

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

Variación morfológica del cerebro del género *Urotrygon* (Chondrichthyes, Urotrygonidae) con algunos comentarios sobre filogenia.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

NAYELI ZALDIVAR GARCÍA

TUTORA PRINCIPAL:

DRA. MÓNICA GONZÁLEZ ISÁIS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

COMITÉ TUTOR:

DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

DR. EDUARDO FRANCISCO BALART PÁEZ

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS DEL NOROESTE, S. C.

DR. OSCAR SOSA NISHIZAKI

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA

DRA. MARÍA DEL PILAR BLANCO PARRA

UNIVERSIDAD DE QUINTANA ROO

ASESOR EXTERNO:

DR. HÉCTOR MARCOS MONTES DOMÍNGUEZ FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO MARZO 2021



Universidad Nacional Autónoma de México



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.



Variación morfológica del cerebro del género *Urotrygon* (Chondrichthyes, Urotrygonidae) con algunos comentarios sobre filogenia.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

NAYELI ZALDIVAR GARCÍA

TUTORA PRINCIPAL:

DRA. MÓNICA GONZÁLEZ ISÁIS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

COMITÉ TUTOR:

DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

DR. EDUARDO FRANCISCO BALART PÁEZ

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS DEL NOROESTE, S. C.

DR. OSCAR SOSA NISHIZAKI

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA

DRA. MARÍA DEL PILAR BLANCO PARRA

UNIVERSIDAD DE QUINTANA ROO

ASESOR EXTERNO:

DR. HÉCTOR MARCOS MONTES DOMÍNGUEZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO MARZO 2021

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México, al posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, por la contribución a mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgar el apoyo económico para la realización de mis estudios de posgrado.

A mi directora de tesis, la Dra. Mónica González Isáis, quien me brindó su tiempo, conocimiento, amistad y apoyo durante toda mi trayectoria.

A los miembros del comité tutor: Dr. Adrián Felipe González Acosta, Dr. Eduardo Francisco Balart Páez, Dr. Oscar Sosa Nishizaki y Dra. María del Pilar Blanco Parra, a quienes agradezco por su tiempo, la atención prestada, los comentarios, sugerencias y aportes que dieron a mi tesis.

A mi asesor externo, el Dr. Héctor Marcos Montes Domínguez, por la ayuda en la recolecta de los ejemplares, por dedicarme un espacio para revisar mi tesis, por su aporte y comentarios que fueron importantes para mi tesis.

A la Colección de Anatomía Comparada de la FES-I (CLAC-FESI), UNAM, por proporcionar parte de los organismos con los que se realizó el presente estudio.

A los pescadores de Boca del Río, Chiapas y de Bahía de Kino, Sonora, quienes colaboraron en gran parte para la obtención de muestras.

Al Dr. Arturo Rocha Ramírez por su apoyo, amistad y conocimiento que me ha brindado todo este tiempo.

Agradecimientos personales

A mis padres Jorge Zaldivar Ruíz y Martha García Jiménez y a mis hermanos, que me han brindado su amor, sus consejos y su apoyo a lo largo de todo este tiempo.

A Francisco Ali Fuentes Mendoza, por emprender esta nueva etapa conmigo que a pesar de las dificultades que hemos pasado seguimos adelante apoyándonos, por ser mi mejor amigo, mi confidente y compartir tu vida con la mía. También quiero agradecerle a tu familia por todo el apoyo, la confianza y el amor que me han brindado.

A mis colegas y amigos, gracias por todos esos momentos que hemos compartido juntos y por sus consejos.

Índice

Agradecimientos	3
Agradecimientos personales	4
Resumen	3
Abstract	4
Introducción 15	5
Cerebro15	5
Antecedentes	7
Justificación18	8
Pregunta de investigación	9
Objetivos	9
General	9
Específicos19	9
Materiales y Métodos	0
Recolecta de organismos	0
Descripción del cerebro	1
Análisis morfométrico	5
Resultados	3
U. munda	3
Descripción del cerebro	9
U. chilensis	5
Descripción del cerebro	7
U. aspidura	4
Descripción del cerebro	5
U. rogersi	2
Descripción del cerebro	3
U. nana	0

Descripción del cerebro	61
Normalización de Thorpe (1975)	
Análisis discriminante	
Análisis multivariante de la varianza (MANOVA)	68
SIMPER y Análisis de similitud	69
Discusión	
Conclusiones	
Bibliografía	77
Anexo I	81
Anexo II	86
Anexo III	

Lista de figuras

Figura 1. Medidas externas obtenidas de cada organismo: longitud del disco (LD) y ancho del disco
(AD). Escala 5 cm
Figura 2. Medidas registradas en vista dorsal con el cerebelo. Longitud del cerebro (LC), longitud del
telencéfalo (LT), anchura máxima del telencéfalo (AT), longitud del cerebelo (LCB) y anchura
máxima del cerebelo (ACB). Escala 1 cm 22
Figura 3. Medidas registradas en vista dorsal sin el cerebelo. Longitud de la región anterior del núcleo
central del telencéfalo (LANC), longitud de la región posterior del núcleo central del telencéfalo
(LPNC), longitud del inicio del telencéfalo a la foseta (LF), anchura máxima del bulbo olfatorio
izquierdo (ABOI), anchura máxima del bulbo olfatorio derecho (ABOD), longitud del
mesencéfalo (LM) y anchura máxima del mesencéfalo (AM). Escala 1 cm23
Figura 4. Medidas registradas en vista ventral. Longitud del diencéfalo (LD), anchura máxima del
diencéfalo (AD), longitud de los lóbulos del infundíbulo (LLI), longitud de la médula oblongada
(LMO) y anchura máxima de la médula oblongada (AMO). Escala 1 cm
Figura 5. U. munda. Nombre común: raya redonda áspera. Localidad: Boca del Cielo, Chiapas 28
Figura 6. Cerebro de U. munda en vista dorsal con cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región
anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo),
región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división
lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división
media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial
(nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1
cm
Figura 7. Cerebro de U. munda en vista ventral. Hipófisis (h), lóbulo del infundíbulo (li),
protuberancia (pr) y sacos vasculares (sv). Escala 1 cm
Figura 8. Cerebro de U. munda en vista dorsal sin cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región
anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo),
región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división
lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división
media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial
(nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1
cm
Figura 9. Variaciones en la distribución de los lóbulos del cerebelo de U. munda. Lóbulo anterior (a),
medio (m) y posterior (p). Escala 1 cm

Figura 10. *U. chilensis*. Nombre común: raya redonda moteada. Localidad: Boca del Cielo, Chiapas.
36
Figura 11. Cerebro de *U. chilensis* en vista dorsal con cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

- Figura 13. Cerebro de *U. chilensis* en vista dorsal sin cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.
- Figura 15. *U. aspidura*. Nombre común: raya redonda panámica. Localidad: Boca del Cielo, Chiapas. 44

- Figura 18. Cerebro de *U. aspidura* en vista dorsal sin cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea

- Figura 20. U. rogersi. Nombre común: raya redonda de púas. Localidad: Bahía de Kino, Sonora. . 52
- Figura 21. Cerebro de *U. rogersi* en vista dorsal con cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.
- Figura 23. Cerebro de *U. rogersi* en vista dorsal sin cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.
- Figura 25. U. nana. Nombre común: raya redonda enana. Localidad: Boca del Cielo, Chiapas..... 60
- Figura 26. Cerebro de *U. nana* en vista dorsal con cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

Figura 27. Cerebro de U. nana en vista ventral. Hipófisis (h), lóbulo del infundíbulo (li), protuberancia
(pr) y sacos vasculares (sv). Escala 1 cm 64
Figura 28. Cerebro de U. nana en vista dorsal sin cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región
anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo),
región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división
lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división
media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial
(nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1
cm
Figura 29. Variaciones en la distribución de los lóbulos del cerebelo de U. nana. Lóbulo anterior (a),
medio (m) y posterior (p). Escala 1 cm 66
Figura 30. Dendrograma elaborado con las medias de las medidas morfométricas normalizadas de las
cinco especies
Figura 31. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de nueve especies del género
Urotrygon (el nombre de las especies se actualizó). Tomado de Montes (2001)91

Lista de tablas

Tabla 1. Estadística descriptiva de las medidas externas de U. munda. Longitud del disco (LD) y
ancho del disco (AD). (N=5). Las medidas están en cm
Tabla 2. Estadística descriptiva de las medidas externas de U. chilensis. Longitud del disco (LD) y
ancho del disco (AD). (N=30). Las medidas están en cm
Tabla 3. Estadística descriptiva de las medidas externas de U. aspidura. Longitud del disco (LD) y
ancho del disco (AD). (N=30). Las medidas están en cm
Tabla 4. Estadística descriptiva de las medidas externas de U. rogersi. Longitud del disco (LD) y
ancho del disco (AD). (N=19). Las medidas están en cm
Tabla 5. Estadística descriptiva de las medidas externas de U. nana. Longitud del disco (LD) y
ancho del disco (AD). (N=30). Las medidas están en cm
Tabla 6. Matriz de confusión de las cinco especies; en rojo se indican las clasificaciones erróneas.68
Tabla 7. Valores de p de Hotelling
Tabla 8. Medias de las medidas morfométricas con mayor contribución en la clasificación de las
especies
Tabla 9. Proporciones de las estructuras con respecto a la LC (LT, AT, ABOI, ABOD, LCB, ACB,
LM, AM, LD, AD, LMO y AMO), a la LT (LANC, LPNC y LF) y a la LD (LLI) de U. munda
en hembras (A) y en machos (B)
Tabla 10. Proporciones de las estructuras con respecto a la LC (LT, AT, ABOI, ABOD, LCB, ACB,
LM, AM, LD, AD, LMO y AMO), a la LT (LANC, LPNC y LF) y a la LD (LLI) de U.
chilensis en hembras (A) y en machos (B)
Tabla 11. Proporciones de las estructuras con respecto a la LC (LT, AT, ABOI, ABOD, LCB, ACB,
LM, AM, LD, AD, LMO y AMO), a la LT (LANC, LPNC y LF) y a la LD (LLI) de U.
aspidura en hembras (A) y en machos (B)
Tabla 12. Proporciones de las estructuras con respecto a la LC (LT, AT, ABOI, ABOD, LCB, ACB,
LM, AM, LD, AD, LMO y AMO), a la LT (LANC, LPNC y LF) y a la LD (LLI) de U.
rogersi en hembras (A) y en machos (B)
Tabla 13. Proporciones de las estructuras con respecto a la LC (LT, AT, ABOI, ABOD, LCB, ACB,
LM, AM, LD, AD, LMO y AMO), a la LT (LANC, LPNC y LF) y a la LD (LLI) de U. nana
en hembras (A) y en machos (B)
Tabla 14. Datos obtenidos de la normalización de los datos morfométricos de U. munda
Tabla 15. Datos obtenidos de la normalización de los datos morfométricos de U. chilensis

Tabla 16. Datos ol	otenidos de la normalización de	los datos morfométricos d	e U. aspidura	88
Tabla 17. Datos ol	btenidos de la normalización de	los datos morfométricos d	e U. rogersi	89
Tabla 18. Datos ol	btenidos de la normalización de	los datos morfométricos d	e <i>U. nana</i>	90

Resumen

El tamaño del cerebro frecuentemente se ha correlacionado con factores tales como el nivel de complejidad del hábitat y funciones locomotoras. También, se asume que la organización del cerebro es similar en especies con estilos de vida análogos, pero desarrollados de manera independiente de aquellos con los que comparten la clasificación taxonómica. El cerebro de los elasmobranquios presenta variaciones considerables en el tamaño relativo y en el desarrollo de muchas regiones del cerebro. Los estudios realizados sobre la anatomía del cerebro en elasmobranquios y, particularmente en batoideos, son pocos y en algunos casos muy generales; siendo aún más escasos los que incluyan análisis comparativos de grupos taxonómicos. Por lo anterior, resulta importante realizar las primeras descripciones del cerebro de las especies del género Urotrygon, para así poder establecer la existencia de diferencias morfológicas y morfométricas a nivel intra e interespecífico. El presente estudio se llevó a cabo con un total de 114 organismos sexualmente maduros, de cinco especies del género Urotrygon. La región cefálica fue separada del resto del cuerpo, se disectó el cráneo y se retiraron los paquetes musculares, para apreciar el encéfalo; el mesencéfalo fue posible de observar al retirar el cerebelo. Las medidas morfométricas fueron previamente normalizadas a la aplicación de los análisis estadísticos. En general, se determinó que la estructura más grande en el cerebro de Urotrygon spp. corresponde al cerebelo, seguido de la médula oblongada y el telencéfalo; mientras que las estructuras más pequeñas son el mesencéfalo y el diencéfalo. Las variaciones se presentaron principalmente en el núcleo central del telencéfalo, que está dividido en dos regiones, y en el cerebelo que presenta variaciones en la distribución de los lóbulos, que es casi simétrico en U. munda y U. nana y asimétrico en las demás especies. Se presentaron variaciones morfométricas entre las especies y se obtuvieron diferencias significativas, excepto entre U. munda y U. nana. Además, el dendrograma obtenido a partir de las medidas del cerebro fue similar al cladograma basado en caracteres externos y del esqueleto. Dentro de las especies de Myliobatiformes, las de Urotrygon presentan un cerebro relativamente sencillo, con U. munda y U. nana presentando una morfología plesiomórfica, y U. aspidura, U. chilensis y U. rogersi con algunas características más especializadas.

Abstract

Brain size has frequently been correlated with factors such as habitat complexity and locomotive functions. Also, it is assumed that the organization of the brain is similar in species with similar lifestyles but independently developed to those sharing the taxonomic classification. The brain of the elasmobranchs shows considerable variations in the relative size and development of many regions. Studies on the anatomy of the brain in elasmobranchs, and particularly in batoids, are scarce in some cases very general. Thus, is important to describe for the first time the morphology of the brain in Urotrygon spp., in order to establish the existence of anatomical differences at the intra and interspecific level. The study was carried out on a total of 114 sexually mature organisms of five species of the genus Urotrygon. The cephalic region was dissected from the rest of the body, the skull and the muscle packets were separated, to exam the brain morphology; The midbrain was observed, removing the cerebellum. Morphometric measurements were normalized previously to the application of statistical analyzes. In general, the largest structure in the brain of Urotrygon spp. correspond to the cerebellum, followed by the medulla oblongata and telencephalon, whereas the smallest structures are the midbrain and the diencephalon. Differences was observed in the central nucleus of the telencephalon which is divided into two regions, as well as in the cerebellum that shows variations in the distribution of the lobes, which is almost symmetrical in U. munda and U. nana and asymmetric in the other species. Morphometric variations between the species showed statistical differences, except for U. munda and U. nana. In addition, the dendrogram of similarity here obtained from brain measurements, was similar to the cladogram based on external and skeletal characters. Within the Myliobatiformes order, U. munda and U. nana have a relatively simple brain, presenting a plesiomorphic morphology, whereas U. aspidura, U. chilensis and U. rogersi with more specialized brain structures.

Introducción

Los condrictios ocupan la posición basal en la evolución de los gnatostomados separándose de los demás vertebrados hace aproximadamente 400 millones de años, momento en el que las adaptaciones fundamentales pudieron surgir siendo conservadas en la actualidad. Los tiburones y rayas actuales se derivan de formas mesozoicas, que presentan características altamente evolucionadas. Dichas características, les han permitido habitar una gama amplia de nichos acuáticos, marinos y dulceacuícolas, con formas y tamaños corporales diferentes, que ocasionan variaciones en el tamaño y la organización del cerebro (Compagno, 1990; Hofmann, 1999; Ari, 2008; Yopak *et al.*, 2010; Grogan *et al.*, 2012).

Last *et al.* (2016) dividieron a los batoideos en cuatro grupos monofiléticos (Torpediniformes, Rajiformes, Rhinopristiformes y Myliobatiformes), de los cuales los Myliobatiformes se consideran el grupo más avanzado y con características más derivadas. La mayoría de las especies de este grupo son bentónicas, algunas pocas pelágicas y otras pocas habitan en aguas profundas. El orden de los Myliobatiformes, está compuesto por 10 familias, 29 géneros y 221 especies, incluyendo a la familia Urotrygonidae, con dos géneros y 17 especies, de las cuales siete corresponden al género de *Urobatis* Garman, 1913 y 10 a *Urotrygon* Gill, 1863. Ambos géneros se distribuyen en aguas tropicales y templadas de las plataformas continentales del Atlántico occidental y Pacífico oriental (Nelson *et al.*, 2016; Weigman, 2016).

Las especies del género *Urotrygon* se distribuyen en las costas de América, desde el norte al sur del Pacífico y en el Atlántico en las costas de Brasil. Se caracterizan por presentar un disco ovalado y alargado, las aletas pectorales se fusionan a la cabeza, no presentan aletas dorsales, poseen un pedúnculo caudal o cola delgada con una o más espinas, la longitud de la cola es mayor que la del disco, la aleta caudal es angosta, lanceolada y puntiaguda (Bigelow y Schroeder, 1953; Castro-Aguirre *et al.*, 1999).

A lo largo de las costas del Pacífico mexicano, se distribuyen varias especies del género *Urotrygon*, de las cuales cinco son de interés para el presente estudio: *U. munda* Gill, 1863, *U. chilensis* (Günther, 1872), *U. aspidura* (Jordan y Gilbert, 1882), *U. rogersi* (Jordan y Starks, 1895) y *U. nana* Miyake y McEachran, 1988 (De la Cruz-Agüero *et al.*, 1994; Montes, 2001; Moncayo-Estrada *et al.*, 2006; Núñez-Orozco *et al.*, 2013).

Cerebro

En todos los vertebrados, las diferencias de tamaño, forma y proporciones de las diferentes partes del cerebro revelan los cambios evolutivos y reflejan las adaptaciones de los nichos y sus condiciones de

vida de las especies (Ari, 2011). Diversos grupos de peces teleósteos presentan uno o varios cambios de hábitat, asociado frecuentemente a las transformaciones que sufren, durante su desarrollo de larval a juvenil. Estos cambios de hábitat, ya sea vertical u horizontal, se acompañan de cambios en los comportamientos alimentarios y de dieta; teniendo como consecuencia que puede someterse a nuevas condiciones bióticas y abióticas durante su vida, asociándose con diversas adaptaciones anatómicas, fisiológicas, conductuales y ecológicas. Así, el tamaño del cerebro en peces se correlaciona a menudo con factores del nivel de complejidad del hábitat y funciones locomotoras; mientras que el tamaño de las áreas sensoriales del cerebro, reflejan especializaciones sensoriales a su hábitat (Northcutt, 2002; Lisney y Collin, 2006; Lisney *et al.*, 2007). De igual modo se sabe que la organización del cerebro es similar en especies con estilos de vida análogos, pero desarrollados de forma independiente de los que comparten la clasificación taxonómica. De acuerdo con lo anterior, el cerebro de los elasmobranquios podría demostrar una mayor variedad que lo descrito en mamíferos (Hofmann, 1999; Ari, 2011).

Los elasmobranquios presentan una variación en el tamaño y complejidad del cerebro (Northcutt, 1989; Smeets, 1998). En los tiburones escuálomorfos, el telencéfalo y cerebelo son relativamente pequeños, este último compuesto de lóbulos rostrales y caudales, mientras que los esfirnidos, tienen un telencéfalo muy grande y un cerebelo complejo y foliado. Dentro de los batoideos, las rajas y los peces guitarra también tienen telencéfalos relativamente pequeños y un cerebelo bilobulado simple, mientras que las mantarrayas aparentemente han desarrollado telencéfalos más complejos y cerebelos foliados de todos los elasmobranquios (Hoffmann y Northcutt, 2012, Ari, 2011). Sin embargo, no hay trabajos que describan la morfología de las especies basales del grupo de Myliobatiformes. Por este motivo, el presente trabajo pretende determinar si existen variaciones en la morfología del cerebro en las especies del género *Urotrygon*.

Antecedentes

Se han realizado trabajos enfocados en describir la morfología del cerebro de diferentes especies de condroictios (Northcutt, 1978, 1989; Smeets, 1998; Hofmann, 1999; Lisney *et al.*, 2008; Montes *et al.*, 2014; Kobelkowsky, 2017), como la descripción del cerebro del tiburón *Megachasma pelagios* en vista dorsal, ventral y lateral, donde se observó que los bulbos olfatorios y el telencéfalo están muy bien desarrollados, el cerebelo es pequeño y tiene aurículas largas (Ito *et al.*, 1999). El cerebro de *Rhincodon typus* fue descrito como pequeño, similar a algunos lamniformes, donde la característica más notable del cerebro de *R. typus* fue un cerebelo grande y altamente foliado (Yopak y Frank, 2009). También, se realizó un estudio sobre la organización del cerebro en *Mobula japanica*, *M. thurstoni* y *Manta birostris*, en vista dorsal, ventral y lateral. Se encontró que la estructura con el mayor porcentaje de masa cerebral total fue el telencéfalo; mientras que el cerebelo de *Mobula*, fue más similar al de los lamniformes y carcarínidos avanzados (Ari, 2011).

Es relevante mencionar que solamente se ha realizado una descripción del cerebro de una especie de la familia Urotrygonidae, donde se observó que el cerebro de *Urobatis jamaicensis* (Cuvier, 1816) fue similar en la morfología del sistema nervioso con otros dasiátidos, incluyendo la asimetría del cerebelo (Walker y Sherman, 2001). Otros estudios describen detalladamente ciertas estructuras que componen el cerebro, como: el telencéfalo (Johnston, 1911; Ebbeson, 1980; Lisney *et al.*, 2007) y el cerebelo. En este último caso se observó en *Hypanus sabinus* (Lesueur, 1824), que presentó tres variaciones en la distribución del lóbulo caudal, hacia la derecha, izquierda y en la línea media, se determinó que la variación no dependió del sexo ni la talla de los organismos (Puzdrowski y Leonard, 1992).

También, se han realizado descripciones de como ciertos nervios inervan a diferentes estructuras (Dryer y Graziadei, 1994; Casas *et al.*, 2005). Además, se han realizado comparaciones de cerebros de elasmobranquios con otras clases de vertebrados (Lisney y Collin, 2006) y la relación que tiene la morfología del cerebro de algunas especies de batoideos y seláceos con su ambiente (Yopak y Montgomery, 2008; Ari, 2011; Yopak, 2012), donde las formas del cerebro más complejas corresponden a especies pelágicas, con mejores actividades motoras y con estrategias de depredación; mientras que las más simples se relacionan a especies bentónicas (Myagkov, 1986).

Justificación

Los trabajos realizados en morfología del cerebro en elasmobranquios y particularmente en batoideos son escasos, y se han llevado a cabo principalmente en organismos basales (torpedos y rayas) y algunos grupos más avanzados como pastinacas y mantarrayas. En particular, solo se ha publicado un estudio para una especie de la familia Urotrygonidae (*U. jamaicensis*). Por lo que resulta importante realizar las primeras descripciones del cerebro de las especies del género *Urotrygon*, con el fin de poder establecer si existen variaciones en la morfología de este órgano a nivel intra e interespecífico y proyectaría información para posteriores análisis filogénicos y eco-funcionales.

Pregunta de investigación

¿El cerebro de los integrantes del género *Urotrygon* presentarán variaciones inter e intraespecíficas que permitan una mejor caracterización del grupo?

Objetivos

General

Determinar la variación morfológica del cerebro de las especies del género Urotrygon y sus inferencias filogenéticas.

Específicos

- Describir la morfología del cerebro de cinco especies del género Urotrygon.
- Analizar la morfometría del cerebro de cinco especies del género Urotrygon.
- * Realizar inferencias filogenéticas con los datos morfológicos y morfométricos obtenidos.

Materiales y Métodos

El presente estudio se llevó a cabo con cinco especies del género Urotrygon con distribución en las costas del Pacífico mexicano (U. munda, U. chilensis, U. aspidura, U. rogersi y U. nana). Los organismos se obtuvieron a partir de recolectas in situ, así como de ejemplares depositados en la Colección de Anatomía Comparada de la FES-I (CLAC-FESI), UNAM. Los organismos de la colección se identificaron, registraron y contabilizaron. Se analizaron 30 ejemplares sexualmente maduros por especie, excepto en los casos de U. munda (5) y U. rogersi (19) debido a la poca disponibilidad de material de estas especies en las recolectas.

Recolecta de organismos

Se realizaron cinco recolectas con una duración de dos semanas cada una. Las primeras cuatro fueron en Boca del Cielo, Chiapas, durante abril, agosto y octubre de 2016 y enero de 2017; a partir de las cuales se capturaron ejemplares de *U. nana*, *U. chilensis*, *U. munda* y *U. aspidura*. El quinto evento de recolecta se realizó en Bahía de Kino (Sonora), durante el periodo de febrero-marzo de 2017, donde se obtuvieron ejemplares de *U. rogersi*. La recolecta de los organismos se realizó con redes de arrastre de barcos camaroneros, como parte de la fauna de acompañamiento. Se etiquetaron y se registró la localidad, fecha y características de los ejemplares al momento de su captura. Posteriormente fueron sacrificados y fijados en formaldehido al 4%. La identificación específica fue determinada mediante las claves taxonómicas de McEachran y Notarbartolo-Di-Sciara (1995) y Castro-Aguirre y Espinosa Pérez (1996). En el laboratorio, los organismos sexualmente maduros fueron separados; posteriormente fueron registrados el sexo, peso (g) y las medidas externas: longitud y anchura del disco (cm) (figura 1).



Figura 1. Medidas externas obtenidas de cada organismo: longitud del disco (LD) y ancho del disco (AD). Escala 5 cm.

Descripción del cerebro

La región cefálica fue separada del resto del cuerpo, para llevar a cabo la disección del cerebro, devastando el cráneo y retirando los paquetes musculares para observar el encéfalo; el mesencéfalo fue posible de observar, al retirar el cerebelo. A cada disección se le tomaron fotografías digitales en vistas dorsal (con y sin cerebelo) y ventral; a partir estas imágenes se obtuvo la longitud y anchura máxima de cada estructura principal, con ayuda del programa de cómputo Digimizer v. 5.3.3., obteniendo un total de 17 medidas internas.

Las medidas registradas en vista dorsal con el cerebelo fueron la longitud del cerebro (LC), la longitud del telencéfalo (LT), la anchura máxima del telencéfalo (AT), la longitud del cerebelo (LCB) y la anchura máxima del cerebelo (ACB) (figura 2).



Figura 2. Medidas registradas en vista dorsal con el cerebelo. Longitud del cerebro (LC), longitud del telencéfalo (LT), anchura máxima del telencéfalo (AT), longitud del cerebelo (LCB) y anchura máxima del cerebelo (ACB). Escala 1 cm.

Las medidas registradas en vista dorsal sin el cerebelo fueron la longitud de la región anterior del núcleo central del telencéfalo (LANC), la longitud de la región posterior del núcleo central del telencéfalo (LPNC), la longitud del inicio del telencéfalo a la foseta (LF), la anchura máxima del bulbo olfatorio izquierdo (ABOI), la anchura máxima del bulbo olfatorio derecho (ABOD), la longitud del mesencéfalo (LM) y la anchura máxima del mesencéfalo (AM) (figura 3).



Figura 3. Medidas registradas en vista dorsal sin el cerebelo. Longitud de la región anterior del núcleo central del telencéfalo (LANC), longitud de la región posterior del núcleo central del telencéfalo (LPNC), longitud del inicio del telencéfalo a la foseta (LF), anchura máxima del bulbo olfatorio izquierdo (ABOI), anchura máxima del bulbo olfatorio derecho (ABOD), longitud del mesencéfalo (LM) y anchura máxima del mesencéfalo (AM). Escala l cm.

Las medidas registradas en vista ventral fueron la longitud del diencéfalo (LD), la anchura máxima del diencéfalo (AD), la longitud de los lóbulos del infundíbulo (LLI), la longitud de la médula oblongada (LMO) y la anchura máxima de la médula oblongada (AMO) (figura 4).



Figura 4. Medidas registradas en vista ventral. Longitud del diencéfalo (LD), anchura máxima del diencéfalo (AD), longitud de los lóbulos del infundíbulo (LLI), longitud de la médula oblongada (LMO) y anchura máxima de la médula oblongada (AMO). Escala 1 cm.

Con las medidas externas se obtuvieron los valores de media, desviación estándar (D.E.) y mínimo y máximo de cada especie (machos y hembras). Para la descripción morfológica se utilizaron las proporciones de cada estructura con respecto a la longitud del cerebro (LT, AT, ABOI, ABOD, LCB, ACB, LM, AM, LD, AD, LMO y AMO), a la longitud del telencéfalo (LANC, LPNC y LF) y a la longitud del diencéfalo (LLI) de cada especie. Además, se realizaron dibujos de las tres diferentes vistas del cerebro de cada especie con ayuda del programa de cómputo Photoshop CC 2018. La terminología utilizada es la empleada por Northcutt (1989), Smeets (1998) y New (2001).

Análisis morfométrico

Debido a que las tallas de los organismos fueron muy heterogéneas dentro y entre especies, fue necesario normalizar los datos de las medidas internas (machos y hembras) para minimizar el efecto de la talla en los análisis subsecuentes. El efecto de la talla se presenta cuando en un estudio morfométrico se comparan dos organismos del mismo tamaño y se asume que son de la misma edad; sin embargo, es probable que esto no sea correcto debido a que en la mayoría de los casos se desconoce la historia de vida de cada organismo y no sé sabe si ha estado sometido a factores de estrés que afectarán su talla. El algoritmo utilizado para normalizar los datos fue el propuesto por Thorpe (1975), cuya técnica se estructura de la siguiente manera:

Se toma como base la ecuación general de crecimiento de Huxley (1924) (1)

$$Y = aX^b \quad (1)$$

A partir de esta se aplica una regresión lineal de datos transformados log-log (2):

$$\log(Y) = \log(a) + b[\log(X)] \quad (2)$$

Donde:

- Y = medida del carácter
- X = medida del tamaño del cuerpo
- a = intercepción
- b = pendiente de la regresión

Partiendo de la ecuación anterior (2), la normalización de Thorpe (1975) se expresa de la siguiente manera:

$$Y^* = 10^{\lceil log Y_i + b(log X_i - log X_0) \rceil}$$
(3)

Donde:

 $Y^* =$ carácter normalizado

 Y_i = medida individual del carácter

 X_i = medida del tamaño del cuerpo correspondiente a su Y_i

 X_0 = media del tamaño del cuerpo

b = pendiente de la regresión obtenida con la ecuación (2)

Lleonart et al. (2000) "simplificaron" la ecuación (3) y propusieron la siguiente ecuación:

$$Y^* = Y_i \left[\frac{X_0}{X_i}\right]^b \quad (4)$$

Siendo los mismos elementos que en la ecuación (3).

Para normalizar los datos, todas las medidas morfométricas del cerebro fueron transformadas a logaritmo base 10 y se realizaron regresiones lineales por mínimos cuadrados de cada medida vs. la longitud del disco para obtener el valor del coeficiente de determinación (r²) y la pendiente (b). Posteriormente, los datos morfométricos fueron normalizados con la ecuación (4) para obtener el valor de a* (pendiente normalizada del carácter) a partir de regresiones lineales de cada medida normalizada vs. la longitud del disco.

Con el fin de observar si los organismos se clasificaban correctamente de acuerdo a su especie, se procedió a realizar un análisis discriminante a partir de la matriz de datos normalizados obteniéndose los valores de lambda de Wilk's y su valor de probabilidad (*p*), además de una matriz de confusión para determinar la correcta clasificación de los organismos. También, se realizó un MANOVA para determinar si las diferencias son significativas entre las especies. Estos análisis se realizaron con el software Past v. 2.17c.

Para determinar la similitud entre las especies se realizó un dendrograma a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis elaborada con las medias de las medidas normalizadas de cada especie. Finalmente, para conocer que estructuras contribuyeron en mayor medida a la clasificación de las especies se procedió a realizar un análisis SIMPER mediante el índice de similitud de Bray-Curtis; para este análisis las especies fueron consideradas como los grupos y solamente se tomaron en cuenta para los resultados aquellas estructuras que contribuían al menos en un 5% a la formación de los grupos. Estos análisis se realizaron con el software PRIMER v. 6.1.6.

Resultados

U. munda

Clasificación (WoRMS, 2019) Reino: Animalia Filo: Chordata Clase: Elasmobranchii Infraclase: Batoidea Orden: Myliobatiformes Familia: Urotrygonidae Género: Urotrygon Especie: Urotrygon munda



Figura 5. *Urotrygon munda*. Nombre común: raya redonda áspera. Localidad: Boca del Cielo, Chiapas.

En la raya redonda áspera (figura 5), la longitud del disco (LD) promedio fue de 12.22 cm \pm 2.03 cm, con un intervalo de 8.6 cm a 13.3 cm y el promedio del ancho del disco (AD) fue de 13.32 cm \pm 2.38 cm, con un intervalo de 9.5 cm a 16 cm (tabla 1).

Tabla 1. Estadística descriptiva de las medidas externas de *U. munda*. Longitud del disco (LD) y ancho del disco (AD). (N=5). Las medidas están en cm.

U. munda	Media	D.E.	Mínimo	Máximo
LD	12.22	2.03	8.60	13.30
AD	13.32	2.38	9.50	16.00

Descripción del cerebro

El cerebro de *U. munda* es de tamaño pequeño y está poco desarrollado, la longitud promedio del cerebro de las hembras fue de 1.88 cm y de 1.76 cm en machos. En la figura 6, se observa que el **telencéfalo** representa la estructura más anterior del cerebro y está conformado por tres secciones: un par de bulbos olfatorios, un par de palios laterales y el núcleo central del telencéfalo. En las hembras, el intervalo de la proporción de la longitud del telencéfalo con respecto a la longitud del cerebro fue de 33.54% a 45.13% y el intervalo de la proporción de la anchura máxima del telencéfalo con respecto a la longitud del cerebro fue de 47.92% a 53.19%; para los machos fue de 45.36% a 45.94% y 55.04% a 58.93%, respectivamente.

Los bulbos olfatorios (bo) de la raya redonda áspera son alargados, con una división media (mbo) y una lateral (lbo), el par craneal I (olfatorio) se encuentra en estos. El intervalo de la proporción de la anchura máxima de los bulbos con respecto a la longitud del cerebro en hembras fue de 43.93% a 54.56% en el izquierdo y 44.76% a 51.17% en el derecho; en machos fue de 48.57% a 53.19% y 47.56% a 63.98%, respectivamente. Los bulbos olfatorios están conectados cada uno a los palios laterales (pl) por medio de los pedúnculos olfatorios (po) (figura 6).

El núcleo central del telencéfalo está dividido en dos regiones: una anterior (a') y una posterior (c), por medio de un surco transversal en forma de "W" alargada hacia los costados (figura 6). La región anterior ocupa gran parte del núcleo central, el intervalo de la proporción de la longitud de esta región con respecto a la longitud del telencéfalo fue de 83.8% a 97.03% en hembras y 91.22% a 96.19% en machos. La región posterior abarca muy poco del núcleo central, el intervalo de la proporción de la longitud de la nogitud de la longitud del telencéfalo en hembras fue de 2.73% a 16.35% y en machos fue de 3.81% a 8.78%.

En el borde anterior del telencéfalo se presentan dos comisuras laterales, que forman una concavidad y un surco muy poco evidente que da forma al palio lateral y que se ubica en el costado anterior de cada lado del telencéfalo. Próximo a la zona central de la región anterior se observa una foseta (f), que en algunos organismos se percibía mejor (figura 6). El intervalo de la proporción de la distancia desde la parte anterior del telencéfalo al inicio de la foseta con respecto a la longitud del telencéfalo fue de 29.72% a 33.58% en hembras y de 38.06% a 43.3% en machos. La zona en la que las dos regiones del núcleo central convergen presenta una ligera elevación de la zona media dirigida posterior y lateralmente, sin llegar hasta la periferia de éste y desciende en un surco transversal en forma de "W" alargado que separa ambas regiones del núcleo. El borde posterior del núcleo está dividido en dos partes, por medio de un surco que está alineado con el que divide al mesencéfalo (figura 8).



Figura 6. Cerebro de *U. munda* en vista dorsal con cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo
(a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

En la figura 7 se aprecia al **diencéfalo** en posición caudal al telencéfalo y ventral al mesencéfalo, delimitado en su región anterior por el nervio óptico (par craneal II) y en la posterior por la médula oblongada. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima del diencéfalo con respecto a la longitud del cerebro en hembras fue de 21.91% a 26.85% y 30.48% a 34.84%, respectivamente; para los machos, fue de 27.03% a 27.58 y 33.19% a 34.17%.

El diencéfalo, está formado por los lóbulos del infundíbulo (li), que son redondos y están separados; en la parte media caudal de éstos, se observa la hipófisis (h) con dos lóbulos y los sacos vasculares (sv) a los costados de ésta última (figura 7).

El par craneal II, es grueso y largo, se proyecta desde el centro del telencéfalo hacia las zonas laterales en forma recta y luego se inclinan rostro-lateralmente, atraviesa el foramen craneal y se insertan en los lóbulos oculares.

En la figura 8, se observa el **mesencéfalo** que está en posición caudal al telencéfalo, ventral al cerebelo y dorsal al diencéfalo. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 23.73% a 27.46% y 33.96% a 37.92% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 22.92%% a 25.4% y 36.68% a 37.38%, respectivamente.

El mesencéfalo, está conformado por el tegmentum y el tectum; esté último que forma el techo del mesencéfalo, es grande y se diferencia en un par de lóbulos ópticos (lo) por medio de un surco profundo, son alargados y presentan un surco longitudinal cerca de la zona media. El tegmentum forma el piso del mesencéfalo; en posición ventral a éste y posterior a los sacos vasculares se localizan un par de protuberancias (pr), con forma semi-circular (figura 8).

En la figura 6, se observa que el **cerebelo** se localiza posterior al telencéfalo y se expande rostralmente sobre el tectum del mesencéfalo, llegando a invadir en ocasiones el núcleo central del telencéfalo, posteriormente va sobre el núcleo octavolateral dorsal (nod), a veces cubriéndolo casi por completo, dependiendo de la talla del organismo. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 52.03% a 54.42% y 30.53% a 35.07% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 54.46% a 55.37% y 37.26% a 37.88%, respectivamente.



Figura 7. Cerebro de *U. munda* en vista ventral. Hipófisis (h), lóbulo del infundíbulo (li), protuberancia (pr) y sacos vasculares (sv). Escala 1 cm.



Figura 8. Cerebro de *U. munda* en vista dorsal sin cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo
(a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

El cerebelo en los organismos de la raya redonda áspera tiende a la simetría. Está compuesto por tres lóbulos: anterior (a), medio (m) y posterior (p). El lóbulo anterior presenta un surco longitudinal muy bien marcado en su porción media. El lóbulo medio, presenta un surco transversal y uno longitudinal, dividiendo en cuatro porciones a este lóbulo. El lóbulo posterior no presenta surcos (figura 6).

La posición del lóbulo anterior varió en los organismos. Los lóbulos medio y posterior se encuentran sobre la región media. Las variaciones en la distribución del lóbulo anterior del cerebelo en esta especie son las siguientes: en el 80% de los organismos el lóbulo se distribuye hacia la izquierda (figura 9A); y en el 20% restante, se dirige hacia la derecha (figura 9B).



Figura 9. Variaciones en la distribución de los lóbulos del cerebelo de *U. munda*. Lóbulo anterior (a), medio (m) y posterior (p). Escala 1 cm.

A ambos lados del cerebelo, en la región caudal, se encuentran las aurículas cerebelares (au), que consisten en "hojas" o pliegues de tejido superiores e inferiores separados de los lóbulos por un surco preauricular (figura 8).

En las figuras 6 y 7, se observa a la **médula oblongada**, localizada en la región más caudal del encéfalo, posterior al mesencéfalo y anterior a la médula espinal; el límite lo marca el par craneal X. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 48.66% a 58.78% y 26.12% a 32.59% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 39.52% a 48.23% y 30% a 31.44%, respectivamente.

La médula oblongada, es una estructura simétrica, delgada, alargada y recta, en su región media presenta un surco ligeramente marcado. La fosa romboidea está rodeada por el núcleo octavolateral dorsal (nod) y medial (nom), que son estructuras alargadas y corresponden a la continuación de las aurículas cerebelares. En la médula oblongada se origina el par craneal V (trigémino), el cual surge de la región anterior en posición lateral; el VII (el facial), se origina lateralmente en la región media; el par VIII (el auditivo), originado lateralmente, se inserta en las cápsulas óticas y comparte ramificación con el par facial; el IX (el glosofaríngeo), se origina en la zona posterior-lateral; y el par craneal X (el vago), el cual se localiza en la región posterior de la médula oblongada, donde se encuentra el foramen magnum y comienza la médula espinal (figura 6).
Clasificación (WoRMS, 2019)

Reino: Animalia

Filo: Chordata

Clase: Elasmobranchii

Infraclase: Batoidea

Orden: Myliobatiformes

Familia: Urotrygonidae

Género: Urotrygon

Especie: Urotrygon chilensis



Figura 10. *Urotrygon chilensis*. Nombre común: raya redonda moteada. Localidad: Boca del Cielo, Chiapas.

En la raya redonda moteada (figura 10), la longitud del disco (LD) promedio fue de 14.02 cm \pm 1.73 cm, con un intervalo de 11.2 cm a 18.3 cm y el promedio del ancho del disco (AD) fue de 15.97 cm \pm 1.9 cm, con un intervalo de 13 cm a 21.2 cm (tabla 2).

Tabla 2. Estadística descriptiva de las medidas externas de *U. chilensis*. Longitud del disco (LD) y ancho del disco (AD). (N=30). Las medidas están en cm.

U. chilensis	Media	D.E.	Mínimo	Máximo
LD	14.02	1.73	11.20	18.30
AD	15.97	1.90	13.00	21.20

Descripción del cerebro

El cerebro de *U. chilensis* es de tamaño grande y está desarrollado, la longitud promedio del cerebro de las hembras fue de 2.71 cm y 2.69 cm en machos. En la figura 11, se observa que el **telencéfalo** al igual que las especies anteriores, es la estructura más anterior del cerebro y está conformado por tres secciones: un par de bulbos olfatorios, un par de palios laterales y el núcleo central del telencéfalo. En hembras, el intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima del telencéfalo con respecto a la longitud del cerebro fue de 33.14% a 43.56% y 43.3% a 51.53%, respectivamente; para los machos, fue de 38.65% a 52.55% y 45.75% a 57.42%, respectivamente.

Los bulbos olfatorios (bo) de la raya redonda moteada son alargados y presentan una división media (mbo) y una lateral (lbo), el par craneal I (olfatorio) se encuentra en estos. El intervalo de la proporción de la anchura máxima de los bulbos con respecto a la longitud del cerebro en hembras fue de 29% a 39.73% en el izquierdo y 29.66% a 39.49% en el derecho; en machos fue de 32.62% a 44.23% y 32.83% a 44.4%, respectivamente. Los bulbos están conectados cada uno a los palios laterales (pl) por medio de los pedúnculos olfatorios (po) (figura 11).

El núcleo central del telencéfalo está dividido en dos regiones: una anterior (a') y una posterior (c), por medio de un surco transversal bien marcado en forma de "W". La región anterior ocupa gran parte del núcleo central, el intervalo de la proporción de la longitud de esta región con respecto a la longitud del telencéfalo fue de 69.21% a 85.9% en hembras y 73.72% a 86.4% en machos. La región posterior abarca muy poco del núcleo central, el intervalo de la proporción de la proporción de la longitud de la región con respecto a la longitud del telencéfalo en hembras fue de 13.9% a 30.79% y en machos fue de 13.6% a 26.28%.

En el borde anterior del telencéfalo se presentan dos comisuras laterales, que forman una concavidad y un surco poco evidente que da forma al palio lateral y que se ubica en el costado anterior de cada lado del telencéfalo. Próximo a la zona central de la región anterior se observa una foseta (f) (figura 11). El intervalo de la proporción de la distancia desde la parte anterior del telencéfalo al inicio de la foseta con respecto a la longitud del telencéfalo fue de 22.75% a 48.96% en hembras y a 29.13% a 53.11% en machos. La zona en la que las dos regiones del núcleo central convergen presenta una ligera elevación de la zona media dirigida posterior y lateralmente, sin llegar hasta la periferia de éste y desciende en el surco transversal en forma de "W" que separa ambas regiones. El borde posterior del núcleo está dividido en dos partes, por medio de un surco que está alineado con el que divide al mesencéfalo (figura 13).



Figura 11. Cerebro de *U. chilensis* en vista dorsal con cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

En la figura 12 se aprecia al **diencéfalo** en posición caudal al telencéfalo y ventral al mesencéfalo, delimitado en su región anterior por el nervio óptico (par craneal II) y en posterior por la médula oblongada. La proporción promedio de la longitud y anchura máxima del diencéfalo con respecto a la longitud del cerebro en hembras fue de 18.84% a 27.68% y 24.05% a 34.67%, respectivamente; para los machos fue de 20.35% a 23.97% y 25.41% a 31.12%, respectivamente.

El diencéfalo, está formado por los lóbulos del infundíbulo (li), son redondos y están separados; en la parte media caudal de éstos, se observa la hipófisis (h) con tres lóbulos y los sacos vasculares (sv) a los costados de ésta última (figura 12).

El par craneal II, es grueso y largo, se proyecta desde el centro hacia las zonas laterales en forma recta y luego se inclinan rostro-lateralmente, atraviesan el foramen craneal y se insertan en los lóbulos oculares.

En la figura 13, se observa el **mesencéfalo** que está en posición caudal al telencéfalo, ventral al cerebelo y dorsal al diencéfalo. La proporción promedio de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 19.5% a 27.76% y 24.08% a 35.97% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 19.67% a 25.22% y 25.48% a 33%, respectivamente.

El mesencéfalo, está conformado por el tegmentum y el tectum; esté último que forma el techo del mesencéfalo, es grande y se diferencia en un par de lóbulos ópticos (lo) por medio de un surco profundo, son alargados y presentan un surco longitudinal cerca de la zona media. El tegmentum forma el piso del mesencéfalo. En posición ventral a éste y posterior a los sacos vasculares se localizan un par de protuberancias (pr), con forma semi-circular (figura 13).

En la figura 11, se observa que el **cerebelo** se localiza posterior al telencéfalo y se expande rostralmente sobre el tectum del mesencéfalo, llegando a invadir parte del núcleo central del telencéfalo, posteriormente va sobre el núcleo octavolateral dorsal (nod), a veces cubriéndolo casi por completo, dependiendo de la talla del organismo. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 55.05% a 61.91% y 25.72% a 33.41% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 47.66% a 67.61% y 26.37% a 35.08%.



Figura 12. Cerebro de *U. chilensis* en vista ventral. Hipófisis (h), lóbulo del infundíbulo (li), protuberancia (pr) y sacos vasculares (sv). Escala 1 cm.



Figura 13. Cerebro de *U. chilensis* en vista dorsal sin cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo
(a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

El cerebelo en los organismos de la raya redonda moteada tiende a la asimetría. Está compuesto por tres lóbulos: anterior (a), medio (m) y posterior (p). El lóbulo anterior presenta de dos a tres surcos longitudinales muy bien marcados en su porción media y lateral y varios surcos transversales bien marcados. El lóbulo medio, presenta un surco transversal y uno longitudinal, dividiendo en cuatro porciones a este lóbulo, en ocasiones los surcos presentan forma de "S". El posterior no presenta surcos (figura 11).

La posición del lóbulo anterior y medio varió en los organismos. El lóbulo posterior se encuentra sobre la región media. Las variaciones en la distribución de los lóbulos anterior y medio del cerebelo en esta especie son las siguientes: en el 60% de los organismos el lóbulo anterior y medio se distribuyen hacia la izquierda y derecha, respectivamente (figura 14A); en el 33.33%, ambos se dirigen hacia la derecha (figura 14B); y en el 6.67% restante, están hacia la derecha e izquierda (figura 14C).



Figura 14. Variaciones en la distribución de los lóbulos del cerebelo de U. chilensis. Lóbulo anterior (a), medio (m) y posterior (p). Escala 1 cm.

A ambos lados del cerebelo en la región caudal, se encuentran las aurículas cerebelares (au), que consisten en "hojas" o pliegues de tejido superiores e inferiores separados de los lóbulos por un surco preauricular (figura 13).

En la figura 11 y 12, se observa a la **médula oblongada**, localizada en la región más caudal del encéfalo, posterior al mesencéfalo y anterior a la médula espinal; el límite lo marca el par craneal X. El intervalo de la proporción promedio de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 35.27% a 57.92% y 19.17% a 29.68% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 22.99% a 44.96% y 22.45% a 26.75%, respectivamente.

La médula oblongada, es una estructura simétrica, delgada, alargada y recta, en su región media presenta un surco ligeramente marcado. La fosa romboidea está rodeada por el núcleo octavolateral dorsal (nod) y medial (nom), que son estructuras alargadas y corresponden a la continuación de las aurículas cerebelares. En la médula se origina el par craneal V (trigémino), el cual surge de la región anterior en posición lateral; el VII (el facial), se origina lateralmente en la región media; el par VIII (el auditivo), originado lateralmente, se inserta en las cápsulas óticas y comparte ramificación con el par facial; el IX (el glosofaríngeo), se origina en la zona posterior-lateral; y el par craneal X (el vago), el cual se localiza en la región posterior de la médula oblongada, donde se encuentra el foramen magnum y comienza la médula espinal (figura 11).

Clasificación (WoRMS, 2019)

Reino: Animalia

Filo: Chordata

Clase: Elasmobranchii

Infraclase: Batoidea

Orden: Myliobatiformes

Familia: Urotrygonidae

Género: Urotrygon

Especie: Urotrygon aspidura



Figura 15. *Urotrygon aspidura*. Nombre común: raya redonda panámica. Localidad: Boca del Cielo, Chiapas.

En la raya redonda panámica (figura 15), la longitud del disco (LD) promedio fue de 16.26 cm \pm 2.75 cm, con un intervalo de 11.5 cm a 24.5 cm y el promedio del ancho del disco (AD) fue de 20.48 \pm 3.36 cm, con un intervalo de 15 cm a 32.3 cm (tabla 3).

Tabla 3. Estadística descriptiva de las medidas externas de U. aspidura. Longitud del disco(LD) y ancho del disco (AD). (N=30). Las medidas están en cm.

U. aspidura	Media	D.E.	Mínimo	Máximo
LD	16.26	2.75	11.50	24.50
AD	20.48	3.36	15.00	32.30

Descripción del cerebro

El cerebro de *U. aspidura* es de tamaño grande y está desarrollado, la longitud promedio del cerebro en hembras fue de 3.02 cm y 2.9 cm en machos. En la figura 16, se observa que el **telencéfalo** al igual que las especies anteriores, es la estructura más anterior del cerebro y está conformado por tres secciones: un par de bulbos olfatorios, un par de palios laterales y el núcleo central del telencéfalo. En hembras, el intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima del telencéfalo con respecto a la longitud del cerebro fue de 32.89% a 43.83% y 44.07% a 49.85%, respectivamente; para los machos, fue de 35.96% a 45.04% y 44.62% a 55.35%, respectivamente.

Los bulbos olfatorios (bo) de la raya redonda panámica son alargados y presentan una división media (mbo) y una lateral (lbo), el par craneal I (olfatorio) se encuentra en estos. El intervalo de la proporción de la anchura máxima de los bulbos con respecto a la longitud del cerebro en hembras fue de 33.67% a 48.79% en el izquierdo y 33.66% a 49.19% en el derecho; en machos fue de 38.49% a 48.28% y 33.77% a 49.29%, respectivamente. Los bulbos están conectados cada uno a los palios laterales (pl) por medio de los pedúnculos olfatorios (po) (figura 16).

El núcleo central del telencéfalo está dividido en dos regiones: una anterior (a') y una posterior (c), por medio de un surco transversal bien marcado en forma de "W". La región anterior ocupa gran parte del núcleo central, el intervalo de la proporción de la longitud de esta región con respecto a la longitud del telencéfalo fue de 63.27% a 90% en hembras y 70.78% a 83.31% en machos. La región posterior abarca muy poco del núcleo central, el intervalo de la proporción de la proporción de la longitud de la región con respecto a la longitud del telencéfalo en hembras fue de 10% a 36.74% y en machos fue de 16.87% a 29.47%.

En el borde anterior del telencéfalo se presentan dos comisuras laterales, que forman una concavidad y un surco poco evidente que da forma al palio lateral y que se ubica en el costado anterior de cada lado del telencéfalo. Próximo a la zona central de la región anterior se observa una foseta (f) (figura 16). El intervalo de la proporción de la distancia desde la parte anterior del telencéfalo al inicio de la foseta con respecto a la longitud del telencéfalo fue de 17.35% a 40.29% en hembras y de 22.37% a 38.64% en machos. La zona en la que las dos regiones del núcleo central convergen presenta una ligera elevación de la zona media dirigida posterior y lateralmente, sin llegar hasta la periferia de éste y desciende en el surco transversal en forma de "W" que separa ambas regiones. El borde posterior del núcleo está dividido en dos partes, por medio de un surco que está alineado con el que divide al mesencéfalo (figura 18).



Figura 16. Cerebro de *U. aspidura* en vista dorsal con cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

En la figura 17 se aprecia al **diencéfalo** en posición caudal al telencéfalo y ventral al mesencéfalo, delimitado en su región anterior por el nervio óptico (par craneal II) y en el posterior por la médula oblongada. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima del diencéfalo con respecto a la longitud del cerebro en hembras fue de 14.56% a 28.27% y 21.57% a 33.29%, respectivamente; para los machos fue de 15.1% a 27.35% y 21.22% a 35.23%, respectivamente.

El diencéfalo, está formado por los lóbulos del infundíbulo (li), son redondos y están separados; en la parte media caudal de éstos, se observa la hipófisis (h) con tres lóbulos y los sacos vasculares (sv) a los costados de ésta última (figura 17).

El par craneal II, es grueso y largo, se proyecta desde el centro hacia las zonas laterales en forma recta y luego se inclinan rostro-lateralmente, atraviesan el foramen craneal y se insertan en los lóbulos oculares.

En la figura 18, se observa el **mesencéfalo** que está en posición caudal al telencéfalo, ventral al cerebelo y dorsal al diencéfalo. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 14.55% a 24.42% y 21% a 35.87% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 17.15% a 27.28% y 21.59% a 40.1%.

El mesencéfalo, está conformado por el tegmentum y el tectum; esté último que forma el techo del mesencéfalo, es grande y se diferencia en un par de lóbulos ópticos (lo) por medio de un surco profundo, son alargados y presentan un surco longitudinal cerca de la zona media. El tegmentum forma el piso del mesencéfalo. En posición ventral a éste y posterior a los sacos vasculares se localizan un par de protuberancias (pr), con forma semi-circular (figura 18).

En la figura 16, se observa que el **cerebelo** se localiza posterior al telencéfalo y se expande rostralmente sobre el tectum del mesencéfalo, llegando a invadir parte del núcleo central del telencéfalo, posteriormente va sobre el núcleo octavolateral dorsal (nod), a veces cubriéndolo casi por completo, dependiendo de la talla del organismo. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 48.04% a 66.4% y 31.36% a 39.18% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 49.61% a 65.2% y 24% a 38.87%, respectivamente.



Figura 17. Cerebro de *U. aspidura* en vista ventral. Hipófisis (h), lóbulo del infundíbulo (li), protuberancia (pr) y sacos vasculares (sv). Escala 1 cm.



Figura 18. Cerebro de *U. aspidura* en vista dorsal sin cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

El cerebelo en los organismos de la raya redonda panámica tiende a la asimetría. Está compuesto por tres lóbulos: anterior (a), medio (m) y posterior (p). El lóbulo anterior presenta de dos a tres surcos longitudinales muy bien marcados en su porción media y laterales y un surco transversal bien marcado hacia posterior. El lóbulo medio, presenta un surco transversal y uno longitudinal, dividiendo en cuatro porciones a este lóbulo, en ocasiones los surcos presentan forma de "S". El posterior no presenta surcos (figura 16).

La posición del lóbulo anterior y medio varió en los organismos. El lóbulo posterior se encuentra sobre la región media. Las variaciones en la distribución de los lóbulos anterior y medio del cerebelo en esta especie son las siguientes: en el 73.33% de los organismos el lóbulo anterior y medio se distribuyen hacia la izquierda y derecha, respectivamente (figura 19A); en el 16.67%, se dirigen hacia la derecha e izquierda (figura 19B); y en el 10% restante, ambos están hacia la derecha (figura 19C).



Figura 19. Variaciones en la distribución de los lóbulos del cerebelo de *U. aspidura*. Lóbulo anterior (a), medio (m) y posterior (p). Escala 1 cm.

A ambos lados del cerebelo en la región caudal se encuentran las aurículas cerebelares (au), que consisten en "hojas" o pliegues de tejido superiores e inferiores separados de los lóbulos por un surco preauricular (figura 18).

En la figura 16 y 17, se observa a la **médula oblongada**, localizada en la región más caudal del encéfalo, posterior al mesencéfalo y anterior a la médula espinal; el límite lo marca el par craneal X. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 30.03% a 49.94% y 18.16% a 30.33% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 30.15% a 59.09% y 19.36% a 33.08%, respectivamente.

La médula oblongada, es una estructura simétrica, delgada, alargada y recta, en su región media presenta un surco ligeramente marcado. La fosa romboidea está rodeada por el núcleo octavolateral dorsal (nod) y medial (nom), que son estructuras alargadas y corresponden a la continuación de las aurículas cerebelares. En la médula se origina el par craneal V (trigémino), el cual surge de la región anterior en posición lateral; el VII (el facial), se origina lateralmente en la región media; el par VIII (el auditivo), originado lateralmente, se inserta en las cápsulas óticas y comparte ramificación con el par facial; el IX (el glosofaríngeo), se origina en la zona posterior-lateral; y el par craneal X (el vago), el cual se localiza en la región posterior de la médula oblongada, donde se encuentra el foramen magnum y comienza la médula espinal (figura 16).

Clasificación (WoRMS, 2019) Reino: Animalia Filo: Chordata Clase: Elasmobranchii Infraclase: Batoidea Orden: Myliobatiformes Familia: Urotrygonidae Género: Urotrygon Especie: Urotrygon rogersi Figura 20. Urotrygon rogersi. Nombre común: raya redonda de púas. Localidad: Bahía de Kino,

En la raya redonda de púas (figura 20), la longitud del disco (LD) promedio fue de 17.04 cm \pm 1.12 cm, con un intervalo de 14.7 cm a 19.5 cm y el promedio del ancho del disco (AD) fue de 19.28 cm \pm 2.02 cm, con un intervalo de 15 cm a 22.5 cm (tabla 4).

Sonora.

Tabla 4. Estadística descriptiva de las medidas externas de *U. rogersi*. Longitud del disco (LD) y ancho del disco (AD). (N=19). Las medidas están en cm.

U. rogersi	Media	D.E.	Mínimo	Máximo
LD	17.04	1.12	14.70	19.50
AD	19.28	2.02	15.00	22.50

Descripción del cerebro

El cerebro de *U. rogersi* es de tamaño grande y está desarrollado, la longitud promedio del cerebro de las hembras fue de 3.15 cm y 3.04 cm en machos. En la figura 21, se observa que el **telencéfalo** al igual que las especies anteriores, es la estructura más anterior del cerebro y está conformado por tres secciones: un par de bulbos olfatorios, un par de palios laterales y el núcleo central del telencéfalo. En hembras, el intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima del telencéfalo con respecto a la longitud del cerebro fue de 36.67% a 45.95% y 44.22% a 54.96%, respectivamente; para los machos, fue de 41.7% a 45.43% y 51.44% a 53.38%, respectivamente.

Los bulbos olfatorios (bo) de la raya redonda moteada son alargados y presentan una división media (mbo) y una lateral (lbo), el par craneal I (olfatorio) se encuentra en estos. El intervalo de la proporción de la anchura máxima de los bulbos con respecto a la longitud del cerebro en hembras fue de 35.45% a 45.75% en el izquierdo y 35.54% a 45.01% en el derecho; en machos fue de 40.26% a 46.93% y 41.2% a 46.14%, respectivamente. Los bulbos están conectados cada uno a los palios laterales (pl) por medio de los pedúnculos olfatorios (po) (figura 21).

El núcleo central del telencéfalo está dividido en dos regiones: una anterior (a') y una posterior (c), por medio de un surco transversal bien marcado en forma de "W". La región anterior ocupa gran parte del núcleo central, el intervalo de la proporción de la longitud de esta región con respecto a la longitud del telencéfalo fue de 71.48% a 82.78% en hembras y 77.49% a 86.45% en machos. La región posterior abarca muy poco del núcleo central, el intervalo de la proporción de la proporción de la longitud de la región con respecto a la longitud del telencéfalo en hembras fue de 17.22% a 28.52% y en machos fue de 13.63% a 22.51%.

En el borde anterior del telencéfalo se presentan dos comisuras laterales, que forman una concavidad y un surco poco evidente que da forma al palio lateral y que se ubica en el costado anterior de cada lado del telencéfalo. Próximo a la zona central de la región anterior se observa una foseta (f) (figura 11). El intervalo de la proporción de la distancia desde la parte anterior del telencéfalo al inicio de la foseta con respecto a la longitud del telencéfalo fue de 24.91% a 42.45% en hembras y de 31.93% a 41.85% en machos. La zona en la que las dos regiones del núcleo central convergen presenta una ligera elevación de la zona media dirigida posterior y lateralmente, sin llegar hasta la periferia de éste y desciende en el surco transversal en forma de "W" que separa ambas regiones. El borde posterior del núcleo está dividido en dos partes, por medio de un surco que está alineado con el que divide al mesencéfalo (figura 23).



Figura 21. Cerebro de *U. rogersi* en vista dorsal con cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

En la figura 22 se aprecia al **diencéfalo** en posición caudal al telencéfalo y ventral al mesencéfalo, delimitado en su región anterior por el nervio óptico (par craneal II) y en posterior por la médula oblongada. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima del diencéfalo con respecto a la longitud del cerebro en hembras fue de 16.23% a 24.96% y 17.29% a 29.1%, respectivamente; para los machos fue de 21.19% a 24.3% y 26.55% a 30.08%, respectivamente.

El diencéfalo, está formado por los lóbulos del infundíbulo (li), son redondos y están separados; en la parte media caudal de éstos, se observa la hipófisis (h) cpn tres lóbulos y los sacos vasculares (sv) a los costados de ésta última (figura 22).

El par craneal II, es grueso y largo, se proyecta desde el centro hacia las zonas laterales en forma recta y luego se inclinan rostro-lateralmente, atraviesan el foramen craneal y se insertan en los lóbulos oculares.

En la figura 23, se observa el **mesencéfalo** que está en posición caudal al telencéfalo, ventral al cerebelo y dorsal al diencéfalo. La proporción promedio de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 19.02% a 24.52% y 26.83% a 31.06% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 19.98% a 23.6% y 27.29% a 31.8%, respectivamente.

El mesencéfalo, está conformado por el tegmentum y el tectum; esté último que forma el techo del mesencéfalo, es grande y se diferencia en un par de lóbulos ópticos (lo) por medio de un surco profundo, son alargados y presentan un surco longitudinal cerca de la zona media. El tegmentum forma el piso del mesencéfalo. En posición ventral a éste y posterior a los sacos vasculares se localizan un par de protuberancias (pr), con forma semi-circular (figura 23).

En la figura 21, se observa que el **cerebelo** se localiza posterior al telencéfalo y se expande rostralmente sobre el tectum del mesencéfalo, llegando a invadir parte del núcleo central del telencéfalo, posteriormente va sobre el núcleo octavolateral dorsal (nol), a veces cubriéndolo casi por completo, dependiendo de la talla del organismo. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 56.49% a 64.73% y 28.34% a 34.51% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 54.72% a 64.46% y 26.83% a 33.15%, respectivamente.



Figura 22. Cerebro de *U. rogersi* en vista ventral. Hipófisis (h), lóbulo del infundíbulo (li), protuberancia (pr) y sacos vasculares (sv). Escala 1 cm.



Figura 23. Cerebro de *U. rogersi* en vista dorsal sin cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo
(a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

El cerebelo en los organismos de la raya redonda de púas tiende a la asimetría. Está compuesto por tres lóbulos: anterior (a), medio (m) y posterior (p). El lóbulo anterior presenta tres surcos longitudinales muy bien marcados en su porción media y laterales y varios surcos transversales bien marcados. El lóbulo medio, presenta un surco transversal y uno longitudinal, dividiendo en cuatro porciones a este lóbulo, en ocasiones los surcos presentan forma de "S". El posterior no presenta surcos (figura 21).

La posición del lóbulo anterior y medio varió en los organismos. El lóbulo posterior se encuentra sobre la región media. Las variaciones en la distribución de los lóbulos anterior y medio del cerebelo en esta especie son las siguientes: en el 63.16% de los organismos el lóbulo anterior y medio se distribuyen hacia la derecha (figura 24A) y en el 36.84% restante, están hacia la izquierda y derecha (figura 24B).



Figura 24. Variaciones en la distribución de los lóbulos del cerebelo de *U. rogersi*. Lóbulo anterior (a), medio (m) y posterior (p). Escala 1 cm.

A ambos lados del cerebelo en la región caudal se encuentran las aurículas cerebelares (au), que consisten en "hojas" o pliegues de tejido superiores e inferiores separados de los lóbulos por un surco preauricular (figura 23).

En la figura 21 y 22, se observa que la **médula oblongada** se localiza en la región más caudal del encéfalo, posterior al mesencéfalo y anterior a la médula espinal, el límite lo marca el par craneal X. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 28.09% a 47.67% y 15.75% a 25.18% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 35.3% a 41.33% y 23.11% a 26.12%.

La médula oblongada, es una estructura simétrica, delgada, alargada y recta, en su región media presenta un surco ligeramente marcado. La fosa romboidea está rodeada por el núcleo octavolateral dorsal (nod) y medial (nom), que son estructuras alargadas y son continuación de las aurículas cerebelares. En la médula se origina el par craneal V (trigémino), el cual surge de la región anterior en posición lateral; el VII (el facial), se origina lateralmente en la región media; el par VIII (el auditivo), originado lateralmente, se inserta en las cápsulas óticas y comparte ramificación con el par facial; el IX (el glosofaríngeo), se origina en la zona posterior-lateral; y el par craneal X (el vago), el cual se localiza en la región posterior de la médula oblongada, donde se encuentra el foramen magnum y comienza la médula espinal (figura 21).

Clasificación (WoRMS, 2019) Reino: Animalia Filo: Chordata Clase: Elasmobranchii Infraclase: Batoidea Orden: Myliobatiformes Familia: Urotrygonidae Género: Urotrygon Especie: Urotrygon nana



Figura 25. *Urotrygon nana*. Nombre común: raya redonda enana. Localidad: Boca del Cielo, Chiapas

En la raya redonda enana (figura 25), la longitud del disco (LD) promedio fue de 9.14 cm \pm 0.85 cm, con un intervalo de 7.56 cm a 11.06 cm y el promedio del ancho del disco (AD) fue de 9.98 cm \pm 1.22 cm, con un intervalo de 8.17 cm a 13.4 cm. (tabla 5).

Tabla 5. Estadística descriptiva de las medidas externas de *U. nana*. Longitud del disco (LD) y ancho del disco (AD). (N=30). Las medidas están en cm.

U. nana	Media	D.E.	Mínimo	Máximo
LD	9.14	0.85	7.56	11.06
AD	9.98	1.22	8.17	13.40

Descripción del cerebro

El cerebro de *U. nana* es de tamaño pequeño y está poco desarrollado, la longitud promedio del cerebro de las hembras fue de 1.6 cm y 1. cm en machos. En la figura 26, se observa que el **telencéfalo** al igual que las especies anteriores, es la estructura más anterior del cerebro y está conformado por tres secciones: un par de bulbos olfatorios, un par de palios laterales y el núcleo central del telencéfalo. En las hembras, el intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima del telencéfalo con respecto a la longitud del cerebro fue de 30.96% a 44.61% y 39.87% a 56.79%, respectivamente; para los machos fue de 36.79% a 49.39% y de 47.48% a 65.08%.

Los bulbos olfatorios (bo) de la raya redonda enana son de forma alargada y presentan una división media (mbo) y una lateral (lbo), el par craneal I (olfatorio) se encuentra en estos. El intervalo de la proporción de la anchura máxima de los bulbos con respecto a la longitud del cerebro en hembras fue de 35.47% a 46.23% en el izquierdo y 34.43% a 45.94% en el derecho; en machos fue de 37.79% a 53.91% y de 38.24% a 53.12%, respectivamente. Los bulbos están conectados cada uno a los palios laterales (pl) por medio de los pedúnculos olfatorios (po) (figura 26).

El núcleo central del telencéfalo está dividido en dos regiones: una anterior (a') y una posterior (c), por medio de un surco transversal poco profundo en forma de "U". La región anterior ocupa gran parte del núcleo central, el intervalo de la proporción de la longitud de esta región con respecto a la longitud del telencéfalo fue de 79.58% a 94.82% en hembras y 87.18% a 97.26% en machos. La región posterior abarca muy poco del núcleo central, el intervalo de la proporción de la proporción de la longitud de la longitud de la longitud de la región con respecto a la longitud del telencéfalo en hembras fue de 5.18% a 20.61% y en machos fue de 2.74% a 12.82%.

En el borde anterior del telencéfalo se presentan dos comisuras laterales, que forman una concavidad y un surco poco evidente que da forma al palio lateral ubicado en el costado anterior de cada lado del telencéfalo. Próximo a la zona central de la región anterior se observa una foseta (f) (figura 26). El intervalo de la proporción de la distancia desde la parte anterior del telencéfalo al inicio de la foseta con respecto a la longitud del telencéfalo fue de 26.48% a 57.55% en hembras y a 33.53% a 54.64% en machos. La zona en la que las dos regiones del núcleo central convergen presenta una ligera elevación de la zona media dirigida posterior y lateralmente, sin llegar hasta la periferia de éste y desciende en un surco transversal sencillo que separa ambas regiones. El borde posterior del núcleo es redondo (figura 28).



Figura 26. Cerebro de *U. nana* en vista dorsal con cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo
(a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

En la figura 27 se aprecia al **diencéfalo** en posición caudal al telencéfalo y ventral al mesencéfalo, delimitado en su región anterior por el nervio óptico (par craneal II) y en la posterior por la médula oblongada. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima del diencéfalo con respecto a la longitud del cerebro en hembras fue de 19.96% a 35.06% y 23.74% a 48.35%, respectivamente; para los machos fue de 17.48% a 28.86% y 27.96% a 40.84%.

El diencéfalo, está formado por los lóbulos del infundíbulo (li), que son redondos y están separados; en su parte media caudal, se observa la hipófisis (h) con dos lóbulos y los sacos vasculares (sv) a los costados de ésta última (figura 27).

El par craneal II, es grueso y largo, se proyecta desde el centro hacia las zonas laterales en forma recta y luego se inclinan rostro-lateralmente, atraviesa el foramen craneal y se insertan en los lóbulos oculares.

En la figura 28, se observa el **mesencéfalo** que está en posición caudal al telencéfalo, ventral al cerebelo y dorsal al diencéfalo. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 18.07% a 31.78% y 28.39% a 50.44% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 18.41% a 29.31% y 29.33% a 47.09%.

El mesencéfalo, está conformado por el tegmentum y el tectum; esté último que forma el techo del mesencéfalo, es grande y se diferencia en un par de lóbulos ópticos (lo), que son alargados y están separados por un surco profundo. El tegmentum forma el piso del mesencéfalo. En posición ventral a este último y posterior a los sacos vasculares, se localizan un par de protuberancias (pr), con forma semi-circular (figura 28).

En la figura 26, el **cerebelo** se localiza posterior al telencéfalo y se expande rostralmente sobre el tectum del mesencéfalo, llegando a invadir en ocasiones el núcleo central del telencéfalo, posteriormente va sobre el núcleo octavolateral dorsal (nod); a veces cubriéndolo casi por completo, dependiendo de la talla del organismo. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 38.17% a 51.84% y de 22.89% a 39.66% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 37.42% a 53.51% y de 30.49% a 38.6%, respectivamente.



Figura 27. Cerebro de *U. nana* en vista ventral. Hipófisis (h), lóbulo del infundíbulo (li), protuberancia (pr) y sacos vasculares (sv). Escala 1 cm.



Figura 28. Cerebro de *U. nana* en vista dorsal sin cerebelo. Lóbulo anterior del cerebelo (a), región anterior del núcleo central del telencéfalo (a'), aurículas cerebelares (au), bulbos olfatorios (bo), región posterior del núcleo central del telencéfalo (c), foseta (f), fosa romboidea (fr), división lateral del bulbo olfatorio (lbo), lóbulo óptico (lo), lóbulo medio del cerebelo (m), división media del bulbo olfatorio (mbo), núcleo octavolateral dorsal (nod), núcleo octavolateral medial (nom), lóbulo posterior del cerebelo (p), palio lateral (pl) y pedúnculos olfatorios (po). Escala 1 cm.

El cerebelo en los organismos de la raya redonda enana tiende a la simetría. Está compuesto por tres lóbulos: anterior (a), medio (m) y posterior (p). El lóbulo anterior presenta un surco longitudinal muy bien marcado en la zona media del lóbulo. El medio, presenta un surco transversal y uno longitudinal, dividiendo en cuatro porciones a este lóbulo. El posterior no presenta surcos (figura 26).

La posición del lóbulo anterior varió entre los organismos de la raya redonda enana. Los lóbulos medio y posterior se encuentran sobre la región media. Las variaciones en la distribución del lóbulo anterior (a) del cerebelo son las siguientes: en el 50% de los organismos el lóbulo se distribuye hacia la izquierda (figura 29A); en el 40%, hacia la parte media (figura 29B); y en el 10% restante, se ubica a la derecha (figura 29C).



Figura 29. Variaciones en la distribución de los lóbulos del cerebelo de *U. nana*. Lóbulo anterior (a), medio (m) y posterior (p). Escala 1 cm.

A ambos lados del cerebelo en la región caudal se encuentran las aurículas cerebelares (au), que consisten en "hojas" o pliegues de tejidos superiores e inferiores, que están separadas de los lóbulos por un surco preauricular (figura 8).

En las figuras 6 y 7, se observa que la **médula oblongada** se localiza en la región más caudal del encéfalo, posterior al mesencéfalo y anterior a la médula espinal, el límite lo marca el par craneal X. El intervalo de la proporción de la longitud y anchura máxima con respecto a la longitud del cerebro fue de 34.46% a 54.3% y de 23.11% a 44.5% en hembras, respectivamente; y en machos fue de 28.86% a 59.62% y de 24.57% a 40.61%, respectivamente.

La médula oblongada es una estructura simétrica, delgada, alargada y recta, en su región media presenta un surco ligeramente marcado. La fosa romboidea (fr) está rodeada por el núcleo octavolateral dorsal (nod) y medial (nom), que son estructuras alargadas y son continuación de las aurículas cerebelares. En la médula oblongada se origina el par craneal V (trigémino), el cual surge de la región anterior en posición lateral; el VII (el facial), se origina lateralmente en la región media; el par VIII (el auditivo), originado lateralmente, se inserta en las cápsulas óticas y comparte ramificación con el par facial; el IX (el glosofaríngeo), se origina en la zona posterior-lateral; y el par craneal X (el vago), el cual se localiza en la región posterior de la médula oblongada, donde se encuentra el foramen magnum y comienza la médula espinal (figura 26).

Normalización de Thorpe (1975)

Las tablas con los datos obtenidos por regresión lineal de cada una de las 17 medidas morfométricas vs. la longitud del disco de cada una de las especies se pueden apreciar en el anexo II, en donde se aprecia la pendiente (b), el coeficiente de determinación (r²) y la pendiente normalizada del carácter (a*). Cabe mencionar que estos datos no se ocuparon por que el objetivo del presente trabajo es otro, sin embargo, se presentan en anexos porque son parte de la normalización de datos.

Análisis discriminante

El análisis discriminante mostró una correcta agrupación de las especies (Lambda de Wilks = 0.004865, p = 4.232E-59). En la matriz de confusión (tabla 6) se aprecia que solo un organismo de *U. aspidura* se clasificó como *U. rogersi* y uno de *U. rogersi* como *U. chilensis*, por lo que el 98.18% de los organismos están bien clasificados.

	U. nana	U. munda	U. aspidura	U. chilensis	U. rogersi	Total
U. nana	22	0	0	0	0	22
U. munda	0	5	0	0	0	5
U. aspidura	0	0	27	0	1	28
U. chilensis	0	0	0	25	0	25
U. rogersi	0	0	0	1	18	19
Total	22	5	27	26	19	99
	100%	100%	100%	96.15%	94.74%	98.18%

Tabla 6. Matriz de confusión de las cinco especies; en rojo se indican las clasificaciones erróneas.

Análisis multivariante de la varianza (MANOVA)

En la tabla 7 se aprecia que hay diferencias significativas morfométricamente entre las especies, excepto entre *U. nana* y *U. munda*, con un valor de probabilidad de 0.23. Cabe mencionar que se analizaron pocos ejemplares de *U. munda* (n = 5) y que los organismos disectados eran similares en tamaño con *U. nana*.

Tabla 7. Valores de p	o de Hotelling.
-----------------------	-----------------

0	U. nana	U. munda	U. aspidura	U. chilensis	U. rogersi
U. nana	0				
U. munda	0.232345	0			
U. aspidura	4.14531E-18	0.000144551	0		
U. chilensis	2.29027E-15	0.00193846	9.57538E-11	0	
U. rogersi	3.97522E-14	0.0225493	1.20089E-07	0.000262924	0

SIMPER y Análisis de similitud

La tabla 8, muestra los promedios de las medidas morfométricas que presentan mayor contribución en la clasificación de las especies. Las de mayor importancia son la longitud del cerebro (LC), la longitud del cerebelo (LCB), la longitud de la región anterior del núcleo central del telencéfalo (LANC), la longitud y anchura del telencéfalo (LT y AT), la longitud de la médula oblongada (LMO), el ancho del bulbo olfatorio izquierdo y derecho (ABOI y ABOD), la longitud del inicio del telencéfalo a la foseta (LF) (únicamente para *U. aspidura, U. chilensis* y *U. rogersi*), la longitud de los lóbulos del infundíbulo (LLI) (únicamente para *U. aspidura, U. chilensis* y *U. rogersi*) y el ancho del cerebelo (ACB).

Tabla 8. Medias de las medidas morfométricas con mayor contribución en la clasificación de las especies.

	U. nana	U. munda	U. aspidura	U. chilensis	U. rogersi
LC	1.67	1.83	2.72	2.97	3.11
LCB	0.75	0.99	1.58	1.69	1.84
LANC	0.61	0.68	0.91	0.88	1
LT	0.67	0.75	1.15	1.16	1.29
AT	0.87	0.97	1.37	1.43	1.55
LMO	0.7	0.93	1.09	1.26	1.26
ABOI	0.72	0.92	1.03	1.23	1.26
ABOD	0.7	0.94	1.05	1.24	1.25
LF			0.42	0.37	0.45
LLI			0.53	0.38	0.46
ACB	0.56	0.64	0.85	1.01	0.97

La figura 30 muestra dos grupos, el primer grupo conformado por *U. nana* y *U. munda*, con un ~90% de similitud; éstas comparten varias características morfológicas, como ojos pequeños, grado de desarrollo de los bulbos olfatorios, dos lóbulos en la hipófisis, la poca asimetría del cerebelo, la variación en la distribución de un lóbulo del cerebelo y el tamaño de las protuberancias del mesencéfalo. El segundo grupo compuesto por *U. chilensis, U. rogersi* y *U. aspidura* con un ~94% de similitud; estas especies comparten características, como surcos más pronunciados en las diferentes estructuras, tres lóbulos en la hipófisis, grado de asimetría y la variación en la distribución de dos lóbulos del cerebelo, así como el tamaño de las protuberancias del mesencéfalo. Dentro del segundo grupo se delinean dos subgrupos; el primer subgrupo integrado únicamente por *U. chilensis,* y el segundo por *U. rogersi* y *U. aspidura* con un ~97% de similitud, donde se pueden observar grados de desarrollo de ciertas estructuras o surcos pronunciados similares, formas de estructuras parecidas como la parte posterior del núcleo central del telencéfalo o el surco que divide las regiones del núcleo.



Figura 30. Dendrograma elaborado con las medias de las medidas morfométricas normalizadas de las cinco especies.
Discusión

En el cerebro de las cinco especies de urotrigónidos se presentaron variaciones intraespecíficas e interespecíficas. Las variaciones intraespecíficas están dadas principalmente por la foliación y distribución de los lóbulos en el cerebelo y en los surcos presentes en el telencéfalo. Las variaciones morfológicas interespecíficas se observaron en la forma y grado de desarrollo del telencéfalo, cerebelo y mesencéfalo y por los surcos que presentan los mismos. Las variaciones interespecíficas morfométricas se encuentran en las medidas del cerebelo (LCB y ACB), del telencéfalo (LANC, LT, AT, ABOI, ABOD) y de la médula oblongada (LMO) (tabla 8).

En *U. munda* y *U. nana*, el grado de desarrollo de los bulbos olfatorios es mayor que en las demás especies; además, en estas dos especies sus ojos son más pequeños en comparación con *U. aspidura*, *U. chilensis* y *U. rogersi* (figura 5, 10, 15, 20 y 25). Esto sugiere que el olfato puede ser relativamente más importante que la vista en *U. munda* y *U. nana*, relacionado con el hábitat, la dieta y la estrategia de alimentación (Lisney *et al.*, 2007).

Dependiendo de la talla de los organismos en *U. nana* y *U. munda*, la foseta ubicada en el telencéfalo apenas puede notarse o está ausente; mientras que para las demás especies siempre se puede apreciar. Es relevante mencionar que está estructura solo ha sido descrita para *Myliobatis californica* y *M. longirostris* (Montes et al., 2020), pero se desconoce la función precisa de esta y las consecuencias de su ausencia/presencia.

Se observó que la región posterior del núcleo central del telencéfalo es mayor en *U. aspidura*, *U. rogersi* y *U. chilensis*. Esta es una característica derivada, ya que de acuerdo con lo que se ha observado en batoideos más especializados como: *Heliotrygon rosai*, *Mobula japanica*, *M. thurstoni* y *M. birostris* (Ari, 2011; Fontenelle y Carvalho, 2015), la región posterior comienza a abarcar mayor longitud o en algunos casos, es mayor que la anterior (Johnston, 1911; Ebbesson, 1980; Hofmann y Northcutt, 2012). En contraste, en las especies más basales como *Diplobatis ommata*, no se observa la división del núcleo central del telencéfalo (Montes *et al.*, 2014).

La parte posterior del telencéfalo en *U. nana* tiene forma de "U" (figura 28), mientras que en *U. munda* y *U. aspidura* dicha estructura se divide formando una "W" larga (figuras 8 y 18); en *U. chilensis* y *U. rogersi* se presenta una división bien definida con forma de "W" (figuras 13 y 23). A pesar de que no hay descripciones de la forma de esta estructura, se pudo apreciar que la parte posterior del telencéfalo tiene forma de "U", en especies como *D. ommata* (Montes, 2014, figura 1); o bien que se divide y adopta una forma de "W", como en *M. thurstoni* (Ari, 2011, figura 5A), *Gymnura australis* (Lisney *et al.*, 2008, figura 1E), *H. sabinus* (Puzdroski y Leonard, 1992, figura 1)

y *U. jamaisensis* (Walker y Sherman, 2001, figura 1). Por lo que en especies más especializadas la forma es en "W" y en especies basales en "U".

La forma de los lóbulos del infundíbulo en *U. nana* y *U. munda* es redonda y están más separados de la región media, como *Paratrygon* y *Heliotrygon* (Fontenelle y Carvalho, 2015) y *M. califórnica* (Montes *et al.*, 2020); mientras que en *U. aspidura*, *U. rogersi* y *U. chilensis* son ovalados y están más cerca de la zona media, como *Potamotrygon* y *Plesiotrygon* (Fontenelle y Carvalho, 2015) y *M. longirostris* (Montes et al., 2020).

En las cinco especies, la parte posterior de la hipófisis es más ancha y la anterior estrecha, aspecto que coincide con lo reportado para los géneros *Potamotrygon* y *Plesiotrygon* (Fontenelle y Carvalho, 2015). Además, la hipófisis presentó variaciones en el número de lóbulos, en *U. nana* y *U. munda* tienen dos lóbulos; mientras que en *U. aspidura*, *U. chilensis* y *U. rogersi* presentaron tres lóbulos. En Myliobatiformes más especializados también se observa una hipófisis trilobulada (Montes *et al.*, 2020), por lo que se podría inferir a que esta es una característica derivada.

En el mesencéfalo, los lóbulos ópticos presentaron un surco cerca de la zona media de cada uno en todas las especies, excepto en *U. nana* (figuras 8, 13, 18, 23 y 28). Debido a que no se han reportado disecciones sin el cerebelo, se desconoce si otras especies los presentan.

Las protuberancias ventrales del mesencéfalo son estructuras que no han sido reportadas ni descritas en otros trabajos, con excepción de un esquema de *U. jamaisensis*, donde se observa la presencia de éstas, pero no está descrita (Walker y Sherman, 2001). Se desconoce si otras especies las presentan. En *U. aspidura*, *U. chilensis* y *U. rogersi* (figuras 12, 17 y 22) dichas protuberancias tienen menor tamaño, en comparación con *U. nana* y *U. munda* (figuras 7 y 27).

En elasmobranquios, los cerebelos con altos niveles de foliación y asimetría se asocian con hábitos u organismos nadadores rápidos y/o ágiles, que frecuentemente nadan en la columna de agua, como los Myliobatiformes más especializados; los cerebelos lisos e indiferenciados se asocian a especies bentónicas, como Rajiformes y Torpediniformes (Lisney *et al.*, 2008). En el caso de los urotrigónidos, que están asociados a hábitats con fondos suaves de entre 1 a 100 metros dependiendo la especie y que su locomoción no es tan compleja (Last *et al.*, 2016; Froese y Pauly, 2019), tienden a tener cerebelos con poca foliación y asimetría, como en *U. aspidura*, *U. chilensis* y *U. rogersi* que presentaron asimetría en el lóbulo anterior del cerebelo al igual que en *U. jamaicensis* (Walker y Sherman, 2001) y *Potamotrygon* y *Plesiotrygon* (Fontenelle y Carvalho, 2015); mientras que en *U. nana* y *U. munda* tienden a la simetría.

La variación que se presentó en la distribución de los lóbulos que conforman el cerebelo en las cinco especies de urotrigónidos, fue independiente de la talla y del sexo de los organismos, tal como se ha reportado en *H. sabinus* (Puzdrowski y Leonard, 1992) y en algunas especies de *Potamotrygon* (Fontenelle y Carvalho, 2015). Existe la posibilidad de que está variación se relacione con la morfología del cráneo (Puzdrowski y Leonard, 1992); lo que podría deberse a que, en la mayoría de los organismos, la bóveda craneal tiene más espacio en el lado izquierdo, lo que favorece la distribución del cerebelo en este lado.

Ito (1999) mencionó que las aurículas son grandes en *Megachasma pelagios* y esto refleja un comportamiento de alimentación relativamente inactivo; mientras que Ari (2011) describe que estas estructuras están moderadamente desarrolladas en mobúlidos; mientras que en elasmobranquios de aguas profundas que tienen una alta sensibilidad en la línea lateral, se encuentran bien desarrolladas. En urotrigónidos, son grandes y no presentan circunvoluciones, lo que podría deberse a un comportamiento de caza relativamente inactivo, ya que su dieta se basa en crustáceos, moluscos, anélidos y peces pequeños (Días, 2015; Last *et* al., 2016; Froese y Pauly, 2019).

Smeets (1998) sugiere que los elasmobranquios bentónicos o de aguas profundas presentan médulas alargadas y bien desarrolladas. Los urotrigónidos habitan en fondos suaves y someros por lo que en las cinco especies se observó una médula oblongada alargada que ocupa un gran porcentaje de la longitud total del cerebro (Anexo I).

Los trabajos que abordan la filogenia en batoideos basada en caracteres morfológicos no consideran la anatomía del cerebro, y con base en lo observado en estudios anteriores y el presente trabajo, se considera importante incluirlo en futuros estudios filogenéticos.

El cladograma basado en la morfología externa e interna del esqueleto de nueve especies del género *Urotrygon* (Montes, 2001) (Anexo III, figura 31) es congruente con el dendrograma basado en medidas morfométricas del cerebro (figura 30), ya que en ambos se identifican dos grupos con las mismas especies; sin embargo, hubo diferencias entre *U. chilensis, U. rogersi* y *U. aspidura*, ya que en el dendrograma *U. rogersi* y *U. aspidura* son más parecidas; en tanto que en el cladograma *U. chilensis* y *U. rogersi* están más cercanamente relacionadas. Esto podría deberse a que en el cladograma se utilizaron caracteres cualitativos de la anatomía externa e interna del esqueleto y el dendrograma con características cuantitativas del cerebro; además, se utilizaron diferentes algoritmos para la realización de ambos, uno por medio del índice de similitud de Bray-Curtis y el otro basándose en el principio de máxima parsimonia con el programa Hennig86.

Los cerebros de las especies del género *Urotrygon*, son de tamaño mediano en comparación con los de los batoideos basales y Myliobatiformes más especializados, ya que las especies basales tienen cerebros pequeños con telencéfalos de pequeñas proporciones y médulas grandes (Lisney *et al.*, 2008), como es el caso de *D. ommata, Torpedo marmorata y Raja clavata* (Myagkov, 1986; Montes *et al.*, 2014). Los Myliobatiformes más especializados, tienden a tener cerebros grandes con telencéfalos de mayores proporciones; tal es el caso de *U. jamaisensis, Urolophus giganteus, H. americanus y M. japanica* (Myagkov, 1986; Walker y Sherman, 2001; Ari, 2011). En las cinco especies de urotrigónidos bajo estudio, se observó que la estructura más grande es el cerebelo, seguido de la médula oblongada y el telencéfalo; mientras que las estructuras proporcionalmente más pequeñas son el mesencéfalo y el diencéfalo (Anexo I).

Con base en lo anterior podemos afirmar que las especies del género *Urotrygon* presentan características más especializadas que *D. ommata* (Montes *et al.*, 2014), *T. marmorata* y *R. clavata* (Myagkov, 1986), como son la división del núcleo central, la poca asimetría y foliación del cerebelo, y el grado de desarrollo que se observa en el telencéfalo, en el cerebelo y el mesencéfalo. No obstante, presentan características plesiomórficas en comparación con *H. sabinus* (Puzdrowski y Leonard, 1992), *H. americanus* (Myagkov, 1986), *H. rosai* (Fontenelle y Carvalho, 2015), *M. japanica, M. thurstoni* y *M. birostris* (Ari, 2011), debido al tamaño de la región posterior del núcleo central del telencéfalo y por el grado de foliación y asimetría en el cerebelo y del telencéfalo. Por lo que se puede asumir que la anatomía del cerebro de las especies del género *Urotrygon* es la transición de las especies basales a las más especializadas.

Conclusiones

La morfología del cerebro de las cinco especies del género *Urotrygon* presentó variaciones inter e intraespecíficas, principalmente en el núcleo central del telencéfalo y en los surcos y distribución de los lóbulos del cerebelo.

Las medidas de las estructuras del cerebro entre *U. nana* y *U. munda* no presentaron diferencias significativas, quizá debido a la poca cantidad de ejemplares de *U. munda*; se recomienda que para trabajos futuros incrementar el tamaño de muestra de esta especie.

En el dendrograma, se encontró que las especies se pueden agrupar en dos grupos, el primero integrado por *U. munda* y *U. nana*, y el segundo por *U. chilensis*, *U. rogersi* y *U. aspidura*; coincidiendo con agrupaciones basadas en caracteres de morfología externa y esqueléticos de las especies.

Basado en la morfología y las medidas morfométricas del cerebro, *U. nana* y *U. munda* presentaron una morfología plesiomórfica y las características más derivadas están presentes en *U. aspidura*, *U. chilensis* y *U. rogersi*, siendo esta última la que presenta características más especializadas.

Bibliografía

- Ari, C. 2008. *Correlation between the cerebralization, astroglial architecture and bloodbrain barrier composition in Chondrichthyes.* Tesis de Doctorado, Neurobiology School of Doctoral Studies, Semmelweis University.
- Ari, C. 2011. Encephalization and brain organization of mobulid rays (Myliobatiformes, Elasmobranchii) with ecological perspectives. *The Open Anatomy Journal*, 3(1): 1-13.
- Bigelow, H.B. y Schroeder, W.C. 1953. Sawfishes, Guitarfishes, Skates and Rays. In: Tee-Van, J., Breder, C.M., Parr, A.E., Schroeder, W.C. & Schultz, L.P. (Eds.) *Fishes of the Western North Atlantic. Part 2.* Memoirs of the Sears Memorial Foundation for Marine Research, Yale University, New Haven. 514 p.
- Casas, S. A. L.; Intelizano, W.; Castro, S. M. F. y Mariana, B. A. N. 2005. Nerves of the mandibular musculature of the sand tiger shark *Carcharias taurus* (Rafinesque, 1810) (Chondrichthyes: Odontaspididae). *International Journal of Morphology*, 23(4): 387-392.
- Castro-Aguirre, J. L. y Pérez H. E. 1996. Listados faunísticos de México. VII. Catálogo sistemático de las rayas y especies afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes: Batoideiomorpha). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 75 p.
- Castro-Aguirre, J. L., Pérez, H. E., y Schmitter-Soto, J. J. 1999. *Ictiofauna estuarino-lagunar* y vicaria de México. Noriega–Limusa, México, D.F. 705 p.
- Compagno, L. J. 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes*, 28(1-4): 33-75.
- De-la-Cruz-Agüero, J., Galván-Magaña, F., Abitia-Cárdenas, L. A., Rodríguez-Romero, J., y Gutierrez-Sanchez, F. J. 1994. Systematic list of marine fishes from Bahía Magdalena, Baja California Sur (México). *Ciencias Marinas*, 20(1): 17-31.
- Díaz, C. P. L. 2015. Hábitos alimentarios y relación trófica de tres especies de rayas bentónicas (Batoidea: Urotrygonidae, Narcinidae) en el Golfo de Tehuantepec. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, Sisal, Yucatán.
- Dryer, L., y Graziadei, P. P. 1994. Projections of the olfactory bulb in an elasmobranch fish, *Sphyrna tiburo*: segregation of inputs in the telencephalon. *Anatomy and embryology*, 190(6): 563-572.
- Ebbesson, S. O. E. 1980. On the organization of the telencephalon in elasmobranchs. In: Ebbesson S. O. E. (ed) *Comparative neurology of the telencephalon*. Plenum, New York, pp. 1–16.

- Fontenelle, J. P., y Carvalho, M. R. 2015. Systematic implications of brain morphology in Potamotrygonidae (Chondrichthyes: Myliobatiformes). *Journal of morphology*, 277(2): 252-263.
- Froese, R. y Pauly, D. Editors. 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (08/2019).
- Grogan, E. D., Lund, R. y Greenfest-Allen, E. 2012. The origin and relationships of early chondrichthyans. In: Carrier, J. C., Musick, J. A., y Heithaus, M. R. (Eds.). *Biology of sharks and their relatives*. CRC press, pp. 3-31.
- Hofmann, M. H. 1999. Nervous system. In: Hamlett, W. C. (Ed.). *Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes.* JHU Press, pp. 273-299.
- Hofmann, M. H., y Northcutt, R. G. 2012. Forebrain organization in elasmobranchs. *Brain, behavior and evolution*, 80(2): 142-151.
- Ito, H., Yoshimoto, M., y Somiya, H. 1999. External brain form and cranial nerves of the megamouth shark, *Megachasma pelagios*. *Copeia*, 1999(1): 210-213.
- Johnston, J. B. 1911. The telencephalon of selachians. *The Journal of Comparative Neurology*, 21(1): 1-113.
- Kobelkowsky, A. 2017. Anatomía comparada del neurocráneo y el encéfalo de la raya mariposa *Gymnura micrura* (Batoidea: Gymnuridae). *International Journal of Morphology*, 35(2): 644-650.
- Last, P.R., White, W.T., Carvalho, M.R. de, Séret, B., Stehmann, M.F.W y Naylor, G.J.P. 2016. *Rays of the World*. CSIRO Publishing, Melbourne.
- Lisney, T. J. y Collin, S. P. 2006. Brain morphology in large pelagic fishes: a comparison between sharks and teleosts. *Journal of Fish Biology*, 68(2): 532-554.
- Lisney, T. J., Bennett, M. B. y Collin, S. P. 2007. Volumetric analysis of sensory brain areas indicates ontogenetic shifts in the relative importance of sensory systems in elasmobranchs. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 14(Suppl): 7-15.
- Lisney, T. J., Yopak, K. E., Montgomery, J. C. y Collin, S. P. 2008. Variation in brain organization and cerebellar foliation in chondrichthyans: batoids. *Brain, Behavior and Evolution*, 72(4): 262-282.
- Lleonart, J., Salat, J., y Torres, G. J. 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of theoretical Biology*, 205(1): 85-93.
- McEachran, J. D. y Di Sciara, G. N. 1995. Peces batoideos. En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem (Eds.). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacifico Centro-Oriental.* FAO. Roma. II, pp 745-792.

- Montes, D. H. M. 2001. Sistemática de las especies del género *Urotrygon* (Myliobatoidei, urolophidae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM.
- Montes, D. H. M., López, B. R. y González, I. M. 2014. Estudio morfológico del cerebro y pares craneales de *Diplobatis ommata* (Elasmobranchii: Narcinidae). *International Journal* of Morphology, 32(4): 1152-1155.
- Montes, D. H. M., Ayala, P. L. A., Castillo R. M. A., González, I. M. y Reynoso, R. V. H. 2020. Neuroanatomy of two species of genus *Myliobatis* (Chondrichthyes: Myliobatoidea). Int. J. of Morphol., 2 (38): 499-504.
- Moncayo-Estrada, R., Castro-Aguirre, J. L. y De La Cruz Agüero, J. 2006. Lista sistemática de la ictiofauna de Bahía de Banderas, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 77(1): 67-80.
- Myagkov, N. A. 1986. Brain structure of skates in relation to their ecology. *Neuroscience* and *Behavioral Physiology*, 16(4): 356-362.
- Nelson, J. S., Grande, T. C. y Wilson, M. V. 2016. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
- New, J. G. 2001. Comparative neurobiology of the elasmobranch cerebellum: theme and variations on a sensorimotor interface. *Environmental Biology of Fishes*, 60: 93-108.
- Northcutt, R. G. 1978. Brain organization in the cartilaginous fishes. In: Hodgson, E. S. y Mathewson, R. F. (Eds.). *Sensory biology of sharks, skates, and rays*. Office of naval research department of the navy, Arlington, Virginia, pp. 117-193.
- Northcutt, R. G. 1989. Brain variation and phylogenetic trends in elasmobranch fishes. The Journal of Experimental Zoology, 252(Suppl2): 83-100.
- Northcutt, R. G. 2002. Understanding Vertebrate Brain Evolution. *Integrative and Comparative Biology*, 42(4): 743-756.
- Núñez-Orozco, A. L., Labastida-Che, A. y Oviedo-Piamonte, J. A. 2013. Composición y abundancia de la ictiofauna en la franja sublitoral del Golfo de Tehuantepec, Oaxaca/Chiapas, México. *Ciencia Pesquera*, 21(2): 29-40.
- Puzdrowski, R. L. y Leonard, R. B. 1992. Variations in cerebellar morphology of the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*. *Neuroscience letters*, 135(2): 196-200.
- Smeets, W. J. A. J. 1998. Cartilaginous fishes. In: Nieuwenhuys, R., Hans, J., y Nicholson, C. (Eds.). *The central nervous system of vertebrates*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 551-654.

- Thorpe, R. S. 1975. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 7(1): 27-43.
- Walker, B. K. y Sherman, R. L. 2001. Gross brain morphology in the yellow stingray, *Urobatis jamaicensis. Florida Scientist*, 64(4): 246-249.
- Weigmann, S. 2016. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of Fish Biology*, 88(3): 837-1037.
- WoRMS Editorial Board. 2019. World Register of Marine Species. Available from http://www.marinespecies.org at VLIZ. Accessed 2019-09-22. doi:10.14284/170.
- Yopak, K. E. y Montgomery, J. C. 2008. Brain organization and specialization in deep-sea chondrichthyans. *Brain, Behavior and Evolution*, 71(4): 287-304.
- Yopak, K. E. y Frank, L. R. 2009. Brain size and brain organization of the whale shark, *Rhincodon typus*, using magnetic resonance imaging. *Brain, Behavior and Evolution*, 74(2): 121-142.
- Yopak, K. E., Lisney, T. J., Darlington, R. B., Collin, S. P., Montgomery, J. C. y Finlay, B. L. 2010. A conserved pattern of brain scaling from sharks to primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(29): 12946-12951.
- Yopak, K. E. 2012. Neuroecology of cartilaginous fishes: the functional implications of brain scaling. *Journal of Fish Biology*, 80(5): 1968-2023.

Anexo I

Estadística descriptiva de las proporciones de los datos morfométricos. Desviación estándar (D.E.)

Tabla 9. Proporciones de las estructuras con respecto a la LC (LT, AT, ABOI, ABOD, LCB, ACB, LM, AM, LD, AD, LMO y AMO),a la LT (LANC, LPNC y LF) y a la LD (LLI) de U. munda en hembras (A) y en machos (B).

(A)	LT	AT	LANC	LPNC	LF	ABOI	ABOD	LCB	ACB	LM	AM	LD	AD	LLI	LMO	AMO
Media	38.111	50.830	88.292	11.622	32.252	49.773	48.475	53.319	33.370	25.965	36.556	24.668	32.740	70.590	54.568	29.467
D.E.	6.174	2.675	7.565	7.709	2.192	5.394	3.328	1.209	2.475	1.973	2.252	2.518	2.187	5.868	5.269	3.242
Mínimo	33.541	47.923	83.796	2.726	29.721	43.925	44.756	52.025	30.530	23.728	33.956	21.911	30.478	66.186	48.658	26.116
Máximo	45.134	53.188	97.026	16.350	33.577	54.555	51.171	54.418	35.067	27.461	37.919	26.846	34.843	77.251	58.775	32.587

(B)	LT	AT	LANC	LPNC	LF	ABOI	ABOD	LCB	ACB	LM	AM	LD	AD	LLI	LMO	AMO
Media	45.649	56.985	93.708	6.292	40.678	50.880	55.769	54.916	37.568	24.156	37.028	27.299	33.677	59.284	43.876	30.722
D.E.	0.412	2.749	3.516	3.516	3.705	3.264	11.610	0.639	0.433	1.753	0.499	0.390	0.692	3.068	6.155	1.021
Mínimo	45.357	55.041	91.222	3.806	38.058	48.571	47.560	54.464	37.262	22.917	36.676	27.024	33.188	57.115	39.524	30.000
Máximo	45.940	58.929	96.194	8.778	43.298	53.188	63.978	55.368	37.875	25.395	37.381	27.575	34.167	61.454	48.229	31.444

Tabla 10. Proporciones de las estructuras con respecto a la LC (LT, AT, ABOI, ABOD, LCB, ACB, LM, AM, LD, AD, LMO y AMO),a la LT (LANC, LPNC y LF) y a la LD (LLI) de U. chilensis en hembras (A) y en machos (B).

(A)	LT	AT	LANC	LPNC	LF	ABOI	ABOD	LCB	ACB	LM	AM	LD	AD	LLI	LMO	AMO
Media	39.663	47.607	76.078	23.938	32.506	35.357	35.873	58.565	30.173	23.613	30.612	23.126	28.158	67.596	42.120	24.963
D.E.	2.812	3.011	5.097	5.163	7.226	2.966	2.484	2.289	2.134	2.448	3.120	2.182	3.155	4.076	6.115	3.045
Mínimo	33.137	43.298	69.207	13.903	22.746	29.003	29.663	55.054	25.722	19.499	24.084	18.839	24.050	61.571	35.269	19.169
Máximo	43.564	51.531	85.899	30.793	48.958	39.734	39.493	61.905	33.411	27.764	35.969	27.679	34.667	77.818	57.917	29.677

(B)	LT	AT	LANC	LPNC	LF	ABOI	ABOD	LCB	ACB	LM	AM	LD	AD	LLI	LMO	AMO
Media	44.665	52.686	81.341	18.651	39.753	39.408	39.639	57.513	31.585	22.035	29.160	22.249	28.339	69.942	38.778	24.648
D.E.	3.861	3.969	3.707	3.713	6.381	3.374	3.549	5.251	2.370	1.583	2.014	1.151	1.752	5.430	5.231	1.444
Mínimo	38.652	45.747	73.719	13.603	29.132	32.616	32.827	47.664	26.368	19.665	25.484	20.348	25.414	63.836	22.985	22.454
Máximo	52.552	57.423	86.397	26.281	53.110	44.232	44.397	67.611	35.082	25.223	33.003	23.973	31.115	81.250	44.964	26.749

Tabla 11. Proporciones de las estructuras con respecto a la LC (LT, AT, ABOI, ABOD, LCB, ACB, LM, AM, LD, AD, LMO y AMO),a la LT (LANC, LPNC y LF) y a la LD (LLI) de U. aspidura en hembras (A) y en machos (B).

(A)	LT	AT	LANC	LPNC	LF	ABOI	ABOD	LCB	ACB	LM	AM	LD	AD	LLI	LMO	AMO
Media	37.915	47.039	74.124	25.875	29.439	40.593	40.531	56.966	34.530	20.611	30.070	20.754	25.805	61.545	41.174	24.814
D.E.	2.761	1.901	7.479	7.498	7.104	4.166	4.396	4.592	2.311	2.840	4.141	3.392	3.108	6.821	5.933	3.223
Mínimo	32.886	44.072	63.265	10.000	17.348	33.671	33.658	48.036	31.363	14.553	21.001	14.562	21.571	51.783	30.030	18.157
Máximo	43.832	49.853	90.000	36.735	40.294	48.790	49.187	66.404	39.182	24.420	35.868	28.268	33.285	75.934	49.942	30.325

(B)	LT	AT	LANC	LPNC	LF	ABOI	ABOD	LCB	ACB	LM	AM	LD	AD	LLI	LMO	AMO
Media	40.135	49.670	75.793	24.242	31.902	42.685	42.815	57.600	33.691	21.278	30.546	20.878	27.257	64.102	42.828	25.578
D.E.	2.176	2.783	3.731	3.742	4.080	3.202	3.941	4.596	3.425	2.739	4.682	3.488	3.771	3.611	8.162	3.335
Mínimo	35.958	44.619	70.780	16.867	22.368	38.490	33.772	49.614	23.985	17.147	21.594	15.101	21.223	58.509	30.147	19.361
Máximo	45.035	55.350	83.313	29.474	38.643	48.427	49.290	65.197	38.868	27.278	40.104	27.353	35.228	70.284	59.087	33.075

(A)	LT	AT	LANC	LPNC	LF	ABOI	ABOD	LCB	ACB	LM	AM	LD	AD	LLI	LMO	AMO
Media	40.240	48.711	76.662	23.326	34.060	38.948	38.904	59.891	31.130	22.197	29.086	21.933	26.748	66.938	41.090	23.062
D.E.	2.321	2.810	3.767	3.754	5.015	3.107	2.771	2.839	2.026	1.769	1.251	2.168	3.045	4.952	4.995	2.610
Mínimo	36.670	44.216	71.480	17.223	24.910	35.453	35.542	56.491	28.344	19.022	26.827	16.225	17.285	59.269	28.092	15.754
Máximo	45.948	54.956	82.777	28.520	42.449	45.754	45.011	64.732	34.512	24.515	31.064	24.957	29.102	77.742	47.671	25.176

Tabla 12. Proporciones de las estructuras con respecto a la LC (LT, AT, ABOI, ABOD, LCB, ACB, LM, AM, LD, AD, LMO y AMO),a la LT (LANC, LPNC y LF) y a la LD (LLI) de U. rogersi en hembras (A) y en machos (B).

(B)	LT	AT	LANC	LPNC	LF	ABOI	ABOD	LCB	ACB	LM	AM	LD	AD	LLI	LMO	AMO
Media	44.072	52.718	80.969	19.104	37.568	44.281	43.589	57.637	31.237	21.769	29.368	22.681	28.471	67.917	39.619	24.488
D.E.	1.339	0.723	3.171	3.142	4.071	2.563	2.252	3.486	2.353	1.413	1.686	1.214	1.230	3.745	2.197	1.238
Mínimo	41.704	51.442	77.492	13.626	31.925	40.263	41.201	54.723	26.832	19.980	27.290	21.188	26.548	62.304	35.300	23.106
Máximo	45.429	53.378	86.448	22.508	41.845	46.934	46.139	64.461	33.149	23.600	31.798	24.303	30.084	72.111	41.332	26.118

(A)	LT	AT	LANC	LPNC	LF	ABOI	ABOD	LCB	ACB	LM	AM	LD	AD	LLI	LMO	AMO
Media	38.165	49.414	88.445	11.599	41.560	40.100	39.615	45.274	31.949	23.191	36.491	24.143	32.017	66.301	43.628	30.506
D.E.	3.568	4.808	5.163	5.240	8.843	3.213	3.366	3.835	3.574	4.651	6.227	4.548	6.350	8.886	6.189	6.234
Mínimo	30.956	39.870	79.584	5.184	26.482	35.474	34.429	38.168	22.886	18.065	28.388	19.960	23.740	54.462	34.459	23.105
Máximo	44.613	56.789	94.816	20.605	57.549	46.229	45.937	51.842	39.662	31.778	50.442	35.058	48.351	83.073	54.304	44.489

Tabla 13. Proporciones de las estructuras con respecto a la LC (LT, AT, ABOI, ABOD, LCB, ACB, LM, AM, LD, AD, LMO y AMO), a la LT (LANC, LPNC y LF) y a la LD (LLI) de *U. nana* en hembras (A) y en machos (B).

(B)	LT	AT	LANC	LPNC	LF	ABOI	ABOD	LCB	ACB	LM	AM	LD	AD	LLI	LMO	AMO
Media	40.560	54.461	92.099	7.978	44.309	44.403	43.821	46.572	35.017	23.288	37.952	23.276	33.071	67.150	44.578	31.358
D.E.	3.240	4.555	3.522	3.528	6.320	4.549	4.844	4.503	2.338	3.150	5.772	3.366	5.120	5.686	7.630	5.396
Mínimo	36.791	47.475	87.179	2.743	33.528	37.787	38.244	37.416	30.492	18.412	29.328	17.476	27.956	60.212	28.858	24.566
Máximo	49.388	65.083	97.257	12.820	54.641	53.913	53.117	53.507	38.589	29.313	47.090	28.855	40.840	77.311	59.618	40.611

Anexo II

Tablas de los datos obtenidos por regresión lineal de cada una de las 17 medidas morfométricas vs. la longitud del disco de cada una de las especies, en donde se aprecia la pendiente (b), el coeficiente de determinación (r^2) y la pendiente normalizada del carácter (a^*).

	b	r ²	a*	p (b=1)
LC	0.251	0.706	1.831	0.004
LT	-0.065	0.012	0.736	0.051
AT	-0.047	0.061	0.968	0.002
LANC	-0.259	0.081	0.655	0.088
LPNC	2.026	0.265	0.039	0.635
LF	-0.267	0.043	0.246	0.178
ABOI	0.359	0.441	0.910	0.071
ABOD	0.477	0.368	0.920	0.243
LCB	0.225	0.839	0.987	0.001
ACB	0.073	0.048	0.635	0.016
LM	0.533	0.848	0.462	0.037
AM	0.204	0.524	0.670	0.006
LD	0.104	0.079	0.466	0.022
AD	0.158	0.549	0.605	0.002
LLI	0.284	0.509	0.309	0.021
LMO	0.934	0.697	0.910	0.865
АМО	0.259	0.271	0.542	0.057

Tabla 14. Datos obtenidos de la normalización de los datos morfométricos de U. munda.

	b	r ²	a*	p (b=1)
LC	0.514	0.536	2.679	6.5308E-05
LT	0.492	0.215	1.167	0.016
AT	0.355	0.161	1.390	0.001
LANC	0.335	0.063	0.929	0.021
LPNC	1.079	0.380	0.239	0.785
LF	0.028	0.000	0.408	0.059
ABOI	0.357	0.126	1.019	0.003
ABOD	0.369	0.136	1.022	0.003
LCB	0.457	0.382	1.546	0.000
ACB	0.597	0.369	0.833	0.021
LM	0.386	0.342	0.616	1.3729E-05
AM	0.516	0.627	0.810	6.0596E-06
LD	0.690	0.635	0.617	0.009
AD	0.524	0.539	0.775	9.6488E-05
LLI	0.586	0.492	0.429	0.003
LMO	0.286	0.056	1.086	0.008
AMO	0.398	0.405	0.674	4.1645E-06

Tabla 15. Datos obtenidos de la normalización de los datos morfométricos de U. chilensis.

	b	r^2	a*	p (b=1)
LC	0.551	0.427	3.046	0.001
LT	0.417	0.210	1.196	0.001
AT	0.388	0.285	1.477	0.000
LANC	0.378	0.108	0.874	0.007
LPNC	0.304	0.037	0.265	0.031
LF	0.046	0.001	0.351	0.009
ABOI	0.779	0.521	1.258	0.143
ABOD	0.774	0.495	1.261	0.153
LCB	0.537	0.282	1.743	0.010
ACB	0.717	0.546	1.037	0.036
LM	0.691	0.486	0.650	0.036
AM	0.689	0.452	0.951	0.047
LD	0.355	0.193	0.616	0.000
AD	0.345	0.281	0.791	0.000
LLI	0.330	0.016	0.629	0.196
LMO	0.405	0.203	1.276	0.001
AMO	0.400	0.291	0.753	0.000

Tabla 16. Datos obtenidos de la normalización de los datos morfométricos de U. aspidura.

	b	r^2	a*	p (b=1)
LC	0.125	0.042	3.102	0.000
LT	-0.460	0.195	1.300	0.000
AT	-0.388	0.255	1.574	0.000
LANC	-1.013	0.355	1.016	0.000
LPNC	1.428	0.385	0.281	0.342
LF	-1.749	0.321	0.447	0.000
ABOI	-0.158	0.015	1.272	0.002
ABOD	-0.220	0.037	1.258	0.000
LCB	0.320	0.121	1.845	0.005
ACB	0.064	0.006	0.975	0.000
LM	0.334	0.073	0.688	0.034
AM	0.144	0.039	0.901	0.000
LD	0.073	0.004	0.680	0.005
AD	-0.215	0.021	0.825	0.003
LLI	-0.255	0.031	0.454	0.002
LMO	0.490	0.092	1.214	0.189
AMO	-0.168	0.014	0.704	0.003

Tabla 17. Datos obtenidos de la normalización de los datos morfométricos de U. rogersi.

	b	r ²	a*	p (b=1)
LC	0.519	0.156	1.667	0.090
LT	0.079	0.003	0.673	0.009
AT	-0.074	0.003	0.881	0.003
LANC	-0.065	0.002	0.625	0.007
LPNC	2.171	0.132	0.103	0.358
LF	0.071	0.001	0.326	0.114
ABOI	0.754	0.210	0.713	0.460
ABOD	0.996	0.303	0.682	0.990
LCB	0.170	0.016	0.752	0.011
ACB	-0.008	0.000	0.560	0.005
LM	0.009	0.000	0.358	0.000
AM	0.031	0.001	0.586	0.000
LD	0.210	0.050	0.359	0.001
AD	-0.070	0.008	0.517	0.000
LLI	-0.060	0.005	0.249	0.000
LMO	0.429	0.140	0.718	0.026
АМО	0.107	0.013	0.474	0.000

Tabla 18. Datos obtenidos de la normalización de los datos morfométricos de U. nana.

Anexo III



Figura 31. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de nueve especies del género *Urotrygon* (el nombre de las especies se actualizó). Tomado de Montes (2001).