramas mediante bisección y reconexión del cladograma (TBR: Tree Bisection and Reconnection) con ayuda del programa NONA (Goloboff, 1999a) y de Parsimonia de Matraca con el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2000). Se realizó un análisis utilizando especies fósiles y un segundo eliminando las especies fósiles con el objetivo de determinar si se obtenía la misma topología.

Se utilizaron como base los trabajos de Nishida (1990), Brito y Dutheil (2004), McEachran y Aschliman (2004), Claeson (2010) y Aschliman *et al.* (2012a), para determinar una topología en la que se pueda observar las relaciones filogenéticas del género *Zapteryx* con los peces guitarra. Los trabajos de Brito *et al.* (2013) y Claeson *et al.* (2013) se usaron como marco de referencia en la codificación de caracteres y en la topología del género. Pues estos trabajos incluyen especies fósiles y actuales, tratando de encontrar las relaciones filogenéticas de especies fósiles cercanamente relacionadas al género *Zapteryx*.

- El **TBR** es un tipo algoritmo de búsqueda heurística que implica:

(1) La realización de un árbol de Wagner. Este árbol es utilizado como un parámetro para descartar árboles cuya longitud de pasos sea superior y es producto del algoritmo de Wagner que conecta los taxones uno por uno, minimizando el número de pasos en cada caso.

(2) Los árboles del análisis se obtienen a partir del árbol de Wagner del paso 1, mediante el corte y reacomodo de ramas al interior del cladograma. Las ramas cortadas son colocadas en todos los lugares posibles, con cada cambio de lugar son reenraizadas (el algoritmo realiza cambios en el arreglo de los grupos que se encuentran en la rama). Se evalúan todos los reenraizamientos y reconexiones posibles mediante el cambio en la longitud de los árboles obtenidos. El programa solo conserva los árboles que tengan menor longitud a la del árbol de Wagner inicial (Morrone, 2013).

- **Parsimonia de Matraca** es un método que permite el análisis de matrices largas y complejas. Este método requiere de:

(1) La elaboración de un árbol inicial, que normalmente es un árbol de Wagner al que se le realiza un reacomodo de las ramas por medio de un algoritmo TBR. El número de árboles que se

conservan en este paso son definidos por el usuario.

Los árboles obtenidos en el paso 1, son utilizados como punto de inicio para las siguientes estrategias de búsqueda.

(2) Se seleccionan de manera aleatoria un pequeño porcentaje del total de los caracteres informativos (5-25%), a los que se les perturba; es decir, se les cambia el peso ya sea que se les aumente o se les disminuya, es decir, se lleva a 0.

Mediante asignación aleatoria del peso de los caracteres, pero haciendo uso de la información contenida en los caracteres informativos, las ramas con más apoyo serán preferidas y reconstruidas eventualmente. Estas ramas son las que aparecerán en los árboles más parsimoniosos.

(3) El árbol obtenido en paso 1, es modificado utilizando los nuevos pesos de los caracteres asignados en paso 2, para el cálculo de su longitud. Se utiliza el TBR para modificar la estructura del árbol (se pueden utilizar otros métodos de cambio de ramas como: NNI (Nearest neighbour interchange) y SPR (Subtree pruning and regrafting)). Se guardan algunos de los árboles obtenidos.

(4) Los pesos de los caracteres son regresados al estado original de la matriz inicial y se utiliza el árbol obtenido en paso 3; se realiza otro rearrreglo de las ramas por medio de una permutación de tipo TBR, los cambios se mantienen hasta que se obtiene un árbol óptimo (menor número de pasos) para los caracteres sin perturbar.

(5) El análisis regresa a paso 2 y repite los pasos 3 y 4, tantas veces como iteraciones haya fijado el usuario.

Lo que se busca mediante esta serie de repeticiones es muestrear de una mejor manera el espacio de árboles posibles para un conjunto de datos determinado. Al conservar un pequeño número de árboles se obtienen diferentes puntos de origen con los que se evita el problema de las islas. Este método busca proveer un estimado más preciso del consenso verdadero del espacio de árboles (Goloboff; 1999b; Nixon, 1999; Morrone, 2013).

A los árboles resultantes de los análisis se les calculó el índice de soporte de Bremer y se les aplicó una prueba de Bootstrap, para determinar el soporte de los grupos derivados del análisis filogenético.

- **Bootstrap:** Mediante esta prueba se eliminan al azar cierta proporción de los caracteres de la matriz de datos (típicamente la mitad), los caracteres eliminados son reemplazados por otros de la propia matriz original, para así obtener una matriz de igual tamaño. En esta nueva matriz por probabilidad algunos caracteres estarán ausentes y otros representados más de una vez. Después de construir la matriz con reemplazamiento, ésta se analiza para obtener el o los cladogramas más parsimoniosos. Este proceso se repite N veces y el número de veces (porcentaje) que aparece cada

componente, se considera un índice de su soporte (Felsenstein, 1985, Morrone, 2013 y Müller, 2005).

- **Soporte de Bremer:** Este método permite examinar el número de pasos extra que se requieren para que se colapse una rama en el cladograma de consenso. La idea general de este estadístico es que una rama bien soportada perdurará en el análisis un mayor número de series, mientras que una rama pobremente soportada habrá de colapsarse antes (Morrone, 2013). Esta prueba de soporte de ramas se calcula examinando los cladogramas de consenso estricto que se obtengan de los cladogramas pseudo-óptimos, obtenidos mediante el aumento de un paso más a la vez con respecto a los cladogramas más parsimoniosos.

Condroesqueleto

Se utilizaron como caracteres estructuras del esqueleto axial y esqueleto apendicular. Los nombres de las estructuras del condroesqueleto, utilizadas para las descripciones de las especies bajo estudio, fueron tomados de Compagno (1973; 1977), Nishida (1990), Miyake *et al.* (1992), Brito y Seret (1996), McEachran y Dunn (1998), Brito y Dutheil (2004), Carvalho (2004), Carvalho *et al.* (2005), Moreira *et al.* (2011) y Brito *et al.* (2013).

Esqueleto axial

Se consideró la morfología de los cartílagos rostrales, de los cartílagos antero-orbitales, de las cápsulas nasales, del cartílago sinarcual, de la cresta supra-orbital y del proceso post-orbital. Las relaciones entre el neurocráneo y el palatoc cuadrado, entre ceratobranquial y escápula-coracoides, entre la supra-escápula y la columna vertebral, entre la supra-escápula y el cartílago sinarcual y entre el propterigio y los cartílagos antero-orbitales. La presencia de la barra pseudo-hioidal, de la ventana pre-cerebral y del cartílago sinarcual.

Esqueleto apendicular

Se consideró el origen y forma de la aleta pectoral, del propterigio pectorales y de los radios pectorales. La relación entre los radios pectorales con el propterigio, mesopterigio, metapterigio y escápula-coracoides. La presencia del proceso prepélvico, de espinas en las aletas pareadas y de hileras de espinas en la parte posterior de disco y sobre la cola.

RESULTADOS

Descripción del género y las especies

Género *Zapteryx* Jordan y Gilbert, 1880a.

Zapteryx Jordan y Gilbert, 1880a. Proceedings of the United States National Museum, v. 3. No. 119: 53 (Localidad tipo: San Diego, California).

El género *Zapteryx* fue descrito a partir de un ejemplar de *Platyrrhina exasperata* colectado en San Diego; sin embargo, en la descripción, no se especifica el sexo ni el sitio en el que se encuentra el

holotipo. Se tiene un ejemplar depositado en el Smithsonian Institution con el número de catálogo USNM 64133, de San Diego pero no se especifica si es el holotipo.

Los caracteres utilizados por Jordan y Gilbert (1880a), para diferenciar a la especie *Platyrrhina exasperata* de sus congéneres y que los llevan a proponerla como un nuevo género son: la presencia de escamas separadas con un arreglo aleatorio en la piel del dorso, en lugar de una zapa (piel áspera) uniforme y menos gruesa, que cubre la superficie dorsal de especies *Platyrrhina sinensis* (Bloch y Schneider, 1801), *Platyrrhina schoenleinii* (Actualmente sinónimo de *Zanobatus schoenleinii* (Müller y Henle, 1841) y *Platyrrhina triseriata* (Jordan y Gilbert, 1880) y en el género *Raja* Linnaeus, 1758; además del borde convexo de las aletas ventrales y un mayor desarrollo de la aleta caudal y dorsales.

Jordan y Everman (1986), mencionan que el género *Zapteryx* se encuentra cercanamente relacionado con el género *Syrrhina* (actualmente *Rhinobatos* Linck, 1790), del cual difiere por presentar una superficie dorsal cubierta por una capa gruesa de piel (zapa), con espinas de forma estrellada, en lugar de una zapa uniforme y menos gruesa. Además de un hocico de longitud moderada y pliegues nasales anteriores anchos localizados en medio de las narinas. Estos autores, también mencionaron la presencia de dos especies dentro del género: *Zapteryx*: *Z. exasperatus* (actualmente *Z. exasperata* (Jordan y Gilbert, 1880b) y *Z. xyster* Jordan y Evermann, 1896.

Diagnosis: El género *Zapteryx* se caracteriza por presentar un hocico corto (9% LT) y ancho (amplitud a la altura de los ojos 34% LT). Cartílagos rostrales robustos y separados en toda su longitud (distancia entre cartílagos rostrales a la mitad de su longitud 2 a 3% LT). Espiráculos grandes (3% LT), sin pliegues dérmicos. Disco pectoral de forma romboide (ancho 59% LT, su longitud 58% LT). Superficie dorsal con espinas bien desarrolladas en el margen inferior de los ojos, en el margen interno de los espiráculos, en la cintura escapular y en la línea media del dorso. Dos aletas dorsales bien desarrolladas y separadas (distancia entre la primera aleta dorsal a la punta del hocico 73% LT, distancia entre aletas dorsales 15% LT). Pedúnculo caudal musculoso y grueso (ancho de la base 10% LT). Superficie ventral menos áspera que la dorsal. Narinas en posición ventral con pliegue dérmico anterior grueso. Boca en posición ventral, labios y pliegues bucales bien desarrollados (Villalobos, 2012).

Condroesqueleto

Las especies del género *Zapteryx*, presentan un ápice rostral bien desarrollado con forma de trapecoide. Cartílagos rostrales robustos (su grosor varía poco desde la base hasta la punta) y fusionados a la base del ápice rostral. Entre los cartílagos rostrales se encuentra la fenestra precerebral o fontanela anterior que se extiende hasta el condrocraáneo y la cual se encuentra abierta, es decir carece de techo desde su origen hasta su término. Cápsulas nasales fusionadas a la base de los cartílagos rostrales y con un leve proceso en forma de cuerno en la parte anterior. Cartílago antero-orbital sin proyecciones ni procesos, en forma de media luna, es decir presenta una base ancha y una terminación más angosta. El cartílago antero-orbital se encuentra articulado a las cápsulas nasales y a las aletas pectorales. Las crestas supra-orbitales y los procesos post-orbitales se encuentran bien desarrollados.

Entre el condrocráneo y el cartílago sinarcual presentan dos arcualias dorsales (arcos situados por delante y detrás de la notocorda) de forma ovalada. La cara anterior del sinarcual sobresale (es de forma convexa). El cartílago sinarcual presenta una cresta media dorsal bien desarrollada y amplia. Los soportes laterales se encuentran a los lados del sinarcual y presentan terminaciones amplias proyectadas en dirección dorsal. La supra-escápula está fusionada a una proyección del arco neural de la primera vertebra después del sinarcual. La escápula-coracoides se articula a las suturas de zigzag de la supra-escápula. Los bordes anterior e inferior de la supra-escápula son rectos no presentan ningún arqueamiento.

Las aletas pectorales y pélvicas son aplesódicas. Es decir, sus radios que alcanzan el borde de las aletas. El propterigio pectoral es largo, con radios accesorios que sobrepasan las aperturas branquiales. El mesopterigio es aplanado y ancho y presenta un proceso anterior que sobrepasa el mesocóndilo y se articula al propterigio. Entre el mesopterigio y el metapterigio hay varios radios pectorales articulados de manera directa a la cintura pectoral. El metapterigio es delgado y se proyecta en dirección de la cintura pélvica.

La cintura pélvica está articulada al cuerpo. La barra púbico isquiónica es plana y ligeramente arqueada hacia el frente. El proceso ilíaco se encuentra bien desarrollado y alcanza la parte media de las vértebras caudales. El propterigio y metapterigio pélvico son aplanados. Las aletas dorsales y la aleta caudal son aplesódicas.

El esqueleto branquial presenta cinco arcos branquiales, el arco basihiodal conectado a los bordes proximales de los dos primeros epibranchiales. El cartílago hipobranquial forma dos huecos circulares, que se articulan con el basibranchial. El quinto epibranchial está articulado con el faringobranquial, que a su vez se articula con la escápula-coracoides.

El palatocadrado presenta dos procesos antero-laterales, uno de cada lado y dos proyecciones posteriores, una de cada lado. El cartílago de Meckel o cartílago mandibular posee proceso antero-ventral en posición lateral y un proceso posterior-ventral aplanado. La hiomandíbula es de forma triangular y se gira en la parte anterior, antes de articularse con el palatocadrado.

***Zapteryx brevirostris* (Müller y Henle, 1841)**



Figura 1. *Zapteryx brevirostris* (UERJ-PMB 400), colectado en Brasil.

Rhinobatus brevirostris Müller y Henle, 1841. Veit und Comp: 114 Sin localidad (Brasil).

A partir de la información de los ejemplares reportados por Castello (1972) y del examen realizado a los ejemplares de la Colección de Peces de la UERJ, se establece que esta especie se caracteriza por presentar un cuerpo dorso-ventralmente deprimido con una cola robusta y musculosa. Un hocico ancho (la amplitud a la altura de los ojos corresponde al 34% LT). Cartílagos rostrales cortos y separados (longitud 7 a 8 % LT, distancia entre los cartílagos en la parte media de su longitud 2 a 2.5% LT). Ojos en posición dorsal y con un parpado superior bien desarrollado. Espiráculos posición dorsal y sin pliegues dérmicos en el borde superior (distancia entre espiráculos es el 6.3 a 7.4 % LT). La cintura pectoral presenta varios pares de espinas dérmicas bien desarrolladas, tanto en hembras como en machos juveniles y/o adultos. El disco pectoral tiene forma romboide su amplitud equivale al 44.6 a 49.5% LT y su longitud al 33.5 a 39.8% LT. Piel áspera tanto en el dorso como en el vientre.

El dorso de esta especie es de color pardo violáceo, con zonas de coloración más intensa: en la región inter-orbital, en la cintura escapular, en la parte media del disco pectoral y por detrás de la cintura pélvica. Presenta zonas translucidas en el hocico y en los bordes latero-posteriores del disco pectoral al igual que en las aletas ventrales, en las aletas dorsales y en la aleta caudal.

Esqueleto axial

El condrocráneo de esta especie se presenta un ápice rostral aplanado y con forma trapezoidal. Los cartílagos rostrales son robustos y carecen ornamentaciones en la parte dorsal. Entre los cartílagos rostrales posee una fenestra precerebral, que se extiende hasta el neurocráneo. Las cápsulas nasales están fusionadas a los cartílagos rostrales, el borde anterior de las cápsulas nasales carece de un proceso anterior. Los cartílagos antero-orbitales presenta una base angosta y una terminación aguda (en forma de media luna); la base de los cartílagos antero-orbitales se

articulan con el borde lateral externo de las cápsulas nasales y su extremo más distal con el primer y segundo radio próximo del propterigio pectoral. El neurocráneo se vuelve angosto detrás de las cápsulas nasales, alcanza su ancho mínimo al nivel de las cuencas orbitales. Dentro de las cuencas orbitales presenta el foramen del nervio óptico y la fisura orbital. En la parte central del condrocráneo se observa la fontanela o fenestra posterior. En la parte posterior del neurocráneo se encuentran las crestas pre-óticas, una de cada lado, las cuales presentan un proceso anterior y uno posterior; en la parte inferior y posterior de las crestas pre-óticas se observan dos fontanelas pre-oftálmicas y en medio de éstas se encuentra el foramen antero-oftálmico. En la parte final del condrocráneo se presentan dos arcos yugales, uno de cada lado (Fig. 2a).

En la parte ventral del condrocráneo se encuentra el aparato bucal, compuesto por el palatocuartado y el cartílago de Meckel o cartílago mandibular. El palatocuartado presenta un proceso antero-lateral y una proyección postero-triangular. El cartílago de Meckel presenta un proceso antero-ventral en posición vertical, además de un proceso postero-ventral aplanado y una proyección posterior triangular al mismo nivel que el palatocuartado. El cartílago mandibular se articula a la hiomandíbula, que a su vez se articula con el neurocráneo (Fig. 2b).

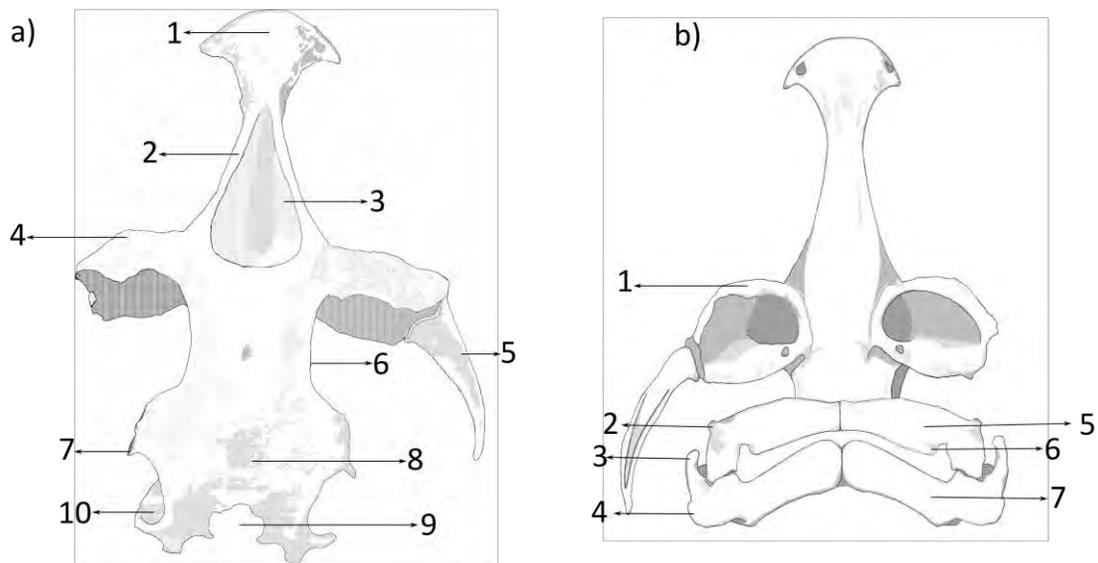


Figura 2. Condrocráneo de *Zapteryx brevirostris*.

- a. Vista dorsal: 1: Ápice rostral, 2: Cartílagos rostrales, 3: Fontanela anterior, 4: Cápsulas nasales, 5: Cartílago antero-orbital, 6: Cuenca orbital, 7: Crestas pre-óticas, 8: Fontanelas pre-oftálmicas, 9: Foramen pre-oftálmico, 10: Arco yugal.
- b. Vista ventral: 1: Proceso anterior de las cápsulas nasales, 2: Proceso antero-lateral del palatocuartado, 3: Proceso postero-ventro-lateral del cartílago de Meckel, 4: Proceso antero-íntero-lateral del cartílago de Meckel, 5: Palatocuartado, 6: Proyección postero-triangular del palatocuartado y 7: Cartílago de Meckel.

Entre el condrocráneo y el cartílago sinarcual se encuentran dos cartílagos muy pequeños de forma ovalada, denominados arcualias dorsales.

El cartílago sinarcual de esta especie posee en su parte anterior un par de proyecciones que se articulan con la parte superior del condrocráneo. Presenta además tres procesos del odontoides, dos procesos laterales poco desarrollados y un proceso central más desarrollado. La cara anterior del sinarcual es recta. En la parte media dorsal del cartílago sinarcual se encuentra el *septum intermuscular* o cresta media, la cual carece de ornamentaciones y presenta un ensanchamiento en su parte central. En la parte ínfero-lateral del sinarcual se encuentran dos soportes laterales bien desarrollados que se extienden en dirección dorsal y que presentan en su porción distal un proceso alargado y aplanado (Fig. 3).

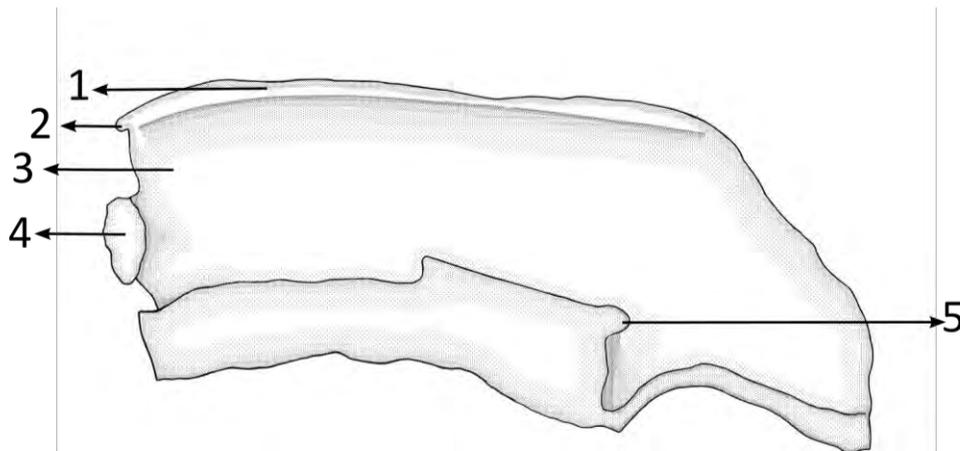


Figura 3. Cartílago Sinarcual de *Zapteryx brevirostris*. Vista lateral.

1: *Septum Intermuscular*, 2: Proceso anterior del cartílago sinarcual, 3: Parte anterior del cartílago sinarcual, 4: Arcualias dorsales y 5: Soportes laterales.

El esqueleto branquial presenta un arco basihiodal dividido en tres partes, cuyos extremos alcanzan los bordes anteriores de los dos primeros epibranciales. El cartílago hipobranquial forma dos huecos circulares alargados que se articulan con el basibranquial. El basibranquial tiene forma de plato y en su parte posterior presenta un proceso agudo. El quinto epibranquial se articula con el faringobranquial, que a su vez se articula con la escápula-coracoides (Fig. 4).

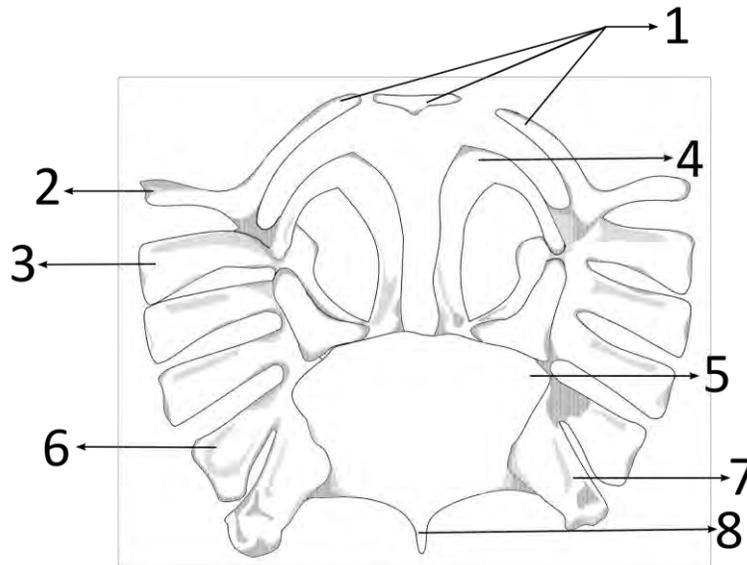


Figura 4. Esqueleto branquial de *Zapteryx brevirostris*. Vista ventral.

1: Arco basihiodal, 2: Primer epibranchial, 3: Segundo epibranchial, 4: Hipobranchial, 5: Basibranchial, 6: Quinto epibranchial, 7: Faringobranchial y 8: Proceso inferior del Basibranchial.

Esqueleto apendicular

La supra-escápula se articula con una proyección del arco neural de la primera vertebra posterior al sinarcual. La escápula-coracoides se articula con las suturas de zigzag de la supra-escápula. El coracoides está fusionado con la escápula y presenta cuatro orificios (las fenestras antero-dorsal, antero-ventral, postero-dorsal y postero-ventral) para la inserción de músculos.

Las aletas pectorales se encuentran conformadas por los cartílagos: propterígio, mesopterígio y metapterígio, que se encuentran articulados con al escápula-coracoides. El propterígio pectoral presenta cuatro radios próximos articulados en la parte anterior y en la parte posterior se ensancha. El radio próximo más distal del propterígio pectoral sobrepasa las cápsulas nasales. Unidos al propterígio pectoral y a los radios próximos hay 21 radios pectorales. El mesopterígio pectoral es aplanado y ensanchado en su parte distal, en la parte proximal se vuelve angosto y voluminoso. Presentan ocho radios articulados al mesopterígio. Entre el mesopterígio pectoral y metapterígio pectoral se encuentran dos radios pectorales unidos directamente al coracoides. El metapterígio pectoral se extiende en dirección de las aletas pélvicas y presenta en su parte basal un ensanchamiento. Articulados al metapterígio pectoral hay 23 radios pectorales. Las aletas pectorales de esta especie contienen un total de 54 radios (Fig. 5).

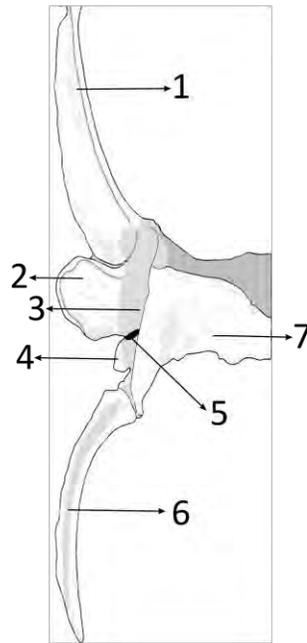


Figura 5. Aleta pectoral de *Zapteryx brevirostris*. Vista dorsal.

1: Propterigio, 2: Fenestra antero-dorsal, 3: Parte posterior del Mesopterigio, 4: Radios libres, 5: Fenestra postero-dorsal, 6: Metapterigio y 7: Escápula-coracoides.

La cintura pélvica en esta especie no se encuentra unida de manera directa a la columna vertebral. La barra púbico isquiónica es recta en dirección de las aletas pectorales, tiene dos procesos muy marcados fusionados a ella: el proceso lateral prepélvico y el proceso iliaco, este último se encuentra muy desarrollado y se extiende muy por encima de la cintura pélvica, alcanzando la columna vertebral. Articulados con la cintura pélvica se encuentran el propterigio y metapterigio pélvicos, que dan soporte a los radios pélvicos (Fig. 6).

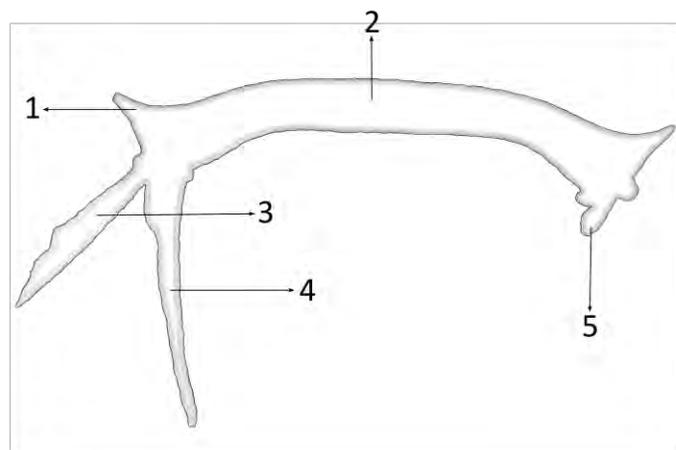


Figura 6. Cintura pélvica de *Zapteryx brevirostris*. Vista ventral.

1: Proceso lateral prepélvico, 2: Barra púbico isquiónica, 3: Propterigio pélvico, 4: Metapterigio pélvico y 5: Proceso iliaco.

Zapteryx exasperata (Jordan y Gilbert, 1880b)

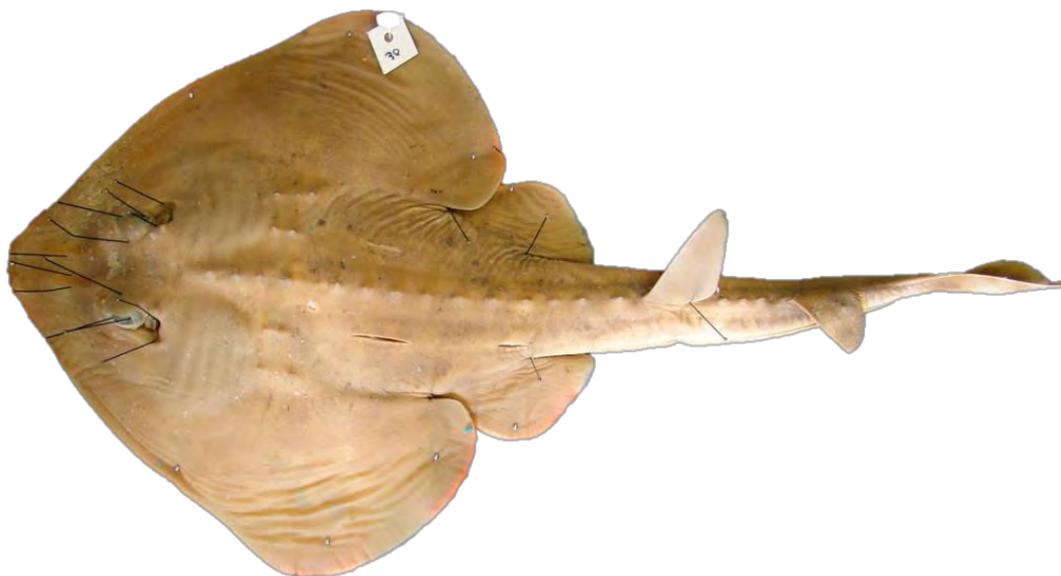


Figura 7. *Zapteryx exasperata* Jordan y Gilbert, 1880b, CNPE-IBUNAM 17825, Bahía Santa Inés, Baja California Sur, Golfo de California.

Zapteryx exasperata (Jordan y Gilbert, 1880b) Proceedings of the United States National Museum v. 3 (no. 106): 23-34. (Localidad tipo: San Diego, California)

Sinónimos:

Platyrrhina exasperata Jordan y Gilbert, 1880: Proceedings of the United States National Museum. 32.

Zapteryx exasperatus (Jordan y Gilbert, 1880): Proceedings of the United States National Museum. 53.

Trygonorrhina alveata Garman, 1880: Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. Zoöl. 169.

Syrrhina exasperata Garman, 1880: Proceedings of the United States National Museum. 521

La descripción de esta especie está basada en 40 ejemplares (20 machos y 20 hembras) recolectados en la Bahía de San Diego, California, Estados Unidos. La descripción de esta especie es bastante detallada e incluso se presenta una tabla de medidas expresadas en porcentajes de la longitud total (LT).

La zapa es uno de los caracteres más recurrentes en la descripción, de esta especie. *Zapteryx exasperata* presenta una superficie dorsal cubierta de manera uniforme con denticulos dérmicos gruesos, con la base estrellada. Sin embargo, entre las especies del género *Zapteryx* es muy similar, en todas la zapa se encuentra muy desarrollado, incluso al disectar los ejemplares frecuentemente el escapelo se quedaba sin filo.

Anatomía externa

Se revisaron siete ejemplares depositados en la CNPE-IBUNAM, los cuales presentan un cuerpo deprimido con cola robusta y musculosa. Un hocico ancho (su amplitud a la altura de los ojos equivale a 44% LT). Cartílagos rostrales cortos (su longitud 9% LT) y separados (distancia entre los cartílagos rostrales en la parte media de su longitud equivalentes al 3% LT). Ojos en posición dorsal y con un parpado superior bien desarrollado. Espiráculos en posición dorsal, por detrás de los ojos y sin de pliegues en el borde superior (la distancia entre los espiráculos equivale al 10% LT). En la cintura pectoral hay varios pares de espinas dérmicas bien desarrolladas, tanto en hembras como en machos juveniles y/o adultos. El disco pectoral presenta forma romboide, su ancho equivale al 59% LT y su longitud al 58% LT.

El patrón de coloración de la superficie dorsal es grisáceo o de tono café olivo con varias bandas negras transversas que cruzan el hocico, los ojos y la cola. Este patrón de coloración llega a perderse en ejemplares que tienen mucho tiempo conservados. El vientre es más claro que el dorso y presenta dos manchas en el borde posterior de las aletas pectorales.

La piel es muy áspera tanto en el dorso como en el vientre del cuerpo. Presenta una hilera de tubérculos en la parte media del dorso y sobre la cintura pectoral. Estos tubérculos se encuentran bien desarrollados tanto en individuos jóvenes como en adultos de ambos sexos (Villalobos, 2012).

Esqueleto axial

El condrocráneo presenta un ápice rostral aplanado y con forma trapezoidal en su parte más distal. Los cartílagos rostrales son anchos, se mantienen paralelos en toda su longitud y carecen de ornamentaciones. La fenestra precerebral se encuentra entre los cartílagos rostrales y se extiende hasta el neurocráneo, carece de techo. Las cápsulas nasales se encuentran fusionadas a los cartílagos rostrales y en la parte ventral presentan un leve proceso anterior similar a un cuerno. Los cartílagos antero-orbitales presentan una base angosta con una terminación aguda (en forma de media luna), se articulan en su base con el borde lateral externo de las cápsulas nasales y en su extremo más distal se articulan entre el primero y segundo radio próximo del propterigio pectoral. Detrás de las cápsulas nasales, el neurocráneo se vuelve angosto, alcanza su mínima amplitud al nivel de las cuencas orbitales, en las que se presentan el foramen del nervio óptico y la fisura orbital. En la parte central del condrocráneo se encuentra la fenestra posterior, detrás de ésta se encuentran las crestas pre-óticas, una de cada lado, las cuales presentan un proceso anterior y uno posterior. Detrás de las crestas pre-óticas se encuentran dos fontanelas pre-oftálmicas y en medio de éstas, se halla un foramen pre-oftálmico. En la parte caudal del condrocráneo se encuentran dos arcos yugales, uno de cada lado (Fig. 8a).

En la parte ventral del condrocráneo separados de las cápsulas nasales, se encuentra el aparato bucal, compuesto por el palatocadrado y el cartílago de Meckel o cartílago mandibular. El palatocadrado presenta dos procesos antero-laterales, uno de cada lado y dos proyecciones postero-trianguulares, una en cada lado. El cartílago de Meckel o cartílago mandibular presenta un proceso antero-ventral en posición lateral y un proceso postero-ventral aplanado. La

hiomandíbula es triangular y se gira en la parte anterior, antes de articularse con el palatocadrado y en su parte basal se articula con el neurocráneo (Fig. 8b).

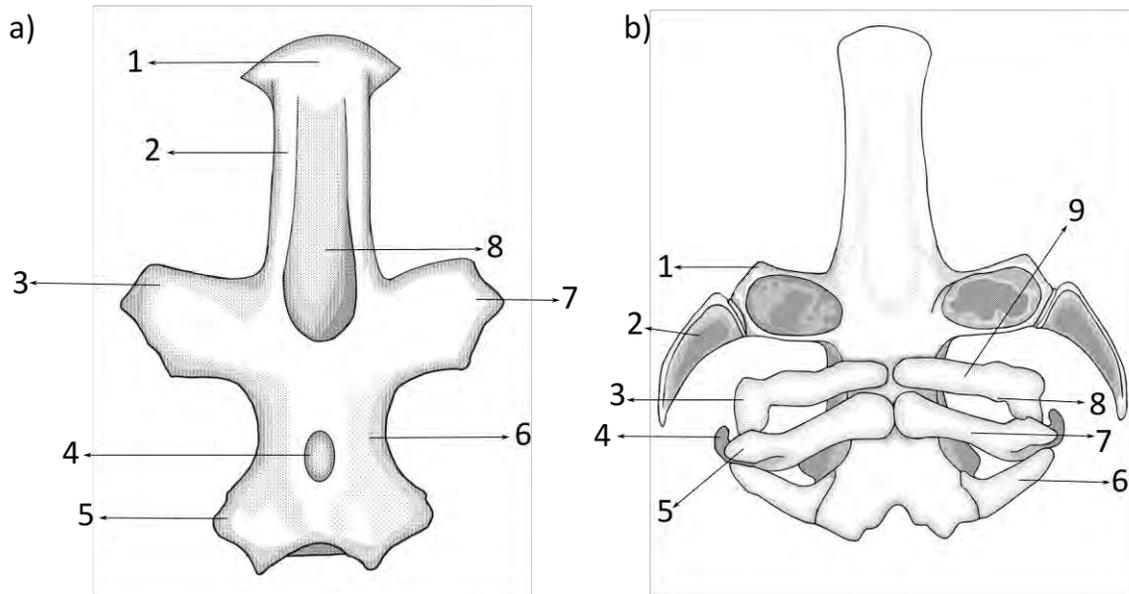


Figura 8. Condocráneo de *Zapteryx exasperata*.

- a. Vista dorsal: 1: Ápice rostral, 2: Cartílagos rostrales, 3: Proceso anterior de las cápsulas nasales, 4: Fontanela posterior, 5: Crestas pre-ótic, 6: Cuenca orbital, 7: Cápsulas nasales y 8: Fenestra precerebral.
- b. Vista ventral: 1: Proceso anterior de las cápsulas nasales, 2: Cartílago antero-orbital, 3: Proceso antero-lateral del palatocadrado, 4: Proceso postero-ífero-lateral del cartílago de Meckel, 5: Proceso antero-ífero-lateral del cartílago de Meckel, 6: Hiomandíbula, 7: Cartílago de Meckel, 8: Proyección postero-triangular del palatocadrado y 9: Palatocadrado (Mandíbula superior).

Entre el condocráneo y el cartílago sinarcual, se encuentran dos cartílagos muy pequeños con forma ovalada llamados arcualias dorsales.

El cartílago sinarcual, en su parte antero-inferior, presenta tres procesos del odontoides, dos procesos laterales bien desarrollados y un proceso central, todos ellos articulados con el condocráneo. La cara anterior del sinarcual se encuentra muy desarrollada. En la parte central del dorso del cartílago sinarcual, se encuentra el *septum intermuscular* que carece de ornamentaciones y que presenta un ensanchamiento en su parte media. En la parte ífero-lateral del sinarcual y extendiéndose en dirección dorsal, se encuentran los soportes laterales que en su parte distal presentan un proceso alargado y aplanado (Fig. 9).

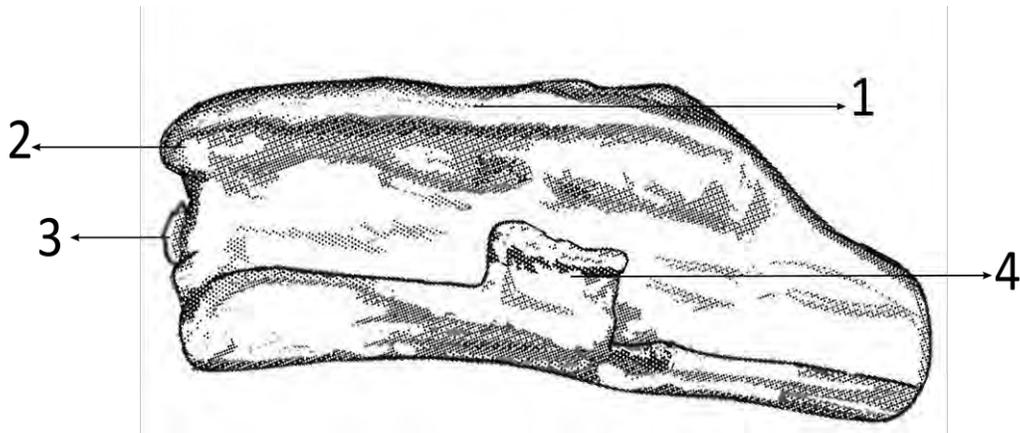


Figura 9. Cartílago sinarcual *Zapteryx exasperata*. Vista lateral.

1: *Septum Intermuscular*, 2: Cara anterior del sinarcual, 3: Arcualias dorsales y 4: Soportes laterales.

El esqueleto branquial presenta un arco basihiodal, cuyos extremos alcanzan los bordes anteriores de los dos primeros epibranchiales. El cartílago hipobranquial forma dos huecos circulares que se articulan con el cartílago basibranchial. El cartílago basibranchial es aplanado con forma de plato y en su parte posterior presenta un proceso agudo. El quinto epibranchial se articula con el faringobranquial, que a su vez se articula con la escápula-coracoides (Fig. 10).

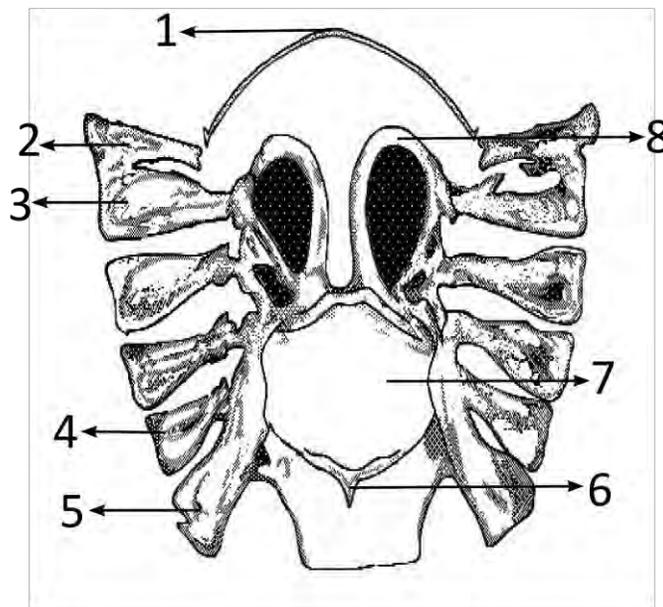


Figura 10. Esqueleto branquial *Zapteryx exasperata*.

Vista ventral. 1: Arco basihiodal, 2: Primer epibranchial, 3: Segundo epibranchial, 4: Quinto epibranchial, 5: Faringobranquial, 6: Proceso posterior del basibranchial, 7: Basibranchial y 8: Hipobranquial.

Esqueleto apendicular

La supra-escápula se articula con una proyección del arco neural de la primera vertebra posterior al sinarcual. La escápula-coracoides se encuentra articulada a las suturas en zigzag de la supra-escápula. El coracoides está fusionado con la escápula, presenta cuatro orificios (las fenestras: antero-dorsal, antero-ventral, postero-dorsal y postero-ventral) para la inserción de músculos.

Las aletas pectorales se encuentran formadas por los cartílagos: propterígio, mesopterígio y metapterígio que a su vez se encuentran articulados con la escápula-coracoides. El propterígio presenta cuatro radios próximos articulados en la parte anterior y en su parte posterior del propterígio se ensancha. El radio próximo más distal de propterígio pectoral sobrepasa las cápsulas nasales. Unidos al propterígio pectoral y a los radios próximos hay 27 radios pectorales. El mesopterígio pectoral es aplanado y ensanchado en su parte distal y en la parte proximal se vuelve ligeramente angosto, articulados a él hay siete radios pectorales. Entre el mesopterígio pectoral y metapterígio pectoral se encuentran dos radios unidos directamente a la escápula-coracoides. El metapterígio pectoral se extiende en dirección de las aletas pélvicas y en su base presenta un ensanchamiento. Articulados al metapterígio pectoral hay 24 radios. Las aletas pectorales de esta especie contienen un total de 60 radios (Fig. 11).

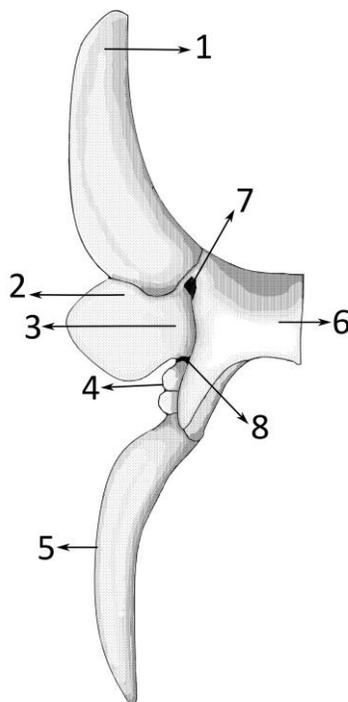


Figura 11. Aleta pectoral *Zapteryx exasperata* Vista dorsal.

1: Propterígio, 2: Parte anterior del mesopterígio, 3: Parte posterior del mesopterígio, 4: Radios libres, 5: Metapterígio, 6: Escápula-Coracoides, 7: Fenestra antero-dorsal y 8: Fenestra postero-dorsal.

La cintura pélvica no se encuentra unida de manera directa a la columna vertebral. La barra púbico isquiónica está curvada en dirección hacia la cintura pectoral y presenta dos procesos muy marcados fusionados a ella: el proceso lateral prepélvico y el proceso iliaco, este último se encuentra muy desarrollado y se extiende muy por encima de la cintura pélvica, alcanzando la columna vertebral. Articulados a la cintura pélvica se encuentran el propterigio pélvico y el metapterigio pélvico, los cuales dan soporte a los radios pélvicos (Fig. 12).

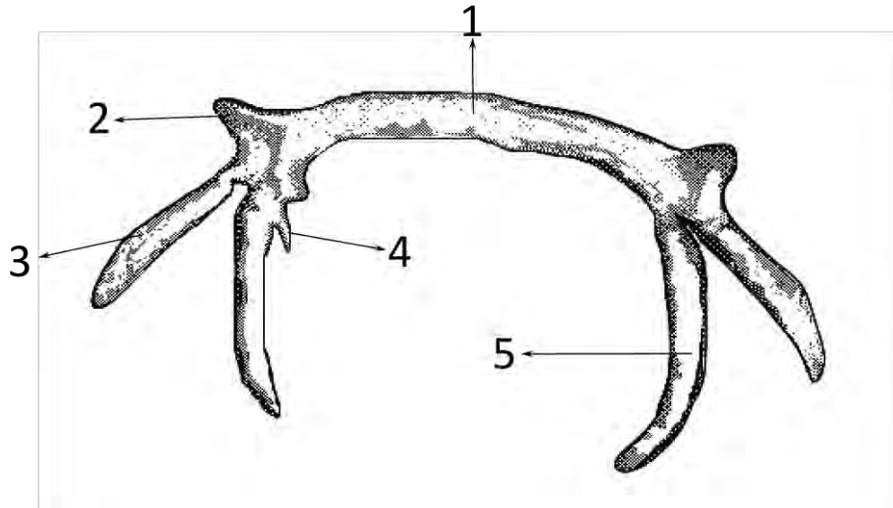


Figura 12. Cintura pélvica *Zapteryx exasperata*. Vista ventral.

1: Barra púbico-isquiion, 2: Proceso lateral pre-pélvico, 3: Propterigio pélvico, 4: Proceso iliaco y 5: Metapterigio pélvico.

Zapteryx xyster Jordan y Evermann, 1896



Figura 13. *Zapteryx xyster* Jordan y Evermann, 1896: CNPE-IBUNAM 16661, ejemplar recolectado en San Francisco del Mar, Oaxaca, México.

Zapteryx xyster Jordan y Evermann, 1896: Bulletin of the United States National Museum

No. 47: i-lx + 1-1240³ (Localidad tipo: Panamá).

La descripción de esta especie está basada en dos ejemplares (2 hembras) colectados en Panamá. Los caracteres diagnósticos para diferenciar a esta especie de otras y sus congéneres son: La coloración de la superficie dorsal que presenta varios puntos amarillos localizados en la cintura pectoral, en las aletas pectorales y en la parte media del cuerpo. Además presenta una zapa más fina en la superficie dorsal, aunque ésta sigue siendo aún más áspera que la presente en el género *Rhinobatos*.

Anatomía externa

Se revisaron cinco ejemplares depositado en la CNPE-IBUNAM, los cuales presentan el cuerpo deprimido y cola robusta y musculosa. Hocico ancho (su amplitud a la altura de los ojos corresponde al 34% LT). Cartílagos rostrales cortos (su longitud comprende el 11% LT) y separados (la distancia entre cartílagos rostrales a la mitad de su longitud, equivale al 2-2.5% LT). Ojos en posición dorsal y con un parpado superior bien desarrollado. Espiráculos en posición dorsal y sin pliegues dérmicos en el borde superior (la distancia entre los espiráculos cubre el 8% LT). Cintura pectoral presenta varios pares de espinas dérmicas bien desarrolladas, tanto en hembras como en machos juveniles o adultos. Disco pectoral de forma romboide (el ancho cubre 52% LT y el largo al 53% de la LT). En comparación con *Z. exasperata*, los dentículos dérmicos no se encuentran tan desarrollados.

La coloración dorsal de esta especie es gris con varios puntos amarillos: tres en el centro de la cintura escapular, dos sobre los hombros y cuatro en las aletas pectorales; dos puntos cercanos a las axilas pectorales y dos en el borde posterior de las aletas. El vientre es más claro que el dorso y presenta una par de manchas negras, una a cada lado del borde de las aletas pectorales.

La piel es áspera tanto en el dorso como en el vientre del cuerpo. Presenta una hilera de tubérculos en la parte media del dorso, sobre la cintura pectoral y en el dorso de los cartílagos rostrales. Estos tubérculos se encuentran bien desarrollados, tanto en individuos jóvenes como en adultos de ambos sexos (Villalobos, 2012).

Esqueleto axial

En la parte más distal del condrocráneo esta especie presenta un ápice rostral aplanado y con forma trapezoidal. Los cartílagos rostrales son robustos, carecen de ornamentaciones en la parte dorsal y se mantienen separados en toda su longitud. Entre los cartílagos rostrales se encuentra la fenestra precerebral o fontanela anterior que se extiende hasta el neurocráneo y carece de techo. Las cápsulas nasales se encuentran fusionadas a los cartílagos rostrales y presentan un proceso anterior similar a un cuerno. Los cartílagos antero-orbitales presentan una base angosta con una terminación aguda (en forma de media luna), se articulan en su base con el borde lateral externo de las cápsulas nasales y en su extremo más distal se articulan con el primer y segundo radio próximo del propterigio pectoral. Detrás de las cápsulas nasales, el neurocráneo se vuelve angosto y alcanza su ancho mínimo al nivel de las cuencas orbitales en las que se observa el foramen del nervio óptico y la fisura orbital. En la parte central del condrocráneo no se observa la fenestra

posterior. En la parte posterior del neurocráneo se encuentran las crestas pre-óticas, una de cada lado, las cuales presentan un proceso anterior y uno posterior, en la parte inferior y posterior de estas crestas se observan dos fontanelas pre-oftálmicas y en medio de éstas, se encuentra el foramen antero-oftálmico. En la parte caudal del condrocráneo se localizan dos arcos yugales, uno de cada lado; y finalmente, están los cóndilos occipitales poco desarrollados, los cuales se articulan con el cartílago sinarcual o sinarcual (Fig. 14a).

En la parte ventral del condrocráneo separados de las cápsulas nasales se encuentra el aparato bucal, compuesto por el palatocadrado y el cartílago de Meckel o cartílago mandibular.

El palatocadrado presenta dos procesos antero-laterales, uno de cada lado, y una proyección postero-triangular que se articula con el cartílago de Meckel, que presenta un proceso antero-ventral en posición lateral y un proceso postero-ventral aplanado. El cartílago mandibular se articula con la hiomandíbula, la cual es de forma triangular y se gira en su parte anterior, antes de articularse con el palatocadrado; en su parte basal se articula al neurocráneo (Fig. 14b).

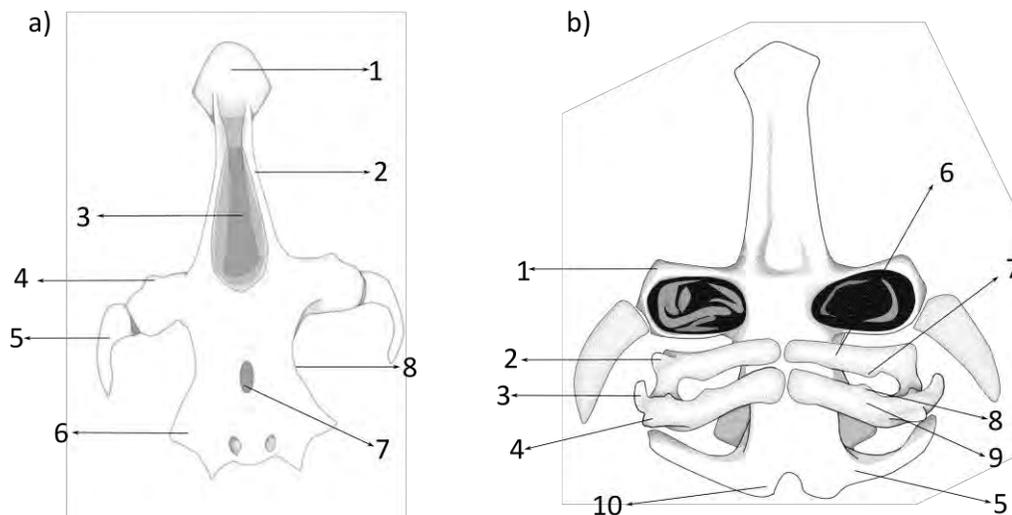


Figura 14. Condrocráneo de *Zapteryx xyster*.

- a. Vista dorsal: 1: Ápice rostral, 2: Cartílagos rostrales, 3: Fontanela anterior, 4: Cápsulas nasales, 5: Cartílago antero-orbital, 6: Crestas pre-óticas, 7: Fontanela posterior, 8: Cuenca orbital.
- b. Vista ventral: 1: Proceso anterior de las cápsulas nasales, 2: Proceso antero-lateral del palatocadrado, 3: Proceso posterior ínfero-lateral del cartílago de Meckel, 4: Proceso anterior ínfero-lateral del cartílago de Meckel, 5: Hiomandíbula, 6: Palatocadrado, 7: Proyección posterior triangular del palatocadrado, 8: Proyección posterior triangular del cartílago de Meckel y 9: Cartílago de Meckel, 10: Cóndilos.

Entre el condrocráneo y el cartílago sinarcual se presentan dos cartílagos muy pequeños y con forma ovalada llamadas arcualias dorsales.

El cartílago sinarcual, en su parte anterior, tiene tres procesos del odontoides, dos procesos laterales poco desarrollados y un proceso central más desarrollado. La cara anterior del sinarcual

se encuentra bien desarrollada, pero no es tan convexa como en *Zapteryx exasperata*. En la parte central del dorso del cartílago sinarcual se encuentra el *septum intermuscular* que carece de ornamentaciones y que presenta un ensanchamiento en la parte media. En la parte inferior lateral del sinarcual, extendiéndose en dirección dorsal, se encuentran los soportes laterales bien desarrollados que en su parte distal presentan un proceso alargado y aplanado (Fig. 15).

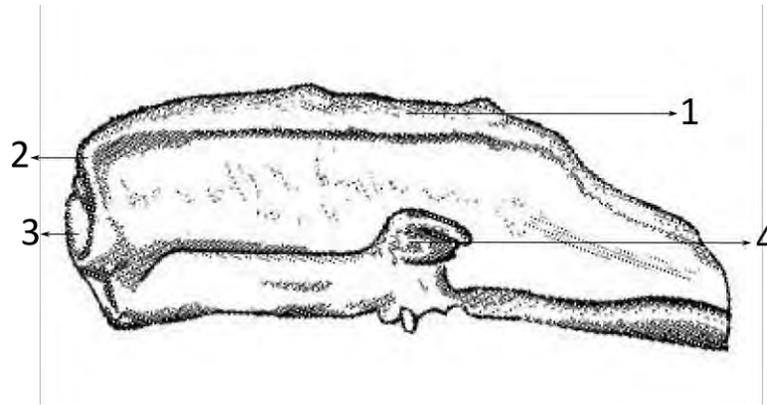


Figura 15. Cartílago sinarcual de *Zapteryx xyster*. Vista lateral.

1: Cara anterior del sinarcual, 2: *Septum Intermuscular*, 3: Arcualias dorsales y 4: Soportes laterales.

El esqueleto branquial presenta un arco basihiodal, cuyos extremos alcanzan los bordes anteriores de los dos primeros epibranchiales. El cartílago hipobranquial forma dos huecos circulares alargados que se articulan con el basibranchial. El basibranchial es aplanado y con forma de plato, en su parte posterior presenta un proceso agudo. El quinto epibranchial se articula con el faringobranquial, que a su vez se articula con la escápula-coracoides (Fig. 16).

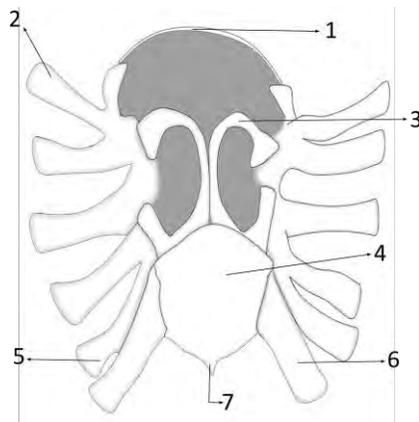


Figura 16. Esqueleto branquial de *Zapteryx xyster*. Vista ventral.

1: Arco basihiodal, 2: Primer epibranchial, 3: Hipobranquial, 4: Basibranchial 5: Quinto epibranchial, 6: Faringobranquial y 7: Proceso posterior del basibranchial.

Esqueleto apendicular

La supra-escápula se articula con una proyección del arco neural de la primera vertebra posterior al sinarcual. La escápula-coracoides se articula en las suturas de zigzag de la supra-escápula. El coracoides está fusionado con la escápula y presenta cuatro fenestra (antero-dorsal, antero-ventral, postero-dorsal y postero-ventral) para la inserción de músculos.

Los cartílagos del propterígio, mesopterígio y metapterígio dan soporte a las aletas pectorales y se encuentran articulados con la escápula-coracoides. El propterígio presenta cuatro radios próximos articulados en la parte anterior y en la parte posterior se ensancha. El radio próximo más distal de propterígio pectoral sobrepasa las cápsulas nasales. Unidos al propterígio y a los radios próximos hay 23 radios pectorales. El mesopterígio es aplanado y ensanchado en su parte distal, en la proximal se vuelve angosto y voluminoso; articulados al mesopterígio hay ocho radios pectorales. Entre el mesopterígio y metapterígio se encuentran dos radios pectorales unidos directamente al coracoides. El metapterígio se extiende en dirección de las aletas pélvicas, presenta en la parte basal un ensanchamiento, se articulan con esta estructura 21 radios pectorales. Las aletas pectorales de esta especie contienen un total de 56 radios (Fig. 17).

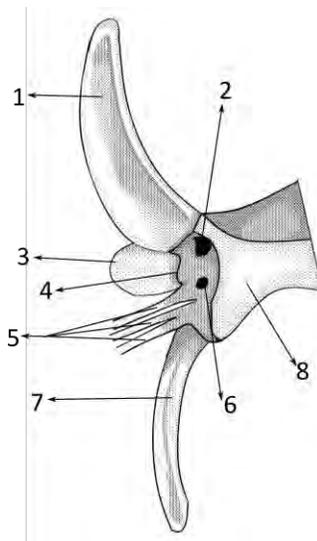


Figura 17. Aletas pectorales de *Zapteryx xyster*.

Vista dorsal. 1: Propterígio, 2: Fenestra antero-dorsal 3: Parte anterior del Mesopterígio, 4: Parte posterior del Mesopterígio, 5: Radios libres, 6: Fenestra postero-dorsal, 7: Metapterígio y 8: Escápula-Coracoide.

La cintura pélvica no se encuentra unida de manera directa a la columna vertebral, la barra púbico isquiónica está ligeramente curvada en dirección de las aletas pectorales y presenta dos procesos muy marcados fusionados a ella: el proceso lateral prepélvico y el proceso iliaco. Articulados a la cintura pélvica se encuentran el propterígio y metapterígio pélvicos que dan soporte a los radios pélvicos (Fig. 18).

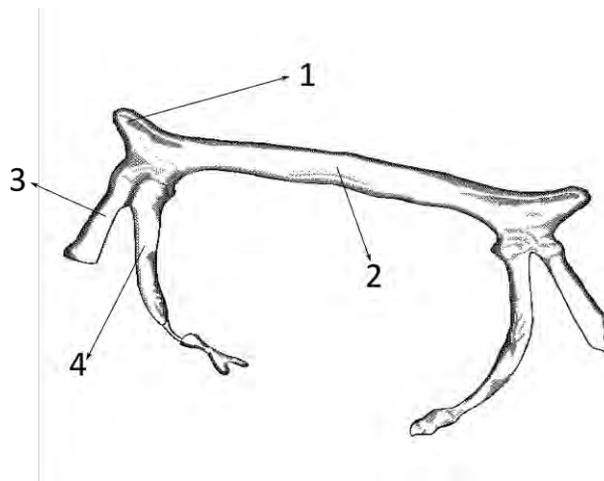


Figura 18. Cintura pélvica de *Zapteryx xyster*. Vista ventral.

1: Proceso lateral prepélvico, 2: Barra púbico isquiónica, 3: Propterigio pélvico y 4: Metapterigio pélvico.

Listado de Caracteres

Se utilizaron como referencia los estudios de Nishida (1990), Brito y Dutheil (2004), McEachran y Aschliman (2004), Claeson (2010), Aschliman *et al.* (2012a); Brito *et al.* (2013) y Claeson *et al.* (2013).

1.-Ápice rostral.

El ápice rostral es el nombre que recibe la estructura delgada que se encuentra en la punta del hocico, fusionada con los cartílagos rostrales (McEachran *et al.*, 1996). En las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Tetronarce nobiliana* y *Zanobatus* sp., el ápice rostral se encuentra reducido (0). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, †CT-7333, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, presentan un ápice rostral bien desarrollado (1) (Fig. 19). En las especies †*Britobatus primarmatus*, *Pristis pectinata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Squatina californica* y *S. dumeril*, no se pudo determinar el estado de este carácter por lo que se codificó como (?).

En el presente trabajo la codificación de este carácter se realizó siguiendo la propuesta por McEachran *et al.* (1996) y seguida por McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a), Claeson *et al.* (2013). El estado plesiomórfico es la reducción del ápice rostral (0), aunque se tienen ejemplares fósiles que presentan el ápice rostral (1). La revisión de la ontogenia de la especie *Zapteryx brevirostris* mostró que este ápice rostral aparece después del desarrollo de los cartílagos rostrales.

Polarización: La presencia de un ápice rostral bien desarrollado (1) es considerada el estado derivado.

Estados.

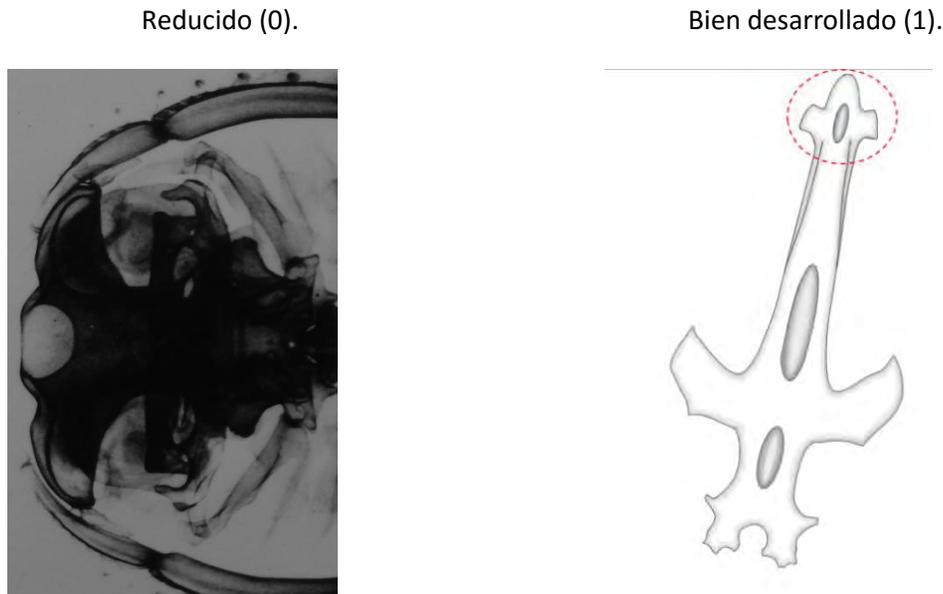


Figura 19. Condrocráneos: de *Zanobatus* sp., ápices rostral reducido (0) y de *Rhynchobatus lübberti*, ápices rostral bien desarrollado (1).

2.-Forma del ápice rostral.

Las especies †*Rhinobatos maronita*, *Rhynchobatus djiddensis* y *R. lübberti* presentan un ápice rostral con forma de flor de lis (0). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens* y *R. productus*, el ápice es ovalado (1). En las especies †*Rhinobatos hakelensis* *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster*, †CT-7333, el ápice rostral tiene una forma trapezoidal (2) (Fig. 20). En las especies †*Britobatus primarmatus*, *Pristis pectinata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata* *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis* no se pudo determinar el estado de este carácter, por lo que se codificaron como (?). Las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Tetronarce nobiliana*, *Zanobatus* sp., carecen de ápice rostral por lo que no pueden tener forma debido a esto el carácter fue codificado como inaplicable (-).

Los peces guitarra y las rayas exhiben una gran diversidad de formas de su ápice rostral (Miyake *et al.*, 1992 y McEachran y Dunn, 1998). La polarización de este carácter es ambigua, debido a que las relaciones entre G.E y el grupo interno no conocen bien y a que no se tiene un fósil más antiguo que indique cuál es el carácter plesiomórfico. En el caso del estado (0) está presente en el fósil †*Rhinobatos maronita* ubicado en el Cenomaniano (Cretácico tardío), el estado (1) está presente en el fósil †*Iansan beurleni* ubicado en el Cenomaniano (Cretácico tardío) y el estado (2) está presente en el fósil †*Rhinobatos hakelensis* del Cenomaniano (Cretácico tardío). La revisión de la ontogénica de la especie *Zapteryx brevirostris* de un ejemplar no nato de *Rhinobatos* mostró que

el ápice rostral desde etapas tempranas del desarrollo tiene una forma definida y que no se transforma de un estado al otro. La presencia del ápice rostral es considerada el estado de carácter derivado.

Estados.

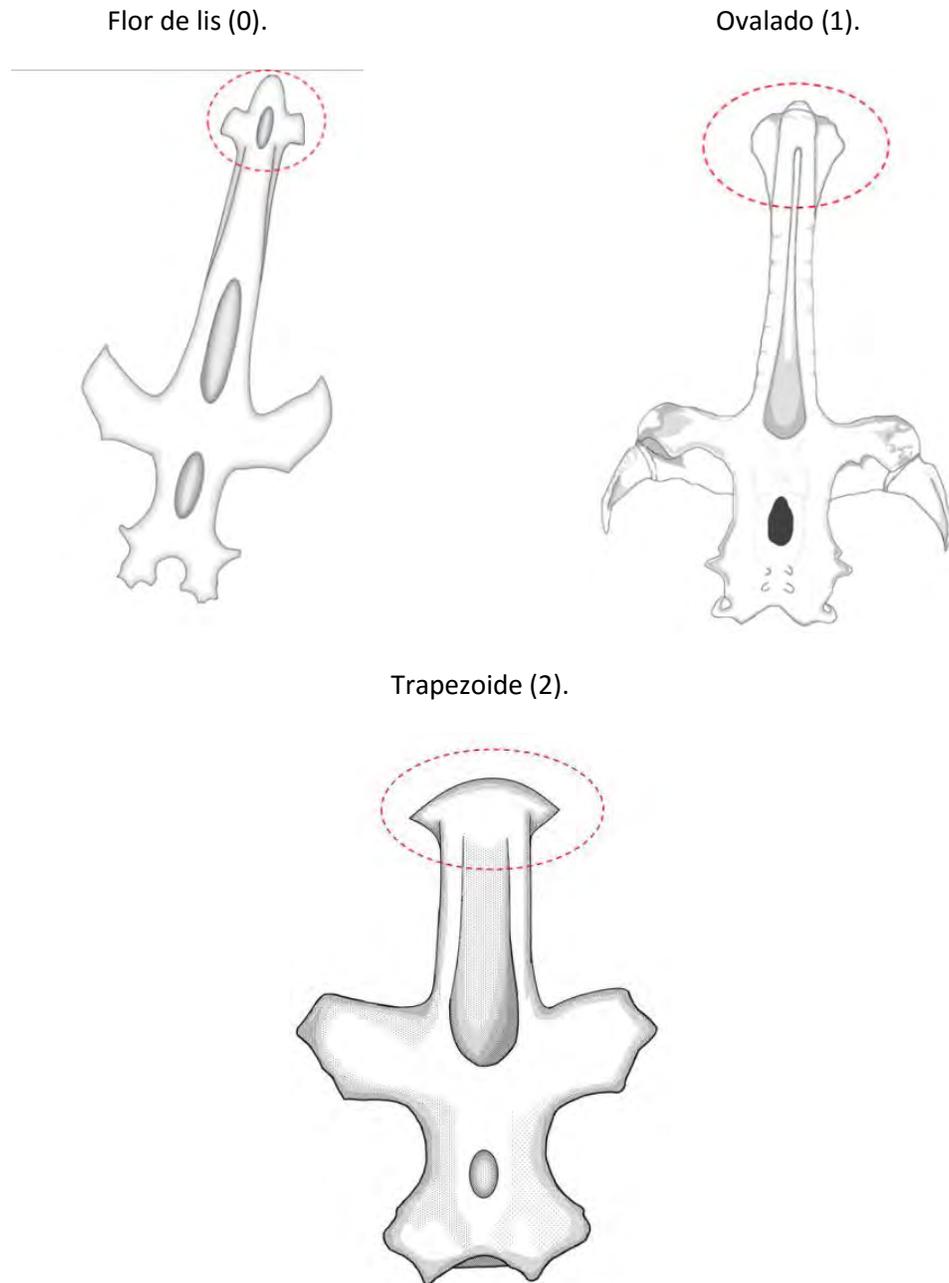


Figura 20. Condrocráneos: de *Rhynchobatus lübberti*, ápice rostral en forma de flor de lis (0), de *Rhinobatos productus*, ápice rostral con forma ovalada y de *Zapteryx exasperata*, ápice rostral con forma trapezoidal (2).

3.-Procesos rostrales.

Los procesos rostrales son un par de cartílagos que se encuentran en la parte lateral de los cartílagos rostrales de los géneros *Platyrrhina* y *Platyrrhinoidis* (Nishida, 1990 y Aschliman *et al.*, 2012a). La especie *Platyrrhina sinensis* presenta procesos rostrales (1). En la especie *Platyrrhinoidis triseriata*, aunque la bibliografía reporta la presencia de procesos rostrales (Aschliman *et al.*, 2012a), no se pudo determinar el estado de este carácter por lo que se codificó como (?). En la especie †*Britobatus primarmatus* no se pudo determinar el estado de este carácter por lo que se codificó como (?).

Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, carecen de procesos rostrales (0) (Fig. 21).

Este carácter no había sido presentado en una filogenia que incluyera especies fósiles. Sin embargo, no se observó este carácter en ninguno de los fósiles analizados, ni en la ontogenia de la especie *Zapteryx brevirostris*. Por lo que la codificación de este carácter está basada en la propuesta por Aschliman *et al.* (2012a), en la que solo está presente (1) en los géneros *Platyrrhina* y *Platyrrhinoidis*.

La polarización de este carácter es ambigua, debido a que varios miembros del G.E y todos los miembros del grupo interno no presentan procesos rostrales. Por esta razón se decidió respetar la codificación propuesta en el trabajo de referencia en el cual a la ausencia se le asigna el valor de (0) (Aschliman *et al.*, 2012a).

Estados.

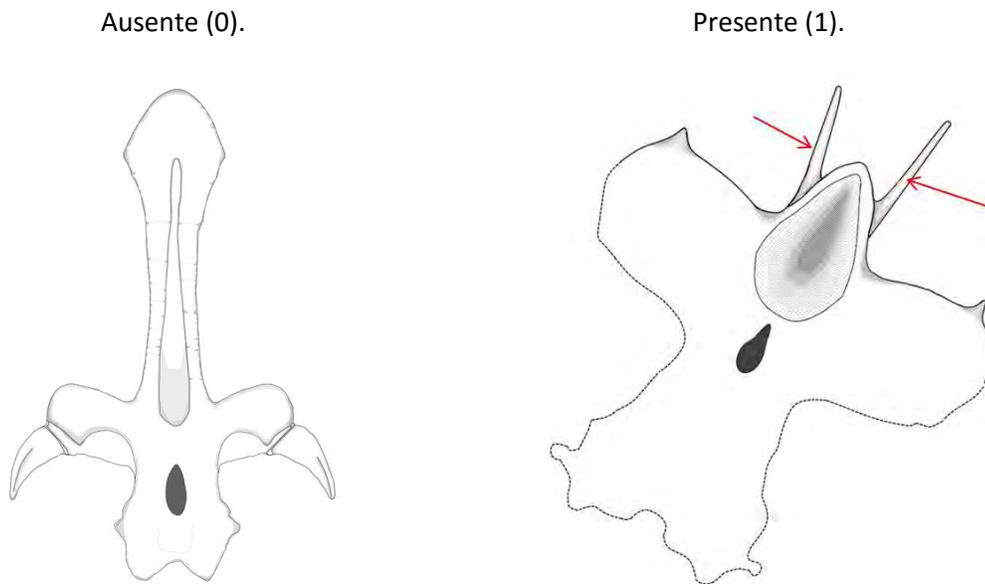


Figura 21. Condrocráneos: de *Rhinobatos lentiginosus*, procesos rostrales ausentes (0) y de *Platyrrhina sinensis*, procesos rostrales presentes (1).

4.- Foramen rostral.

El foramen rostral es la fenestra que se encuentra en la parte más distal del condrocraáneo casi al mismo nivel que el ápice rostral. En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333 carecen de foramen rostral (0). Las especies *Rhynchobatus djiddensis* y *R. lübberti* presentan foramen rostral (1) (Fig. 22).

La polarización de este carácter es ambigua, debido a que varios miembros del G.E y todos los miembros del grupo interno no presentan foramen rostral. La revisión de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* y de ejemplares no natos de *Rhinobatos horkelii* no mostró la presencia de esta estructura. En el caso de las especies del género *Rhinobatos* y *Raja* los cartílagos rostrales presentan en la parte central la fenestra precerebral y en la parte anterior de los cartílagos rostrales una porción cerrada. Esto sugiere que el foramen rostral surge después, por lo que la presencia de foramen rostral se considera el estado derivado.

Estados.

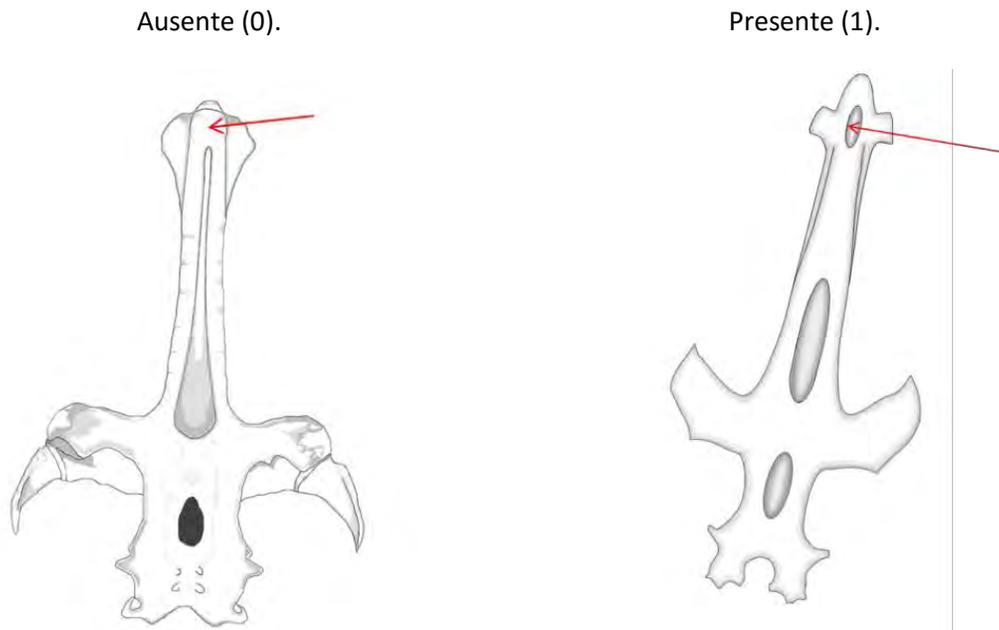


Figura 22. Condrocraneos: de *Rhinobatos productus*, foramen rostral ausente (0) y de *Rhynchobatus lübberti*, foramen rostral presente (1).

5.- Desarrollo de los cartílagos rostrales.

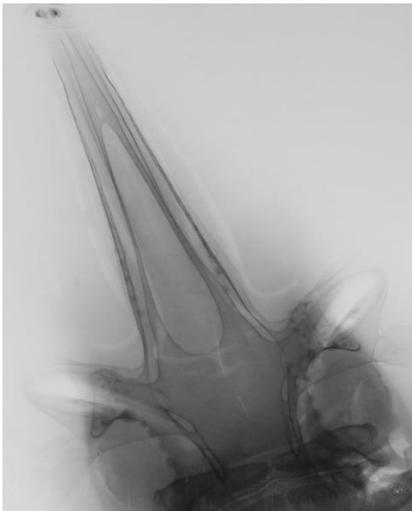
Los cartílagos rostrales son estructuras que se extienden desde las cápsulas nasales hasta la punta del hocico. En las *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster*, †CT-7333, los cartílagos rostrales cubren por completo el espacio que existe entre las cápsulas nasales y la punta del hocico (0). En las especies *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata* los cartílagos rostrales no alcanza la punta del hocico pero se pueden diferenciar del resto del condrocraqueo (1). En la especie *Zanobatus* sp., los cartílagos rostrales se encuentran muy reducidos (2) (Fig. 23).

La codificación de las especies actuales está basada en la propuesta por McEachran y Aschliman (2004) y Aschliman *et al.* (2012a) y la codificación de las especies fósiles se basa en la propuesta por Claeson *et al.* (2013). Después de la revisión de los ejemplares fósiles y de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris*, no se encontró información que contradiga la codificación utilizada por estos autores.

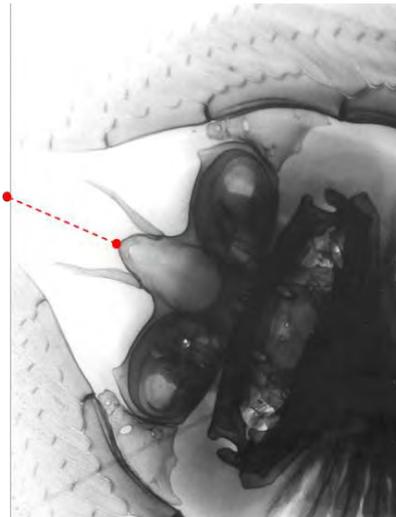
La polarización de este carácter es ambigua, debido a que varios miembros del G.E y todos los miembros del grupo interno presentan cartílagos rostrales bien desarrollados. Por lo que se mantuvo la codificación propuesta en los trabajos de referencia.

Estados.

Bien desarrollados (0).



No alcanza la punta del hocico (1).



Reducido (2).

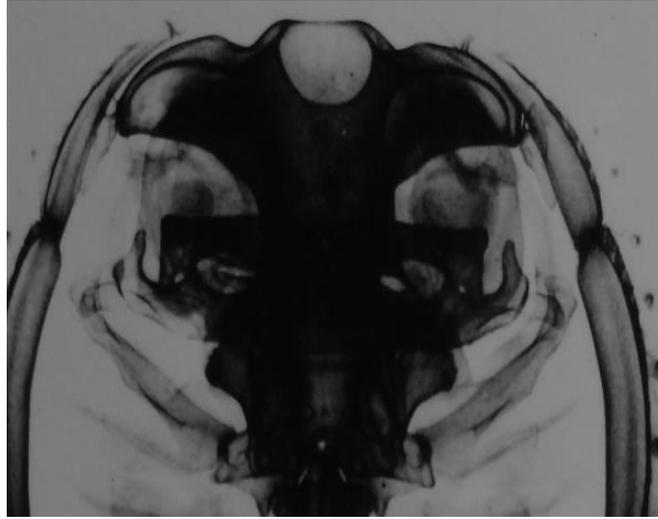


Figura 23. Condrocráneos: en *Rhynchobatus djiddensis*, cartílagos rostrales bien desarrollados (0), en *Platyrhina sinensis*, cartílagos rostrales no alcanzan la punta del hocico (1) y en *Zanobatus sp.*, cartílagos rostrales reducidos (2).

6.- Punta de los cartílagos rostrales.

En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, la distancia entre los cartílagos rostrales se reduce a la mitad de la longitud de los cartílagos hasta converger y cerrarse en la punta (0). En las especies †*Britobatus primarmatus*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus sp.*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster*, †CT-7333, los cartílagos rostrales no se cierran en la punta (1) (Fig. 24).

La polarización de este carácter fue difícil, debido a que en los fósiles no se pudo determinar si la ausencia de esta estructura se debía a un proceso ontogenético o debido a procesos tafonómicos. Después de revisar la ontogenia de *Zapteryx brevirostris* se observó que los cartílagos rostrales comienzan como una estructura cerrada y conforme el feto se desarrolla se abren. La punta de los cartílagos rostrales abierta es considerada el carácter derivado.

Estados.

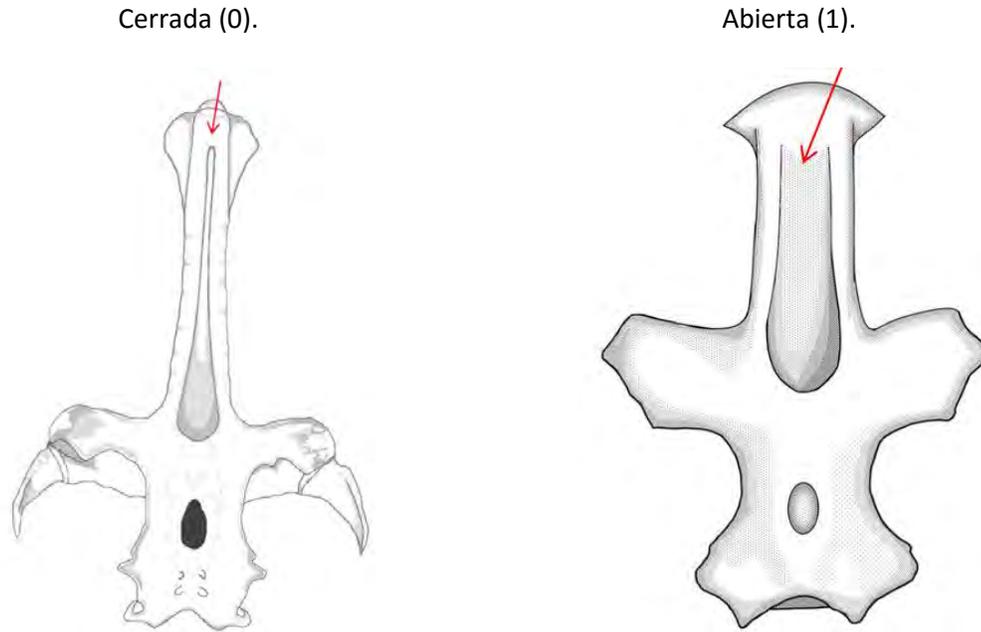


Figura 24. Condrocráneos: de *Rhinobatos lentiginosus*, punta de los cartílagos rostrales cerrada (0) y de *Zapteryx exasperata*, punta de los cartílagos rostrales abierta (1)

7.- Cartílagos rostrales robustos, paralelos y fusionados al ápice rostral.

Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, *Tetronarce nobiliana*, *Zanobatus* sp., presentan una conformación de los cartílagos rostrales es distinta (0). Los cartílagos rostrales de las especies †*Britobatus primarmatus*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*Stahlraja sertanensis*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster*, †CT-7333, son robustos, casi paralelos no se adelgazan en toda su longitud se reducen drásticamente cuando se fusionan con el ápice rostral (1) (Fig. 25).

La revisión de la ontogenia de la especie *Zapteryx brevirostris* mostró que los cartílagos rostrales se robustecen progresivamente conforme el desarrollo del embrión avanza. La presencia de cartílagos rostrales robustos es considerada el estado de carácter derivado.

Estados.

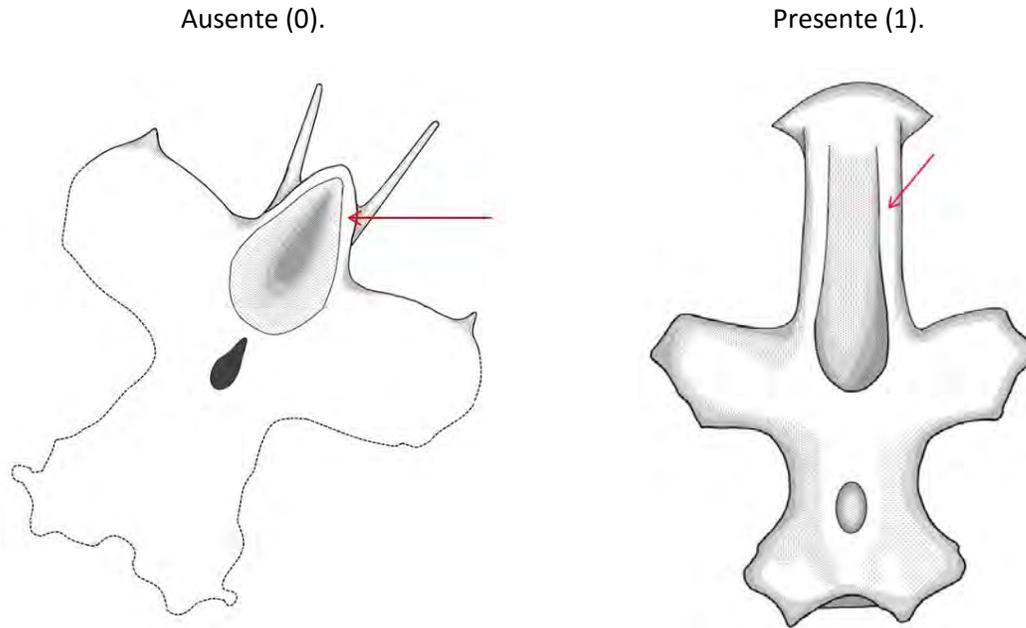


Figura 25. Condrocráneos: de *Platyrhina sinensis*, cartílagos rostrales robustos, paralelos y fusionados al ápice rostral ausente (0) y de *Zapteryx exasperata*, cartílagos rostrales robustos, paralelos y fusionados al ápice rostral presente (1).

8.- Cartílagos rostrales triangulares.

En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xystris*, †CT-7333 los cartílagos rostrales no convergen en la punta de manera triangular (0). En las especies *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata* los cartílagos convergen en la punta lo que les da una apariencia triangular (1) (Fig. 26).

La revisión de los cartílagos rostrales en la ontogenia del *Zapteryx brevirostris* mostro que durante el desarrollo de los cartílagos rostrales en esta especie, estas estructuras surgen de manera paralela y nunca pasan por la forma triangular. La polarización de este carácter es ambigua, debido a que todos los miembros del G.E presentan diferentes formas en los cartílagos rostrales. Por lo que se codifico a la presencia como (1).

Estados.

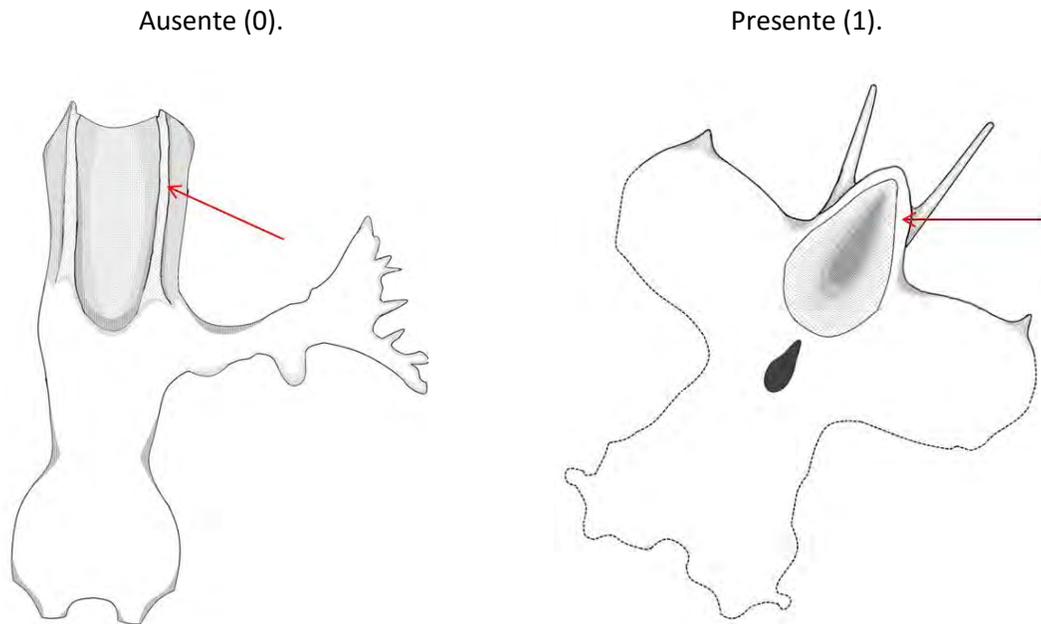


Figura 26. Condrocráneos: de *Platyrhina sinensis*, cartílagos rostrales triangulares presente (0) y de *Narcine entemedor*, cartílagos rostrales triangulares ausente (0).

9.-Fontanela anterior o precerebral.

La fontanela anterior es el espacio entre las crestas de los cartílagos rostrales. Las especies *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Squatina californica* y *S. dumeril* carecen de fontanela anterior (0). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333 presentan fontanela anterior (1). En la especie *Zanobatus* sp., no se pudo determinar el estado de carácter (?) (Fig. 27).

La codificación de este carácter está basada en la presentada por Brito y Dutheil (2004). La revisión de fósiles y de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* no indicó ninguna inconsistencia con la codificación propuesta por Brito y Dutheil (2004) por lo que se mantuvo. La presencia de una fosa anterior es considerada el estado de carácter derivado.

Estados.

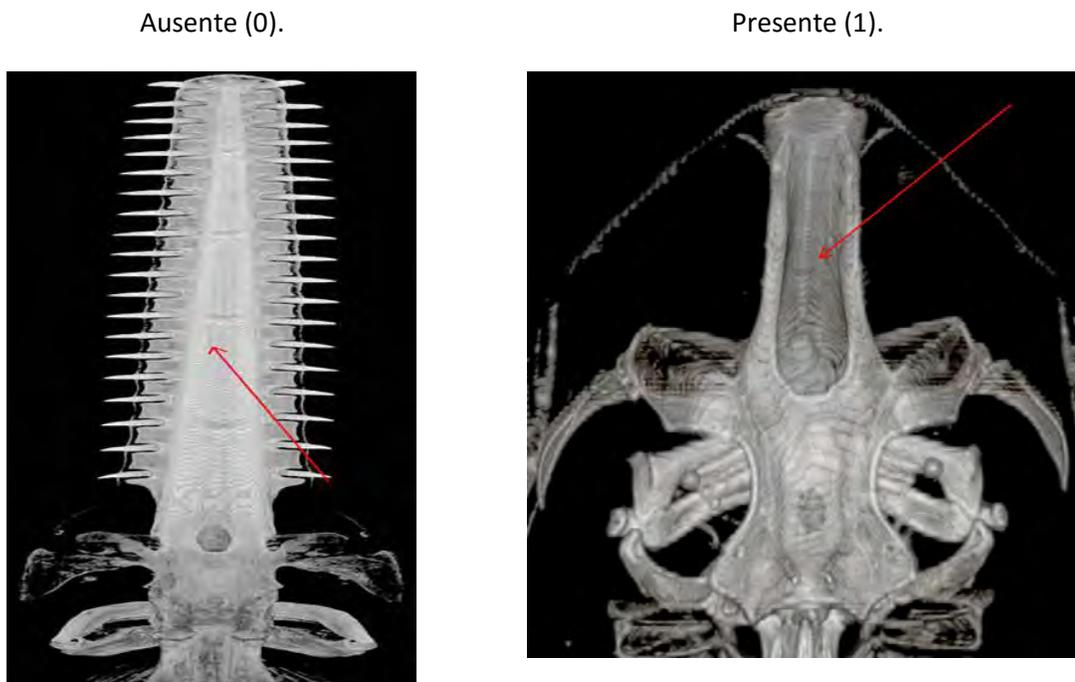


Figura 27. Condrocráneos: de *Pristis sp.*, fontanela anterior ausente (0) y de *Zapteryx exasperata*, fontanela anterior presente (1).

Imagen de *Pristis sp.*, tomada de: http://digimorph.org/specimens/Pristis_sp/. Credit: © Dr. Adam Summers/ The University of Texas at Austin.

10. - Apertura de la fontanela anterior o precerebral.

En las especies *Aptychotrema vincentiana*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis* y *R. lübberti*, presentan una fontanela anterior semi-abierta (0) es decir el espacio entre los cartílagos rostrales no se encuentra completamente abierto en toda la extensión de los cartílagos rostrales (0). En las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus sp.*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, la fontanela anterior abierta en toda su longitud (1) (Fig. 28).

En las especies *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Squatina californica* y *S. dumeril* presentan cubierto el espacio entre las crestas de los cartílagos rostrales no se les pudo codificar este carácter (-). En las especies †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita Zanobatus sp.*, y †CT-7333 no se pudo determinar el estado de carácter (?).

La codificación de este carácter se basa en la propuesta por Claeson *et al.* (2013). La revisión de fósiles y de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* no indicó ninguna inconsistencia con la codificación propuesta en la bibliografía por lo que ésta se mantuvo. La presencia de una fontanela anterior abierta es el estado de carácter derivado.

Estados.

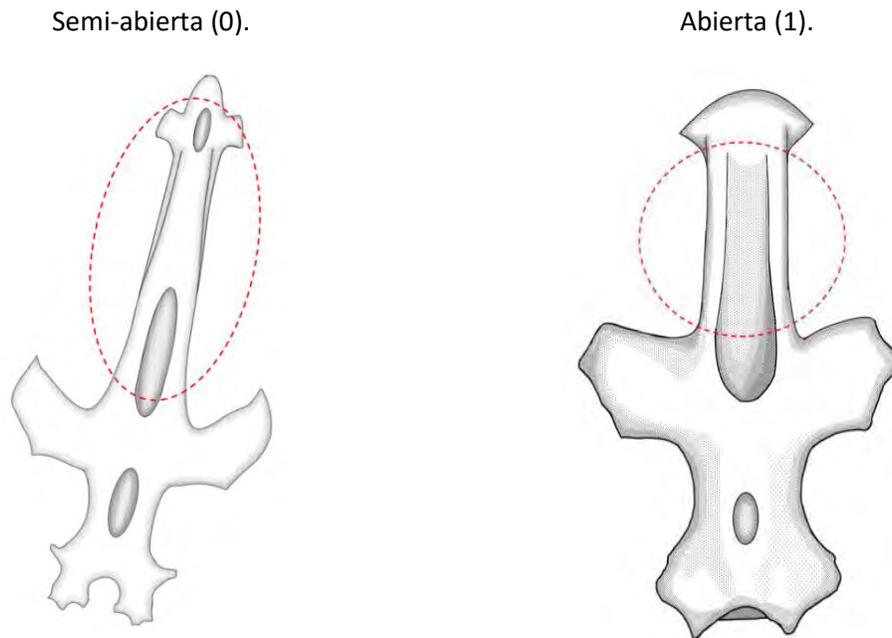


Figura 28. Condrocráneos: de *Rhynchobatus lübberti*, fontanela precerebral semi-abierta (0) y de *Zapteryx exasperata*, fontanela precerebral abierta (1).

11.- Proceso anterior de las cápsulas nasales.

Las cápsulas nasales son un par de cartílagos que albergan los órganos olfatorios. En las especies †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris* las cápsulas nasales presentan un borde recto sin proceso en la parte distal-lateral-anterior (0). Las cápsulas nasales de las especies †*Britobatus primarmatus*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Rhinobatos horkelli*, *R. lentiginosus*, †*R. hakelensis*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, †*Stahlraja sertanensis*, *Zapteryx exasperata*, *Z. xyster*, †CT-7333 presentan un proceso en forma de cuerno en la parte anterior de las cápsulas nasales (1) (Fig. 29). En las especies *Aptychotrema vincentiana* y †*Rhinobatos hakelensis* no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

La codificación de este carácter está basada en la presentada por Brito y Dutheil (2004) y seguida por Claeson *et al.* (2013). La polarización de este carácter es ambigua, debido a que varios miembros del G.E y algunos miembros del grupo interno presentan el proceso anterior de las cápsulas nasales. La revisión de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* no aportó nueva información debido a que esta especie no presenta este proceso en ninguna etapa de su desarrollo, por lo que se mantuvo la codificación propuesta por Brito y Dutheil (2004) y seguida por Claeson *et al.* (2013).

Estados.

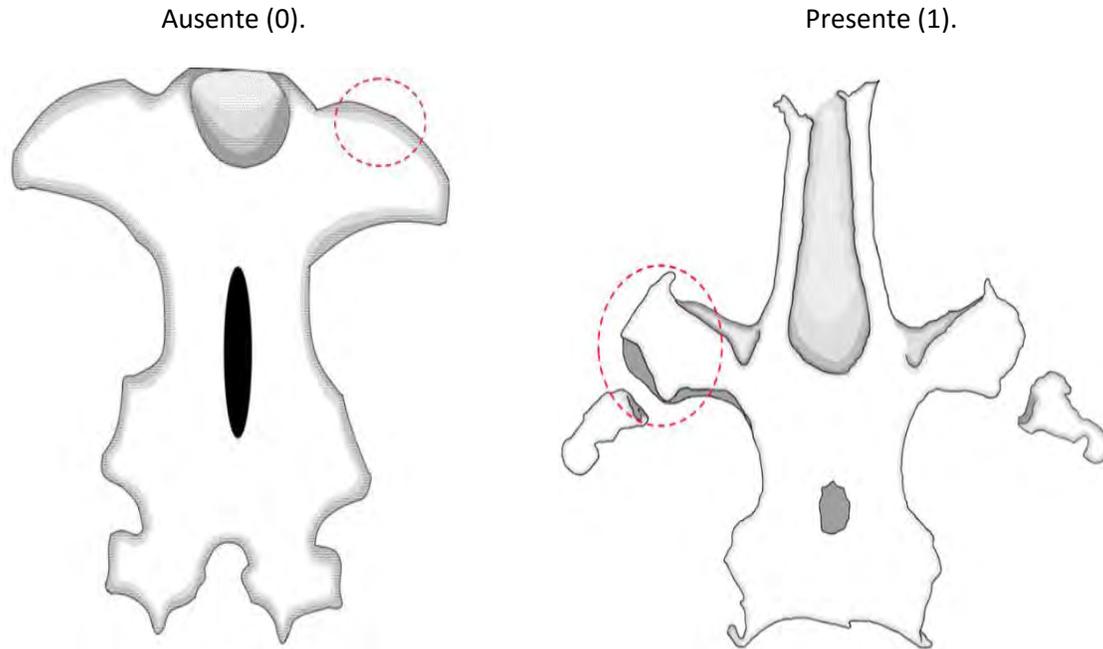


Figura 29. Condrocráneos: de *Zanobatus sp.*, procesos anteriores de las cápsulas nasales ausente (0) y de *Stahlraja sertanensis*, procesos anteriores de las cápsulas nasales presente (1).

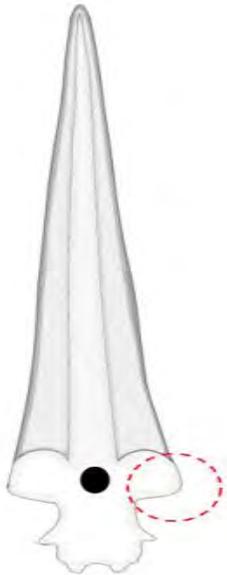
12.- Cartílago antero-orbital.

Es el nombre que recibe el cartílago que se encuentra entre las cápsulas nasales y el propterigio pectoral. La parte posterior del cartílago antero-orbital se encuentra conectada a las cápsulas nasales, mientras que la parte anterior se articula con el propterigio pectoral. Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril* carecen de cartílagos antero-orbitales (0). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus sp.*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xystr*, †CT-7333, presentan cartílagos antero-orbitales (1) (Fig. 30).

La revisión de fósiles y de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* no indicó ninguna inconsistencia en la codificación propuesta por Brito y Dutheil (2004) y seguida por Claeson *et al.* (2013) por lo que se mantuvo. La presencia de los cartílagos antero-orbitales se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Ausente (0).



Presente (1).

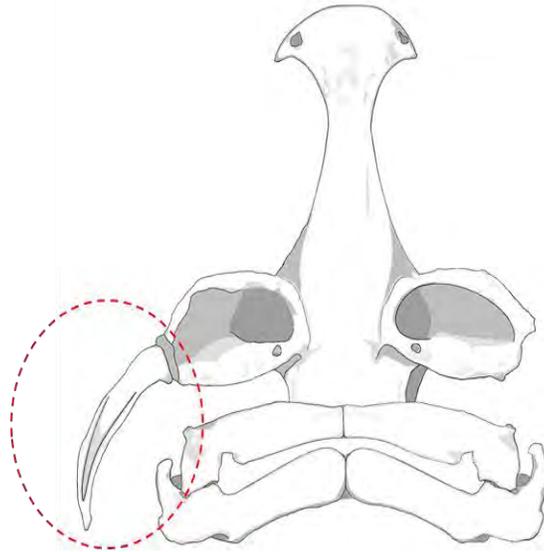


Figura 30. Condrocraneos: de *Pliotrema warreni*, cartílagos antero-orbitales ausentes (0) y de *Zapteryx brevirostris*, cartílagos antero-orbitales presentes (1).

13.- Forma de los cartílagos antero-orbitales.

Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333 presentan cartílagos rostrales con una base amplia y se hacen más angostos hacia la punta, dando les una forma de luna menguante, además en estos géneros los cartílagos antero-orbitales carecen de procesos en los bordes (0). En las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor* y *Tetronarce nobiliana*, los cartílagos antero-orbitales tienen un base angosta y se expanden en dirección anterior a manera de ramas (1). Las especies *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, †*Rhinobatos maronita*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti* presentan cartílagos antero-orbitales con bordes irregulares (2) (Fig. 31).

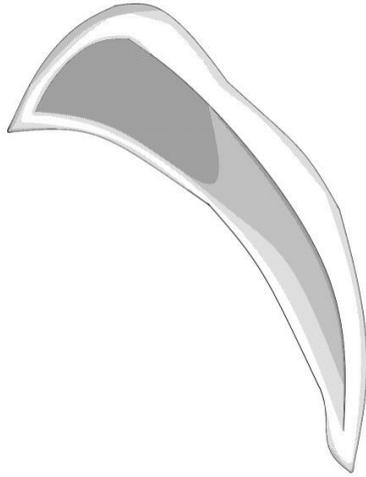
En las especies fósiles *Stahlraja sertanensis* y *Iansan beurleni* no se pudo observar este carácter debido a lo desgastado de los ejemplares (?). Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril* al no presentar cartílagos antero-orbitales la configuración de este carácter queda como (-).

La codificación de este carácter está basada en propuesta por Brito y Dutheil (2004), seguida por Carvalho (2004) y Claeson *et al.* (2013). La polarización de este carácter es ambigua, debido a que varios miembros del G.E y todos los miembros del grupo interno presentan cartílagos antero-

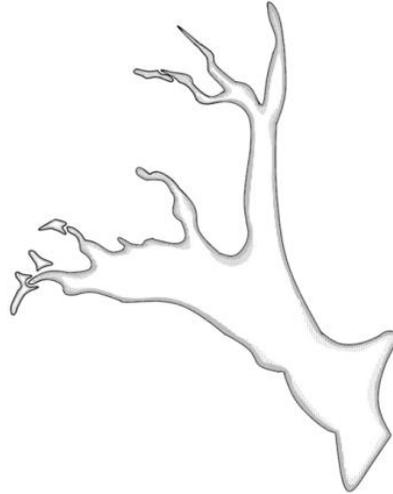
orbitales con forma de media luna, por lo que no se modificó la codificación propuesta por Brito y Dutheil (2004).

Estados.

Luna menguante (0).



Ramificado (1).



Irregular (2).

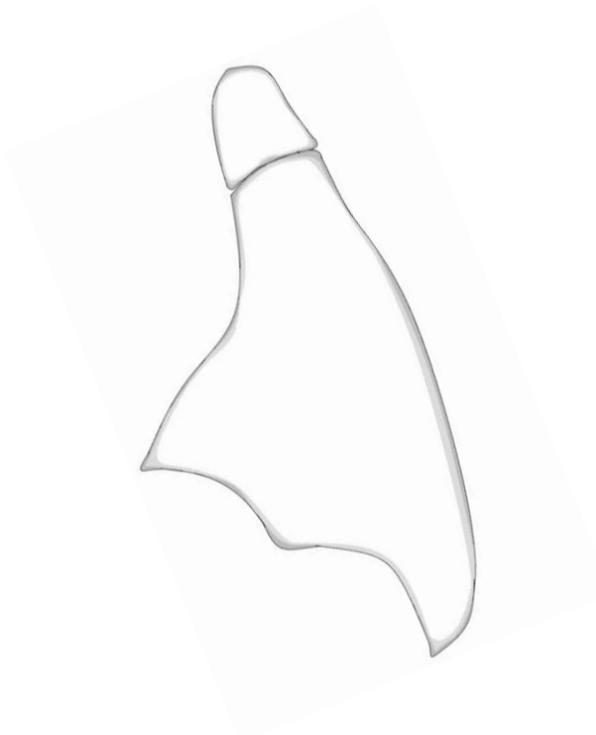


Figura 31. Forma de los cartílagos antero-orbitales: de *Zapteryx exasperata*, luna menguante (0), de *Narcine brasiliensis*, ramificado (1) y de *Platyrrhina sinensis*, irregular (2).

14.- Desarrollo de los cartílagos antero-orbitales.

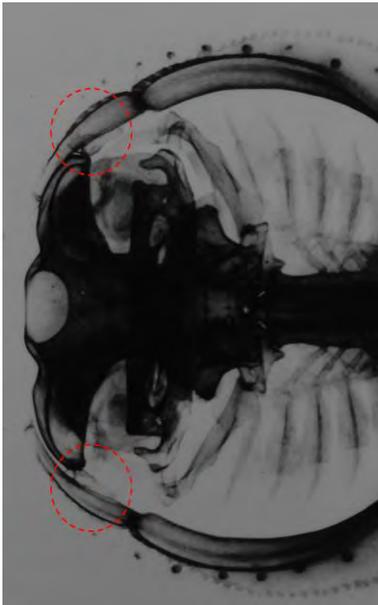
En las especies †*Britobatus primarmatus*, †*Rhinobatos hakeiensis* y *Zanobatus* sp., los cartílagos antero-orbitales se encuentran reducidos (0). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoideis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakeiensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xystrer* y †CT-7333 los cartílagos antero-orbitales se encuentran bien desarrollados (1) (Fig. 32).

En las especies †*Iansan beurleni* y †*Stahlraja sertanensis* no se pudo observar este carácter debido a lo desgastado de los ejemplares (?). Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril* al no presentar cartílagos antero-orbitales la configuración de este carácter queda como (-).

En la revisión de la serie ontogenética de *Zapteryx brevirostris* se observó que los cartílagos rostrales en etapas tempranas son pequeños y conforme se avanza en la serie ontogenética los cartílagos se crecen. La presencia de cartílagos rostrales bien desarrollados se considera el estado de carácter derivado

Estados.

Reducido (0).



Bien desarrollado (1).



Figura 32. Condrocráneos: de *Zanobatus* sp., cartílagos antero-orbitales reducidos (0) y de *Zapteryx exasperata*, cartílagos antero-orbitales bien desarrollados (1).

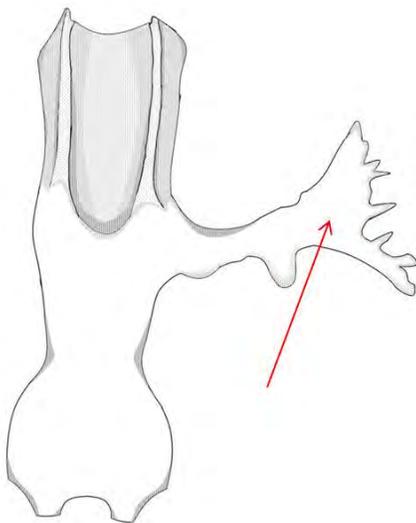
15.- Proyección del cartílago antero-orbital.

En las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor* y *Tetronarce nobiliana*, los cartílagos rostrales se proyectan hacia delante y a los lados (0). En el caso de las especies †*Rhinobatos maronita*, *Rhynchobatus djiddensis* y *R. lübberti*, los cartílagos antero-orbitales presentan una forma irregular con proyecciones hacia delante, a los lados y hacia atrás (1). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakeleensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, †CT-7333 los cartílagos se expanden en dirección posterior (2) (Fig. 33). En las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril* al no presentar cartílagos antero-orbitales la configuración de este carácter queda como (-).

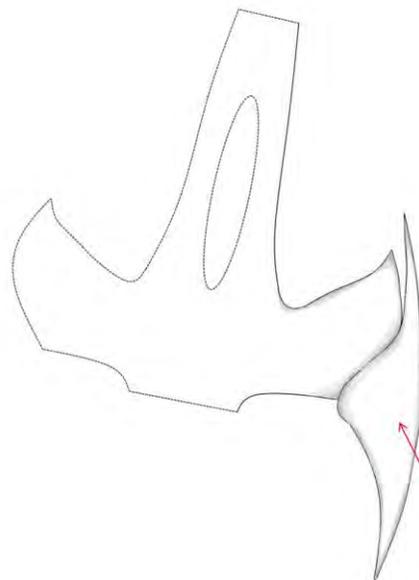
La codificación de este carácter está basada en la propuesta por Claeson *et al.* (2013). La revisión de los fósiles mostró que especies de la misma edad Cenomaniano (Cretácico tardío) con los estados (1) y (2): †*Rhinobatos maronita* (1) y †*Iansan beurleni*, †*Rhinobatos hakeleensis* y †*Stahlraja sertanensis* (2). La revisión de la ontogenia de la especie *Zapteryx brevirostris* de un feto de *Rhinobatos horkelli* mostró que el cartílago rostral, desde etapas tempranas, muestra ya una forma de media luna. Por lo que con la información que se tiene en el presente estudio no fue posible determinar qué estado es el más derivado. Considerando que las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* componen el grupo interno en el presente estudio el estado posterior fue codificado como (2).

Estados:

Anterior (0).



Antero postero-lateral (1).



Posterior (2).

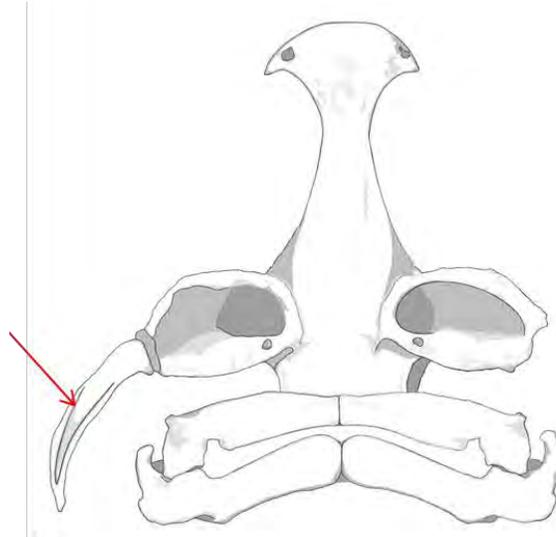


Figura 33. Condrocraneos: de *Narcine entemedor*, proyección del cartílago antero-orbital anterior (0), *Rhynchobatus djiddensis*, proyección del cartílago antero-orbital postero-lateral (1) y de *Zapteryx brevirostris*, proyección del cartílago antero-orbital posterior (2).

16.- Articulación directa del cartílago antero-orbital con el condrocraneo.

Las especies *Aptychotrema vincentiana* *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, el cartílago antero-orbital se articula solamente a las cápsulas nasales (0). En las especies *Pristis pectinata*, *Rhynchobatus djiddensis* y *R. lübberti*, el cartílago orbital se encuentra fusionado al condrocraneo y articulado a la parte posterior-lateral de las cápsulas nasales (1) (Fig. 34).

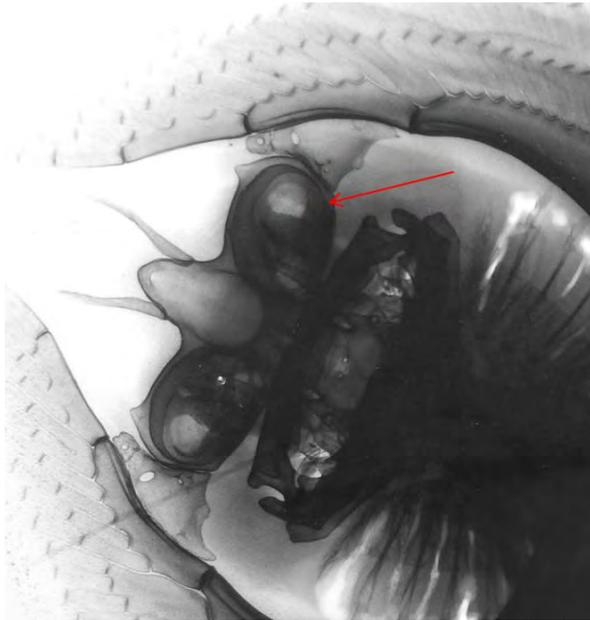
En caso de las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica*, *S. dumeril* al carecer de cartílago antero-orbital este estado se codificó como (-). En las especies fósiles †*Britobatos primarmatus*, †*lansan beurleni*, †*Rhinobatos hakeleensis*, †*R. maronita*, †*Stahlraja sertanensis* y †CT-7333, no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

En la *Zapteryx brevirostris* desde muy temprano en su desarrollo embriológico el cartílago antero-orbital solo se encuentra articulado a las cápsulas nasales y no se observó una relación directa con la región orbital del condrocraneo.

La polarización de este carácter es ambigua, debido a que varios miembros del G.E y todos los miembros del grupo interno no presentan una relación directa entre la región orbital y el cartílago antero-orbital. La serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* muestra desde las primeras etapas una articulación de cartílago antero-orbital solo a las cápsulas nasales (0). Por simplicidad al codificar los caracteres la ausencia se codificó como (0).

Estados.

Ausente (0).



Presente (1).

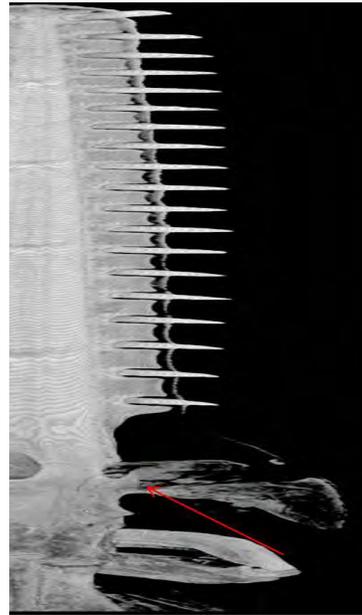


Figura 34. Condrocráneos: de *Platyrrhina sinensis*, articulación directa del cartílago antero-orbital con el condrocráneo ausente (0) y de *Pristis sp.*, articulación directa del cartílago antero-orbital con el condrocráneo presente (1).

Imagen de *Pristis sp.*, tomada de: http://digimorph.org/specimens/Pristis_sp/. Credit: © Dr. Adam Summers/The University of Texas at Austin

17.-Proceso inferior del cartílago de Meckel.

En las especies *Aptychotrema vincentiana*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus sp.*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* no se observó este proceso en la parte inferior del cartílago de Meckel (0). Las especies *Rhynchobatus djiddensis* y *R. lübberti*, presentan en la parte inferior más distal de cartílago de Meckel un proceso (1) que sobresale de la zona de articulación de la hiomandíbula (Fig. 35). En las especies fósiles †*Britobatos primarmatus*, †*Iansan beurleni*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita*, †*Stahlraja sertanensis* y †CT-7333, no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

La especie *Zapteryx brevirostris* en etapas tempranas de su desarrollo no presenta este proceso y conforme se avanza en la serie ontogenética éste se mantiene reducido.

La polarización de este carácter es ambigua, debido a que varios miembros del G.E y todos los miembros del grupo interno presentan el proceso inferior del cartílago de Meckel reducido (0). Desde etapas muy tempranas del desarrollo de la especie *Z. brevirostris* el proceso inferior del

cartílago de Meckel se encuentra reducido (0) y no se desarrolla. Por simplicidad al codificar los caracteres la ausencia se codificó como (0).

Estados.



Figura 35. Mandíbulas de *Zapteryx exasperata*, proceso inferior del cartílago de Meckel ausente (0) y de *Rhynchobatus lubberti*, proceso inferior del cartílago de Meckel presente (1).

8.-Sobreposición del cartílago antero-orbital y los próximos del propterigio pectoral

En las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Pristis pectinata* y *Tetronarce nobiliana* los radios próximos del propterigio pectoral no alcanza el cartílago antero-orbital (0). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoideis triseriata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, los radios próximos del propterigio de las aletas pectorales alcanzan y se sobreponen al cartílago antero-orbital (1) (Fig. 36). En el caso de las especies †*Iansan beurleni*, *Rhynchobatus djiddensis* y *R. lubberti* no se pudo observar la el estado de este carácter (?). Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril* no presentan cartílago antero-orbital, por lo que el carácter no es aplicable (-).

La codificación de este carácter está basada en la presentada por Brito y Dutheil (2004), seguida por Claeson *et al.* (2013). La especie *Zapteryx brevirostris* en etapas tempranas de su desarrollo no presenta sobre-posición del cartílago antero-orbital y los radios próximos del propterigio pectoral, ésta se presenta conforme se avanza en la serie ontogenética. La sobre-posición del cartílago

antero-orbital y los radios próximos del propterigio pectoral se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Ausente (0).

Presente (1).

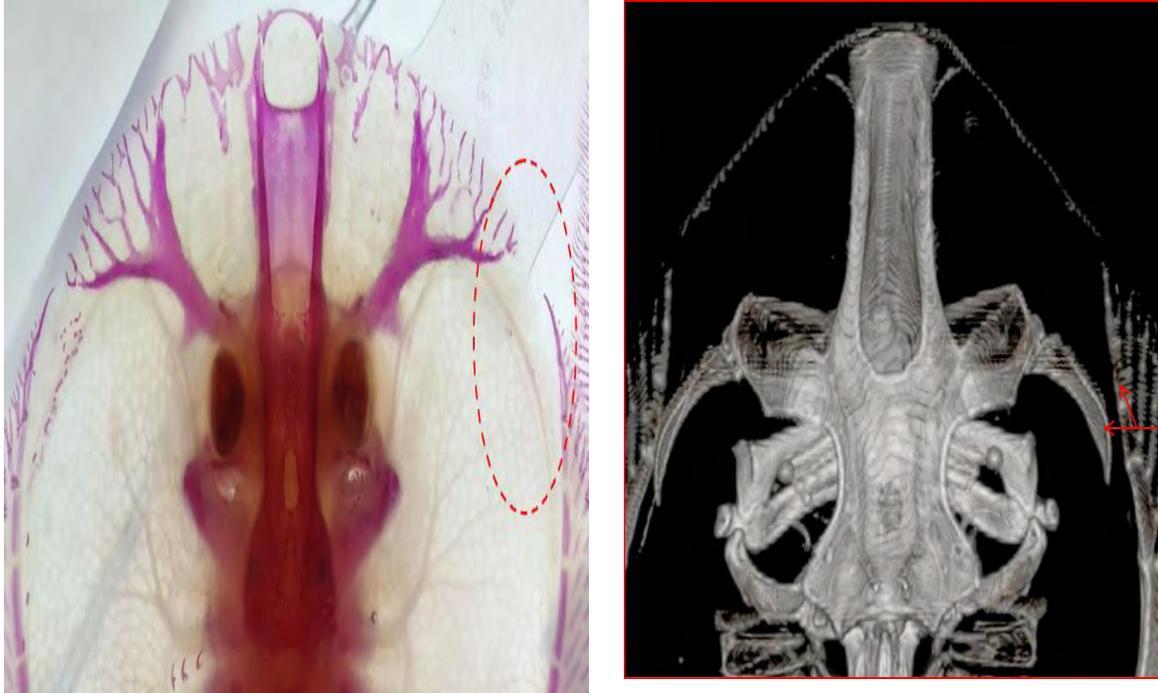


Figura 36. Región cefálica de *Narcine entemedor*, no hay sobre-posición del cartílago antero-orbital y los próximos del propterigio pectoral (0) y de *Zapteryx exasperata*, presencia de sobre-posición del cartílago antero-orbital y los radios próximos del propterigio pectoral (1).

19.-Barra pseudo-hioidal.

Es el término que recibe el cartílago que conecta los primeros arcos epibranchiales. Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril* carecen de barra pseudo-hioidal (0). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, presentan barra pseudo-hioidal (1) (Fig. 37).

En el caso de las especies †*Britobatos primarmatus*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita*, †*Stahlraja sertanensis* y †CT-7333, no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

La codificación de este carácter está basada en la presentada por Nishida (1990), Brito y Dutheil (2004), McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a), Claeson *et al.* (2013) y Brito *et al.* (2013). La presencia de barra pseudo-hioidal se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

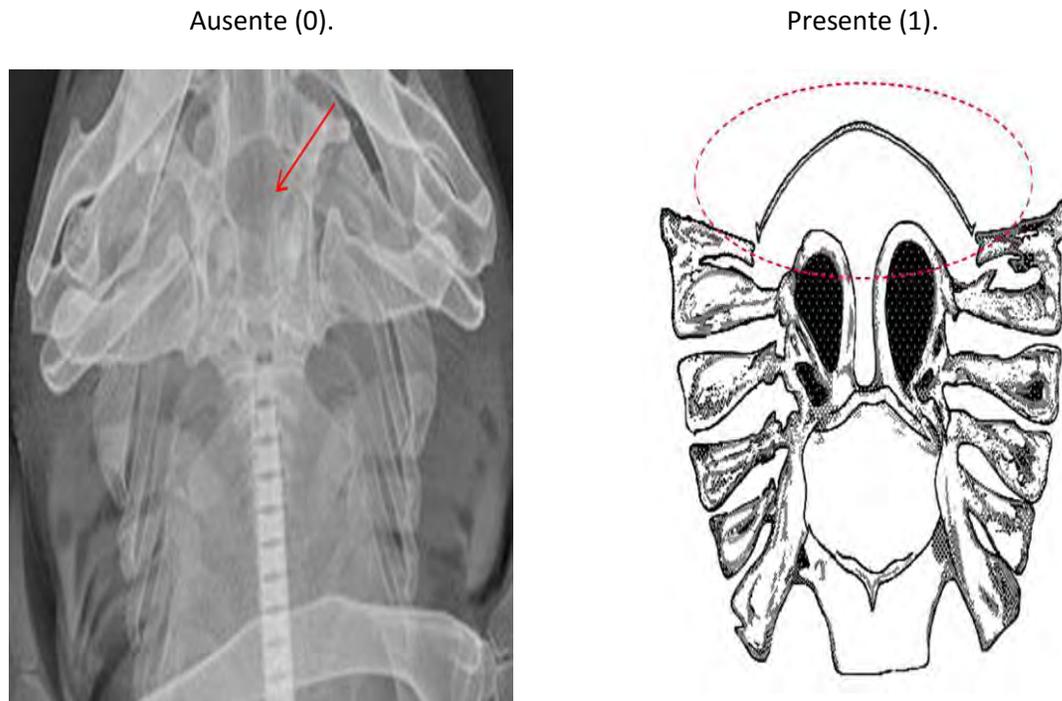


Figura 37. Esqueleto branquial de *Squatina dumeril*, barra pseudo-hioidal ausente (0) y de *Zapteryx exasperata*, barra pseudo-hioidal presente (1).

Imagen de *Squatina dumeril* tomada de <http://www.smithsonianmag.com/science-nature/a-two-headed-shark-and-other-x-rayed-beauties-at-the-smithsonian-180952186/#PF6LL4hp5FUFCAMk.99>. Atlantic angel shark (*Squatina dumeril*). Credit: ©Sandra J. Raredon/Smithsonian Institution, National Museum of Natural History).

20.- Cresta supra-orbital.

La cresta supra-orbital es un ensanchamiento de la región parietal del condrocraqueo que se extiende por encima de los ojos. Las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor* y *Tetronarce nobiliana* presentan una reducción de las crestas supra-orbitales (1) representa un carácter compartido por los géneros *Narcine* y *Tetronarce*. En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakeleensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster*, †CT-7333, las crestas supra-orbitales se encuentran bien desarrolladas (0) (Fig. 38).

La codificación de este carácter es igual la presentada por Nishida (1990), Brito y Dutheil (2004), McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a), Claeson *et al.* (2013) y Brito *et al.* (2013).

La polarización de este carácter es ambigua, debido a que varios miembros del G.E y todos los miembros del grupo interno presentan crestas supra-orbitales bien desarrolladas. Se codifico el estado reducido como (1) siguiendo la codificación propuesta por los trabajos de referencia.

Estados.

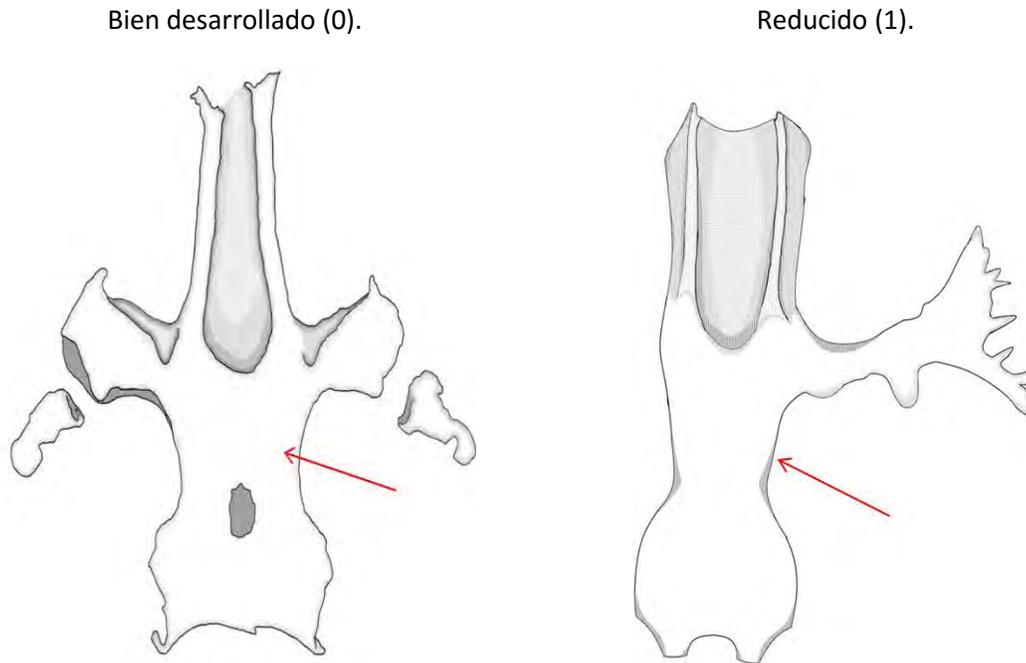


Figura 38. Condrocráneos: de †*Stahlraja sertanensis*, cresta supra-orbital bien desarrollada (0) y de *Narcine entemedor*, cresta supra-orbital reducida (1).

21.- Proceso post-orbital.

Es el nombre que recibe el proceso que se encuentra por detrás de los ojos en lo que podría ser referido como la parte posterior del condrocráneo antes de la nuca. Las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor* y *Tetronarce nobiliana* presentan el proceso post-orbital reducido (1). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakeiensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xystrer*, †CT-7333, los procesos post-orbitales se encuentran bien desarrollados (0) (Fig. 39).

La codificación de este carácter es igual la presentada por Nishida (1990), Brito y Dutheil (2004), McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a), Claeson *et al.* (2013) y Brito *et al.* (2013).

La polarización de este carácter es ambigua, debido a que varios miembros del G.E y todos los miembros del grupo interno presentan procesos post-orbitales bien desarrollados. Se codifico el estado reducido como (1) siguiendo la codificación propuesta por los trabajos de referencia.

Estados.

Bien desarrollado (0).

Reducido (1).

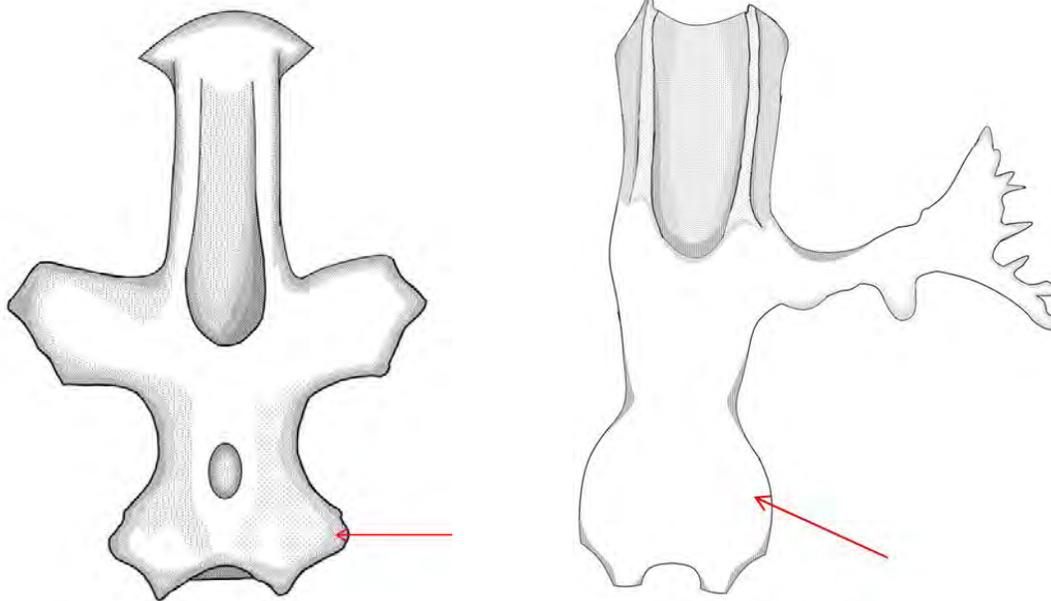


Figura 39. Condrocráneos: de *Zapteryx exasperata*, proceso post-orbital bien desarrollado (0) y de *Narcine entemedor*, proceso post-orbital reducido (1).

22.- Arco yugal.

Homónimo del arco zigomático, este arco se encuentra en la parte posterior del condrocráneo y representa una zona de articulación con la mandíbula inferior. Las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Pliotrema warreni*, *Squatina californica*, *S. dumeril* y *Tetronarce nobiliana*, carecen de arco yugal (0). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, presentan arcos yugales (1) (Fig. 40).

En las especies †*Britobatos primarmatus*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita* y †CT-7333, no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

La codificación de este carácter es igual la presentada por Nishida (1990), Brito y Dutheil (2004), McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a), Claeson *et al.* (2013) y Brito *et al.* (2013). La revisión de fósiles y de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* no indicó ninguna incongruencia con la codificación propuesta los trabajos de referencia por lo que se mantuvo. La presencia de arcos yugales se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

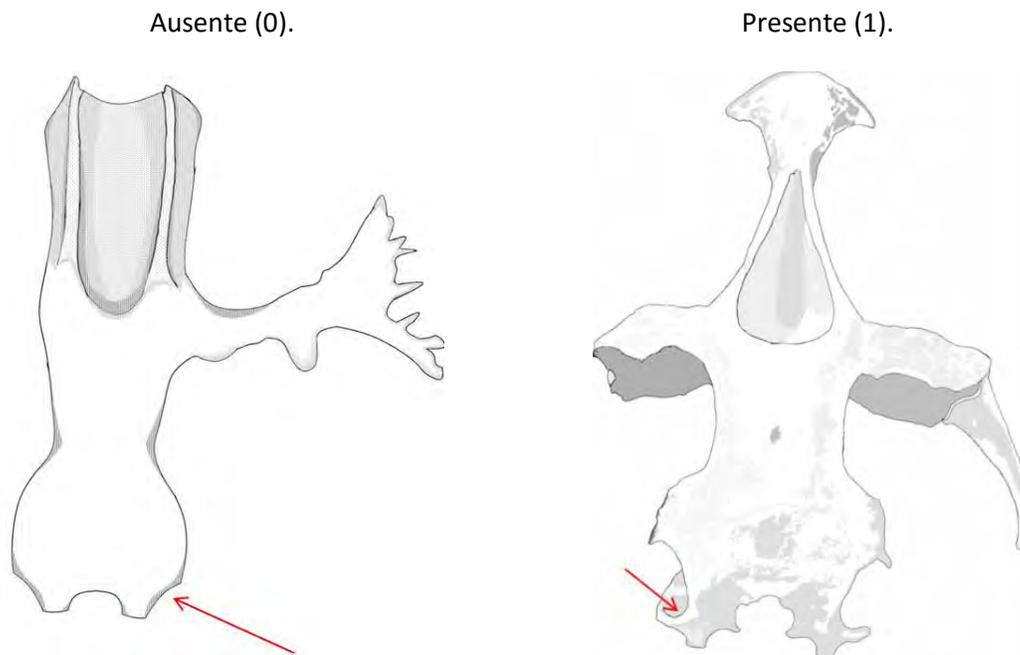


Figura 40. Condrocráneos: de *Narcine entemedor*, arco yugal ausente (0) y de *Zapteryx brevirostris*, arco yugal presente (1).

23.- Arcualia dorsal.

Es el nombre que reciben un par de cartílagos que se encuentran entre el condrocráneo y el cartílago sinarcual. Estos cartílagos son ovalados y varían en tamaño dependiendo de los grupos. En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril* y *Tetronarce nobiliana*, no se observó la presencia de arcualias dorsales (0). Las especies †*Britobatus primarmatus*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, presentan de arcualias dorsales (1) (Fig. 41).

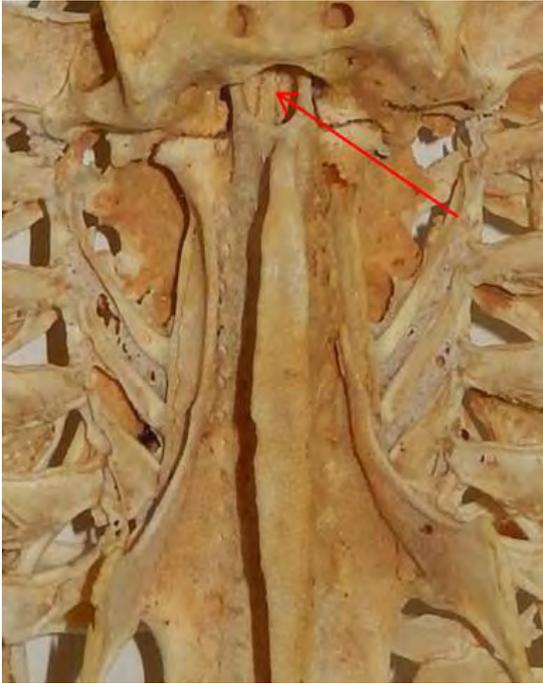
En el caso de las especies †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita* y *Zanobatus* sp., se pudo determinar el estado de este carácter (?).

La codificación de este carácter está basada en el trabajo de Brito *et al.* (2013) y solo se había observado en *Zapteryx brevirostris* y †*Stahlraja sertanensis*. La disección de ejemplares y mediante un más detallado de las radiografías se determinó que *Britobatus primarmatus*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333 también presentan arcualias dorsales.

Estos cartílagos surgen en etapas avanzadas de la serie ontogenética de *Z. brevirostris*. La presencia de arcualias dorsales se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Ausente (0).



Presente (1).

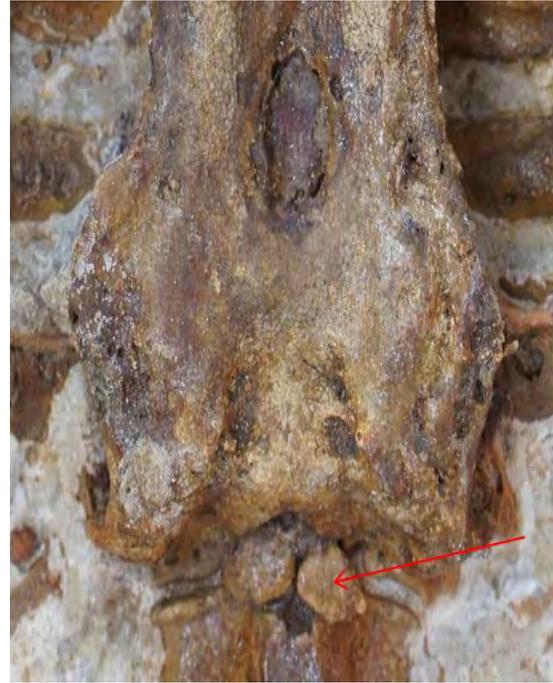


Figura 41. Cartílagos sinarcuales: de *Rhinobatos percellens*, arcualias dorsales ausentes (0) y de †*Stahlraja sertanensis*, arcualias dorsales presentes (1).

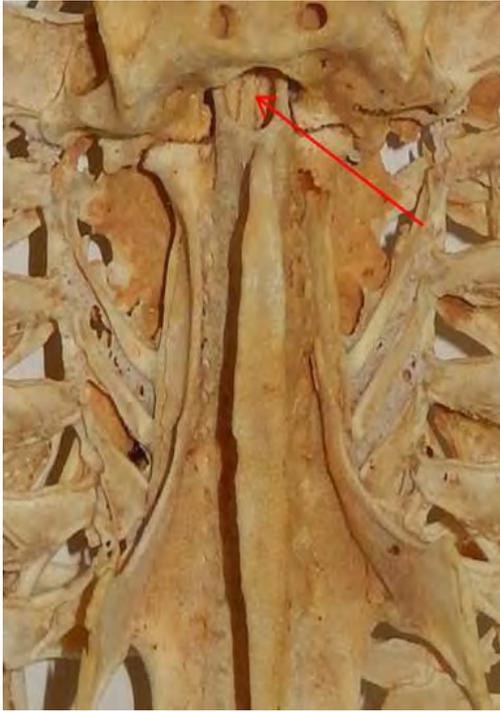
24.- Cartílagos pre-sinarcuales dorsales.

Es el nombre que se le dio a un par de cartílagos que se encuentran en la parte anterior de la cresta media del sinarcual. Estos cartílagos se articulan al sinarcual y a la parte posterior del condrocráneo. La especie *Zapteryx brevirostris* presenta cartílagos pre-sinarcuales dorsales (1). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster*, no presentan cartílagos pre-sinarcuales dorsales (0) (Fig. 42). En el caso de las especies fósiles †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita*, †*Stahlraja sertanensis* y †CT-7333, no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

En la serie ontogenética de *Zapteryx brevirostris* los cartílagos pre-sinarcuales dorsales surgen incluso después de las arcualias dorsales. La presencia de cartílagos pre-sinarcuales dorsales se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Ausente (0).



Presente (1).

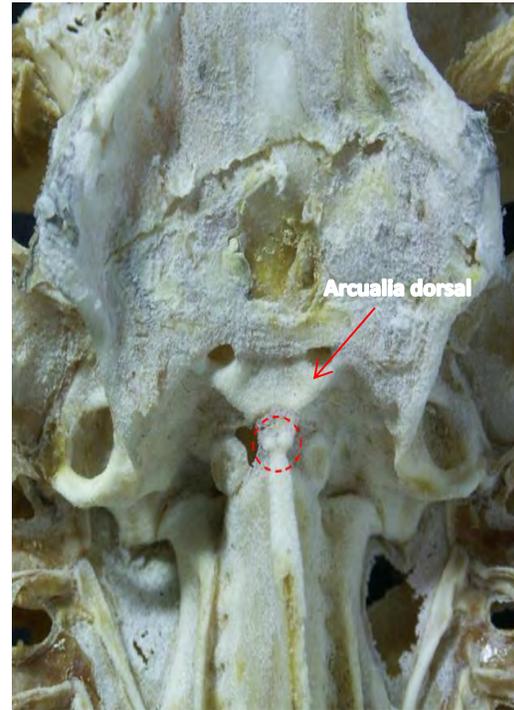


Figura 42. Cartílagos sinarcuales: de *Rhinobatos percellens*, cartílagos pre-sinarcuales dorsales ausentes (0) y de *Zapteryx brevirostris*, cartílagos pre-sinarcuales dorsales presentes (1).

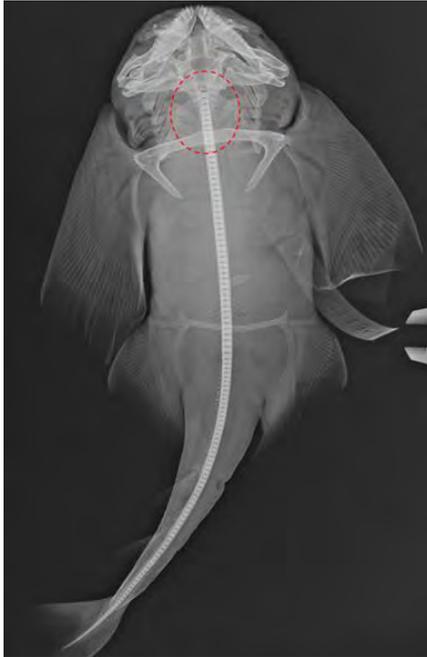
25.- Sinarcual.

Es el nombre que recibe el cartílago formado por la fusión de las vértebras cercanas al neurocráneo. Este cartílago se encuentra entre el condrocráneo y la supra-escápula. Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril*, no presentan sinarcual (0). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, presentan cartílago sinarcual (1) (Fig. 43).

La codificación de este carácter es igual la presentada por Nishida (1990), Brito y Dutheil (2004), McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a), Claeson *et al.* (2013) y Brito *et al.* (2013). La presencia del cartílago sinarcual se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Ausente (0).



Presente (1).



Figura 43. Radiografía de *Squatina dumeril*, cartílago sinarcual ausente (0) y ejemplar teñido de *Zapteryx brevirostris*, cartílago sinarcual presente (1).

Imagen de *Squatina dumeril* tomada de <http://www.smithsonianmag.com/science-nature/a-two-headed-shark-and-other-x-rayed-beauties-at-the-smithsonian-180952186/#PF6LL4hp5FUFcAMk.99>. Atlantic angel shark (*Squatina dumeril*). Credit: ©Sandra J. Raredon/Smithsonian Institution, National Museum of Natural History).

26.- Septum central o Cresta media.

El término que recibe la prolongación en la parte superior del sinarcual. Las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor* y *Tetronarce nobiliana*, no presentan *septum* central (0). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, el *septum* central está bien desarrollado (1) (Fig. 44).

En las especies †*Britobatos primarmatus*, †*Rhinobatos hakeiensis* y †*R. maronita* y no se pudo determinar el estado de este carácter (?) Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril*, al no presentar sinarcual, no se les puede codificar este carácter (-).

La codificación de este carácter está basada en la presentada por Claeson (2010). En etapas tempranas del desarrollo ontogenético de *Zapteryx brevirostris* el *septum* central no se distingue del del cartílago sinarcual, esta estructura comienza a desarrollarse en etapas posteriores. La

polarización de este carácter es ambigua, pues varios miembros de G.E y todos los miembros de grupo interno presentan un *septum* central bien desarrollado. Se decide codificar el estado bien desarrollado como (1) debido a que es el que está presente en el grupo interno.

Estados.

Reducido (0).



Bien desarrollado (1).

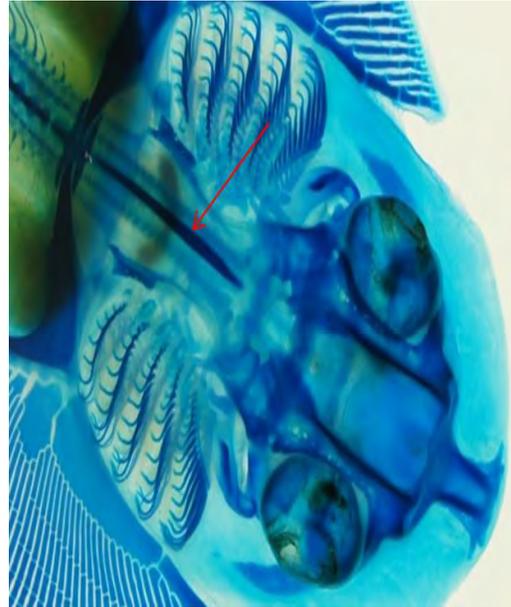


Figura 44. Condrocráneo y cartílago sinarcual: de *Narcine entemedor*, *septum* central ausente (0) y de *Zapteryx brevirostris*, *septum* central presente (1).

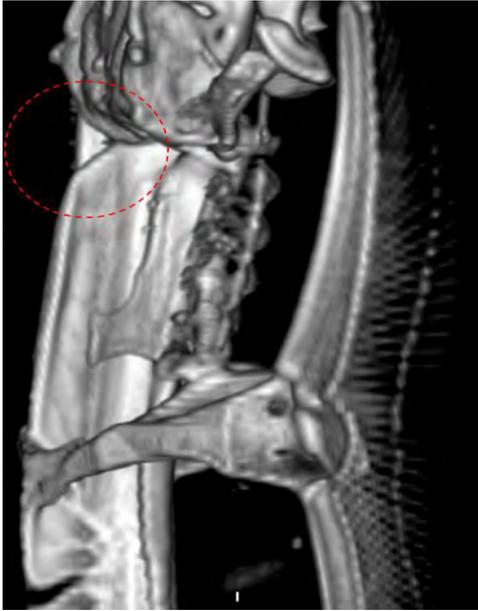
27.- Cara anterior del sinarcual convexa.

En las especies *Aptychotrema vincentiana*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Tetronarce nobiliana*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata* y *Zapteryx brevirostris* la cara anterior del sinarcual es cóncava (0). Las especies *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster* presentan en su parte anterior del cartílago sinarcual un proceso que hace que esta región sobresalga y obstruya el espacio entre el sinarcual y condrocráneo (convexo) (1) (Fig. 45).

En las especies fósiles †*Britobatos primarmatus*, †*Iansan beurleni*, †*Rhinobatos hakelensis* y †*R. maronita* y no se pudo determinar el estado de carácter (?). Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril*, presentan modificaciones en las primeras 4 vertebras después del neurocráneo, pero no presentan fusión entre ellas (-). La cara anterior del sinarcual convexa se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Cóncava (0).



Convexa (1).



Figura 45. Cartílago sinarcual: de *Rhinobatos productus*, cara anterior del sinarcual es cóncava (0) y de *Zapteryx exasperata* cara anterior del sinarcual es convexa (1).

28.- Soportes laterales.

Es el nombre que se les da a un par de cartílagos que se encuentran a los lados del cartílago sinarcual. La especie *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Squatina californica* y *S. dumeril*, carecen de soportes laterales (0). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, presentan soportes laterales (1) (Fig. 46).

En las especies fósiles †*Britobatos primarmatus*, †*Rhinobatos hakelensis* y †*R. maronita*, no se pudo determinar el estado de carácter (?). La codificación de este carácter está basada en la presentada por Claeson (2010). La revisión de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* no indicó ninguna inconsistencia en la codificación propuesta los trabajos de referencia por lo que ésta se mantuvo. La presencia de soportes laterales se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

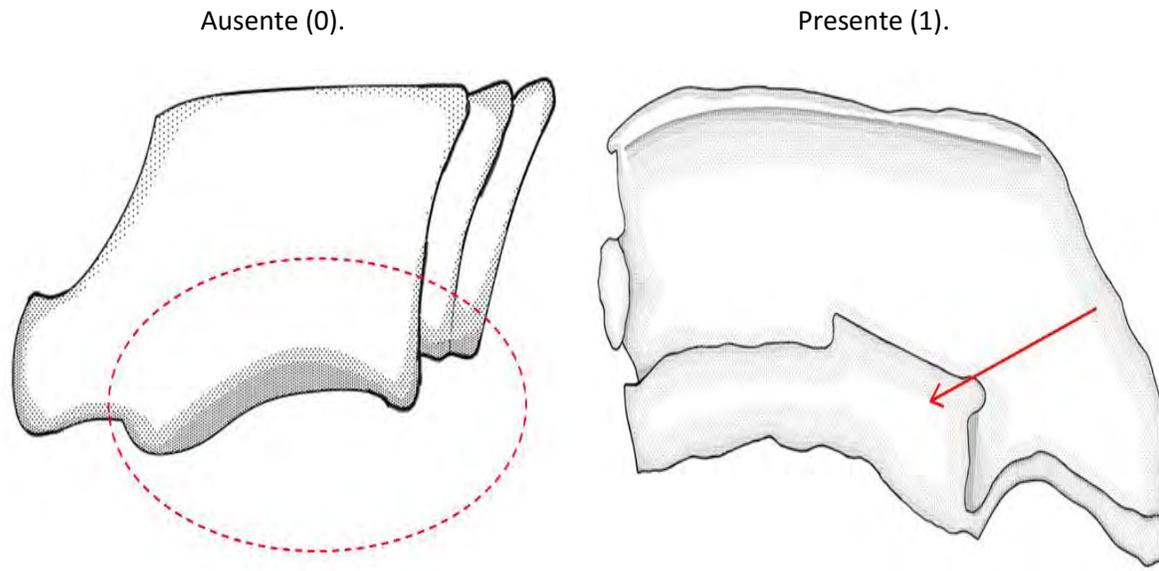


Figura 46. Cartílagos sinarcuales: de *Pristis pectinata*, soportes laterales ausentes (0) y de *Zapteryx brevirostris* soportes laterales presentes (1).

29.- Dirección de los soportes laterales.

En las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor* y *Tetronarce nobiliana*, los soportes laterales se expanden hacia los lados del sinarcual (0). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, presentan los soportes laterales en forma de “U” y se extienden hacia el dorso (1) (Fig. 47).

En el caso de las especies †*Britobatus primarmatus*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita*, *Rhynchobatus djiddensis* y *R. lübberti* no se pudo determinar el estado de este carácter (?). Las especies *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Squatina californica* y *S. dumeril* carecen de soportes laterales por lo que el carácter no puede ser codificado (-).

La codificación de este carácter está basada en la propuesta por Aschliman *et al.* (2012a). La revisión de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* no indicó ninguna inconsistencia en la codificación propuesta los trabajos de referencia por lo que ésta se mantuvo. Los soportes laterales en forma de “U” extendiéndose hacia el dorso se consideran el estado de carácter derivado.

Estados.

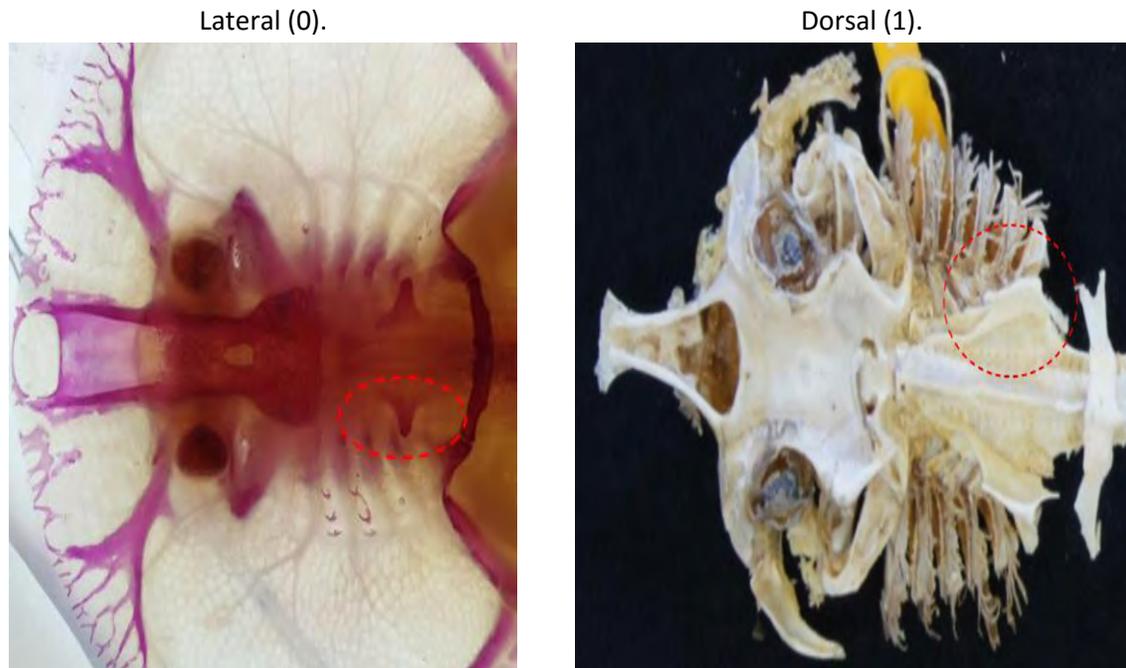


Figura 47. Región cefálica y cartílago sinarcal: de *Narcine entemedor*, soportes laterales en dirección lateral (0) y de *Zapteryx brevirostris* soportes laterales en dirección dorsal (1).

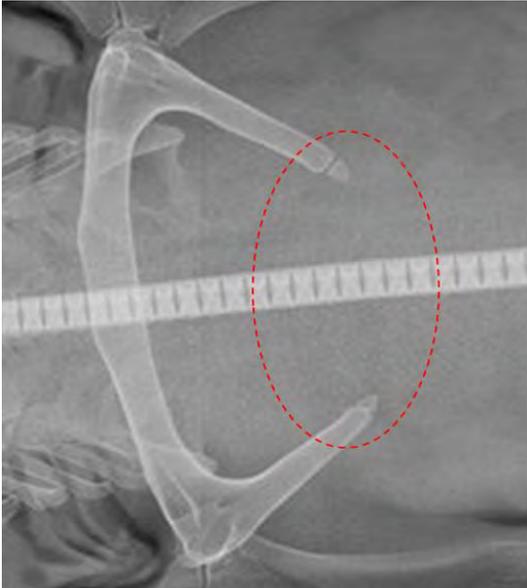
30.-Supra-escápula.

La supra-escápula es el término que se utiliza para nombrar el cartílago que se encuentra en la superficie dorsal del cuerpo articulada a la escápula-coracoides. Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril*, carecen de supra-escápula (0). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster*, †CT-7333 presentan supra-escápula (1) (Fig. 48). En las especies †*Britobatus primarmatus*, ††*Rhinobatos hakelensis* y †*R. maronita*, no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

Ontogénicamente durante las primeras etapas del desarrollo de la especie *Zapteryx brevirostris* las dos puntas de la escápula-coracoides se encuentran separadas y conforme se avanza en el desarrollo se empieza a ver como se forma la supra-escápula. La presencia de la supra-escápula se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Ausente (0).



Presente (1).

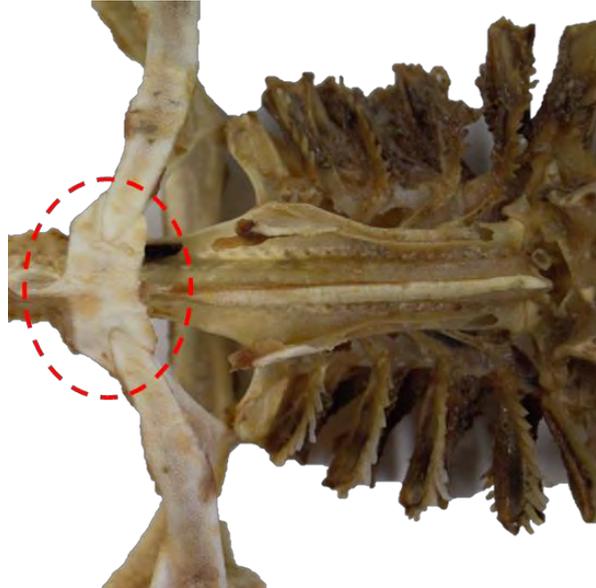


Figura 48. Escápula-coracoides: de *Squatina dumeril*, supra-escápula ausente (0) y de *Zapteryx xyster* supra-escápula presente (1).

Imagen de *Squatina dumeril* tomada de <http://www.smithsonianmag.com/science-nature/a-two-headed-shark-and-other-x-rayed-beauties-at-the-smithsonian-180952186/#PF6LL4hp5FUFcAMk.99>. Atlantic angel shark (*Squatina dumeril*). Credit: ©Sandra J. Raredon/Smithsonian Institution, National Museum of Natural History).

31.- Cara anterior de la supra-escápula.

En las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Rhinobatos horkelli* y *R. lentiginosus*, la cara anterior de la supra-escápula se encuentra arqueada hacia la parte de atrás “en forma de U” (0). Las especies *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* presentan la cara anterior de la supra-escápula recta (1) (Fig. 49).

En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Pristis pectinata*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita*, *Rhynchobatus djiddensis* y *R. lübberti* no se pudo determinar el estado de este carácter (?). Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril* no presentan supra-escápula (-).

La codificación de este carácter está basada en la presentada por Claeson (2010). La codificación de este carácter está basada en la presentada por Claeson (2010). La polarización de este carácter es ambigua, pues varios miembros de los grupos externo e interno presentan la cara anterior de la supra-escápula recta (0) y la supra-escápula con forma de (U) solo está en el género *Narcine* y en

las especies *Rhinobatos horkelii* y *R. lentiginosus*. Debido a esto no se modificó la codificación propuesta en el trabajo de referencia.

Estados.

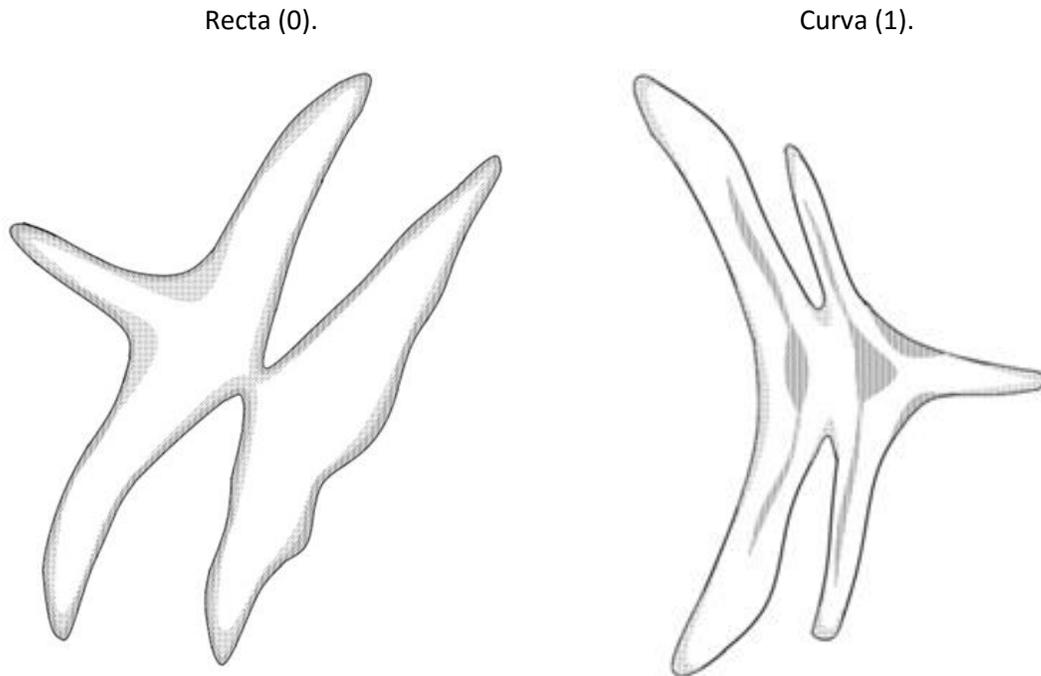


Figura 49. Supra-escápula: de *Zapteryx brevirostris*, cara anterior de la supra-escápula recta (0) y de *Rhinobatos horkelii* cara anterior de la supra-escápula arqueada (1).

32. Forma de la articulación de la supra-escápula con el coracoides.

En las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Tetronarce nobiliana* la articulación entre la supra-escápula y la escápula-coracoides es recta (0). Las especies *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelii*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, presentan una articulación entre la supra-escápula y el escápula-coracoides de zigzag (1) (Fig. 50).

En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti* y †CT-7333 no se pudo determinar el estado de este carácter (?). Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril* carecen de supra-escápula y no se pudo codificar este carácter (-).

La codificación de este carácter está basada en la presentada por Claeson (2010). La articulación de zigzag entre la supra-escápula y la escápula-coracoides se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

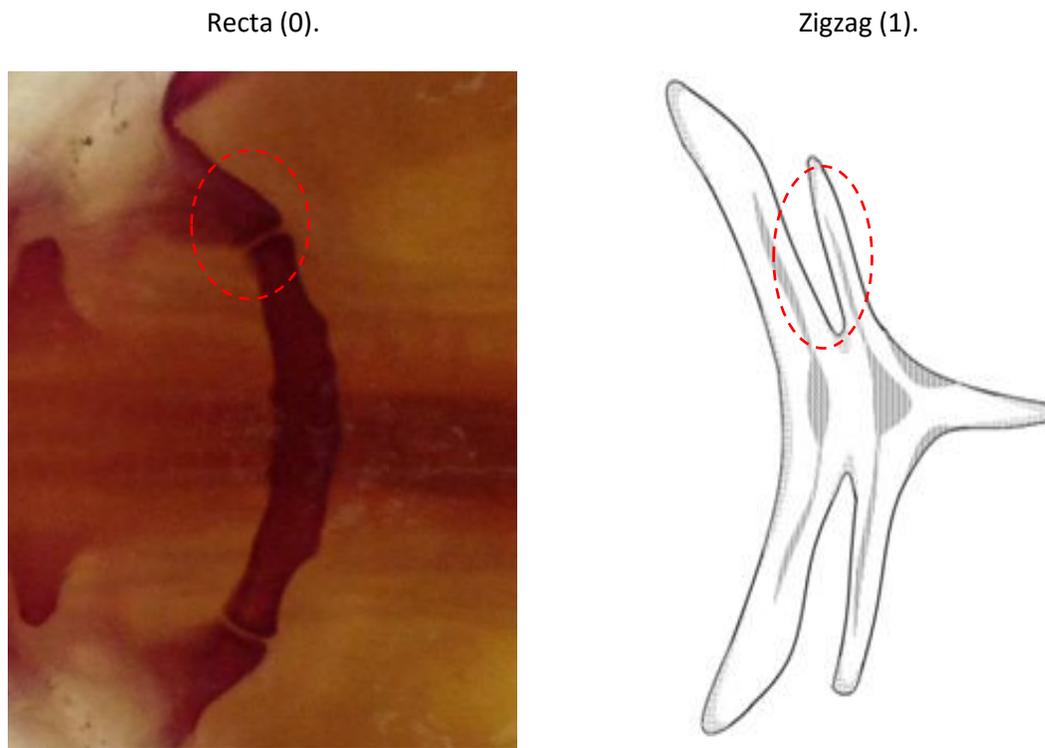


Figura 50. Supra-escápula: de *Narcine entemedor* superficie de articulación entre la supra-escápula y la escápula-coracoides recta (0) y de *Rhinobatos horkelii* superficie de articulación entre la supra-escápula y la escápula-coracoides en zigzag (1).

33.- Articulación entre el último arco ceratobranquial y la escápula-coracoides.

Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril* presentan el último arco ceratobranquial y la escápula-coracoides separados (0). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelii*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, †*Stahlrja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* el último arco ceratobranquial y la escápula-coracoides están articulados (1) (Fig. 51). En la especie CT-7333 no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

La codificación de este carácter concuerda con la presentada por Nishida (1990) y McEachran y Aschliman (2004). La articulación entre el último arco ceratobranquial y la escápula-coracoides se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

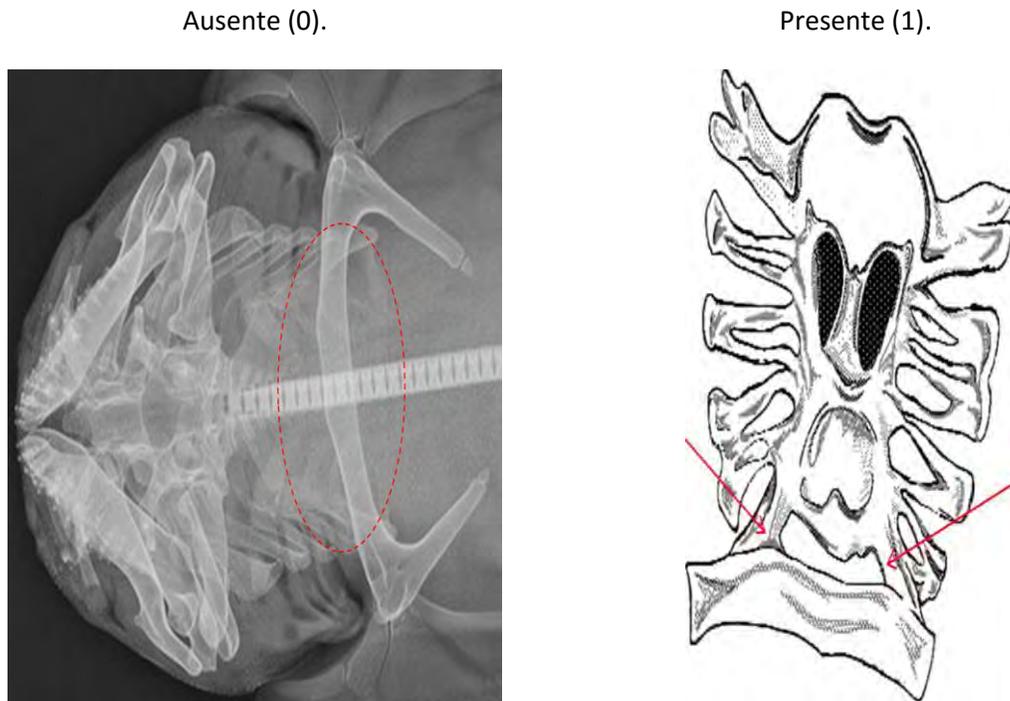


Figura 51. Región cefálica y esqueleto branquial de *Squatina dumeril* ceratobranquial y la escápula-coracoides separados (0) y esqueleto branquial de *Zapteryx xyster* ceratobranquial y la escápula-coracoides articulados (1).

Imagen de *Squatina dumeril* tomada de <http://www.smithsonianmag.com/science-nature/a-two-headed-shark-and-other-x-rayed-beauties-at-the-smithsonian-180952186/#PF6LL4hp5FUFcAMk.99>. Atlantic angel shark (*Squatina dumeril*). Credit: ©Sandra J. Raredon/Smithsonian Institution, National Museum of Natural History).

34.- Articulación de la supra-escápula al esqueleto axial.

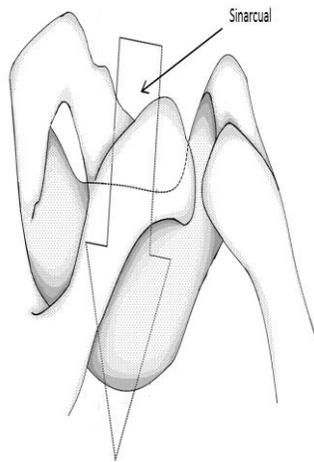
En las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor* y *Tetronarce nobiliana* la supra-escápula solo se encuentra articulada al esqueleto branquial por lo que se encuentra libre del resto de componentes del esqueleto axial (0). *Aptychotrema vincentiana*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pristis pectinata*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, la supra-escápula se articula a la vértebra inmediata después del sinarcual (1). En las especies, *Raja inornata*, *R. texana*, la supra-escápula se fusiona con la cresta media o *septum* central del cartílago sinarcual (2) (Fig. 52).

En las especies fósiles †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita*, †*Stahlraja sertanensis* y †CT-7333, no se pudo determinar el estado de este carácter (?). Las especies *Pliotrema warreni*, *Squatina californica* y *S. dumeril*, carecer de supra-escápula (-).

La codificación de este carácter concuerda con la presentada por McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a) Brito y Dutheil (2004), Claeson (2010), Claeson *et al.* (2013) y Brito *et al.* (2013). La polarización de este carácter es ambigua, pues varios miembros de los grupos externo y todos los miembros del grupo interno presentan la supra-escápula articulada a la vértebra inmediata del sinarcual. Debido a esto la codificación se mantuvo igual que la utilizada en la referencia. La unión entre el esqueleto axial y la supra-escápula se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Libre (1).



Vertebras (1).



Fusionada (2).

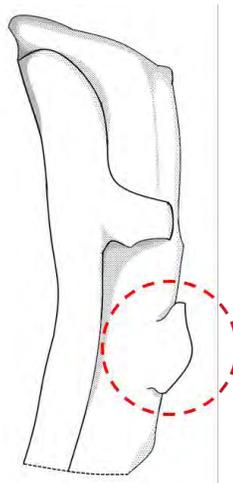


Figura 52. Supra-escápula: de *Narcine brasiliensis*, supra-escápula libre del esqueleto axial (0), de *Rhinobatos productus*, supra-escápula articulada a la primera vértebra después del sinarcual (1) y de *Raja texana*, supra-escápula fusionada al cartílago sinarcual (2).

35.-Proceso posterior del propterigio pectoral.

En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster*, †CT-7333 el propterigio pectoral carece un proceso en la parte posterior (0). En las especies *Platyrrhina sinensis* y *Zanobatus* sp., el propterigio pectoral presenta un proceso posterior que sobrepasa la superficie de articulación del pro-cóndilo (1) (Fig. 53).

La codificación de este carácter concuerda con la presentada por McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a) y Claeson *et al.* (2013). En la serie ontogenética de *Zapteryx brevirostris* el propterigio pectoral comienza con este proceso y conforme se avanza en el desarrollo se reduce.

La polarización de este estado es ambigua, debido a que la ausencia del proceso posterior del propterigio pectoral está presente en varios miembros del G.E y del grupo interno. Se codificó la ausencia como (0) siguiendo la codificación propuesta por los trabajos de referencia.

Estados.

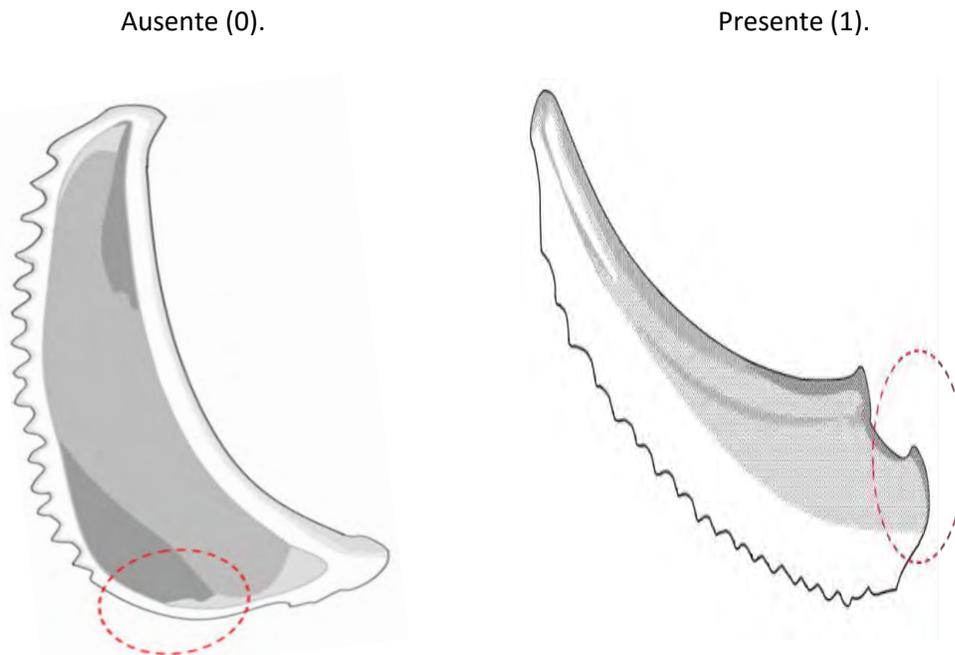


Figura 53. Propterigio pectoral: de (a) *Zapteryx xyster*, proceso posterior del propterigio pectoral ausente (0) y de *Platyrrhina sinensis*, proceso posterior del propterigio pectoral presente (1).

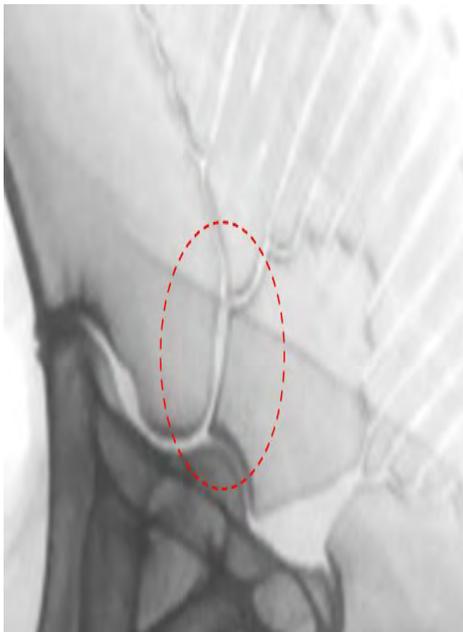
36.-Proceso anterior del mesopterigio pectoral.

Las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, *Tetronarce nobiliana* y *Zanobatus* sp., no presentan un proceso en la parte anterior del mesocóndilo que sobrepase la superficie de su articulación del mesocóndilo (0). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, el mesopterigio pectoral presenta un proceso en su parte anterior que sobrepasa la superficie de su articulación del mesocóndilo (1) (Fig. 54).

En la serie ontogenética de *Zapteryx brevirostris* conforme el proceso posterior del propterigio pectoral se reduce el espacio va siendo ocupado por el proceso anterior del mesopterigio pectoral. La presencia del proceso anterior del mesopterigio pectoral se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Ausente (0).



Presente (1).



Figura 54. Propterigio y mesopterigio pectoral: de *Platyrrhina sinensis*, proceso anterior del mesopterigio pectoral ausente (0) y de (b) *Zapteryx brevirostris*, proceso anterior del mesopterigio pectoral presente (1).

37.- Radios pectorales libres.

Las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Squatina californica*, *S. dumeril* y *Tetronarce nobiliana*, no presentan radios pectorales articulados de manera directa al escápula-coracoides (0). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos horkelli*, *R. lentiginosus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, presentan radios pectorales articulados de manera directa con el escápula-coracoides, estos radios se encuentran entre el mesopterigio y el metapterigio (1) (Fig. 55). En las especies fósiles †*Iansan beurleni* y †*Rhinobatos maronita* no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

La codificación de este carácter concuerda con la presentada por Brito y Dutheil (2004), McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a), Claeson *et al.* (2013) y Brito *et al.* (2013). De acuerdo con estos autores la presencia de radios pectorales articulados de manera directa con el escápula-coracoides se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Ausente (0).



Presente (1).



Figura 55. Aletas pectorales: de *Platyrrhina sinensis*, radios pectorales articulados de manera directa al escápula-coracoides ausentes (0) y *Zapteryx xyster* radios pectorales articulados de manera directa al escápula-coracoides presente (1).

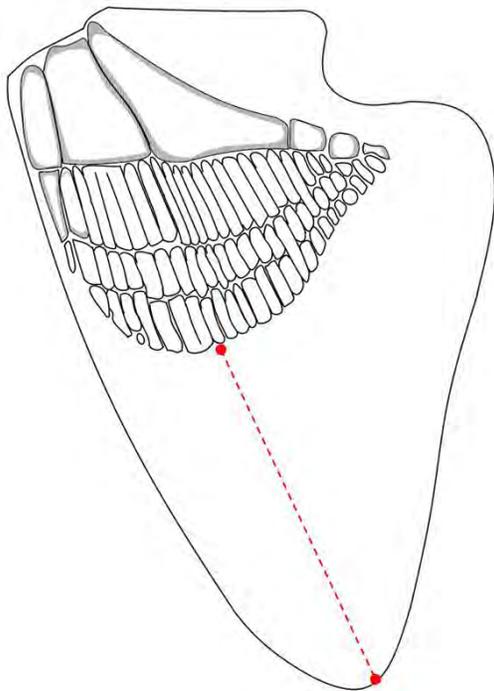
38.-Aletas pareadas.

En elasmobranquios existen dos tipos de aletas y éstos dependen de que tan extendida este la red de cartílago (ceratotriquia). En las aletas de tipo aplesódicas la ceratotriquia no alcanza el borde de las aletas. En las aletas plesódicas la ceratotriquia alcanza el borde de las aletas. Las especies *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Squatina californica* y *S. dumeril*, presentan aletas pareadas de tipo aplesódico (0). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus sp.*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, presentan aletas de tipo plesódico (1) (Fig. 56).

La codificación de este carácter concuerda con la presentada por Brito y Dutheil (2004), McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a), Claeson *et al.* (2013) y Brito *et al.* (2013). Las aletas de tipo plesódico se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Aplesódicas (0).



Plesódicas (1).

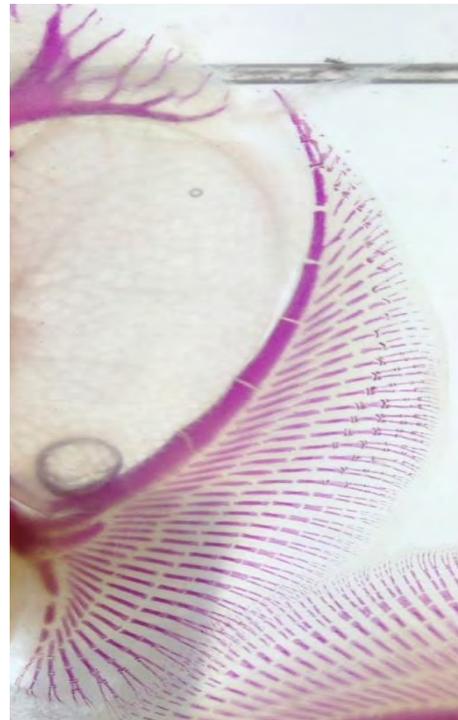


Figura 56. Aleta pectoral: de *Squalus*, aplesódicas (0) y de *Narcine entemedor*, plesódicas (1).

39.- Tamaño del cláster o gonopterigio.

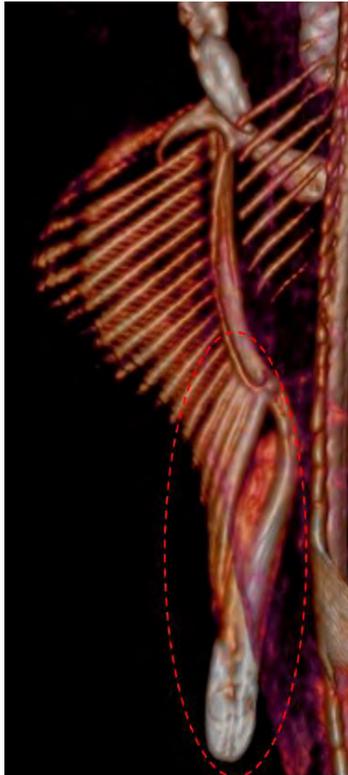
El cláster o gonopterigio es el nombre que se le da a la estructura que utilizan los machos para colocar su esperma dentro de la hembra. El tamaño del cláster se determinó comparado organismos machos del mismo tamaño de los diferentes géneros en el análisis. En las especies

Narcine brasiliensis, *N. entemedor*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, *Tetronarce nobiliana* y *Zanobatus* sp., los cláspers son cortos (0). Las especies *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, presentan cláspers largos (1) (Fig. 57). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita*, †*Stahlraja sertanensis* y CT-7333, no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

La codificación de este carácter concuerda con la presentada por McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a) y Claeson *et al.* (2013). De acuerdo con estos autores la presencia de cláspers largos se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Reducido (0).



Largo (1).



Figura 57. Gonopterigios o cláspers y aleta pélvica: de *Narcine brasiliensis*, cláspers corto (0) y de *Zapteryx brevirostris*, cláspers largo (1).

40.- Costillas.

Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, †*R. maronita*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina*

californica, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, presentan costillas grandes (0). En las especies *Raja inornata* y *R. texana*, las costillas se encuentran reducidas (1) (Fig. 58).

La codificación de este carácter es una modificación de la presentada en los trabajos de Nishida (1990) y Aschliman *et al.* (2012a) debido a que se observó que en el género *Raja* las costillas se encuentran reducidas y estos autores solo las habían codificado como presentes.

La polarización de este carácter es ambigua, debido a que varios miembros del G.E y todos los miembros del grupo interno presentan costillas bien desarrolladas, por lo que se decidió dejar la codificación presentada en el trabajo de referencia.

Estados.

Bien desarrolladas (0).



Reducidas (1).



Figura 58. Organismo transparentado de *Zapteryx brevirostris*, costillas bien desarrollada (0) y radiografía de *Raja texana*, costillas reducidas (1).

Imagen de *Raja texana* topada de <http://ocean.si.edu/ocean-photos/x-ray-image-monterey-skate>. Credit: © Sandra Raredon / Smithsonian Institution.

41.- Barra púbico isquiónica.

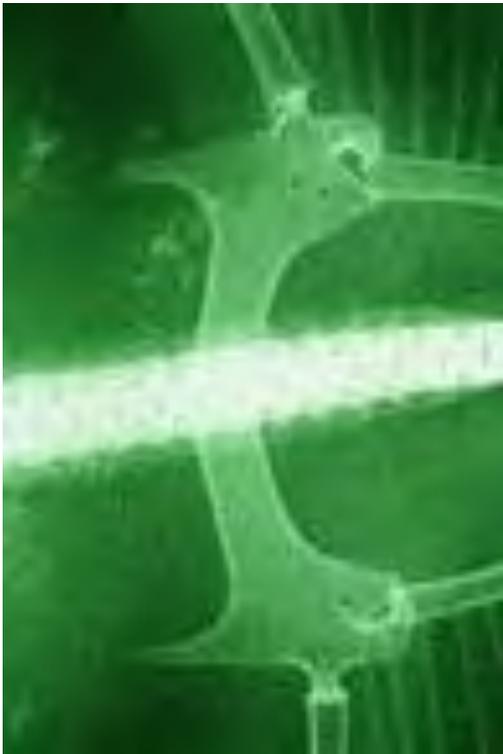
La barra púbico isquiónica es un cartílago que une las dos aletas pélvicas. Este cartílago presenta una gran variedad de formas y tamaños. En las especies *Raja inornata*, *R. texana*, y *Zanobatus* sp., la barra púbico isquiónica es masiva, muy gruesa (0). En las especies *Aptychotrema vincentiana*,

†*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster*, †CT-7333, la barra púbico isquiónica es delgada (1) (Fig. 59). En las especies †*Britobatus primarmatus* y †*Rhinobatos hakelensis*, no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

La codificación de este carácter está basada en la propuesta por Claeson (2010). La polarización del carácter es ambigua, pues varios miembros del grupo externo y todos los del grupo interno presentan el estado delgado. La revisión de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* no mostró cambios de estado. Se asignó al estado delgado la codificación (1) siguiendo lo propuesto por el trabajo de referencia y porque este estado está presente en todos los miembros del grupo interno.

Estados.

Gruesa (0).



Delgada (1).

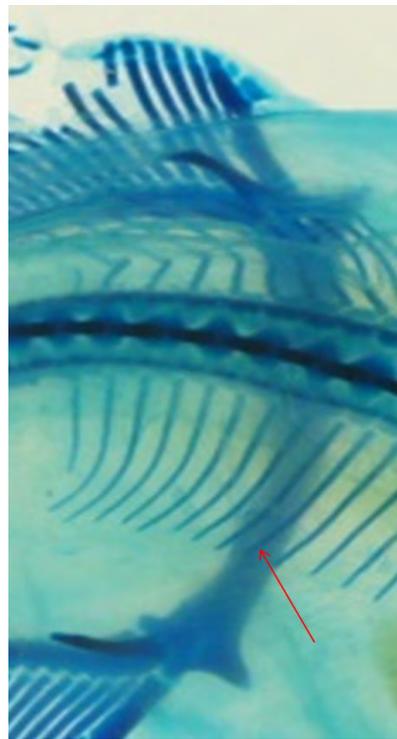


Figura 59. Barra púbico isquiónica: de *Raja inortata*, gruesa (0) y de *Zapteryx brevirostris*, delgada (1).

42.- Arco de la barra púbico isquiónica.

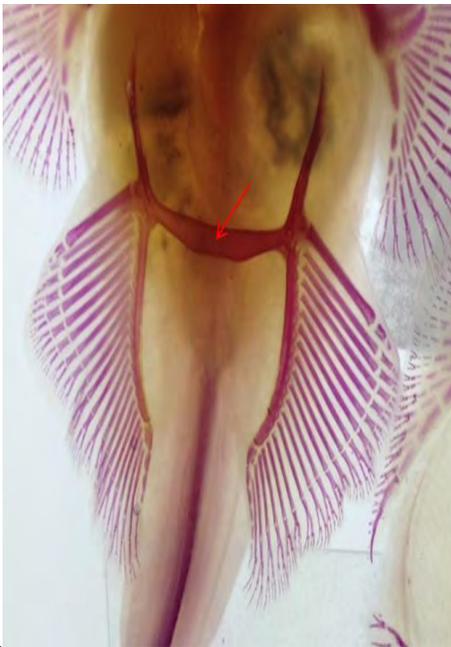
La barra púbico isquiónica de las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor* y *Tetronarce nobiliana*, se encuentra arqueada hacia atrás (0). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, la barra púbico isquiónica está arqueada hacia el frente (1) (Fig. 60). En las especies †*Britobatus primarmatus*, †*Rhinobatos hakelensis* y †*R. maronita*, no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

La codificación de este carácter está basada en la presentada por McEachran y Aschliman (2004) y seguida por Aschliman *et al.* (2012a) y Claeson *et al.* (2013).

La polarización del carácter es ambigua, ya que varios miembros del grupo externo y todos los del grupo interno presentan el estado curvado hacia el frente. La revisión de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* no mostró cambios de estado. Se asignó al estado curvado hacia el frente la codificación (1) porque la presentan todos los miembros del grupo interno.

Estados.

Curvada hacia atrás (0).



Curvada hacia el frente (1).



Figura 60. Barra púbico isquiónica: de *Narcine entemedor*, curvada hacia atrás (0) y de *Rhinobatos glaucostigma*, curvada hacia el frente (1)

43.-Procesos laterales prepélvicos.

Es el nombre que se les da a las proyecciones en la parte lateral de la cintura pélvica. Las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor* y *Tetronarce nobiliana*, presentan procesos laterales prepélvicos largos (0). En las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, los procesos laterales prepélvicos son cortos (1) (Fig. 61). En las especies †*Britobatus primarmatus*, †*Rhinobatos hakelensis* y †*R. maronita*, no se pudo determinar el estado de este carácter (?).

La codificación de este carácter está basada en la presentada por Claeson (2010).

La polarización del carácter es ambigua, pues varios miembros del grupo externo y todos los del grupo interno presentan procesos laterales prepélvicos cortos. La revisión de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* no mostró cambios de estado. Por lo que se asignó al estado procesos laterales prepélvicos cortos la codificación (1) respetando la codificación propuesta en el trabajo de referencia.

Estados.

Largos (0).



Cortos (1).



Figura 61. Barra púbico isquiónica: *Narcine brasiliensis*, procesos laterales prepélvicos largos (0) y de *Rhinobatos glaucostigma*, procesos laterales prepélvicos cortos (0).

44.-Proceso ilíaco.

Es el nombre que recibe la proyección dorsal del cartílago iliaco en la cintura pélvica. En las especies *Squatina californica* y *S. dumeril*, el proceso ilíaco se encuentra ausente (0). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, presentan proceso ilíaco (1) (Fig. 62). En las especies †*Britobatus primarmatus*, †*Iansan beurleni*, †*Pliotrema warreni*, †*Pristis pectinata*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*R. maronita*, †*Stahlraja sertanensis* y †CT-7333 no se pudo determinar el estado de carácter (?).

La codificación de este carácter está basada en la presentada por Claeson (2010). La revisión de la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* no mostró cambios. La presencia del proceso ilíaco se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Ausente (0).

Presente (1).

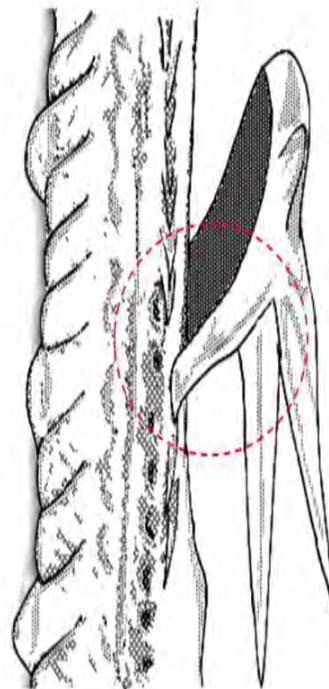
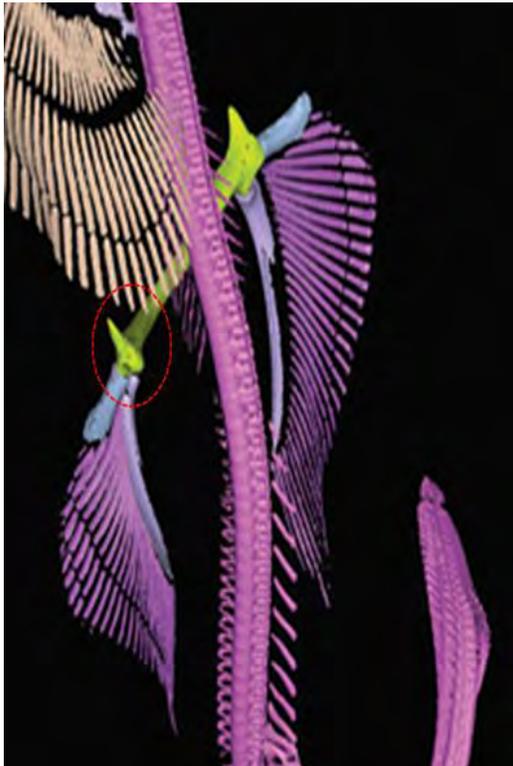


Figura 62. Cintura pélvica: de *Squatina*, proceso iliaco ausente (0) y de *Zapteryx exasperata*, proceso ilíaco presente (1).

Imagen de *Squatina* tomada de <http://magazine.cofc.edu/2013/10/21/engineering-change/>. Credit: © Callie Crawford/College of Charleston.

45.-Procesos post-pélvicos.

Es el nombre que se le da a los abultamientos que se encuentran en la parte posterior de la barra púbica isquiónica. Las especies †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor*, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris* y †CT-7333, carecen de procesos post-pélvicos (0). Las especies *Aptychotrema vincentiana*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Rhinobatos glaucostigma*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster*, presentan procesos post-pélvicos (1) (Fig. 63). En las especies fósiles †*Britobatus primarmatus*, †*Rhinobatos hakeleensis* y †*R. maronita*, no se pudo determinar el estado de carácter (?).

La codificación de este carácter concuerda con propuesta por de Brito y Dutheil (2004), McEachran y Aschliman (2004), Aschliman *et al.* (2012a), Claeson *et al.* (2013) y Brito *et al.* (2013). La presencia de procesos post-pélvicos se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

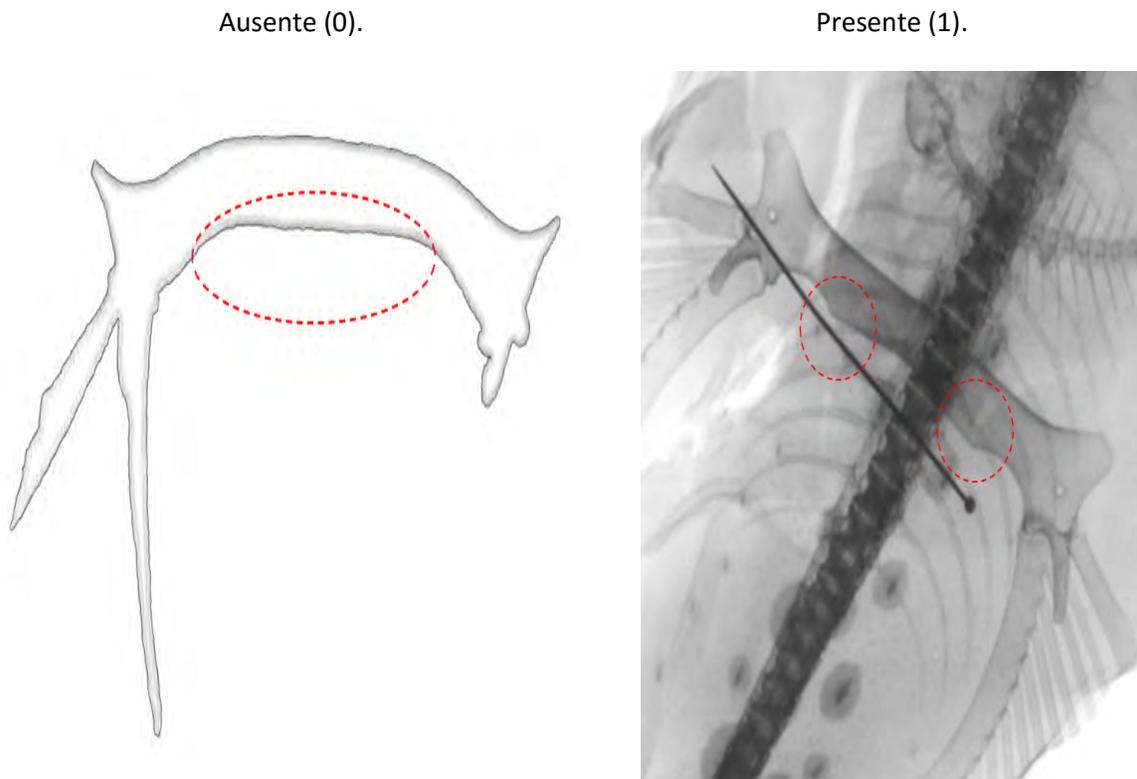


Figura 63. Cintura pélvica: de *Zapteryx brevirostris*, procesos post-pélvicos ausentes (0) y de *Platyrhina sinensis* procesos post-pélvicos presentes (1).

46.- Hilera de tubérculos paralelos en la parte posterior del disco y cola.

Los tubérculos son prominencias redondas no puntiagudas que se pueden presentar los diferentes partes del cuerpo. A diferencia de las espinas encontradas en el género *Raja* los tubérculos no terminan en punta. Las especies *Aptychotrema vincentiana*, †*Iansan beurleni*, *Narcine brasiliensis*,

N. entemedor, *Pliotrema warreni*, *Pristis pectinata*, *Raja inornata*, *R. texana*, *Rhinobatos glaucostigma*, †*R. hakelensis*, *R. horkelli*, *R. lentiginosus*, *R. leucorhynchus*, *R. percellens*, *R. productus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *R. lübberti*, *Squatina californica*, *S. dumeril*, †*Stahlraja sertanensis*, *Tetronarce nobiliana*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus* sp., *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata*, *Z. xyster* y †CT-7333, carecen de tubérculos en la parte posterior del disco y la cola (0). Las especies †*Britobatus primarmatus*, *Platyrhina sinensis* y *Platyrrhinoidis triseriata*, presentan tubérculos en la parte posterior del disco y cola formando líneas paralelas (1) (Fig. 64). En la especie fósil †*Rhinobatos maronita*, no se pudo determinar el estado de carácter (?).

La codificación de este carácter concuerda con la presentada por Brito y Dutheil (2004) y seguida por Claeson *et al.* (2013) y Brito *et al.* (2013).

La especie †*Britobatus primarmatus*, proviene del Santoniano, (Cretácico tardío) aproximadamente 85 millones de años (ma) atrás. Las demás especies fósiles del presente estudio provienen del Cenomaniano (Cretácico tardío) hace aproximadamente 100 ma. Es por esto que la presencia de tubérculos en la parte posterior del pedúnculo caudal se considera el estado de carácter derivado.

Estados.

Ausente (0).



Presente (1).

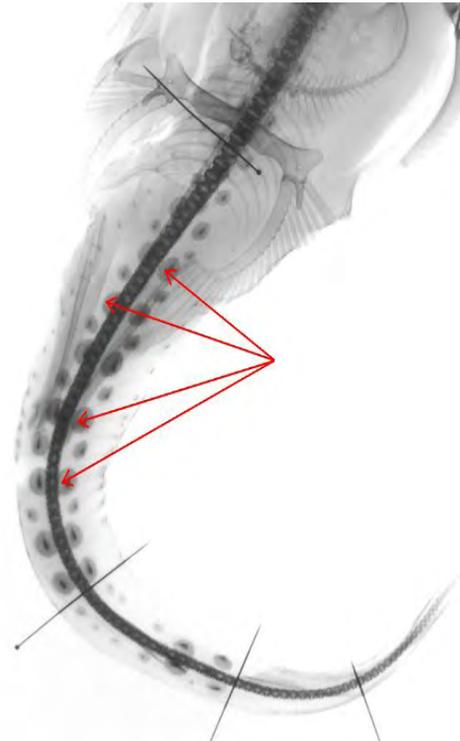


Figura 64. Cola y cintura pélvica: *Zapteryx xyster*, hilera de tubérculos ausente (0) y de *Platyrrhinoidis triseriata* hilera de tubérculos presente (1).

Análisis filogenético

Se realizaron dos análisis para verificar y comprobar la distribución de los grupos entre ambos. Se revisaron los cladogramas de consenso estricto obtenidos mediante TBR y parsimonia de matraca obtenidos en el análisis que incluyó a las especies fósiles y se observó que eran iguales, por lo que solo se presentó uno para el análisis que incluyó especies fósiles y otro para el análisis sin especies fósiles (Fig. 65 a y b). Sin embargo, en el caso del clado que incluye a las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, estos cladogramas presentan muy poca resolución por lo que se utilizó como base el cladograma de consenso de mayoría y se revisaron los 15 árboles obtenidos mediante TBR y los cinco árboles obtenidos mediante la parsimonia de matraca. Se determinó que el cladograma No.1 del análisis de parsimonia de matraca era el más parecido a las relaciones filogenéticas observadas en el cladogramas de consenso de mayoría y sobre de este se mapearon los caracteres y solo se presentó el clado que involucra a las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* (Fig. 65a).

El primer análisis se realizó mediante un TBR en el programa TNT 1.1 con los siguientes parámetros 1000 replicaciones y 100 puntos de inicio aleatorios. En el análisis con taxones fósiles se obtuvieron 15 árboles filogenéticos de igual parsimonia, con índices de consistencia (IC) de 0.75 y índices de retención de (IR) de 0.89 y una longitud de 65 pasos (Fig. 65a). En el análisis de TBR con los mismos parámetros sin las especies fósiles se obtuvieron tres árboles filogenéticos de 63 pasos de longitud, con IC= 0.77 e IR= 0.89 (Fig. 65b).

El segundo análisis se realizó mediante parsimonia de matraca con el programa TNT 1.1 y los siguientes parámetros 1000 iteraciones, cinco secuencias de adición y 100 puntos de inicio aleatorios, los demás parámetros se mantuvieron como los presenta el programa. En el análisis con especies fósiles se obtuvieron un total de cinco árboles de igual parsimonia con un IC = 0.75 e IR= 0.89 y una longitud de 65 pasos (Fig. 65a). En el análisis sin las especies fósiles se obtuvieron un total de dos árboles de igual parsimonia con IC=0.77 e IR= 0.89 y con un longitud de 63 pasos (Fig. 65b).

Para cada análisis (TBR y parsimonia de matraca), se calcularon los estadísticos de soporte para cada clado (Bootstrap (B) y Bremer (Br)). El soporte de los clados se calculó en el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2000). Los árboles de Bootstrap y Bremer obtenidos mediante TBR y parsimonia de matraca coincidieron respectivamente por lo que solo se presenta uno para el análisis que incluyó especies fósiles y otro para el análisis sin especies fósiles (Figs. 66 y 67).

El mapeo de carácter se realizó con los programas de software Winclada (Nixon, 2002) y NONA (Goloboff, 1999a), ya que su interface es sencilla y la manera en que despliegan los caracteres es más fácil de leer. El mapeo de los caracteres en el análisis con las especies fósiles, se realizó en el árbol de consenso estricto obtenido en el análisis de TBR. Sin embargo, el clado (C) que involucra a las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* mostraba poca resolución por lo que se realizó otro análisis de parsimonia de matraca con el programa NONA, con los siguientes parámetros 1000 iteraciones, conservando 1 árbol dando 1000 puntos de inicio aleatorios se obtuvo un total de dos árboles de igual parsimonia a los que les realizó un consenso estricto y

sobre este árbol se realizó el mapearon los caracteres del clado (C) (Fig. 68). Para las especies actuales se utilizó el cladograma de consenso estricto obtenido en el análisis de TBR (Fig. 69).

Cladogramas

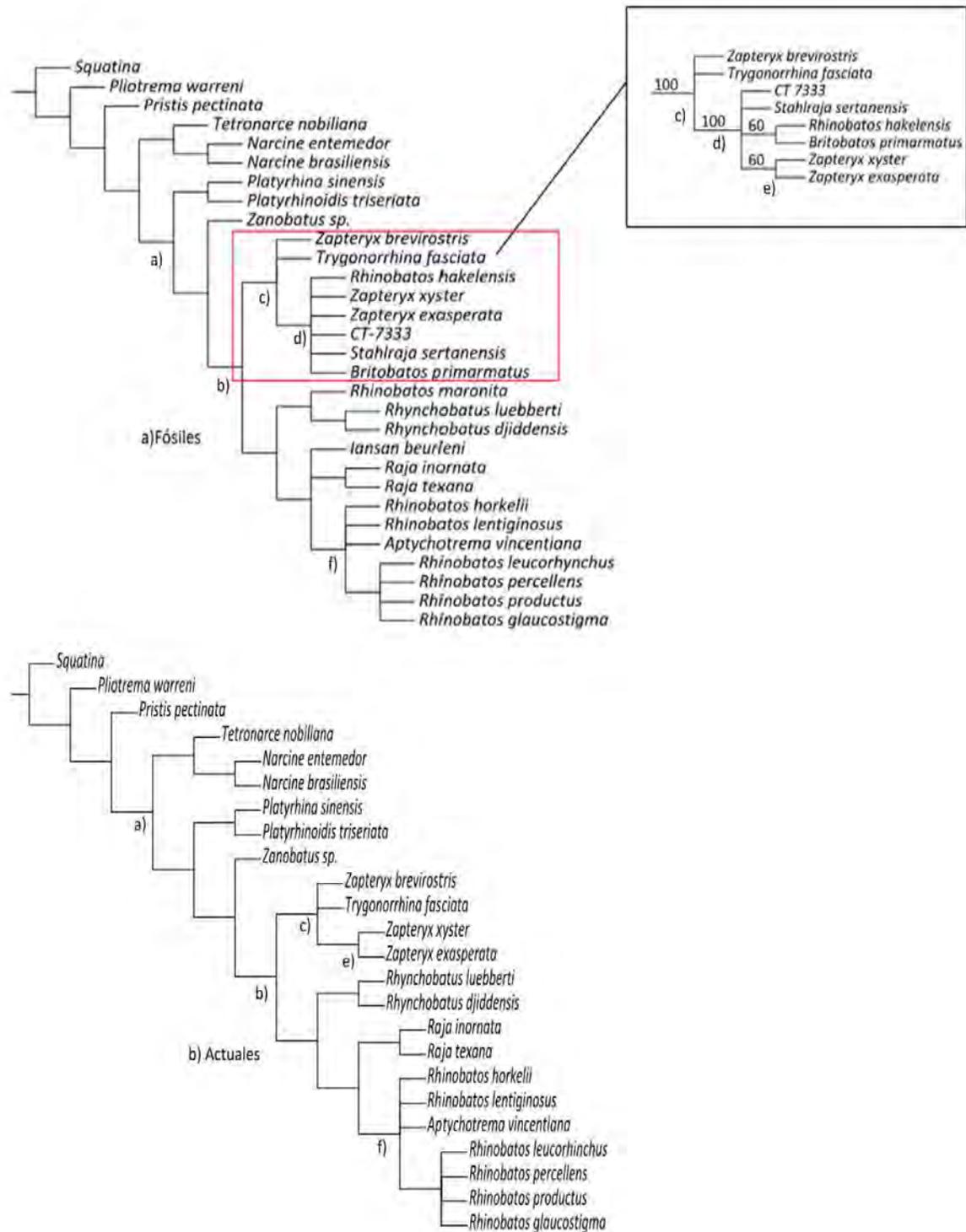


Figura 65. Cladogramas de consenso estricto obtenidos con Parsimonia de matraca y TBR a) análisis con especies fósiles y b) análisis solo con especies actuales.

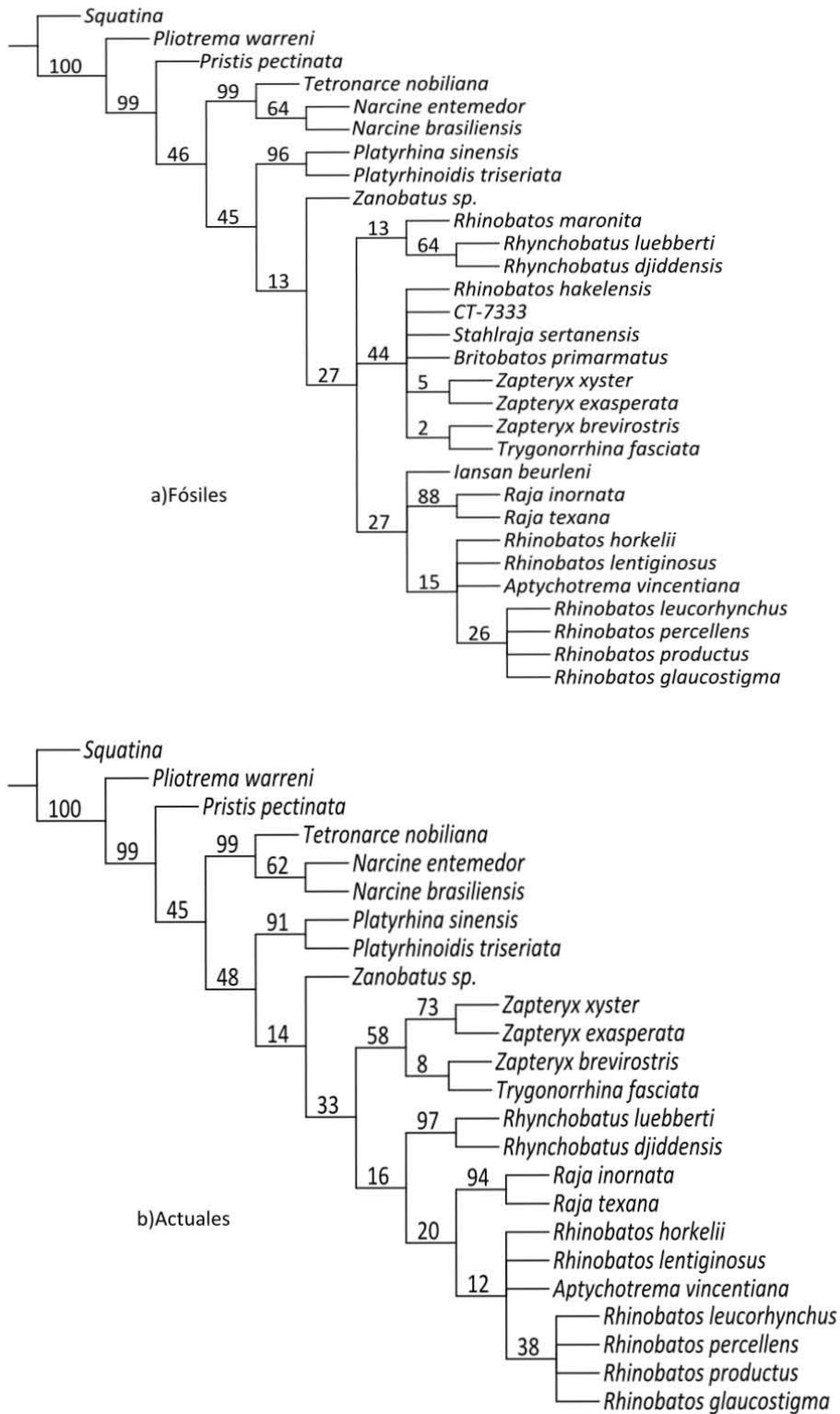


Figura 66. Cladogramas de Bootstrap con Parsimonia de matraca y TBR: a) análisis con especies fósiles y b) análisis solo con especies actuales

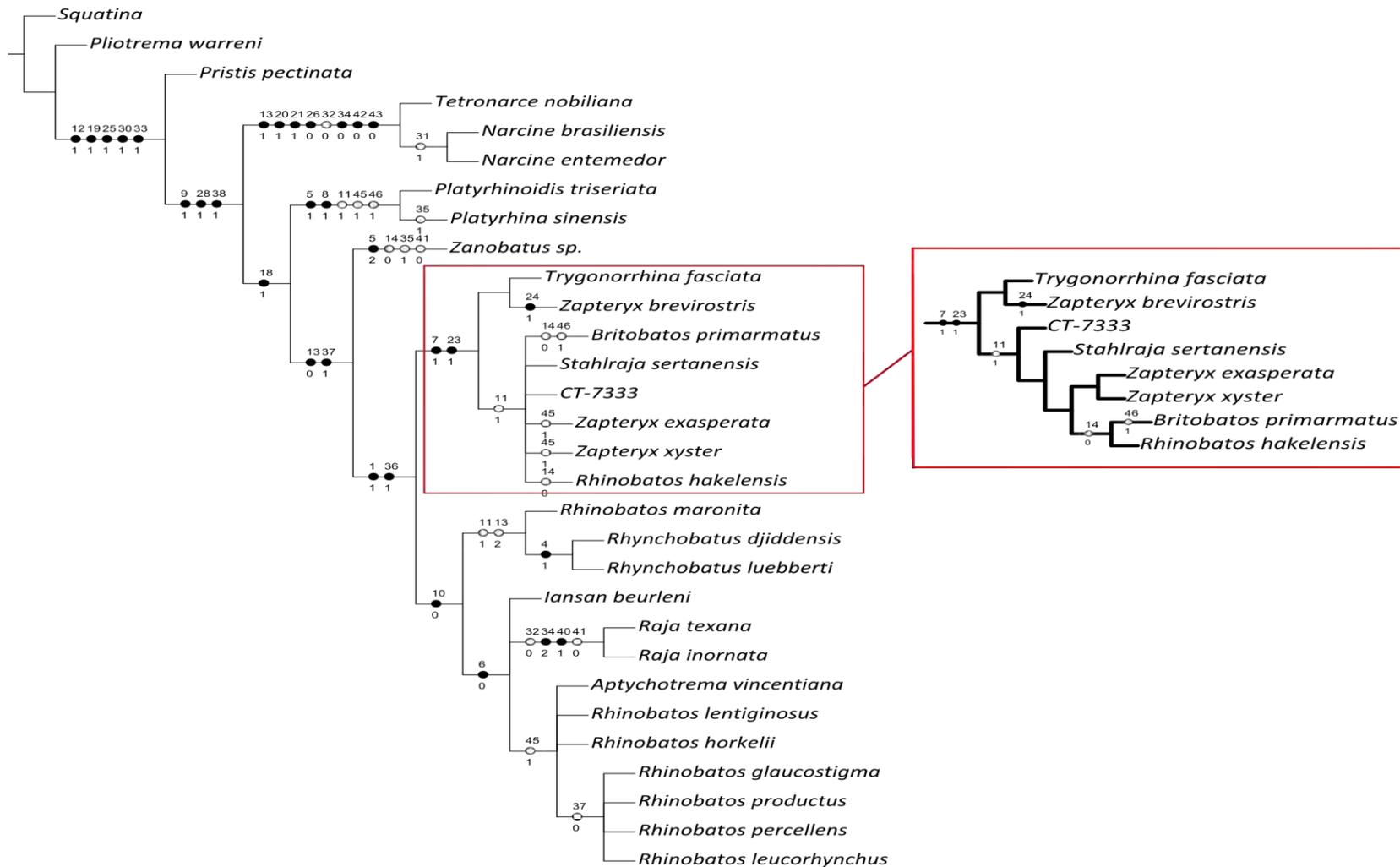


Figura 68. Consenso estricto del análisis de TBR con especies fósiles. Marcado en rojo está la parte del cladograma obtenido mediante parsimonia de matraca

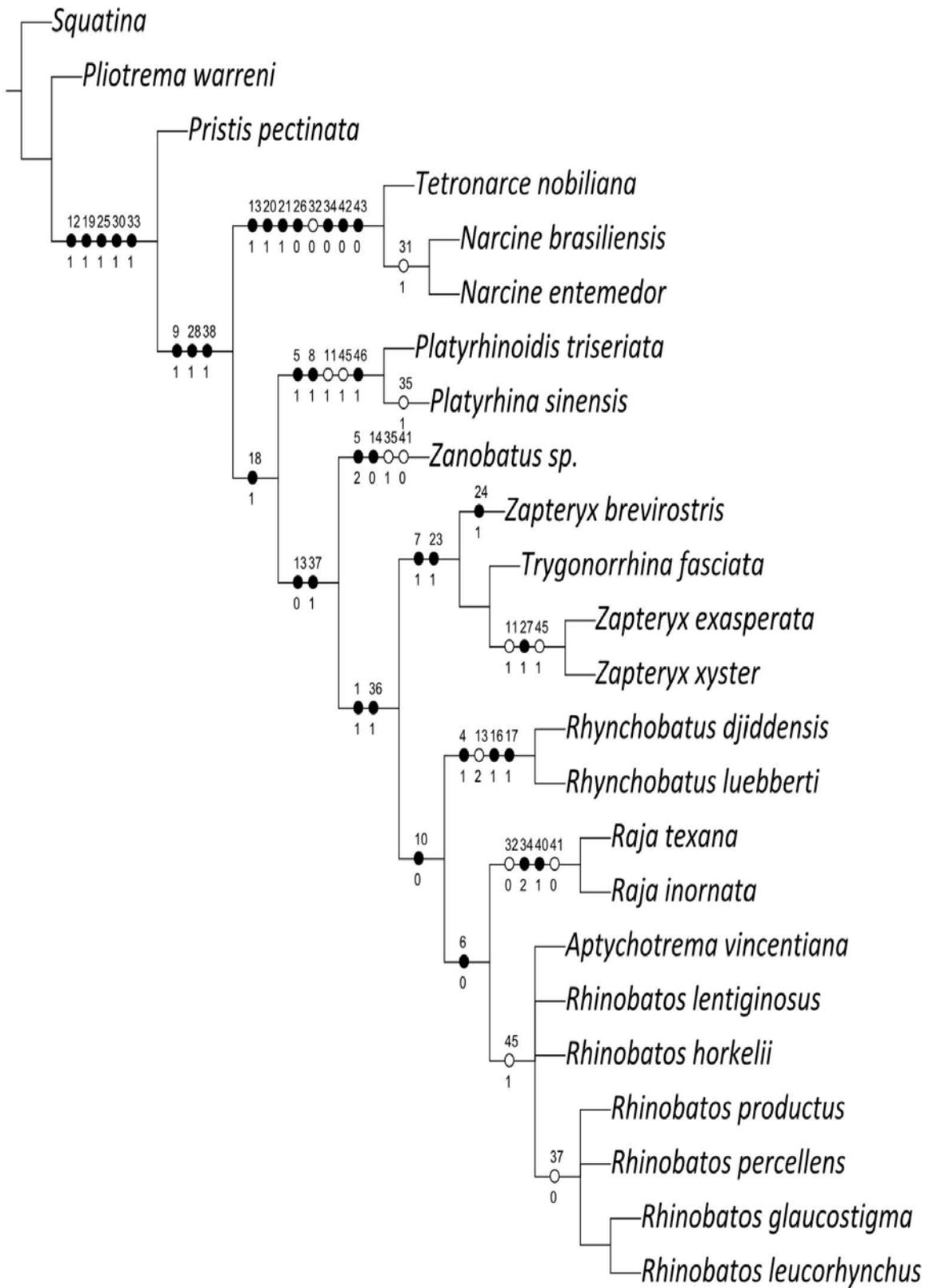


Figura 69. Consenso estricto del análisis de TBR sin especies fósiles con mapeo de caracteres.

Relaciones filogenéticas del género *Zapteryx*.

El género *Zapteryx* se encuentra agrupado dentro de un clado (a) que incluye a todos los miembros de los peces guitarra y que tiene como grupo hermano a las especies *Narcine brasiliensis*, *N. entemedor* y *Tetronarce nobiliana* (Fig. 65 a y b). Este grupo es recuperado en el 100% de los árboles obtenidos en los análisis de TBR, parsimonia de matraca, con la inclusión de las especies fósiles y excluyendo a los fósiles. Los valores de soporte para el clado (a) en el análisis que incluyó a las especies fósiles son Br (Bremer) = 1 y de B (Bootstrap) = 45% (Figs. 66a y 67a). Para el análisis que excluyó a las especies fósiles los valores soporte para el clado son Br = 1 y de B = 48% (Figs. 66b y 67b). Este clado es sustentado por la carácter 18) radios próximos del propterigio de las aletas pectorales, alcanzan y se sobreponen al cartílago antero-orbital. Este grupo también incluyó a las especies *Raja inornata* y *R. texana* que no pertenecen al grupo de los peces guitarra. Con base en esto se comprobó que los peces guitarra conforman un grupo polifilético.

Como grupos hermanos del clado (b) que comprende al género *Zapteryx*, varios taxones del grupo de los peces guitarra y a las especies *Raja inornata* y *R. texana*, están las especies *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata* y *Zanobatus* sp. (Fig. 65 a y b). Las relaciones del clado (b) con sus grupos hermanos son recuperadas en el 100% de los árboles obtenidos en los análisis de TBR, parsimonia de matraca, con la inclusión de las especies fósiles y excluyendo a los fósiles. Los valores de soporte para el clado (b) en el análisis que incluyó a las especies fósiles son Br = 2 y B = 27 (Figs. 66a y 67a). Para el análisis que excluyó a las especies fósiles los valores soporte para el clado son Br = 2 y de B = 33% (Figs. 66b y 67b). Los valores de Bootstrap (B) para este clado indican que los caracteres utilizados en el presente análisis no son suficientes para dar un buen soporte a este grupo. Sin embargo el aumento del valor de (B) en el análisis sin las especies fósiles sugiere que este valor puede estarse viendo afectado por la presencia de carácter codificados como (?) (Fig. 66 a y b).

Dentro del clado (b) el género *Zapteryx* se encuentra cercanamente relacionado con el género *Trygonorrhina* (Fig. 65 a y b), pero no con los demás miembros de la familia Rhinobatidae incluidos en este análisis (*Aptychotrema* y *Rhinobatos*), esta relación ya había sido propuesta por Aschliman *et al.* (2012b). Esto indica que la familia Rhinobatidae es un grupo artificial y que debe de ser dividido en dos entidades taxonómicas por el momento. Una que incluya a los géneros *Zapteryx* y *Trygonorrhina* y otra a los géneros *Aptychotrema* y *Rhinobatos*. La separación de esta familia también conlleva a replantear la asociación filogenética del género *Zapteryx* con el orden Rajiformes.

El clado (c) fue ampliado con la inclusión de las especies fósiles †*Britobatus primarmatus*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*Stahlraja sertanensis* y †CT-7333. Este clado (c) fue recuperado en el 100% de los árboles obtenidos en los análisis de TBR, parsimonia de matraca, con la inclusión de las especies fósiles y excluyendo a los fósiles (Fig. 65 a y b). Los valores de soporte para el clado (c) en el análisis que incluyó a las especies fósiles son Br = 1 y de B = 44%. (Figs. 66 a y 67 a). Para el análisis que excluyó a las especies fósiles los valores soporte para el clado son Br = 2 y de B = 58%

(Figuras 66b y 67b). El clado (C) se encuentra sustentado las sinapomorfías: 7) cartílagos rostrales robusto, paralelos y fusionados al ápice rostral y 23) presencia de arcualias dorsales (Figs. 68 y 69).

El género *Zapteryx* no fue recuperado como un grupo monofilético en ninguno de los análisis. No se encontró relación inmediata entre las especies *Zapteryx brevirostris* y *Z. exasperata* y *Z. xyster*. La especie distribuida en Brasil (*Zapteryx brevirostris*), parece estar más relacionada con *Trygonorrhina fasciata* (Fig. 65 a y b). Mientras que las especies distribuidas en México *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster* conforman un clado (e) (Fig. 65 a y b), que es recuperado en el 100 % de los árboles del análisis sin especies fósiles y en el 60 % de los árboles del análisis con especies fósiles. Los valores de soporte para el clado (d) en el análisis que incluyó a las especies fósiles son Br = 1 y de B = 5% (Figs. 66 a y 67 b). Para el análisis que excluyó a las especies fósiles los valores soporte para el clado son Br = 3 y de B = 73% (Figs. 66b y 67b). El cambio en los valores de Bootstrap (B) para este clado sugieren que el análisis puede ser afectado por la presencia de carácter codificados como (?) (Fig. 66 a y b).

La separación de las especies *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster* de *Z. brevirostris*, está sustentada por el carácter 27) cara anterior del sinarcual convexa y por la combinación de caracteres 11) Presencia de proceso anterior de la cápsulas nasales y 45) Presencia de procesos post-pélvicos. La separación de la especie *Zapteryx brevirostris* de *Z. exasperata* y *Z. xyster* está sustentada por el carácter 24) proceso anterior de la cesta media (Figs. 68 y 69).

DISCUSIÓN

El género *Zapteryx* al igual que varios miembros de los peces guitarra, son taxones problemáticos para los análisis cladísticos basados en caracteres morfológicos, debido a que presentan una morfología externa e interna muy similar, que podría ser producto de convergencias evolutivas. Sin embargo, excluir este tipo de caracteres de los análisis filogenéticos solo por su complejidad, representa la reducción deliberada de fuentes de información que podrían ayudar a comprender las relaciones filogenéticas de este taxa.

En la presente tesis con la finalidad de obtener un panorama más amplio de las relaciones filogenéticas de los taxones se incluyeron en los análisis seis especies fósiles del Cretácico, entre ellas un espécimen fósil articulado que se encuentra en una laja proveniente de la Cantera Tlayúa de Puebla, México (CT-7333), colectado con otros ejemplares conocidos del Aptiano (hace más de 100 Ma) y que presenta un morfología muy similar al género *Zapteryx*.

La incorporación de ejemplares fósiles implica la posibilidad que ciertos caracteres utilizados sean codificados como desconocidos (?), situación que complica los análisis filogenéticos por lo que es necesario la elección de métodos de búsqueda heurística que permitan solventar esta dificultad. Para este trabajo se seleccionaron los métodos de búsqueda heurística TBR y parsimonia de matraca, debido a que producen un mayor número de rearrreglos de los grupos desde diferentes puntos de inicio y que pueden ser utilizados con matrices muy complejas o muy largas (Morrone, 2013). Específicamente la parsimonia de matraca se consideró porque es un método que permite una exploración más completa de los posibles árboles para encontrar el o los más parsimoniosos

(Nixon, 1999 y Goloboff, 1999). El uso de estos dos métodos de búsqueda permite la corroboración de los resultados obtenidos en cada uno de ellos.

Debido a lo poco que se conoce sobre las relaciones filogenéticas del género *Zapteryx*, con los peces guitarra, de los peces guitarra con otros Batoideos o Hipotremata y de los Batoideos con otros Condriactios, ninguno de los caracteres utilizados en los análisis filogenéticos fueron codificados como aditivos.

La determinación de qué estados de carácter podrían ser considerados derivados se hizo utilizando el criterio del grupo externo (G.E). En la mayoría de los casos del presente trabajo los grupos externo e interno compartieron muchos de los estados de carácter, por lo que se recurrió a la revisión de las especies fósiles y de la ontogenia de la especie *Z. brevirostris* y de ejemplares no natos de *Rhinobatos horkelli*. A pesar de esto se presentaron varios casos en los que estas fuentes de información eran ambiguas y se recurrió a la bibliografía. La decisión de seguir la codificación propuesta por los trabajos de referencia también facilitó la construcción de la matriz de datos y sus subsecuentes revisiones y comparaciones con la bibliografía durante la elaboración del presente trabajo. Si bien esta decisión no es la más adecuada, debido a que puede complicar la interpretación de los resultados, el asignar una nueva codificación y polarización de los caracteres sin contar con toda la información necesaria es un error más grave que el seguir la codificación propuesta por otros autores. En la medida en la que se cuente con más series ontogenéticas y mayor evidencia fósil, podrá mejorarse la polarización de varios caracteres usados en la presente tesis.

En este trabajo se hicieron algunos cambios respecto de los caracteres propuestos en la bibliografía, por considerar que su codificación resultaba ambigua. A continuación se presentan las modificaciones más relevantes y se discuten las razones por las que se hicieron.

Los caracteres 5 a 8 son una modificación del carácter (1): forma de los cartílagos rostrales, propuesto por Brito y Dutheil (2004) y usado por Carvalho (2004) y Claeson *et al.* (2013), en estos trabajos el carácter es codificado como un multiestado con los estados de carácter: robusto, filamentoso, ausente y subtriangular. Esta codificación conlleva varios problemas p.ej. la conjunción de los estados, un ejemplo de esto es que los cartílagos rostrales subtriangulares encontrados en *Platyrrhina* y *Platyrrhinoidis* también son robustos. Esta codificación también resulta arbitraria, pues es difícil determinar cuándo es robusto un cartílago rostral. Al codificar la forma como estado ausente no se especifica si se refiere a la ausencia de forma o la ausencia de la estructura, esta última es la utilizada por estos autores. Debido a esto se separó este multiestado para simplificar la codificación de este carácter.

El carácter (5): desarrollo de los cartílagos rostrales es propuesto para separar del multiestado el estado de carácter ausente. Debido a que esta estructura nunca está ausente, simplemente en algunos grupos se desarrolla menos que en otros (Miyake *et al.*, 1992). Se reconocieron tres estados de carácter, que están definidos en función de la distancia entre los cartílagos rostrales y la punta del hocico. Quizá una revisión ontogenética más completa permita delimitar este carácter

en función del tiempo en el que dejan de desarrollar los cartílagos rostrales y no en relación con otra estructura (el hocico), para así facilitar su codificación.

Los caracteres 6 y 7 son utilizados para separar del multiestado el estado robusto, que había sido utilizado en los géneros: *Aptychotrema*, *Pristis*, *Narcine*, *Rhinobatos*, *Rhynchobatus*, *Tetronarce*, *Trygonorrhina* y *Zapteryx*. Después de revisar la serie ontogenética de la especie *Zapteryx brevirostris* y un ejemplar no nato de *Rhinobatos percellens* se determinó que estas estructuras, a pesar de ser ambas robustas, pasan por más procesos que un simple engrosamiento. Esto se hace aún más claro al observar toda la diversidad de formas que presentan los cartílagos rostrales durante revisión de material para la elaboración de la matriz.

El carácter (6): punta de los cartílagos rostrales se propone después de revisar ejemplares del género *Rhinobatos* y sustituye el estado robusto en este género. Durante el desarrollo los cartílagos rostrales de las especies del género *Rhinobatos* se originan de tres proyecciones de la trabécula (Miyake *et al.*, 1992) y posteriormente se cierran en la parte anterior. Esta condición es idéntica a la que presenta el género *Aptychotrema* y en las especies *Raja texana* y *R. inornata*, solo que en estas últimas se encuentra más desarrollada.

El carácter (7): cartílagos rostrales robustos, paralelos y fusionados al ápice rostral. Es propuesto después de revisar ejemplares de las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* y sustituye el estado robusto en estos taxones y busca separar a estas especies del resto de especies que presentan la punta de los cartílagos rostrales abierta. Durante el desarrollo de los cartílagos rostrales en la especie *Z. brevirostris* se observó que cambian poco de grosor en toda su longitud, lo que se observa también en organismos adultos de las especies *Z. exasperata* y *Z. xyster*, a diferencia de los géneros *Pristis*, *Narcine*, *Rhinobatos*, *Rhynchobatus* y *Tetronarce* en los que eventualmente se vuelven atenuados. Los cartílagos rostrales de las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* se mantiene separadas y nunca convergen en la punta a diferencia de los géneros *Platyrrhina* y *Platyrrhinoidis*.

El carácter (8): Cartílagos rostrales triangulares. Proviene directamente del estado subtriangular y los géneros *Platyrrhina* y *Platyrrhinoidis*, son los únicos que presentan esta conformación de cartílagos rostrales.

El carácter (9) Fontanela anterior o pre-cerebral es una modificación del carácter (11): fosa pre-cerebral propuesto por Brito y Dutheil (2004) y seguido por Claeson *et al.* (2013), los estados de carácter en estos trabajos son: presente como una cavidad ovoide y extendiéndose anteriormente con un techo formando un tubo. Estos estados de carácter son confusos ya que por definición si una fontanela o una fenestra están cubiertas ya no es una fenestra. Con base en esto los estados de carácter fueron modificados y codificados como presente y ausente.

En este estudio se utilizó el carácter (24) cartílagos pre-sinarcuales dorsales (Fig. 42), que representa una autapomorfía de la especie *Zapteryx brevirostris* (Fig. 68 y 69) y que podría estar afectando los valores de Bootstrap (B) en el análisis. Sin embargo, se espera que a partir de la evaluación de más especies de batoideos y de peces guitarra, el descubrimiento de nuevas especies fósiles y nuevos ejemplares fósiles se determine su presencia en otros grupos. Este

carácter junto con el carácter (11) procesos anteriores de las cápsulas nasales (Fig. 29) y la cara anterior del sinarcual convexa, carácter (27) (Fig. 45) resultan en la separación de los clados (C) y (D) (Fig. 65 a y b).

En general la variaciones en los valores de Bootstrap (B) obtenidos en los análisis que incluyeron especies fósiles y los que las excluyeron, pueden deberse a varios factores, el más probable es que al realizar un análisis utilizando especies fósiles y actuales habrá muchos estados de carácter que tengan que ser codificados como desconocidos (?) lo que pueden afectar el aporte informativo del carácter sobre las relaciones filogenéticas del grupo. Al realizar un análisis de Bootstrap en el que se eliminan al azar cierta proporción de los caracteres de la matriz de datos y se reemplazan por otros se puede incrementar el número de caracteres desconocidos haciendo que el soporte de los clados disminuya (Feldstein, 1985). Sin embargo, los valores de (B) de estos clados pueden aumentar conforme se acumulen hallazgos de especímenes fósiles más completos o nuevas especies fósiles que aporten más evidencia sobre los caracteres utilizados en el presente análisis.

Es por esto que en los análisis filogenéticos que integren especies fósiles y actuales la comprobación estadística de la hipótesis filogenética se verá afectada por la presencia de caracteres codificados como (?). Por lo que la comprobación de las hipótesis filogenéticas planteadas en estos tipos de estudios, se obtendrá de la comparación de resultados con los otros análisis que utilizan diferentes fuentes de caracteres y diferentes métodos de análisis (Soltis, 2003).

Relaciones filogenéticas y evolutivas del género *Zapteryx*

El género *Zapteryx* representa un taxón poco estudiado filogenéticamente, aunque se han incluido una o dos especies en diferentes análisis (Nishida, 1990; Brito y Seret, 1996; Brito y Dutheil, 2004; McEachran y Aschliman, 2004; Claeson, 2010; Moreira *et al.*, 2011; Aschliman *et al.*, 2012a; Aschliman, 2012b; Brito *et al.*, 2013; Claeson *et al.*, 2013), ninguno se ha centrado en las relaciones de este género con los demás miembros de la familia Rhinobatidae.

Al elaborar la diagnosis del género *Zapteryx* no se incluyeron las características correspondientes a la especie *Zapteryx brevirostris* (Müller y Henle, 1840), debido a que los análisis filogenéticos de este trabajo indican que dicha especie presenta afinidades filogenéticas distintas a las especies *Z. exasperata* y *Z. xyster*.

Las relaciones de las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* con los otros miembros de los peces guitarra, con base en los resultados obtenidos indican que los peces guitarra constituyen un grupo artificial (Nishida, 1990), cuyos integrantes presentan varios puntos de origen conformando un grupo polifilético. El estado polifilético de este grupo sugiere que la asociación filogenética propuesta por Compagno (1977) está basada en la similitud entre los taxones que conformaron el grupo de los peces guitarra.

De acuerdo con resultados del presente estudio las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* no presentan relaciones filogenéticas inmediatas con los representantes del orden Rajiformes (Fig. 65 a y b). El clado que comprende a las especies *Raja texana* y *R. inornata*, representantes del orden Rajiformes está definido por la supra-escápula articulada al sinarcual,

carácter (34) (Fig. 52) y por la reducción en las costillas carácter (40) (Fig. 58), lo que concuerda con los resultados obtenidos por Aschliman (2012b), con base en los cuales propone que las relaciones de los taxones dentro del orden Rajiformes son provisionales y necesitan ser replanteadas. Es muy probable que estas especies de *Zapteryx* deban ser incluidas dentro de otro orden.

Las relaciones de las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* con la familia Rhinobatidae, con base en los resultados obtenidos indican que estas especies comparten un ancestro común inmediato con la especie *Trygonorrhina fasciata* y conforman un clado separado de los demás miembros de esta familia (géneros *Aptychotrema* y *Rhinobatos*). Esto significa que la familia Rhinobatidae constituye un grupo parafilético y que las especies *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* conforman una entidad filogenética diferente (clado C) (Fig. 65 a y b), que no debe ser agrupado dentro de la familia Rhinobatidae.

El estado de la familia Rhinobatidae como grupo artificial es una hipótesis filogenética que se ha manejado desde Nishida (1990), aunque Maisey (1980) hace comentarios al respecto. La parafilia de la familia también fue encontrada por Brito y Seret (1996) y Aschliman *et al.* (2012a), sin embargo ninguno de estos trabajos ha presentado alguna sinapomorfía que sustente esta hipótesis. En el presente trabajo tras la observación de los ejemplares de las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* y con la revisión bibliografía Brito *et al.* (2013), se encontró que la presencia de arcualias dorsales, carácter (23) (Fig. 41) es una sinapomorfía diagnóstica de la entidad filogenética que comprende a las especies *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* que las separa de los otros géneros de la familia Rhinobatidae. Basado en la revisión del material fósil del Cenomaniano se puede decir que estos dos grupos ya estaban diferenciados hace más de 100 millones de años.

Los resultados obtenidos en el presente análisis, señalan la asociación filogenética de las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, con las especies fósiles †*Britobatus primarmatus*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*Stahlraja sertanensis* y †CT-7333 y sugieren que estas especies fósiles pueden ser incluidas dentro de la misma unidad taxonómica que incluya a las primeras junto con *Trygonorrhina fasciata*. De presentarse esta modificación el nombre genérico de la especie fósil *Rhinobatos hakelensis* deberá de ser modificado para evitar asociaciones erróneas con las especies del género *Rhinobatos*.

Al interior del clado (C) (Fig. 65) las especies *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster* están más relacionadas con las especies fósiles †*Britobatus primarmatus*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*Stahlraja sertanensis* y †CT-7333 que con la especie *Zapteryx brevirostris*, esto sugiere que la historia del grupo durante el Cenomaniano, tiene que ser estudiada con más detalle ya que durante este periodo pudo haber ocurrido la separación de dichos clados.

El presente trabajo es el primero en plantear una hipótesis sobre las relaciones filogenética entre las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, y por tanto no existen trabajos para enriquecer esta discusión. El estado del género *Zapteryx* como grupo artificial solo había sido comentado en com. pers., con el Dr. Paulo Brito. La revisión del condroesqueleto de las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster*, reveló que aunque éstas comparten una gran

cantidad de caracteres en su morfología externa e interna, las especies *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster* pueden ser diferenciadas de la especie *Z. brevirostris* por la presencia de procesos anteriores de las cápsulas nasales, carácter (11) (Fig. 29), por la cara anterior del sinarcual convexa, carácter (27) (Fig. 45) y por la presencia de procesos post-pélvicos (45) (Fig. 63). Mientras que la especie *Z. brevirostris* se diferencia de *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster* por la ausencia de estos caracteres y por la presencia de cartílagos pre-sinarcuales dorsales, carácter (24) (Fig.42). Con base en esto se determinó que el género *Zapteryx* es parafilético y que las especies *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster* constituyen un género independiente que no incluye a la especie *Zapteryx brevirostris*.

CONCLUSIÓN

De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente análisis, sugieren diversos cambios en la topología de los peces guitarra:

- De acuerdo con la **Ha 1**: El género *Zapteryx* no pertenece a la familia Rhinobatidae y ésta constituye un grupo parafilético, esta familia se encuentra conformada por dos linajes independientes y debe de ser dividida en por lo menos en dos grupos uno que incluya a los taxa *Trygonorrhina fasciata*, *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* y otro que incluya a los géneros *Aptychotrema* y *Rhinobatos*
- De acuerdo con la **Ha 2**: El género *Zapteryx* se encuentra conformado por dos linajes independientes. Uno que incluye a las especies *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster* y otro que incluye a la especie *Zapteryx brevirostris*.
- El género *Zapteryx* no pertenece al orden de los Rajiformes.
- El cartílago sinarcual y los cartílagos asociados a este, representan estructuras de mucha utilidad en el estudio de las relaciones filogenéticas de las especies *Zapteryx brevirostris*, *Z. exasperata* y *Z. xyster* y de los peces guitarra.
- Con respecto al título de la presente tesis, los análisis realizados indican que el grupo de los peces guitarra presenta diferentes puntos de origen evolutivo y constituyen un grupo polifilético.

Consideraciones a futuro

La especie fósil *Britobatos primarmatus* fue recuperada en una posición distinta a la presentada en los trabajos de Claeson *et al.* (2013) y Brito *et al.* (2013) en los que esta especie es agrupada con *Platyrhina* y *Platyrhinoidis*, debido a la presencia de un par de hileras de tubérculos en dorso de la cola. En el presente trabajo se consideró esto, sin embargo debido a las observaciones realizadas en el ápice rostral y en las aletas pectorales, la afiliación filogenética de la especie cambió. Sin embargo, las observaciones realizadas en el presente trabajo están basadas en fotografías, por lo que es necesario estudiar el ejemplar para rectificar las observaciones realizadas y los cambios a los que éstas condujeron.

Al separarse el género *Zapteryx*, las especies *Zapteryx exasperata* y *Z. xyster*, deben conservar el nombre genérico pues, la especie tipo del género es *Z. exasperata*. La especie *Z. brevirostris* es la que cambiara de nombre genérico.

El género *Rhinobatos* es un grupo de interés a futuro debido a que las relaciones en su interior no están tan bien resueltas como se pensó. Las especies *Rhinobatos horkelli* y *R. lentiginosus* presentan relaciones con el género *Aptychotrema*. Un estudio más detallado, que incluyan un mayor número de especies del género *Rhinobatos*, podría sugerir que este género alberga dos unidades taxonómicas del mismo nivel jerárquico.

BIBLIOGRAFÍA

- Aschliman, N.C, K.M. Claeson y J.D. McEachran.** 2012a. Phylogeny of Batoidea. *In:* J.C. Carrier, J.A. Musick y M.R. Heithaus (Eds). *Biology of Sharks and Their Relatives*, Second Edition. CRC Press. Boca Raton, Florida. Pp. 57-96
- Aschliman, N.C, M. Nishida, M. Miya, J.G. Inoue, K.M Rosana y G.J.P Naylor.** 2012b. Body plan convergence in the evolution of sharks and rays (Chondrichthyes: Batoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 63: 28-2.
- Blanco, M.P.** 2009. Reproductive biology of the banded guitarfish *Zapteryx exasperata* from the Gulf of California, México. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(8): 1655–1662.
- Brito, M.P. y B. Seret.** 1996. The new genus *Iansan beurleni* (Chondrichthyes, Rhinobatoidea) from the Early Cretaceous of Brazil and its phylogenetic relationships. *In:* G. Arratia y G. Viohl (Eds). *Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology.* Verlag Dr. F. Pfeil. München. Pp 47-62.
- Brito, M.P y D.B. Dutheil.** 2004. A preliminary systematic analysis of Cretaceous guitarfishes from Lebanon. *In:* G. Arratia y A. Tintori (Eds). *Mesozoic Fishes 3- Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity.* Verlag Dr. F. Pfeil. München. Pp 101-109.
- Brito, M.P, M.E.C. Leal y V. Gallo.** 2013. A New Lower Cretaceous Guitarfish (Chondrichthyes, Batoidea) from the Santana Formation, Northeast Brazil. *Boletim do Museu Nacional.* 75: 15p.
- Carvalho M.R.** 2004. A Late Cretaceous thornback ray from southern Italy, with a phylogenetic reappraisal of Platyrrhinidae (Chondrichthyes: Batoidea). *In:* G. Arratia y G. Viohl (Eds). *Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology.* Verlag Dr. F. Pfeil. München. Pp 47-62.
- Carvalho M.R, U.L. Gomes y O.B.F. Gadig.** 2005. Description of a New species of skate of the genus *Malacoraja* Stehmann, 1970, the first species from the southwestern Atlantic Ocean, with notes on generic monophyly and composition (Chondrichthyes: Rajidae). *Neotropical Ichthyology*, 3 (2): 239-258.
- Castello, H.P.** 1971. Contribución al Conocimiento Sistemático y Biológico de *Zapteryx brevirostris* (Müller y Henle, 1841) de la Costa Atlántica Marplatense (Chondrichthyes, Rhinobatidae). *Physys*, t. 30. no. 8: 619-629.
- Castro-Aguirre, J.L.** 1965. Peces sierra, rayas, mantas y especies afines de México. *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Biológico-Pesqueras.* Secretaría de Industria y Comercio Dirección General de Pesca e Industrias Conexas Comisión Nacional Consultiva de Pesca. México. 170-256.

- Castro-Aguirre, J.L. y H. Espinosa.** 1996. Listados faunísticos de México VII. Catálogo Sistemático de rayas y especies afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes: Batoideiomorpha). Instituto de Biología UNAM. México. 45 p.
- Claeson, K.M.** 2010. Trends in Evolutionary Morphology: A Case Study in the Relationships of Angel Sharks and Batoid fishes, PhD dissertation, The University of Texas. Austin, U.S.A.
- Claeson, K.M, C.J. Underwood y D.J. Ward.** 2013. *Tingitanius tenuimandibulus*, a new Platyrrhinid Batoid from the Turonian (Cretaceous) of Morocco and the Cretaceous Radiation of the Platyrrhinidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(5): 1-18.
- Compagno, L.J.V.** 1973. Interrelationships of living elasmobranchs. *In*: P.H. Greenwood, R. Miles, and C. Patterson, (Eds). *Interrelationships of fishes*. London, Academic Press. Pp 15-61.
- Compagno, L.J.V.** 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. *American Zoologist*, 17(2): 303-322.
- Compagno, L.J.V.** 1999. Systematics and body form. *In*: W.C. Hamlett (Ed). *Sharks, Skates and Rays: the Biology of Elasmobranch fish*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, MD. Pp 1-42.
- Eschmeyer, W.N. y R. Fricke** (Eds.). 2015. *Catalog of Fishes* electronic version. <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> (26/09/2013).
- Felsenstein, J.** 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783-791.
- Garman, S.** 1880. Synopsis and descriptions of the American Rhinobatidae. *Proceedings of the United States National Museum*, 3(180):516-523.
- Goloboff, P.A.** 1999a. NONA (NO NAME) ver. 2 Published by the author, Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P.A.** 1999b. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics* 15(4): 415-428.
- Goloboff, P.A, J.S. Farris y K. Nixon.** 2000. TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA) ver. xxx Published by the authors, Tucumán, Argentina.
- Jordan, D.S. y C.H. Gilbert.** 1880a. On the generic relations of *Platyrrhina exasperata*. *Proceedings of the United States National Museum*, v. 3 (119): 53.
- Jordan, D.S. y C.H. Gilbert.** 1880b. Notes on a collection of fishes from San Diego, California. *Proceedings of the U. S. Natural Museum*, 3: 23-34.

- Márquez-Farías, J.F.** 2005. Gillnet Mesh Selectivity for the Shovelnose Guitarfish (*Rhinobatos productus*) from fishery-dependent data in the artisanal ray fishery of the Gulf of California Mexico. *Journal Northwest Atlantic Fishery Science*, 35: 443–452.
- Márquez-Farías, J.F.** 2007. Reproductive biology of shovelnose guitarfish (*Rhinobatos productus*) from the eastern Gulf of California Mexico. *Marine Biology*, 151: 1445–1454.
- Maisey, G.J.** 1984. Higher elasmobranch phylogeny and biostratigraphy. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 82: 33-54.
- McEachran, J.D, K.A. Dunn y T. Miyake.** 1996. Interrelationships of the Batoid Fishes (Chondrichthyes: Batoidea). *In: J. L M Stiassny, L. R. Parenti y G. D. Johnson (eds). Interrelationships of Fishes. Academic Press, USA. Pp 63-81.*
- McEachran, J.D. y K.A. Dunn.** 1998. Phylogenetic Analysis of Skates, a Morphologically Conservative Clade of Elasmobranchs (Chondrichthyes: Rajidae). *Copeia* 1998 (2): 271-290.
- McEachran, J.D y Aschliman, N.** 2004. Phylogeny of Batoidea. *In: J.C. Carrier, J.A. Musick y M.R. Heithaus (Eds). Biology of Sharks and Their Relatives. CRC Press. Boca Raton, Florida. Pp 79-113.*
- Miyake, T, J.D. McEachran, P.J. Walton y B.K. Hall.** 1992. Development and morphology of rostral cartilages in batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea), with comments on homology within vertebrates. *Biological Journal of Linnean Society*, 46: 259-298.
- Moreira R.A, U.L. Gomes y M.R de Carvalho.** 2011. Morphological description of *Dipturus mennii* (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajidae) and its differentiation from *Dipturus trachyderma*. *Zoología*, 28 (1): 97-111
- Morrone, J.J.** 2013. Sistemática Fundamentos, métodos, aplicaciones. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 504p
- Müller, J. y F.G.J. Henle.** 1838. Systematische Beschreibung der Plagiostomen. Veit und Comp., Berlin. Pp. 1-28
- Müller, K.P.** 2005. Primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA data sets. *Applied Bioinformatics*. 4: 65-69.
- Nelson, J.S.** 2006. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons. 4th Edition. USA. 483 p.
- Nishida, K.** 1990. Phylogeny of the Suborder Myliobatoidei. *Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, 37: 1-108.
- Nixon, K. C.** 2002. WinClada ver. 1.00.08 Published by the author, Ithaca, NY.

- Nixon, K.C. 1999.** The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15(4): 407-414.
- Villalobos, E. 2012.** Revisión Morfológica y Actualización de la Distribución Geográfica de los Peces Guitarra (Elasmobranchii: Batoidea: Rhinobatidae) en México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Soltis, P.S y D.E. Soltis. 2003.** Applying the Bootstrap in Phylogeny Reconstruction. *Statistical Science*. 18 (2): 256-567.

Anexo 1.

Matriz de characters.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46		
Squatina	?	?	?	0	0	1	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	0	-	0	0	0	0	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	0	-	-	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0		
Pliotrema warreni	0	-	0	0	0	1	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	-	-	0	-	-	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0		
Pristis pectinata	0	-	0	0	0	1	0	0	0	-	0	1	2	1	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	-	1	?	1	1	1	1	-	0	0	0	1	0	1	1	1	?	0	0	
Rhynchobatus djiddensis	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	1	?	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	?	1	?	?	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0		
Rhynchobatus luebberti	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	1	?	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	?	1	?	?	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0		
†Rhinobatos maronita	1	0	0	0	0	1	0	0	1	?	1	1	2	1	1	?	?	1	?	0	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	1	?	1	?	0	1	?	?	?	?	?		
Narcine brasiliensis	0	-	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	
Narcine entemedor	0	-	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	
Tetronarce nobiliana	0	-	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	
†Britobatos primarmatus	?	?	?	0	0	1	1	0	1	?	1	1	0	0	2	?	?	1	?	0	0	?	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	1	1	1	?	0	?	?	?	?	?	?	1
Platyrrhinoidis triseriata	0	-	?	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
Platyrrhina sinensis	0	-	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
Raja texana	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	2	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0		
Raja inornata	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	2	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0		
†Stahlraja sertanensis	1	?	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	?	?	2	?	?	1	?	0	0	1	1	?	1	1	0	1	1	1	0	?	1	?	0	1	1	1	?	0	1	1	1	?	0	0		
Trygonorrhina fasciata	1	2	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	
Aptychotrema vincentiana	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	?	?	1	1	0	1	1	1	?	0	1	1	1	1	1	0		
†CT-7333	1	2	0	0	0	1	1	0	1	?	1	1	0	1	2	?	?	1	?	0	0	?	1	?	1	1	?	1	1	1	?	?	?	?	0	1	1	1	?	0	1	1	1	?	0	0		
Zapteryx brevirostris	1	2	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0		
Zapteryx exasperata	1	2	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0		
Zapteryx xyster	1	2	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0		
†Rhinobatos hakelensis	1	2	0	0	0	1	1	0	1	?	?	1	0	0	2	?	?	1	?	0	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	1	1	1	?	0	?	?	?	?	?	0	
†Iansan beurleni	1	?	0	0	0	0	0	0	1	?	0	1	?	?	2	?	0	?	1	0	0	1	0	?	1	1	?	1	1	1	?	?	1	?	0	1	?	1	?	0	1	1	1	?	0	0		
Rhinobatos glaucostigma	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0		
Rhinobatos productus	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0		
Rhinobatos lentiginosus	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0		
Rhinobatos percellens	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0		
Rhinobatos horkelii	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0		
Rhinobatos leucorhynchus	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0		
Zanobatus sp.	0	-	0	0	2	1	0	0	?	?	0	1	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1	?	0	1	1	?	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0		

