

00343 3
2



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

TAXONOMIA DE LA FAMILIA MACROSEMIIDAE
(OSTEICHTHYES: HOLOSTEI-NEOPTERYGII) DE LA CANTERA
TLAYUA (CRETACICO TEMPRANO), TEPEXI DE RODRIGUEZ,
PUEBLA. MEXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGIA ANIMAL)

P R E S E N T A :

KATIA ADRIANA GONZALEZ RODRIGUEZ

DIRECTOR TESIS: SHELTON PLEASANTS APPLGATE

MEXICO, D. F.

1996

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



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.

CONTENIDO

	PAGINA
RESUMEN	VIII
AGRADECIMIENTOS Y CREDITOS	IX
INTRODUCCION	1
Trabajos Previos	3
Acrónimos	10
AREA DE ESTUDIO	11
Localización y Vías de Acceso	11
Antecedente Histórico	11
Localidades Fosilíferas	13
Bosquejo Geológico	16
Edad de las Unidades	20
MATERIAL Y METODOS	24
Colecta del Material	24
Selección del Material	24
Preparación del Material	25
Merística	26
Ilustración	27
Contenidos Estomacales	28
Métodos Numéricos	29
Terminología y Abreviaciones	30
PALEONTOLOGIA SISTEMATICA	32
Clasificación de la familia Macrosemiidae	32
Diagnos de la familia Macrosemiidae	32
Género Nuevo y Especie Nueva A	34
Diagnos	34
Holotipo y Paratipos	34
Descripción	35
Características Generales	35
Caja y Bóveda Craneana	35
Huesos circumorbitales	41
Huesos hiopalatinos	41
Mandíbula Superior	44
Mandíbula inferior	45
Serie opercular	47
Columna Vertebral	49
Cintura y Aleta Pectoral	50
Aleta pélvica	51
Aleta anal	51

Aleta dorsal	51
Aleta caudal	53
Escamas	53
Discusión	55
Género Nuevo y Especie Nueva B	57
Diagnosis	57
Holotipo y Paratipos	57
Descripción	61
Características Generales	61
Caja y Bóveda Craneana	61
Huesos circunorbitales	64
Huesos Hiopalatinos	66
Mandíbula Superior	67
Mandíbula Inferior	67
Serie Opercular	68
Columna Vertebral	69
Cintura y Aleta Pectoral	71
Aleta Pélvica	72
Aleta Anal	72
Aleta Dorsal	72
Aleta Caudal	72
Escamas	73
Discusión	73
<i>Notagogus</i> sp. nov.	78
Diagnosis	78
Holotipo y Paratipos	78
Descripción	79
Características Generales	79
Caja y Bóveda Craneana	83
Huesos circunorbitales	85
Huesos Hiopalatinos	87
Mandíbula Superior	89
Mandíbula Inferior	90
Serie Opercular	91
Columna Vertebral	92
Cintura y Aleta Pectoral	92
Aleta Pélvica	94
Aleta Anal	94
Aleta Dorsal	94
Aleta Caudal	94
Escamas	94
Discusión	96
ANALISIS SISTEMÁTICO	99
Implicaciones Evolutivas de la Familia Macrosemidae y su Problemática Taxonómica	99
Hipótesis de Relación entre la Familia	

y los Nuevos Taxa	100
Método Fenético	104
Método Cladista	106
ALGUNOS ASPECTOS PALEOBIOLÓGICOS DE LA FAMILIA MACROSEMIIDAE	112
Modelos paleoambientales de Tlayúa	112
Hábitos alimenticios	115
Dientes	116
Tracto Digestivo	117
Contenido del Tracto Digestivo	118
Hábitat	121
Ocurrencia en el registro fósil	122
Distribución geográfica	124
Declinación y extinción	129
SUMARIO Y CONCLUSIONES	132
LITERATURA CITADA	135
ANEXO 1	143
Diagnos de los Géneros de la Familia Macrosemiidae	143
ANEXO 2	
Caracteres Utilizados en el Análisis Sistemático	149

ILUSTRACIONES

FIGURAS	PAGINA
1. <i>Macrosemius rostratus</i> y <i>Legnonotus krambergeri</i> .	5
2. <i>Propterus microstomus</i> ; <i>Histionotus oberndorferi</i> y <i>Notagogus pentlandi</i> .	7
3. <i>Neonotagogus denticulatus</i> , <i>Notagogus pentlandi</i> y <i>Macrosemius rostratus</i> .	8
4. Localización de la Cantera Tlayúa.	12
5. Ubicación de las localidades fosilíferas descritas en el texto	15
6. Sección transversal sobre la cañada y Cantera Tlayúa, que muestra los tres miembros de la Formación Tlayúa.	18
7. Columna estratigráfica de la Cantera Tlayúa que muestra la ubicación de algunos de los ejemplares estudiados.	19
8. Sección transversal del fallamiento inverso de edad laramídica que afecta los tres miembros de la Formación Tlayúa.	21
9. Secciones tipo de las Formaciones Pie de Vaca y Agua de Luna.	22
10. Medidas tomadas en los ejemplares estudiados.	27
11. Holotipo del género nuevo A, ejemplar IGM-4186.	36
12. Reconstrucción del género nuevo A.	37
13. Esquema de una parte del cráneo como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4181 del género nuevo A.	40
14. Esquema del cráneo como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4189 del género nuevo A.	42
15. Esquema de una parte del cráneo como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4182 del género nuevo A.	43
16. Premaxilar izquierdo como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4184 del género nuevo A.	45

17. Mandíbula inferior en vista interna como se encuentra preservada en el ejemplar IGM-4184 del género nuevo A.	46
18. Serie opercular y cleitrum desarticulados en el ejemplar IGM-4184 del género nuevo A.	48
19. Cintura y aletas pélvicas desarticuladas en el ejemplar IGM-4184 del género nuevo A.	51
20. Vista ventral del cuerpo del ejemplar IGM-4182 del género nuevo A.	52
21. Pedúnculo y aleta caudal como se encuentran preservados en el ejemplar IGM-4188 del género nuevo A.	54
22. Holotipo del género nuevo B, ejemplar IGM-4166.	58
23. Reconstrucción del género nuevo B.	59
24. Acercamiento del cráneo del ejemplar IGM-4166, Holotipo del género nuevo B.	62
25. Esquema del cráneo como está preservado en el Holotipo del género nuevo B, ejemplar IGM-4166	63
26. Esquema del cráneo como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4168 del género nuevo B.	65
27. Esqueleto de la aleta caudal como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4167 del género nuevo B.	70
28. Pedúnculo y aleta caudal como se encuentran preservados en el ejemplar IGM-4166, Holotipo del género nuevo B.	74
29. Escamas en vista interna en el ejemplar IGM-4170 del género nuevo B.	75
30. Holotipo de <i>Notagogus</i> sp. nov.	80
31. Reconstrucción de <i>Notagogus</i> sp. nov.	81
32. Detalle del cráneo del ejemplar IGM-4173 de <i>Notagogus</i> sp. nov.	84
33. Esquema del cráneo como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4172 de <i>Notagogus</i> sp. nov.	86

34. Esquema del cráneo como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4176 de <i>Notagogus</i> sp. nov.	88
35. Vista ventral del cuerpo en el ejemplar IGM-4172 de <i>Notagogus</i> sp. nov.	93
36. Aleta caudal como se encuentra preservada en el ejemplar IGM-4175 de <i>Notagogus</i> sp. nov.	95
37. Interrelaciones de la familia Macrosemiidae, según Bartram (1977).	102
38. Hipótesis de relación de la familia Macrosemiidae de acuerdo a la Taxonomía Fenética.	105
39. Hipótesis de relación de la familia Macrosemiidae de acuerdo a la Taxonomía Cladista.	109
40. Modelo paleoambiental de Tlayúa según Espinosa - Arrubarrena y Applegate (1995).	114
41. Distribución geográfica de los macrosémidos durante el Triásico.	126
42. Distribución geográfica de los macrosémidos durante el Jurásico.	127
43. Distribución geográfica de los macrosémidos durante el Cretácico.	128

TABLAS

	PAGINA
1. Datos obtenidos de las mediciones tomadas en los ejemplares del nuevo género "A"	38
2. Número de radios de las aletas y número de escamas en los ejemplares del nuevo género "A".	38
3. Datos obtenidos de las mediciones tomadas en los ejemplares del nuevo género "B".	60
4. Número de radios de las aletas y número de escamas en los ejemplares del nuevo género "B".	60
5. Datos obtenidos de las mediciones tomadas en los ejemplares de <i>Notagogus</i> sp. nov..	82
6. Número de radios de las aletas y número de escamas en los ejemplares de <i>Notagogus</i> sp. nov.	82
7. Comparación de algunas de las características de las especies de <i>Notagogus</i> , incluyendo a la nueva especie de Tlayúa.	97
8. Polarización de caracteres de los géneros de la familia Macrosemiidae.	103
9. Matriz de caracteres polarizados, utilizada en el análisis cladista.	107
10. Edad y localidad de los géneros y especies de la familia Macrosemiidae, incluyendo a los tres taxa descritos en este trabajo.	123
11. Comparación de algunas características de los géneros de la familia Macrosemiidae.	147
12. Edad y localidad de los géneros y especies de la familia Macrosemiidae, hasta 1994.	148

RESUMEN

La familia Macrosemiidae, un grupo de peces neopterigios primitivos y extintos, se encuentra ampliamente representada en la Cantera Tlayúa de edad Albiana.

Los peces macrosémidos constituyen uno de los taxa más importantes representados en Tlayúa, debido a que previamente solo se conocían en depósitos mesozoicos europeos. Sin embargo, la colección del Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM, cuenta con más de 120 ejemplares, de los cuales se estudiaron 23, que corresponden a una nueva especie del género *Notagogus* y a otros dos taxa que probablemente representan géneros nuevos.

La ubicación de la familia dentro de la clasificación de los peces Osteichthyes es incierta (no resuelta aún) y esta investigación contribuye a la sistemática del grupo, debido a que se establecen las relaciones filogenéticas de los miembros de la familia, incluyendo a la nueva especie de *Notagogus* y a los otros dos taxa descritos en este trabajo, mediante análisis numéricos (enfoques fenético y cladista). Como resultado de este análisis se tiene que el género nuevo A se encuentra estrechamente relacionado con *Macrosemius* y en menor proporción con *Legnonotus*, formando así estos tres taxa, junto con *Propterus* e *Histionotus*, un grupo monofilético bien definido. Sin embargo, la posición taxonómica del género nuevo B resultó problemática, ya que, según el enfoque fenético se encuentra relacionado con *Notagogus* y *Neonotagogus* y según el enfoque cladista, se separa de ellos por presentar caracteres intermedios en las series de transformación, lo que hace que se coloque como un grupo hermano de todos los otros taxa ya establecidos.

Como complemento del estudio taxonómico se realizaron varios análisis, relacionando diversos parámetros paleobiológicos (hábitats, sucesiones faunísticas, distribución, etc.) con la anatomía funcional de los elementos esqueléticos (dientes, aletas, escamas, etc.) y el registro fósil de la Familia Macrosemiidae, durante la Era Mesozoica. El resultado de estos análisis complementarios, permitió conocer algunos aspectos importantes sobre sus hábitos alimenticios. También se pudo establecer que su distribución estaba asociada a las zonas arrecifales inmersas en el mar de Tethys y que la extinción de los macrosémidos posiblemente se dió por el reemplazo de estos peces mesozoicos por un grupo de teleósteos (Bericiformes), que en la actualidad son unos de los habitantes más comunes de las zonas arrecifales del mundo.

AGRADECIMIENTOS Y CREDITOS

En primer lugar quiero agradecer profundamente a los miembros de mi Comité Tutorial, quienes me guiaron y apoyaron que a lo largo de esta investigación. El Dr. Shelton Pleasants Applegate, mi director de Tesis, me inspiró la afición a la paleoictiología y ha constituido una parte fundamental en mi formación académica. El Dr. Enrique Martínez Hernández ha seguido mi carrera muy de cerca desde hace varios años y en especial me ayudó a realizar e interpretar los estudios microscópicos del tracto digestivo de los peces durante este trabajo. El M. en C. Luis Espinosa Arrubarrena siempre ha estado pendiente de mi superación académica, no solo como maestro, sino como amigo y en particular colaboró conmigo ampliamente para realizar la edición final del manuscrito.

También quiero dar las gracias a los otros miembros del Comité de recepción: Dra. Marisol Montellano Ballesteros, M. en C. Patricia Fuentes Mata, M. en C. Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea y Dra. Blanca Estela Buitrón Sánchez, por sus sugerencias y revisión crítica del manuscrito, especialmente a la Dra. Marisol Montellano por sus atinadas observaciones y a la M. en C. Irene Goyenechea por ayudarme a realizar el análisis sistemático.

Agradezco a las autoridades del Instituto de Geología de la UNAM: Dr. Dante Jaime Morán Zenteno, Ing. Rodolfo del Arenal y Dra. Socorro Lozano, jefe del Departamento de Paleontología, por su apoyo para la realización de este trabajo. Así mismo al Dr. Fernando Ortega, quien siempre me alentó durante su período como director del mismo instituto.

La Dra. Ma. Carmen Perrilliat, Coordinadora del Museo de Paleontología del IGLUNAM, gentilmente me apoyó y proporcionó todas las facilidades para que pudiera realizar este trabajo, por lo cual le estoy profundamente agradecida.

La realización de este trabajo no hubiera sido posible sin la valiosa colaboración de la familia Aranguthy, quienes desde hace muchos años han donado desinteresadamente el material fósil que proviene de la Cantera Tlayúa, a todos ellos expreso mi más sincero agradecimiento.

La asistencia técnica recibida en este trabajo fue realmente apreciada, por lo que quiero dar las gracias a las siguientes personas: Biol. Miguel Angel Cabral P. y Pas Biol. Hugo Castro, por su colaboración en el ordenamiento y procesamiento de los datos de la Colección de Tepexi de Rodríguez, Puebla en el IGLUNAM; Pas. Biol. Jesús Ortega por la preparación de los peces mediante la técnica de transferencia a resina; Pas. Biol. Héctor Hernández y Gregorio Chávez, por su ayuda en el trabajo fotográfico; Biol. Rubén Rodríguez, Fernando Vega, Javier Osorio y Armando Nuñez, por su ayuda en la realización del entintado de las reconstrucciones de los peces y las figuras en general; Teresa Mota y Elena González R. por su ayuda en el fotocopiado y reducción de las figuras; Carlos Nuñez por la elaboración de las preparaciones del tracto digestivo de los peces. Un especial agradecimiento al Biol. Miguel Angel Cabral P. y al Dr. Sergio Cevallos F. por su valiosa ayuda en la edición final del manuscrito en la computadora.

Una parte sustancial de este trabajo ha consistido en múltiples consultas directas, así como comunicaciones escritas, en donde las siguientes personas, desinteresadamente me ayudaron, proporcionándome bibliografía, moldes, ilustraciones, etc: Dra. Gloria Alencáster, Dra. Blanca E. Buitrón y Dr. Francisco Vega, del IGLUNAM; Biol. Héctor Espinoza del Instituto de Biología de la UNAM; Dr. Paul Lambers del Biologisch Centrum, Paleontologische Werkkamer, Haren Holanda; Dra. Silvia Wenz del Museo de Paleontología de París, Francia; Dr. Günter Viohl del Jura Museum de Eichstätt, Alemania; Dr. Lance Grande del Field Museum of Natural History de Chicago, E.U.A; y al Dr. William Beemis del Departamento de Zoología de la Universidad de Massachusetts, a todos ellos un reconocido agradecimiento.

El proyecto de Tepexi de Rodríguez, Puebla ha sido apoyado por varias instituciones nacionales y extranjeras, además del IGLUNAM, como son La National Geographic Society, proyecto No. 2580-82; la National Science Foundation, el Instituto Nacional Indigenista, el Consejo nacional de Ciencia y Tecnología, proyecto No. P221CCON-892313 clave 0626T9109; la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, proyecto No. IN210394 y la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad proyecto No. EO11. A todas ellas un profundo agradecimiento.

A todos los maestros de la Facultad de Ciencias de la UNAM que colaboraron en mi formación.

A mis compañeros de clase de la Maestría, Jesús Castillo C. y Victor Hugo Reynoso por su ayuda y amistad.

A mis padres por su apoyo comprensión y amor, ¡gracias!, sin ellos no habría alcanzado esta meta.

A Enrique, Erika, Josie, Helen y Quique por su comprensión y paciencia para conmigo.

A ERIKA, JOSIE Y QUIQUE

A MIS PADRES

INTRODUCCION

La Paleontología es una rama de la ciencia relativamente joven, ya que a pesar de que el hombre conocía a los fósiles desde tiempos remotos, no comprendía su significado real y probablemente solo los usaba como ornamentos a los que les atribuía poderes mágicos. No es sino hasta finales del siglo XVIII que se empieza a dar importancia a estos restos petrificados y se les considera como evidencias de vida en el pasado (Turek *et al.*, 1988).

No todos los organismos tienen la misma posibilidad de conservarse como fósiles y no todos los ambientes son propicios para su preservación. Por estas razones el registro fósil es escaso, y son pocas las localidades fosilíferas en todo el mundo, que contienen una amplia diversidad y abundancia de organismos.

En nuestro país, a lo largo de este siglo, se han encontrado numerosas localidades fosilíferas sobre todo de invertebrados marinos y vertebrados continentales, cuyo hallazgo ha permitido aumentar el conocimiento de la paleofauna que existió en otros tiempos. El registro fósil en México va desde el Pérmico hasta el Reciente y las localidades de vertebrados mejor representadas son las cenozoicas, dentro de las cuales las más conocidas son las del Pleistoceno, y el registro de los mamíferos supera al de los otros grupos de vertebrados, ya que el 80% de los taxa son terrestres y solo el 20% son marinos (Montellano, 1993).

Sin embargo, el descubrimiento de una localidad cretácica rica en paleobiota sobre diversos ambientes y taxa de invertebrados y vertebrados (la mayoría nuevos para la ciencia), no se había dado en nuestro país, sino hasta que se conoció la Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, Puebla.

La Cantera Tlayúa es considerada como uno de los descubrimientos paleontológicos más importantes, no solo de México, sino de América en este siglo. La excelente preservación de los organismos y la gran diversidad de formas, así como la abundancia y antigüedad (aproximadamente 110 millones de años), apoyan esta aseveración formulada por Applegate *et al.*, 1984; Applegate, 1987; Beardsley, 1988 y Martill, 1989, entre otros.

A más de 10 años del descubrimiento de la Cantera Tlayúa por personal del Instituto de Geología de la UNAM, el interés por el estudio de la paleobiota que ahí se encuentra, ha aumentado considerablemente. Hasta la fecha se han colectado cerca de cinco mil fósiles que incluyen más

de 100 taxa diferentes, entre los cuales se incluyen: algas marinas, plantas terrestres (gimnospermas), foraminíferos (miliólidos), hidroides, varios organismos que asemejan esponjas, gusanos marinos de cuerpo blando (poliquetos), isópodos, cangrejos, gasterópodos, bivalvos, amonites, belemnites, holoturoideos, ofiuroides, asteroideos, equinoideos, crinoideos, arácnidos, las alas de un insecto tipúlido, la ninfa de un insecto odonato, un crustáceo decápodo, numerosas especies de peces marinos, lagartijas terrestres y marinas, más de un rincocefálico, varios elementos de reptil volador, tres tortugas de agua dulce y una marina y tres cocodrilos (Applegate *et al.*, 1984; Buitrón y Malpica-Cruz, 1987; Martill, 1989; González-Rodríguez, 1989; Applegate y González-Rodríguez, 1990, Buitrón, 1991; Buitrón *et al.*, 1993 y Applegate, 1995).

El grupo mejor representado es el de los peces con más de 50 taxa de neopterigios halecostomos cuyas familias hasta el momento son: Semionotidae, Picnodontidae, Macrosemiidae, Amiidae, Ophiopsidae, Aspidorhynchidae, Ichthyodectidae, Elopidae, Clupeidae, Ellimmichthyidae, Plethodontidae y Pholidophoridae (Applegate *et al.*, 1984 y Applegate, 1995). Además recientemente se encontraron cinco representantes del orden de los Beryciformes, un ejemplar de la familia Coelacanthidae, perteneciente al género *Axelrodichthys*, el cual fué descrito por Maisey (1986) en la localidad cretácica de Santana en Brasil y un ejemplar de la familia Caturidae

Los peces usualmente se conservan enteros, completamente articulados, con cada hueso, cada escama y cada aleta en su lugar, debido a la falta de bioturbación en el fondo marino, e incluso algunos ejemplares han sido preservados con evidencias de su última alimentación (Martill, 1989).

Muchos de ellos representan nuevas especies, géneros y probablemente familias, debido a que son pocas las localidades cretácicas con peces que se conocen en el mundo y por lo tanto muchos de los grupos de esta época son desconocidos.

Desafortunadamente en nuestro país el estudio de la paleoictiología no está muy difundido debido principalmente a la falta de especialistas en la materia. Por consiguiente, desde hace varios años en el Departamento de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM se desarrolla un proyecto cuyo principal objetivo pretende caracterizar y dar a conocer la paleoictiofauna de Tlayúa. Tal es el caso de la familia Ophiopsidae, cuyo único género representado en Tlayúa, *Teoichthys kallistos*, fue descrito por Applegate en 1988 y del nuevo género de la familia Picnodontidae, *Tepexichthys aranguthyrorum*, descrito por el mismo autor en 1992.

Además de las familias Ophiopsidae y Picnodontidae que han sido parcialmente estudiadas, se tiene a la familia Macrosemiidae, objeto de esta tesis. Este grupo taxonómico está ampliamente representado en Tlayúa, y para la realización de este trabajo se pudo analizar una muestra de 27 ejemplares que forman parte de los 120 individuos alojados en la Colección del Museo de Paleontología del IGLUNAM, los cuales presentan diversos grados de conservación, que va desde excelente hasta pobremente preservados.

La importancia particular del estudio de los macrosémidos se debe a que, su presencia en la Cantera Tlayúa significa el primer registro de la familia en América, ya que solo había sido reportada en depósitos mesozoicos de Europa (González-Rodríguez, 1989), además de ser el registro más joven del grupo (Albiano tardío). También para el Viejo Mundo la familia Macrosemiidae es poco conocida porque sus registros son escasos y existen limitaciones en cuanto a la preparación y disponibilidad de los ejemplares (Bartram, 1977).

Por lo tanto, con este trabajo se contribuye al conocimiento del grupo, describiendo un género nuevo, redescubriendo otro y describiendo una nueva especie del género *Notagogus*. El género nuevo que se redescubre ya había sido estudiado por la que suscribe, en la tesis de Licenciatura en 1989, sin embargo, debido a que el trabajo no se publicó formalmente, se consideró necesario hacer una redescubierta del mismo, por razones que se justificarán más adelante.

Al mismo tiempo que se dan a conocer estos nuevos taxa, se proponen varias hipótesis de relación con base en enfoques fenéticos y cladistas, que permiten ubicar a cada taxón dentro de la familia Macrosemiidae. Por otro lado y como complemento del análisis sistemático se hacen algunas consideraciones paleobiológicas en cuanto a su posible hábitat, distribución geográfica, desplazamiento y extinción, así como en cuanto a sus hábitos alimenticios.

Trabajos Previos acerca de la familia Macrosemiidae

Los estudios de la familia se remontan a finales del siglo pasado y se confinan a descripciones de ejemplares depositados en museos de Inglaterra, Francia, Alemania, Italia, España y Estados Unidos de Norteamérica (González-Rodríguez, 1989).

Desde que la familia fué establecida por Thiollière en 1858, se han hecho una serie de estudios acerca de los géneros y especies que la forman, por ejemplo: Woodward, 1895; Agassiz, 1834; Egerton, 1854; Saint Seine, 1949 y Wenz, 1964, entre otros, pero el trabajo más completo es

el de Bartram (1977), donde se encuentra una descripción detallada de cada uno de los géneros que la forman, así como las relaciones filogenéticas del grupo.

Cuando Thiollière en 1858 reunió cinco géneros dispersos con base en su semejanza en el grado de osificación; curvatura terminal de la columna vertebral; finas estrías de las escamas; fulcras de las aletas; forma general del cuerpo y de la cabeza; dentición y aleta dorsal alargada, también consideró a *Macrosemius* (Agassiz, 1844) como el género tipo, ya que sus características diagnósticas le sirvieron para establecer a la familia.

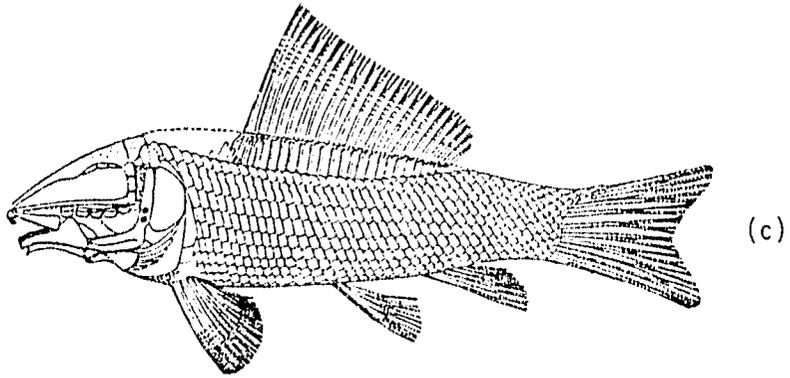
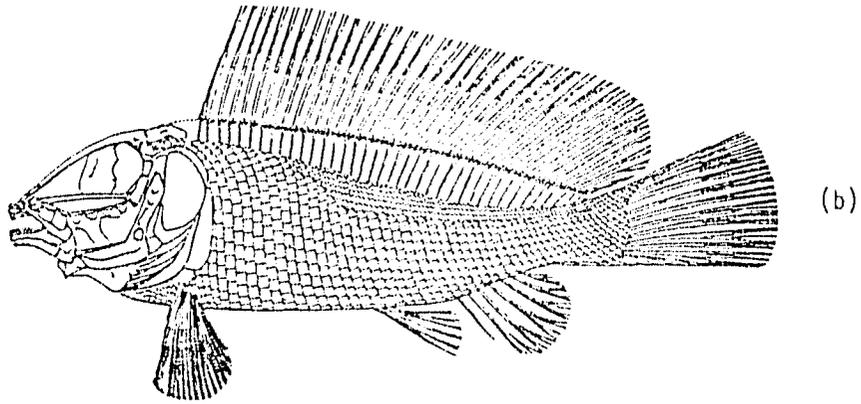
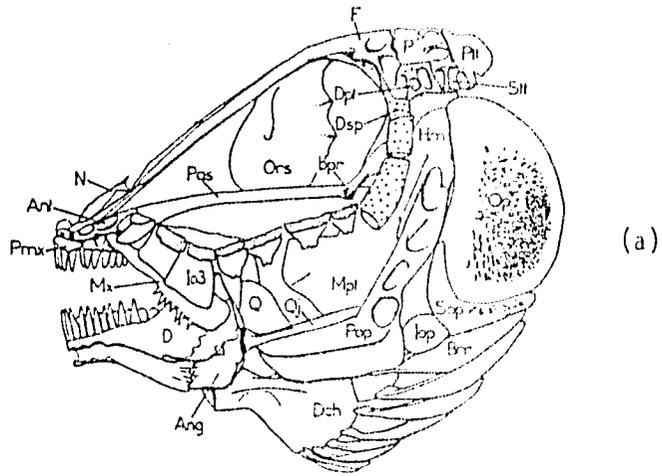
Woodward en 1895 describió formalmente al grupo y lo consideró relacionado con los catúridos, ya que ambos poseen una aleta dorsal alargada y una curvatura similar en la mandíbula.

Otros autores como Agassiz (1834), Egerton (1854), Vetter (1881) y Saint Seine (1949), caracterizan algunos géneros aislados, sin tratar las relaciones filogenéticas del grupo.

No es sino hasta 1977 que Bartram considera a la familia Macrosemidae formada por seis géneros: *Macrosemius* (Figuras. 1a y 1b), *Legnonotus* (Figura 1c), *Enchelyolepis* (no ilustrado), *Propterus* (Figura 2a), *Histonotus* (Figura 2b) y *Notagogus* (Figura 2c), los cuales comprenden un alcance estratigráfico que va del Triásico Tardío al Cretácico Temprano. Para dar una idea más completa de los géneros mencionados, se incluye un apéndice especial (Anexo 1), con la diagnosis de todos ellos.

Por la estructura general de los macrosémidos (siete infraorbitales en forma de lámina enrollada y dos en forma de tubular; interopercular pequeño y alejado de la mandíbula, y aleta dorsal alargada, entre otras), y comparándolos con los actinopterigios en general, Bartram (1977) basándose en la clasificación de Patterson (1973), coloca a los macrosémidos dentro del grupo de los neopterigios halecostomos como un grupo monofilético con características variables primitivas y derivadas.

Tintori y Renesto en 1983 describen una nueva especie del género *Legnonotus* y hacen una redescritión de la especie *L. krambergeri*, al mismo tiempo que realizan la revisión de las características consideradas por Bartram (1977) como primitivas y derivadas en los macrosémidos. Tomando en cuenta las características presentes en la nueva especie que describen, consideran que algunos de los caracteres (bóveda craneana lisa, aleta dorsal no dividida y aleta caudal profundamente furcada) identificados por Bartram (*op. cit.*) como primitivos son incorrectos, y los discuten. De esta forma, proponen al género *Legnonotus* como



el de Bartram (1977), donde se encuentra una descripción detallada de cada uno de los géneros que la forman, así como las relaciones filogenéticas del grupo.

Cuando Thiollière en 1858 reunió cinco géneros dispersos con base en su semejanza en el grado de osificación; curvatura terminal de la columna vertebral; finas estrías de las escamas; fulcras de las aletas; forma general del cuerpo y de la cabeza; dentición y aleta dorsal alargada, también consideró a *Macrosemius* (Agassiz, 1844) como el género tipo, ya que sus características diagnósticas le sirvieron para establecer a la familia.

Woodward en 1895 describió formalmente el grupo y lo consideró relacionado con los catúridos, ya que ambos poseen una aleta dorsal alargada y una curvatura similar en la mandíbula.

Otros autores como Agassiz (1834), Egerton (1854), Vetter (1881) y Saint Seine (1949), caracterizan algunos géneros aislados, sin tratar las relaciones filogenéticas del grupo.

No es sino hasta 1977 que Bartram considera a la familia Macrosemidae formada por seis géneros: *Macrosemius* (Figuras. 1a y 1b), *Legnonotus* (Figura 1c), *Enchelyolepis* (no ilustrado), *Propterus* (Figura 2a), *Histonotus* (Figura 2b) y *Notagagus* (Figura 2c), los cuales comprenden un alcance estratigráfico que va del Triásico Tardío al Cretácico Temprano. Para dar una idea más completa de los géneros mencionados, se incluye un apéndice especial (Anexo 1), con la diagnosis de todos ellos.

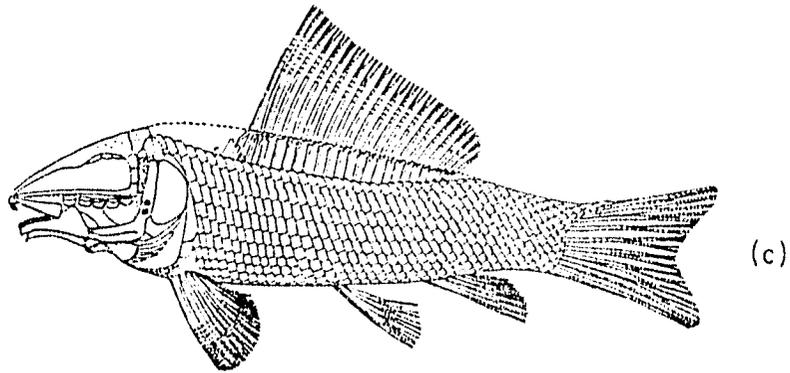
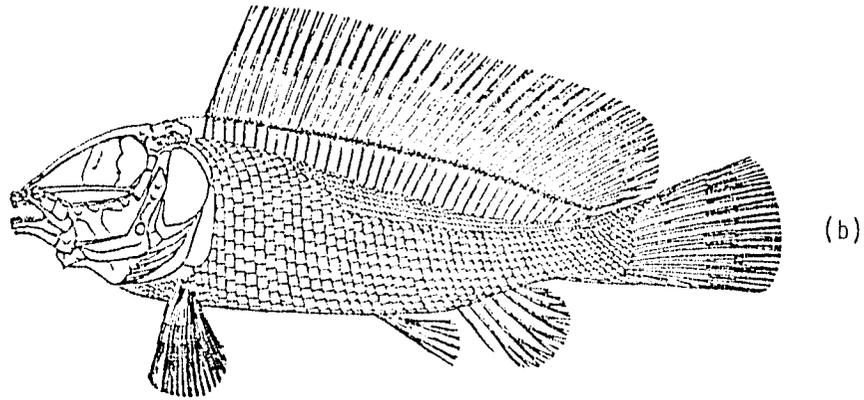
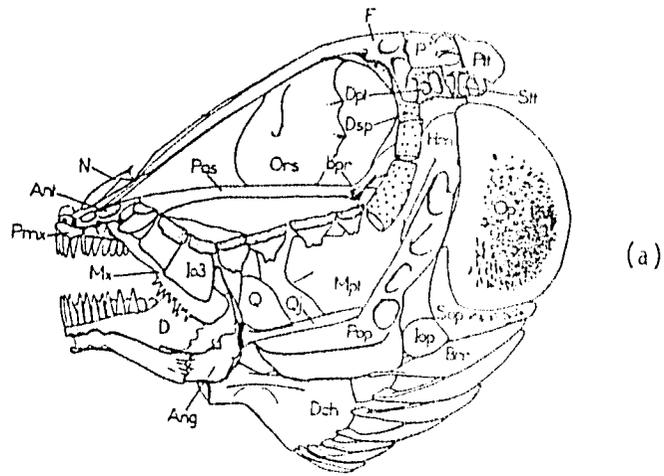
Por la estructura general de los macrosémidos (siete infraorbitales en forma de lámina enrollada y dos en forma de tubular; interopercular pequeño y alejado de la mandíbula, y aleta dorsal alargada, entre otras), y comparándolos con los actinopterigios en general, Bartram (1977) basándose en la clasificación de Patterson (1973), coloca a los macrosémidos dentro del grupo de los neopterigios halecostomas como un grupo monofilético con características variables primitivas y derivadas.

Tintori y Renesto en 1983 describen una nueva especie del género *Legnonotus* y hacen una redescrición de la especie *L. krambergeri*, al mismo tiempo que realizan la revisión de las características consideradas por Bartram (1977) como primitivas y derivadas en los macrosémidos. Tomando en cuenta las características presentes en la nueva especie que describen, consideran que algunos de los caracteres (bóveda craneana lisa, aleta dorsal no dividida y aleta caudal profundamente furcada) identificados por Bartram (*op. cit.*) como primitivos son incorrectos, y los discuten. De esta forma, proponen al género *Legnonotus* como

Figura 1 (a).- *Macrosemius rostratus*. Reconstrucción de la cabeza en la que se observan las características diagnósticas de la familia incluyendo las dos especializaciones únicas dentro de los neopterigios: lo, siete infraorbitales en forma de lámina enrollada y dos de forma tubular; e lop, interopercular pequeño y alejado de la mandíbula. El significado de las demás abreviaturas se encuentra en el capítulo correspondiente a material y métodos. Tomado de Bartram (1977).

1 (b).- *Macrosemius rostratus*. Reconstrucción de la cabeza y el cuerpo, donde se observa la aleta dorsal alargada, el patrón de escamas característico del género y la forma de las aletas. Tomado de Bartram (1977).

1 (c).- *Legnonotus krambergeri*. Reconstrucción del ejemplar completo, donde se nota la semejanza que guarda con el género anterior. Tomado de Bartram (1977).



macrosémido primitivo, además de que mencionan que la nueva especie es el registro más antiguo del grupo (Triásico Tardío edad Cárnico).

Carroll (1988) señala la dificultad que existe para relacionar taxonómicamente a los macrosémidos con cualquier otro grupo de actinopterigios mesozoicos, ya que no comparten características especializadas con otras familias y considera que el origen del grupo debe remontarse a nivel muy primitivo de la evolución de los neopterigios.

Para Olsen y McCune (1991) los macrosémidos, junto con los semionótidos y lepisosteidos constituyen el grupo monofilético de los Semionotiformes, cuya evidencia sugiere que es un grupo hermano de los teleósteos. Sin embargo, hacen notar que todavía falta mucho por descubrir acerca de los neopterigios y sus relaciones filogenéticas, incluyendo a los macrosémidos y enfatizan la problemática que existe al tratar de estudiar la diversidad morfológica de los fósiles.

Más recientemente, Bravi (1994) hace una redescipción de *Notagodus pentlandi* Agassiz y propone el nuevo género *Neonotagodus* (Figura 3a), el cual debe incluir a las especies previamente ubicadas dentro del género *Notagodus*, que presentan en el hueso dentario el canal sensorio mandibular acomodado en un seno abierto y no en un tubo cerrado como es característico de *Notagodus* (ver Figura 3b). En este nuevo taxón introduce a *Notagodus denticulatus* como la especie tipo. Sin embargo, concluye que es necesario realizar una revisión completa de todas las especies incluidas en *Notagodus* para establecer claramente las diferencias entre ambos géneros, de manera que se ubiquen taxonómicamente con sus especies respectivas.

En México se comenzó con el estudio de los macrosémidos desde 1987, culminando una primera fase con la tesis de Licenciatura de la que suscribe en 1989. A partir de esta fecha se continuó desarrollando la investigación y se pretende prolongar esta labor, hasta lograr un entendimiento del grupo en general.

Existen pocos especialistas en todo el mundo, que se hayan interesado en el estudio de esta familia, debido a que como ya se mencionó, la disponibilidad de los ejemplares es limitada. En las pocas localidades europeas donde se han encontrado macrosémidos el número de ejemplares es escaso y el estado de preservación no es muy bueno, lo que ha dificultado que se conozcan adecuadamente todos los miembros de la familia y por consiguiente la posición taxonómica y sus relaciones filogenéticas son muy inciertas.

Figura 2 (a).- *Propterus microstomus*. Reconstrucción del ejemplar completo, donde se observa el cuerpo profundo; la aleta dorsal dividida con los primeros radios de la parte anterior más altos que los de la posterior; los dientes maxilares reducidos y la aleta caudal profundamente furcada. Tomado de Bartram (1977).

2(b).- *Histionotus oberndorferi*. Reconstrucción del ejemplar completo, muy parecido al género anterior, sin embargo se notan marcadas diferencias como son las fuertes fulcras en todas las aletas; radios birrameados en la aleta dorsal; canal sensorio en el brazo dorsal del preopercular con numerosos poros y escamas adjuntas a la aleta dorsal con orificios de la línea lateral dorsal. Tomado de Bartram (1997).

2(c).- *Notagogus pentlandi*. Reconstrucción del ejemplar completo, con cuerpo medianamente delgado; aleta dorsal dividida (cada lóbulo con perfil convexo); aleta caudal débilmente furcada. Tomado de Bravi (1994).

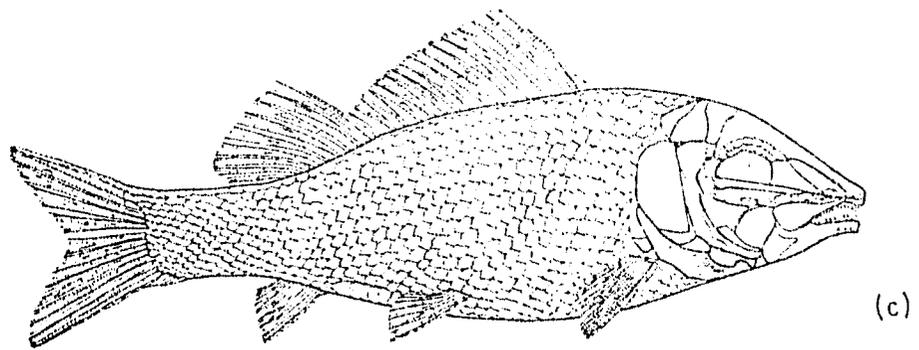
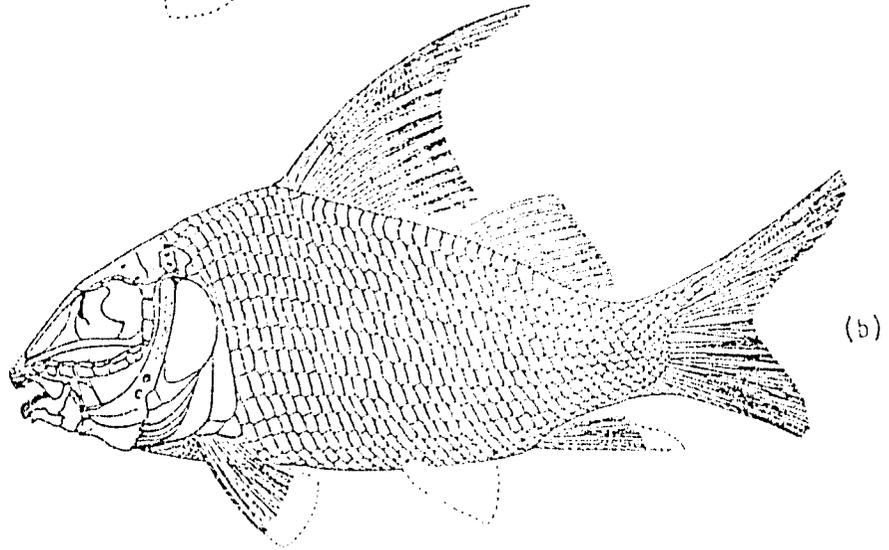
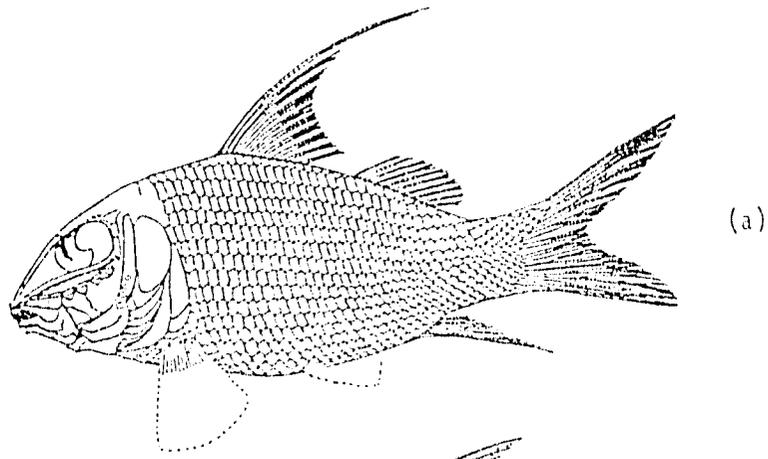
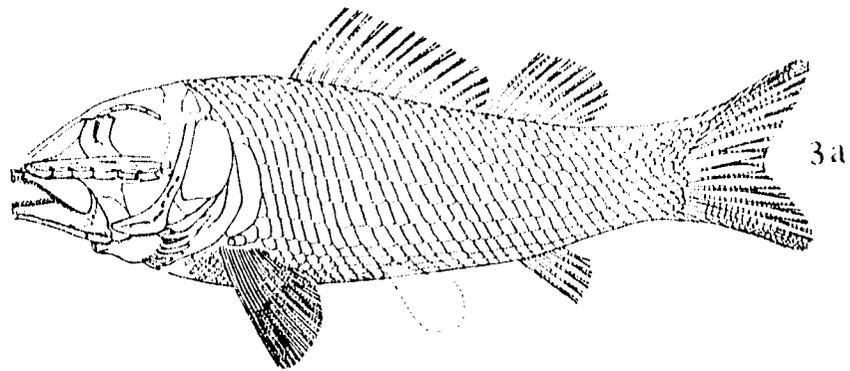
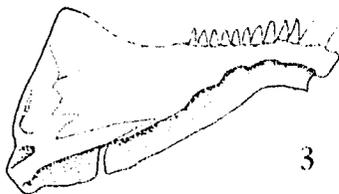
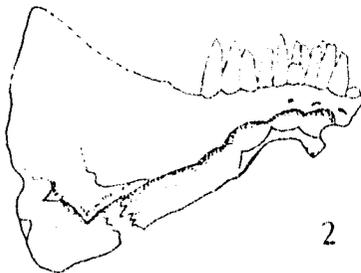
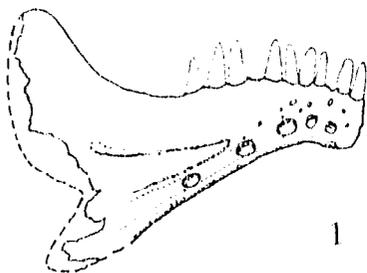


Figura 3(a).- *Neonotagopus denticulatus* (Bravi, 1994). Reconstrucción del ejemplar completo mostrando la aleta dorsal dividida; la aleta caudal débilmente furcada, los numerosos dientes maxilares y una sola hilera de supraorbitales. Tomado de Bartram (1997).

3(b).- Modificaciones evolutivas del canal sensorio mandibular en 1. *Notagopus pentlandi*, que se caracteriza por presentar el canal sensorio mandibular encerrado en un tubo que se abre por grandes poros; 2. *Macrosemius rostratus*, que muestra los bordes del canal sensorio mandibular ondulados, como remanente del carácter anterior; y 3. *Neonotagopus denticulatus* (Bravi, 1994) presenta el estadio más derivado en cuanto al canal sensorio mandibular, ya que se ubica dentro de un seno abierto. Tomado de Bravi (1994).



3 b



La ventaja de encontrar en la Cantera Tlayúa un gran número de macrosémidos permite contar con mayor cantidad de ejemplares de cada género o especie, de manera que su estudio sea más completo. Todo esto aunado a que, en cada remesa que se recibe (mensual o bimestral) de la cantera en el Museo de Paleontología del IGLUNAM, generalmente se encuentran macrosémidos representados.

Como ya se mencionó, se consideró necesario hacer una redescrición del género nuevo A de la familia Macrosemiidae, el cual había sido descrito desde 1989 en la tesis de Licenciatura de la que suscribe, por las siguientes razones:

En primer lugar, se juzgó necesario incluir en esta investigación la descripción del género previamente estudiado, para poder compararlo con los otros macrosémidos de Tlayúa, y a su vez establecer las relaciones filogenéticas del grupo. Al realizar la revisión de los peces que se estudiaron en este trabajo, se descubrió que existían otros ejemplares del género nuevo A, los cuales podían servir para completar las descripciones, por lo que se decidió incluirlos en la nueva investigación. Este hallazgo implicó modificar ciertos aspectos del estudio que se había llevado a cabo con anterioridad, y que desde hacía tiempo estaba en preparación para una publicación formal.

Por otro lado, en el tiempo en que se desarrolló la primera descripción del género nuevo A, no se contaba ni con el equipo ni con la técnica *ad hoc* para la preparación y observación de los ejemplares, lo cual impidió llegar a obtener los mejores resultados posibles. Sin embargo en los últimos dos años se logró adquirir microscopios potentes y cámaras lúcidas para observar con mayor precisión a los peces y elaborar los dibujos de los mismos, tal y como están preservados. También durante este período, se empezó a desarrollar una nueva técnica de limpieza que permitió transferir a algunos de los ejemplares estudiados a resina y observarlos por la superficie que quedó incluida en la matriz carbonatada durante su depositación y por lo tanto es la menos dañada, lo que permite examinar ambos lados de los organismos.

Estas facilidades permitieron observar detalles que no se habían reconocido y en algunos aspectos cambiaron la interpretación de lo antes visto. Del mismo modo, se pudieron elaborar los dibujos de los peces tal y como están preservados, así como la reconstrucción de los mismos, gracias a la cámara lúcida.

Acrónimos

Las siglas de las instituciones involucradas en esta investigación y que se utilizaron a lo largo del trabajo son las siguientes:

- CONABIO - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- CONACyT - Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- DGAPA - Dirección General de Asuntos del Personal Académico.
- IGLUNAM - Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- IGM - Instituto de Geología Mexicano, que representa las siglas más antiguas del Instituto de Geología de la UNAM (Museo de Paleontología).
- NGS - National Geographic Society.
- NSF - National Science Foundation.
- PB - Colección Palinológica del Instituto de Geología de la UNAM.
- UNAM - Universidad Nacional Autónoma de México.

AREA DE ESTUDIO

Localización y Vías de Acceso

La región fosilífera de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla se localiza al sureste del estado, a 92 km de la ciudad de Puebla (Figura 4). La zona comprende una gran extensión que incluye varias localidades con interés paleontológico tales como La Cantera Tlayúa, Pie de Vaca, Agua de Luna y Los Ahuehuetes, entre otras (Applegate *et al.*, 1993).

La Cantera Tlayúa, objeto de este estudio, se localiza en la Colonia Morelos, tres kilómetros al NE del centro de la población de Tepexi de Rodríguez, entre las coordenadas 18°35' latitud norte y 97°54' longitud oeste.

El acceso a la zona se realiza siguiendo la autopista México-Puebla (190-D) para llegar a la ciudad de Puebla; de ahí se toma la carretera que va a Tehuacán (México 150) y corta al nivel de la desviación hacia a San Juan Ixcaquixtla (carretera Puebla 455). Siguiendo todo el camino, después de cruzar el río Axamilpa, y tres kilómetros antes de la población de Tepexi de Rodríguez, se llega a la entrada de la zona paleontológica.

Antecedente Histórico

En la región de Tepexi de Rodríguez existen tres grupos étnicos importantes: mixtecos, popolocas y nahuas (Applegate *et al.*, 1984), sus condiciones de vida son severas y subsisten de la explotación de diversas canteras de travertino que se encuentran en la zona. La única cantera diferente, formada por caliza laminada de color rojo, de donde provienen los fósiles, pertenece a los señores Aranguthy, una de las familias más populares y respetadas en la zona (González-Rodríguez, 1989).

La cantera comenzó a ser explotada en forma artesanal desde 1950 y no es sino hasta 1982 cuando el Instituto de Geología de la UNAM, al tener conocimiento del área se interesó por desarrollar un extenso proyecto de investigaciones geológicas y paleontológicas. Una vez iniciado el proyecto se sumaría la colaboración de algunas instituciones nacionales y extranjeras. Tal es el caso del Instituto Nacional Indigenista, que hizo posible la construcción del edificio que alberga el Museo Pie de Vaca (1989), que se encuentra a la entrada de la zona. También se contó con la colaboración de NGS, con una subvención de 1982 a 1986; con la NSF de 1986 a 1988 y con el CONACyT de 1991 a 1993 (González-Rodríguez, 1989). Actualmente se

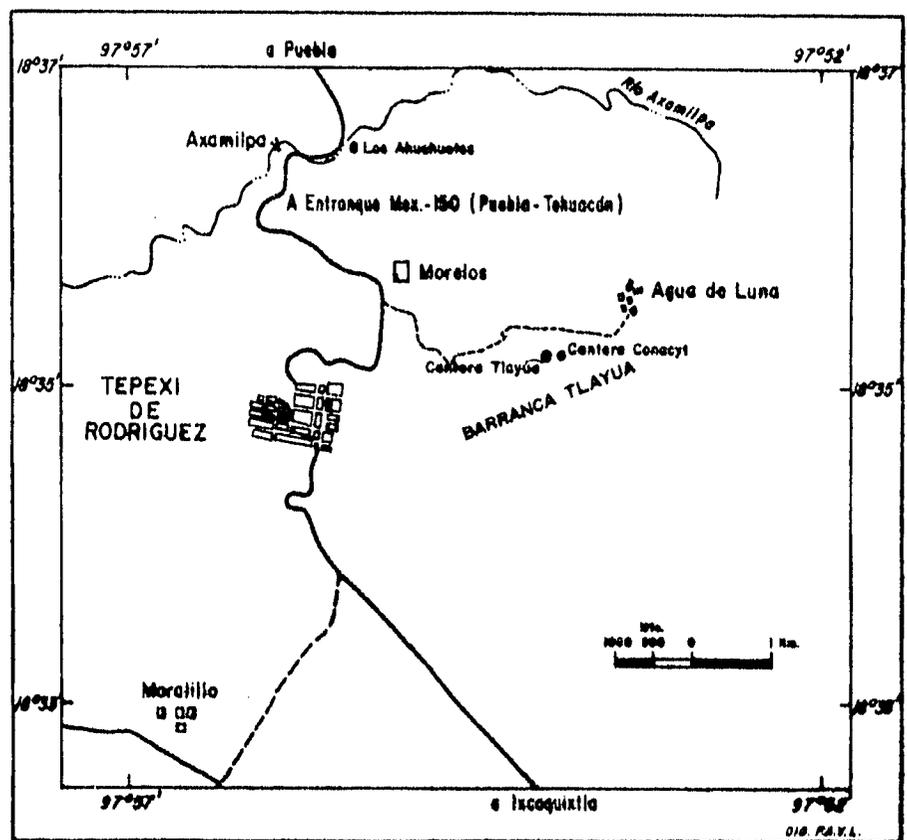
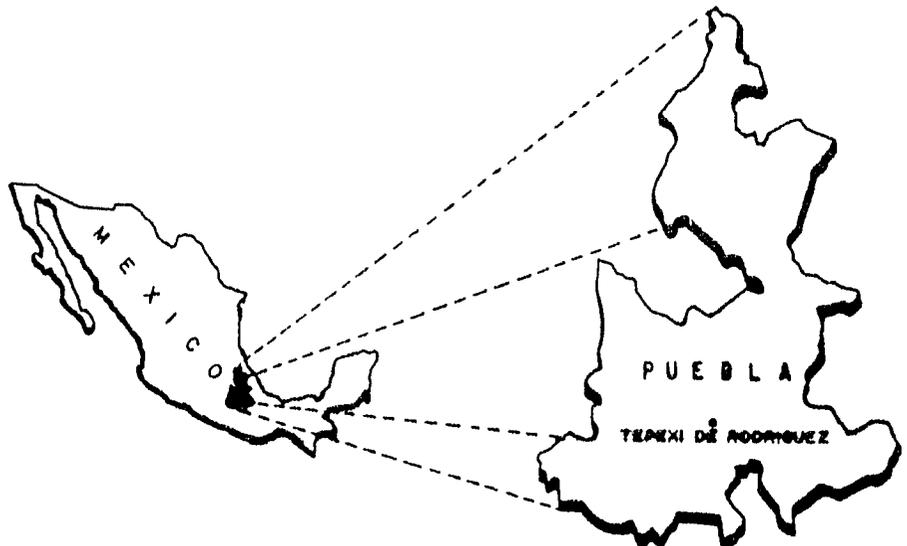


Figura 4.- Localización de la Cantera Tlayúa dentro de la zona paleontológica de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Tomado de Applegate et al., 1993

cuenta con el apoyo de la DGAPA y CONABIO, que han subvencionado el proyecto desde 1994. El material utilizado en este estudio fué colectado gracias a estas subvenciones.

Localidades fosilíferas

Debido a que la Cantera Tlayúa ha sido explotada desde 1982 bajo la supervisión de varias instituciones nacionales y extranjeras con diferentes intereses particulares, se han realizado excavaciones en diferentes zonas y a diferentes tiempos, las cuales han sido consideradas como localidades distintas. Por otro lado, a partir de agosto de 1993 la cantera se subdividió para ser explotada comercialmente por los hermanos Aranguthy y algunos de sus hijos, lo que creó más sitios de recolecta, tratándose siempre de la misma unidad geológica. Los peces objeto de este estudio provienen de nueve localidades diferentes, todas ellas dentro del área cubierta por lo que se conoce como Cantera Tlayúa. Estas han sido designadas con números y nombres específicos y a continuación se enlistan y se muestran en la Figura 5.

IGM-Localidad 370 "Cantera Tlayúa Aranguthy"

Corresponde al sitio de procedencia de las donaciones que hizo la familia Aranguthy al Instituto de Geología de la UNAM y a las primeras colectas realizadas por personal del mismo. Del área general, corresponde a la parte más occidental de la Figura 5. Carece de un sistema establecido de coordenadas, sin embargo, existen cuatro niveles de profundidad controlada.

IGM-Localidad 1970 "Cantera Alacranes"

La cantera se localiza 50 metros al este de IGM-370 (ver Figura 5). Está basada en una cuadrícula de 10 X 10 m y según su posición horizontal, a los fósiles se les asignaron dos números. El primero significa el cuadrante W-E, siendo el # 1 el cuadro más occidental, el segundo número identifica al cuadrante N-S, siendo el # 1,1, el cuadro más occidental y más al norte. La profundidad está controlada señalando intervalos de un metro, marcados con letras. La capa con la letra A es la más superficial y la G la más profunda. Hasta el nivel "G", el trabajo fué realizado bajo una subvención de la National Geographic Society (1984-1986).

IGM-Localidad 1971 "NSF # 1"

La cantera se encuentra ubicada al lado este de la localidad IGM-370 (ver Figura 5). El control vertical se tomó en intervalos de un metro, designados como Z-5, Z-6, etc., siendo el Z-5 el más superficial. Las zonas del 1 al 4, no se incluyen en esta localidad porque no fueron explotadas bajo la subvención de la NSF. La posición horizontal de los ejemplares está basada en una cuadrícula de 20 X 5 m. La primera cifra, después del número de la zona de profundidad identifica al cuadrante W-E del 1 al 20, y el segundo número identifica al cuadrante N-S del 1 al 5. Esta localidad es producto de una subvención de la National Science Foundation en el período de 1986 a 1988.

IGM-Localidad 1995 "NSF # 2"

Esta localidad corresponde a la parte más baja de la localidad IGM-1970 (Cantera Alacranes) y consiste en la excavación subyacente al nivel "G". El control vertical está tomado a intervalos de un metro, designados por letras, siendo la letra H la más superficial. La posición horizontal de los fósiles está basada en una cuadrícula de 10 X 10 m. Según su ubicación los cuadros poseen dos números, el primero identifica al cuadrante W-E y el segundo al cuadrante N-S. Las excavaciones fueron realizadas bajo la subvención de la National Science Foundation de 1986 a 1988 (Figura 5).

IGM-Localidad 2280 "NSF #3"

Esta cantera corresponde al mismo sitio que la localidad IGM-1971 (ver Figura 5). Sin embargo, incluye a aquellos fósiles recolectados fuera de la cuadrícula de 20 X 5 m que constituye IGM-1971. Las excavaciones también fueron realizadas en el período de 1986 a 1988, durante la misma subvención.

IGM-Localidad 2772 "Cantera CONACyT II"

Esta cantera representa el extremo este del afloramiento de la Formación Tlayúa (ver Figura 5). El nombre de CONACyT II se debe a que se abrió junto con la cantera denominada CONACyT I (IGM-loc. 2513) y fué excavada con los últimos fondos económicos de una subvención del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología en el período de 1990 a 1993.

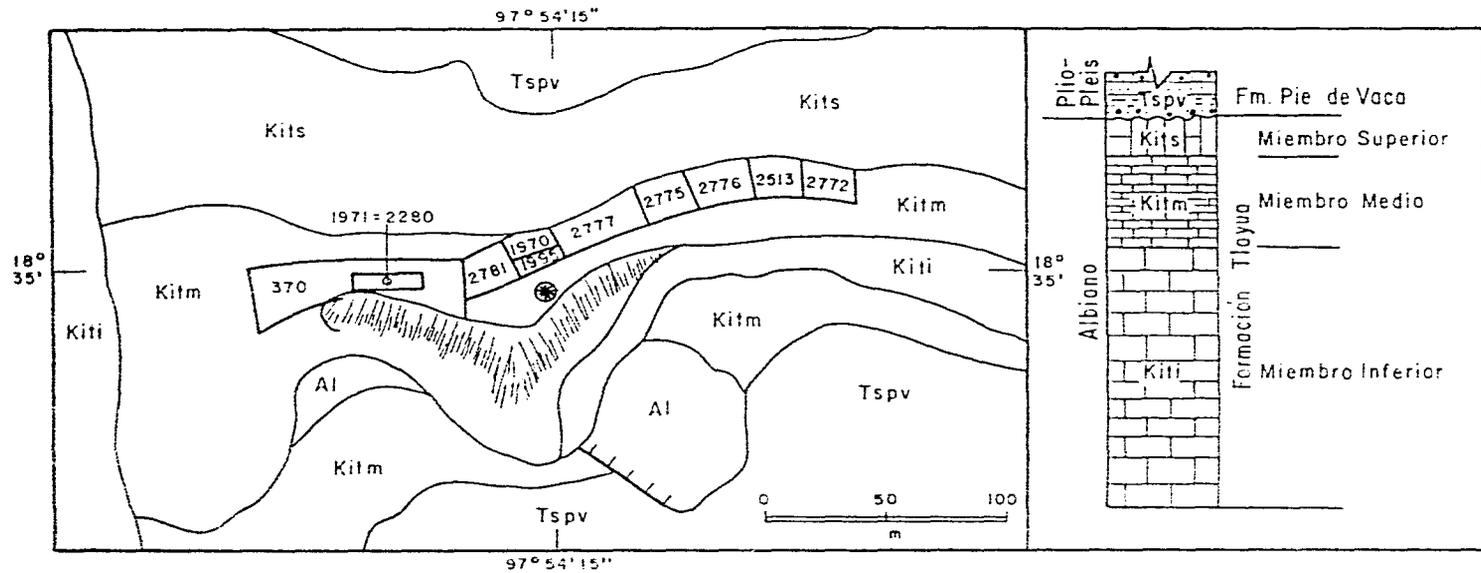


Figura 5.- Ubicación en la Cantera Tlayúa de las localidades fosilíferas descritas en el texto. La localidad N° 2432 no se muestra en la figura debido a que corresponde al mismo sitio de colecta de varias localidades ubicadas en la figura (ver texto). Las letras pertenecen a los miembros de la Formación Tlayúa y de la Formación Pie de Vaca, las siglas Al significan aluvión. * Palapa o sitio de descenso de los cantereros. El mapa fué tomado y modificado de Pantoja-Alor (1992).

IGM-Localidad 2776 "Cantera Benjamín"

La cantera se encuentra ubicada 50 metros al oeste de la cantera CONACyT II (IGM-loc. 2772) y 92 metros al este de la "Palapa", que es una construcción rústica, pero fija, que representa el lugar donde los cantereros descansan y toman su almuerzo (ver Figura 5). Para su control estratigráfico esta localidad ha sido subdividida en capas (zonas) designadas con números romanos del I al XXVII, siendo la zona I la más superficial.

IGM-Localidad 2777 "Cantera Tortuga"

La localidad se encuentra ubicada al este de la localidad IGM-loc. 1970 ó "Cantera Alacranes" (ver Figura 5). Corresponde a una cantera de más de 50 metros de largo, cuyo acceso es muy próximo a la "Palapa" (referida en la localidad anterior). Para su control estratigráfico está dividida, al igual que la anterior (IGM-loc. 2776), en zonas designadas con números romanos del I al XXVIII.

IGM-Localidad 2432 "Cantera Tlayúa-IGM"

Esta localidad más que representar una cantera en particular, corresponde al período comprendido entre noviembre de 1988 y mayo de 1991. Durante este tiempo, la recolección de los fósiles no estuvo apoyada por ninguna subvención en particular y los ejemplares fueron proporcionados desinteresadamente por la familia Aranguthy. En la mayoría de los fósiles, los señores Aranguthy registraron el nivel vertical (expresado en zonas de números romanos) de la cantera. Pero solo en las pequeñas canteras que ya estaban nombradas en aquel tiempo (por ejemplo la Cantera Alacranes, NSF #1, NSF #2, etc.), señalaron el sitio en particular de colecta dentro de la cantera. Por lo anterior, la localidad no está ubicada en el mapa de la Figura 5.

Bosquejo Geológico

Estratigrafía

Diferentes estudios geológicos se han realizado en el área de Tepexi de Rodríguez, entre los cuales destacan: un estudio geológico realizado por Petróleos Mexicanos (Fernández-Becerra, 1985), un estudio general de la geología y paleoambiente de Tlayúa (Martill, 1989) y cuatro estudios acerca de la geología, facies y tectónica (Pantoja-Alor *et al.*, 1989; Malpica-Cruz *et*

et al., 1989; Galguera-Rosas *et al.*, 1989 y Pantoja-Alor, 1992), indican que el área comprende varias unidades, que se extienden desde el Paleozoico hasta el Reciente.

Las rocas más antiguas que afloran en los alrededores de Tepexi de Rodríguez consisten en esquistos del Complejo Acatlán (Ortega-Gutiérrez, 1978) de edad paleozoica temprana, el cual está cubierto en discordancia angular o contacto tectónico, por una unidad del Paleozoico Tardío (Pantoja-Alor, 1992).

Sobre las rocas paleozoicas yace una secuencia gruesa de caliza de plataforma, con bancos arrecifales, cuya edad varía del Aptiano tardío al Turoniano (Pantoja-Alor, 1992).

La Cantera Tlayúa, lugar de donde provienen los peces objeto de este estudio, se localiza dentro de la secuencia de calizas cretácicas, en lo que se conoce como Formación Tlayúa, descrita por Pantoja-Alor (*op. cit.*).

La Formación Tlayúa (Figura 6), que aflora en la barranca del mismo nombre, comprende una secuencia de calizas de aproximadamente 300 metros de espesor y está dividida en Miembro Inferior, Miembro Medio y Miembro Superior (Pantoja-Alor *et al.*, 1989 y Pantoja-Alor, 1992).

El Miembro Inferior (Figuras 6 y 7) consiste en una secuencia de caliza micrítica (mudstone a wackestone), con algunos interclastos y abundantes miliólidos. Su estratificación varía de masiva a gruesa, con biostromas de 20 a 50 cm de espesor, formados por rudistas de la especie *Toucasia polygira* (Alencáster, 1973) y ostreidos del género *Chondrodonta*. Dentro de la caliza aparecen concreciones de sílice blanca y negra y lentes de pedernal oscuro. En algunas partes, los fósiles están completamente silicificados.

El Miembro Medio (Figuras 6 y 7) está formado por una secuencia de caliza micrítica (mudstone), de 30 a 35 m de espesor, de estratificación delgada, laminada y de color crema con tonalidades rojizas. La estratificación varía desde unos cuantos milímetros hasta 15 cm de espesor. Dentro de las capas hay lentes de pedernal oscuro, que pueden tener desde unos cuantos milímetros hasta 15 cm de espesor y hasta 70 cm de longitud. En algunos planos de fractura, ensanchados por efecto del agua y disolución diferencial, la laminación destaca de manera notable. Por lo general, la parte superior de los estratos se encuentra cubierta por una capa de hematita muy delgada que le imparte a las lajas un color rojo característico.

El Miembro Superior (Figuras 6 y 7) consiste en una secuencia incompleta de capas medianas a gruesas de dolomía y caliza dolomítica de color gris con tonalidades claras y oscuras, cuyos

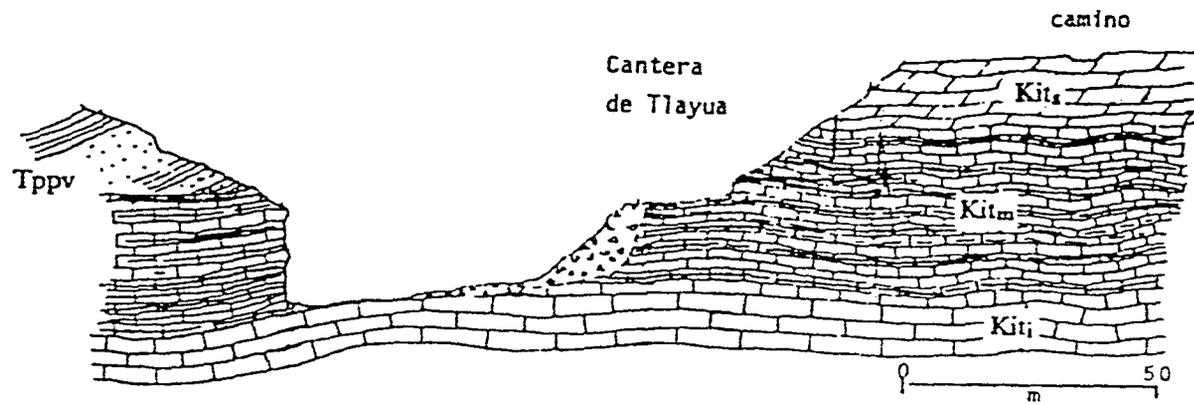


Figura 6.- Sección transversal sobre la cañada y Cantera Tlayúa, que muestra los tres miembros de la Formación (Kit_i, Miembro inferior; Kit_m, Miembro medio y Kit_s, Miembro superior) y el contacto tectónico con la Formación Pie de Vaca (Tppv). Tomado de Pantoja-Alor, *et al.*, (1989).

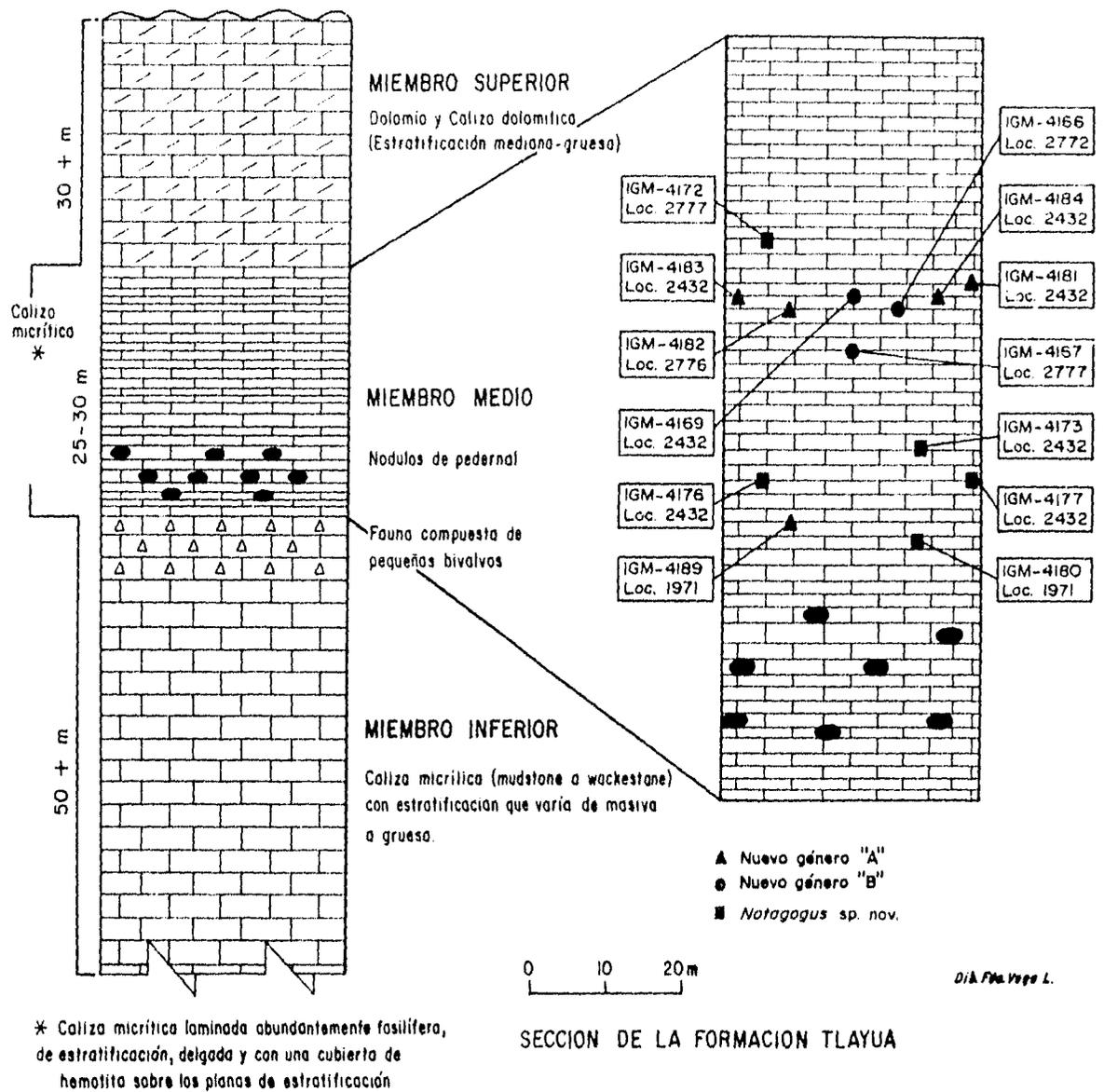


Figura 7.- Columna estratigráfica de la Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, Puebla, mostrando los tres miembros de la Formación y la posición de algunos de los ejemplares descritos en este trabajo. Tomado y modificado de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1995).

afloramientos están expuestos inmediatamente arriba de la cantera, sobre el margen septentrional de la barranca. La dolomía pasa transicionalmente a una caliza de grano fino, micrítica (mudstone), de color crema a rosado, de estratificación mediana a clara, que se observa en el camino a Agua de Luna.

Pantoja-Alor (1992) correlaciona a la Formación Tlayúa con la Formación Morelos, con la Caliza Orizaba de la Sierra del Tenzo, con parte de la Caliza Teposcolula de la Mixteca Alta y con la Caliza Ciplapa de la región de Tehuacán, Puebla.

Tanto en los afloramientos de la barranca como de la cantera, se observa el desarrollo de una deformación diferencial asociada al fallamiento inverso provocado por la compresión y separación de la cobertura sedimentaria del basamento a lo largo de los planos de estratificación. La mecánica de la deformación es el resultado de la acción de esfuerzos compresivos superficiales, que originaron el desprendimiento y transporte de la carpeta sedimentaria a lo largo de sus planos de estratificación y el desarrollo de fallas que produjeron el sobrecorrimiento del miembro inferior sobre el miembro medio (Figura 8), formando en sus frentes asociaciones complejas de pliegues y fracturas de rompimiento por flexión (Galguera-Rosas *et al.*, 1989).

Por encima de las rocas cretácicas, descansan en marcada discordancia angular los conglomerados continentales eocénico-oligocénicos de la formación Tepexi el Viejo y de la Formación Balsas, a los que también cubren sedimentos continentales fluviolacustres y aluviales de las Formaciones Pie de Vaca y Agua de Luna (Figura 9) a las cuales se les asigna una edad del Plioceno y Pleistoceno respectivamente (Pantoja-Alor *et al.*, 1989 y Pantoja-Alor, 1992).

Otros afloramientos terciarios incluyen los sedimentos arcillosos del área del río Axamilpa (ver Figura 4) y cañades adyacentes, en un área de aproximadamente 6 km², que comprende varias localidades con megafauna pleistocénica, como son la Barranca del Abuelo, Rancho Gerardo y la Colina del Gliptodonte, en donde se han encontrado molares de proboscídeos, huesos de caballo y restos de astas de un antilocáprido, asociados a escudos de un gliptodonte que actualmente está siendo estudiado (Castro-Azuara, comunicación personal, 1996).

Edad de la Formación Tlayúa

El Miembro Inferior se caracteriza por la presencia de miliólidos (foraminíferos), rudistas y ostreidos. La edad albiana se debe a la ocurrencia de la especie *Toucasia polygyra* (Alencáster, 1973) y a ostreidos del género *Chondrodonta* (Pantoja-Alor, 1992).

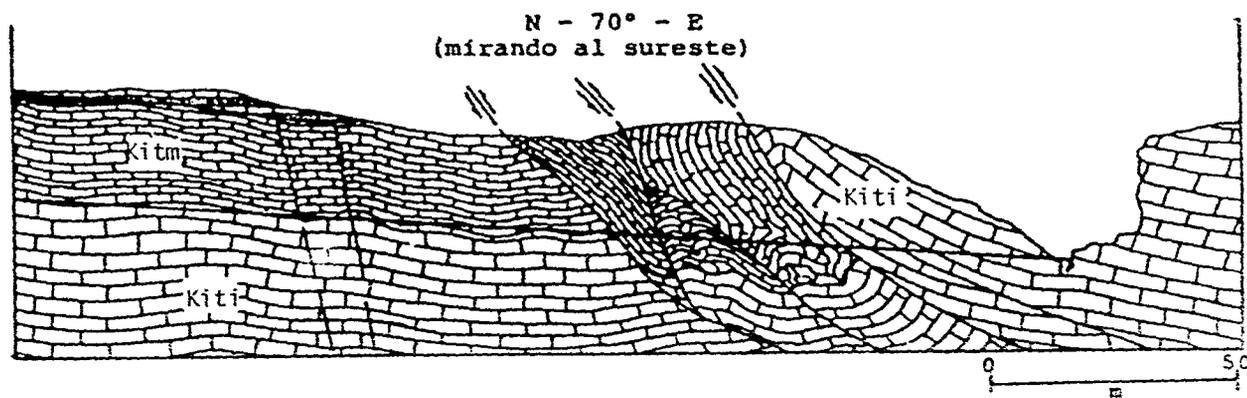


Figura 8.- Sección transversal del fallamiento inverso de edad laramídica, que afecta a los tres miembros de la Formación Tlayúa (Kiti, Miembro inferior; Kitm, Miembro medio y Kits, Miembro superior). Tomado de Pantoja-Alor *et al.*, (1989).

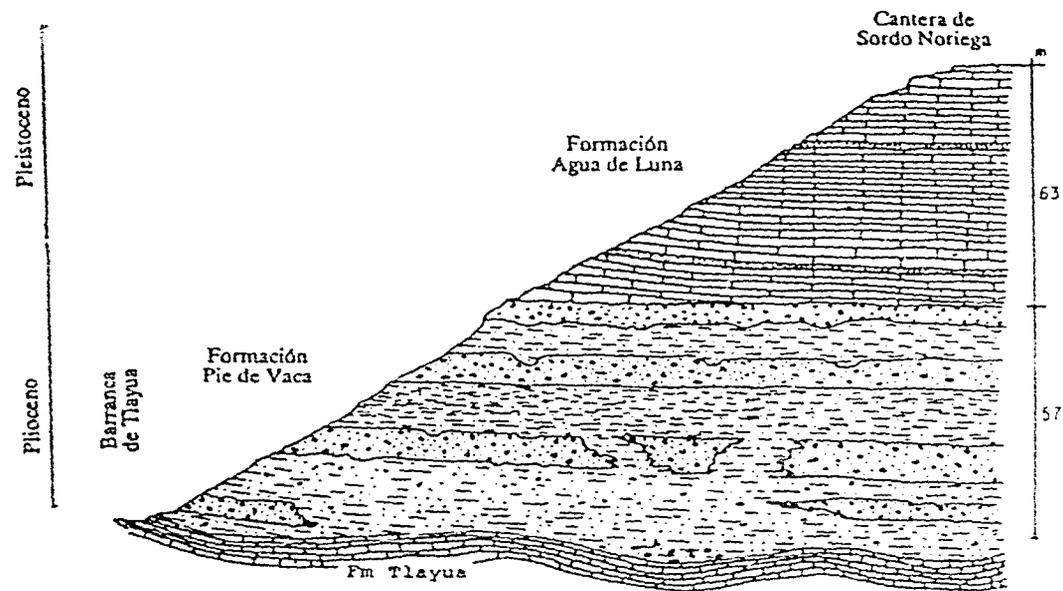


Figura 9.- Secciones tipo de las Formaciones Pie de Vaca y Agua de Luna, medidas desde la Barranca Tlayúa, hasta la Cantera Sordo Noriega. Escala horizontal igual a la vertical. Tomado de Pantoja-Alor *et al.*, 1989.

El Miembro Medio, donde se han encontrado la gran diversidad de invertebrados, vertebrados y plantas, ha sido asignado al Albiano medio a tardío, según reportan Seibertz y Buitrón (1987) en el estudio que realizaron con belemnites del género *Neohibolites* y Cantú-Chapa (1987) en una revisión que hace de las amonitas de Tlayúa: géneros *Mortoniceras*, *Hysterocheras* y *Anisoceras*. Por otro lado, la abundancia de peces holósteos y lo primitivo de los teleósteos, indican una edad cretácica temprana (Applegate *et al.*, 1984).

El Miembro Superior contiene abundantes miliólidos, de los cuales la presencia de *Dicyclina schlumbergeri* indica una edad cenomaniense (Fernández-Becerra, 1985). Sin embargo, Pantoja-Alor (1992) juzga que se debe considerar al Miembro Superior dentro de la parte más alta del Cretácico Inferior, mientras no existan más estudios sobre este respecto.

MATERIAL Y METODOS

Colecta del Material

El material estudiado fue colectado por miembros de la familia Aranguthy, como parte de las actividades comerciales de la cantera y como resultado del convenio que el IGLUNAM tiene con ellos para recuperar todo el material fósil que aparezca en la cantera durante su explotación y estudio.

Para obtener las lajas individuales del gran conjunto, se usan picos, mazos y cinceles y barretas, siguiendo diferentes técnicas bien establecidas por la familia Aranguthy, bajo la dirección del IGLUNAM. Cuando en ellas aparecen fósiles, inmediatamente se separan y se anotan en el reverso de la laja los datos correspondientes a la localidad a la que pertenecen, el cuadrante y el nivel estratigráfico del que provienen de manera que se puedan ubicar en el gran conjunto.

Posteriormente las lajas se seccionan en una cortadora con disco de diamante de borde discontinuo, para dejar solamente el fragmento de roca que contiene el ejemplar. Cada mes, los fósiles recuperados, son enviados al Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM, donde son ordenados y catalogados en cada una de las localidades, a nivel taxonómico dentro de la colección.

Selección del Material

Después de revisar los 120 ejemplares de macrosémidos, se hizo una selección de los peces mejor preservados y se separaron por grupos, según las características similares que compartían, como por ejemplo: tamaño y forma del cuerpo y aletas; estructura de la cabeza y patrón de escamas, entre otras. De esta selección se obtuvieron por lo menos seis géneros diferentes. De éstos se describieron los tres que contenían ejemplares mejor preservados que permitieran establecer claramente las diferencias entre cada uno de ellos. En relación al caso del género que había sido descrito con anterioridad (González-Rodríguez, 1989), se obtuvieron cuatro ejemplares más, que ayudaron a completar y ampliar la descripción preliminar de este taxón.

Preparación del Material

El material fué preparado utilizando tres diferentes técnicas de limpieza, que se llevaron a cabo según el estado de preservación de los ejemplares, ya que como se había mencionado, los macrosémidos son peces muy delicados que requieren de mucho cuidado al ser preparados para no correr el riesgo de perder estructuras importantes

En primer lugar, se utilizó el método químico recomendado por Toombs y Rixon (1959), que se basa en el uso de ácido acético como removedor de la matriz rocosa de tipo caliza, en la preparación de vertebrados fósiles. Aunque la concentración del ácido acético recomendada es de 15%, en el caso de estos delicados peces, se utilizaron concentraciones de 5% a 10%.

Dependiendo de que tan incluído en la roca se encontraba el ejemplar y de su estado de preservación, se aplicaron diferentes cantidades del ácido acético, a distintos tiempos, neutralizando la reacción con agua corriente, aunque es recomendable agregar un neutralizador como la amonía.

Otro de los métodos empleados es el método mecánico, que consiste en retirar la matriz rocosa mediante el uso de herramientas tales como agujas de disección, exploradores dentales, pequeños cincelos, cepillos dentales y pinceles. según sea el caso, siempre bajo el microscopio estereoscópico.

Los métodos químico y mecánico siempre son utilizados simultáneamente y permiten retirar poco a poco el sedimento de tal forma que se evita en lo posible dañar a los ejemplares.

Por último, en algunos de los ejemplares, se utilizó un método más sofisticado de preparación, ampliamente experimentado en Estados Unidos en el Museo Americano de Historia Natural, NY y en el Museo Británico de Londres, con peces de la localidad cretácica de Santana en Brasil. El método llamado de "Transferencia", recomendado por Maisey (1991), se comenzó a desarrollar en México desde hace más de un año en el Instituto de Geología de la UNAM, por el Biol. Miguel Angel Cabral P. y se continúa desarrollando, con muchas inovaciones, por el Pas. de Biol. Jesús Ortega Alverado. El procedimiento utilizado en México difiere en algunos aspectos del método original de Maisey (*op. cit.*), debido a que se han tratado de adecuar las técnicas utilizadas en los peces de Santana, al tipo de roca y estado de preservación de los ejemplares de Tlayúa, así como a la infraestructura con que cuenta el IGLUNAM.

El método de transferencia que ha desarrollado el Pas de Biól. Jesús Ortega consiste de varios pasos. En primer lugar se disuelve la matriz rocosa que cubre la parte expuesta del ejemplar, mediante la aplicación de ácido acético a diferentes concentraciones, según sea necesario.

Una vez que el ejemplar está completamente limpio y se pueden apreciar sus estructuras, se incluye en resina preparada, la cual es resistente a la acción del ácido. Para incluirlo, primero se fija dentro de moldes elaborados con madera y metal, y posteriormente se cubre la superficie expuesta con una lámina de maylán debajo de un cristal de 6 mm, de manera que quede un espacio donde verter la resina, la cual se aplica colocando el molde en posición vertical. Se deja secar por espacio de 24 horas o más y se desmolda, quedando listo para preparar por el otro lado.

La preparación por el otro lado consiste en sumergir al ejemplar en un baño de ácido acético al 7%, hasta que se elimine toda la matriz rocosa. El tiempo que tarda en disolverse la matriz, depende de su grosor y dureza, pero siempre hay que estar vigilando este proceso, para evitar que se llegue a dañar el ejemplar. Si se va descubriendo parcialmente el pez, se puede aplicar glyptol para endurecerlo y protegerlo, pero sin abusar de él. Cuando la matriz es muy gruesa o difícil de disolver, se puede aplicar ácido clorhídrico diluido a diferentes concentraciones, evitando que el ácido toque la resina.

Cabe aclarar que en el caso particular de los macrosémidos, el usar este método de preparación, no dió los resultados esperados. Debido a la delicadeza de los peces, durante el proceso de preparación, se llegaron a perder en algunos casos, partes del cuerpo o escamas. Por otro lado, dos de los ejemplares del género A (González-Rodríguez, 1989), los cuales habían sido endurecidos hace varios años con glyptol, quedaron parcialmente cubiertos con la matriz calcárea, debido a que el glyptol que se les había aplicado, también penetró en la roca y la endureció. Por estas razones, no se prepararon todos los ejemplares mediante este método.

Merística

Una vez preparados los ejemplares, se tomaron las medidas necesarias para llevar a cabo las descripciones, siguiendo el criterio de Lagler *et al.*, (1984), aunque en algunos casos no fue posible obtener todas, debido a que los ejemplares estaban incompletos.

Las medidas utilizadas son: longitud total, longitud estándar o longitud patrón, longitud cefálica, altura máxima, altura mínima, longitud predorsal, longitud de la base de la primera aleta dorsal,

longitud de la base de la segunda aleta dorsal, número de radios del primero y segundo lóbulo de la aleta dorsal, número de radios de las aletas pectorales, pélvicas, anal y caudal, número de escamas de la línea lateral y número de hileras de escamas por arriba y por abajo de la línea lateral (ver Figura 10).

Todas las medidas (expresadas en milímetros) se tomaron bajo el microscopio estereoscópico, con la ayuda de un calibrador vernier, con el objeto de tener mayor exactitud. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que los organismos no conservan su forma y volúmen original debido al proceso de fosilización y al tiempo transcurrido desde su depositación.

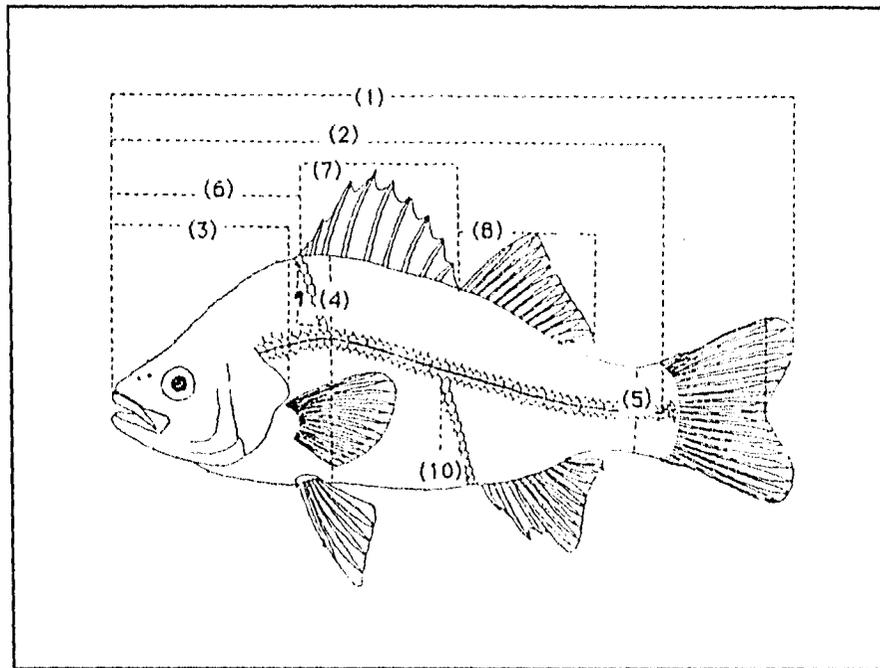


Figura 10.- Pez teleosteo ilustrando las medidas tomadas en los ejemplares, siguiendo los criterios de Lagler *et al.*, (1984). Los números indican: 1. Longitud total; 2. predorsal; 7. Longitud de la base de la primera aleta dorsal; 8. Longitud de la base de la segunda aleta dorsal; 9. Hileras de escamas arriba de la línea lateral; 10. Hileras de escamas abajo de la línea lateral.

Ilustración

Las ilustraciones de los ejemplares se realizaron con ayuda de una cámara lúcida adaptada al microscopio estereoscópico, que permite dibujar la forma y estructura de los ejemplares tal y como están preservadas. Este tipo de esquema es muy importante para obtener información

acerca de la forma general del cuerpo y poder interpretar las estructuras que se observan bajo el microscopio. En cada uno de los géneros se buscaron los mejores ejemplares o los que presentaban las características diagnósticas.

Por otro lado, también se utilizaron fotografías en blanco y negro de los ejemplares, las cuales sirvieron para obtener mayor información de las estructuras, viéndolas desde otra perspectiva. Con los datos obtenidos después de llevar a cabo la medición e ilustración de los ejemplares, se procedió a realizar la descripción de cada una de las especies, tomando en cuenta la forma, longitud y extensión de los huesos del cráneo, los radios de las aletas, escamas, etc., de acuerdo a los criterios utilizados por los investigadores que han realizado estudios previos de los géneros de la familia, como Woodward (1895), Saint Seine (1949), Wenz (1964), Bartram (1977) y Bravi (1994), entre otros.

Finalmente, con base en los dibujos, los datos morfológicos y las características particulares de la familia, se realizaron las reconstrucciones de los géneros que dan una idea de como pudieron ser los macrosémidos de Tlayúa.

Contenidos Estomacales

En virtud de que en varios de los taxa de Tlayúa, incluyendo los macrosémidos, se encuentra preservado el tracto digestivo con su contenido estomacal, surgió la inquietud de conocer si existían restos de materia orgánica en ellos o que era lo que realmente se había preservado. Por estas razones, se tomaron muestras del tracto de algunos de los peces y se procesaron mediante técnicas palinológicas, las cuales sirvieron para detectar cualquier resto de materia orgánica en los sedimentos. El procedimiento que se llevó a cabo para las tomas de las muestras y su procesamiento es el siguiente:

En primer lugar, para obtener el contenido estomacal de los peces, se raspó toda la superficie que abarcaba el mismo, mediante el uso de agujas de disección y navajas de bisturí, obteniendo en este raspado un polvo blanco que se guardó en tubos de ensayo para ser procesado posteriormente.

Una vez que se tenían los contenidos, se llevaron al laboratorio de Palinología del IGLUNAM donde el Dr. Enrique Martínez Hernández, investigador responsable del laboratorio y el laboratorista Carlos Nuñez Alfaro, procesaron las muestras. En este caso el procedimiento consistió en tratar a cada una de las pruebas con ácido clorhídrico (HCL) para deshacer los carbonatos y dejar solamente la materia orgánica. Posteriormente se centrifugaron y se lavaron tres veces con

agua destilada (centrifugando en cada ocasión) para eliminar el ácido. Una vez que las muestras estaban lavadas se sacó el precipitado del tubo mediante el uso de pipetas y se montó en un portaobjetos, añadiendo hidroxiacetilcelulosa (HS) para adherirlo y conservarlo. Posteriormente se dejaron secar cada una de las pruebas y se montaron con Bálsamo de Canadá. Las muestras se encuentran depositadas en la Colección Palinológica del IGLUNAM, con los siguientes números de catálogo: Pb-5667, Pb-5668, Pb-7077, Pb-7079 y Pb-7080.

Metodos Numéricos

Para realizar el análisis sistemático de la familia Macrosemiidae, se emplearon técnicas numéricas por computadora aplicadas a dos de las corrientes más importantes de la Sistemática Biológica, que incluyen a la Taxonomía Numérica y a la Taxonomía Cladista, a manera de obtener dos tipos de análisis distintos y varias hipótesis de relación, que llevaran a establecer las relaciones filogenéticas del grupo.

Antes de realizar el análisis y para correr el programa en la computadora, se elaboró una matriz con los datos de los taxa de la familia, en donde se incluyeron los dos nuevos géneros descritos en este trabajo, y en el caso de *Notagagus* se incorporaron los caracteres diagnósticos de la nueva especie aquí descrita. Por otro lado, no se tomó en cuenta al género *Enchelyolepis* debido a la escasa información que se tiene de él.

La metodología para la aplicación de la Taxonomía Numérica (basada en la similitud entre unidades taxonómicas y sus estados de carácter), consistió en la utilización del programa para computadora "NT-SYS" (Numerical Taxonomy System of Multivariate Statistical Programs). Este sistema es un conjunto de programas que permite realizar diversas operaciones sobre matrices de datos especialmente en relación con el análisis estadístico multivariado, y utiliza métodos de análisis de agrupamiento y ordenación. Se empleó el método de Análisis de Agrupamientos ("Cluster Análisis"), con una matriz de similitud cualitativa, con el coeficiente de similitud (SM) "Simple Matching" y con la media aritmética no ponderada (UPGMA) "Unweighted pair-group method using arithmetic averages" (Crisci y López, 1983).

La metodología para la aplicación de la Taxonomía Cladista consistió en el uso del programa Hennig 86, Versión 1.5, que utiliza el algoritmo de Wagner, elaborado por Farris (1970), el cual proporciona el camino más corto para crear una sola hipótesis, que es la más corta. Como la matriz de datos era pequeña, se utilizó un método exhaustivo, que encuentra todos los posibles

árboles. Para realizar la polarización de caracteres se utilizó un grupo externo que presentara un mayor número de características primitivas (plesiomórficas).

Debido a que en los resultados se obtuvieron cuatro árboles, se hizo el Análisis de Consenso de Nelson o de Mayoría con el cual se presenta o resume la información en común de un determinado número de árboles igualmente parsimoniosos. Ya que en el consenso se obtuvo una politomía, esta se resolvió manualmente, considerando información adicional que no fue incluida en el análisis.

Terminología y Abreviaturas

La terminología empleada en las descripciones está basada en Bartram (1977), debido a que su trabajo sobre el grupo es el más completo y aceptado, por lo que se considera que es el más adecuado. Las iniciales utilizadas en las ilustraciones están escritas en inglés, ya que ésta nomenclatura es aceptada mundialmente, aunque algunos de los términos pueden variar según el autor ó el grupo de peces que se estudie. A continuación se da una lista de las abreviaturas empleadas y de su significado:

Adp	dermopalatino anterior	Op	opercular
Af	aleta anal	Ors	orbitoesfenoides
Ang	angular	P	parietal
Ant	anterorbital	Pas	paraesfenoides
Art	articular	Pch	ceratohial proximal
Axs	escamas del lóbulo axial	Pcl	postcleitrum
Bf	fulcra basal	Pcs	escama postcleitral
Bpr	proceso basipterigoide	Pdp	dermopalatino posterior
Brr	radio branquiostego	Pef	aleta pectoral
Bs	basipterigio	Pf	aleta pélvica
Cl	cleitrum	Ph	paripural
Cor	coronoide	Pmx	premaxilar
D	dentario	Pop	preopercular
Dch	ceratohial distal	Pos	escama preanal
Dpt	dermopterótico	Pr	radial proximal
Dsp	dermoesfenótico	Pra	prearticular
Ecp	ectopterigoide	Pu	vértebra preural
Ep	epural	Puhs	espina preural hemal

F	frontal	Puns	espina prehural neural
Ff	fulcra marginal	Ptt	posttemporal
H	hipural	Q	cuadrado
Hh	hipotal	Qj	cuadratoyugal
Hm	hiomandibular	R	radio de la aleta
lo	infraorbital	Rar	retroarticular
lop	interopercular	Scl	supracleitrum
Mc	canal sensorio mandibular	Sn	supraneurales
Mco	mesocoracoide	So	supraorbital
Mll	escamas de la línea lateral	Sop	subopercular
Mpt	metapterigoide	Stt	supratemporal
Mr	radial medio	Sv	válvula espiral
Mx	maxilar	Ud	urodermal
N	nasal	V	vómer
Np	proceso nasal del premaxilar		

Finalmente se tiene que, en relación a la descripción que se ofrece sobre tres nuevos taxa de la familia Macrosemiidae, en este trabajo no se les nombrará formalmente. Lo anterior con la finalidad de ser consistentes con el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Ride *et al.*, 1985: Apéndice E, Recomendaciones Generales Nº 22 y 23) para evitar nombrar a un nuevo taxa antes de su publicación formal.

PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Antes de comenzar con este capítulo es necesario mencionar que debido a que la familia es poco conocida, se consideró pertinente incluir en el manuscrito la diagnosis del grupo en general, al igual que las diagnosis de cada uno de los géneros que la forman. Las especies que incluye cada género, así como su distribución geográfica y sus edades se muestran en el Anexo 1.

La clasificación que aquí se adopta, es la propuesta por Bartram (1977), que a su vez está basada en los criterios de Patterson (1973). Sin embargo, la posición taxonómica de la familia aún se encuentra en discusión debido a que el grupo es rico en características derivadas que lo acercan a los teleósteos, y a su vez comparte muchas características primitivas que lo colocan próximo a los halecomorfos (*Caturus* y *Amia*) o dentro del grupo de los Semionotiformes (*Semionotus* y Iepisosteidos), según los estudios recientes de Olsen y McCune (1991), con respecto a la familia Semionotidae.

La clasificación de Bartram (1977) es la siguiente:

Infracase NEOPTERYGII (*sensu* Patterson, 1973)

División HALECOSTOMI (*sensu* Patterson, 1973)

Subdivisión *incertae sedis*

Familia Macrosemilidae, Thollière, 1958

Diagnosis de la familia Macrosemilidae

Peces halecostomos de pequeños a grandes, lateralmente comprimidos; canales infra y supraorbitales anastomosados detrás del ojo; supratemporales excluidos de la línea media; comisura supratemporal nacida en los parietales; frontales formando un seno abierto que encierra al canal supraorbital a través de la región ethmoidal; nasales en forma de canal; vómer pareado y dentado; paraesfenoides no dentado, formando un proceso basipterigoide; anterorbital formando un tubo alrededor del canal infraorbital; nueve infraorbitales de los cuales los siete primeros tienen forma de lámina enrollada (scroll) y los últimos dos tubulares; dermoesfenótico fijo en la bóveda craneana; supraorbitales de ninguno a varios; suborbitales ausentes; hiomandibular inclinado anteroventralmente; metapterigoide en forma de disco, careciendo de un gran segmento anterodorsal; dos palatinos y ectopterigoide con dientes; abertura de la boca pequeña; articulación de la mandíbula descansando anterior o debajo del orbitoesfenoides;

premaxila inmóvil, con un delgado proceso nasal; supramaxila ausente; mandíbula corta y profunda a nivel del proceso coronoide, borde ventral profundamente cóncavo, canal sensorio encerrado en un seno formado por el dentario y angular; cuadratoyugal largo y robusto, algunas veces fusionado distalmente con el cuadrado; preopercular doblado en ángulo recto hacia la región anterior y por debajo de la órbita, canal sensorio expuesto por grandes aberturas; opercular alto y angosto con el borde inferior convexo en contacto con el subopercular; interopercular pequeño y lejano de la mandíbula inferior; siete u ocho radios branquióstegos, los últimos tres o cuatro acinaformes; gular ausente; un solo hipohial; ceratohial distal ancho hacia la parte posterior; seis supraneurales arriba de las vértebras anteriores, espinas neurales pareadas en la región caudal; huesos intermusculares ausentes; aleta dorsal larga, dividida en algunos géneros; aleta caudal furcada o redondeada, ocho radios emanando por abajo del lóbulo axial continuando dentro de una hilera de escamas; escamas romboides o cicloides, no más anchas que largas en la región ventral; línea lateral terminando en la base del lóbulo axial de la aleta caudal.

GENERO NUEVO A
(Figuras 11 a 21 y Tablas 1 y 2)

Diagnosis

Peces medianos, cuyo holotipo alcanza una longitud estándar de 79 mm; aleta dorsal dividida (pero sin separación aparente), que se extiende desde la parte posterior del cráneo, hasta la base del lóbulo axial de la aleta caudal, ocupando cerca del 85 % de la longitud del tronco; región inmediata debajo de la aleta dorsal desprovista de escamas, comprendiendo ésta menos de un tercio de la profundidad del tronco; dientes prearticulares pequeños y puntiagudos.

Holotipo y Paratipos

A continuación aparece un listado de los ocho ejemplares estudiados, con la designación correspondiente en el catálogo del Museo de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM (IGM). Así mismo se incluye la localidad de donde provienen, su estado de conservación y el método de preparación empleado para su análisis.

HOLOTIPO: IGM-4186. Ejemplar completo, con contenido estomacal, preparado mediante la técnica de transferencia en resina. Localidad Nº 370.

PARATIPOS: IGM-4187. Ejemplar completo. Preparación química, mecánica y transferencia a resina. Localidad Nº 370.

IGM-4189. Ejemplar incompleto muy delicado. Escasa preparación química. Localidad Nº 1971.

IGM-4188. Ejemplar incompleto, al que le falta un segmento de la cabeza. Preparación química y mecánica. Localidad Nº 370.

IGM-4181. Ejemplar incompleto, falta parte anterior de la cabeza y parte del cuerpo. Escasa preparación química. Localidad Nº 2432.

IGM-4182. Ejemplar sin aleta caudal, con contenido estomacal. Preparación química y transferencia a resina. Localidad Nº 2776.

IGM-4183. Ejemplar completo mal preservado, con contenido estomacal. Preparación química y mecánica Localidad Nº 2432.

IGM-4184. Ejemplar completo, juvenil, con cabeza parcialmente desarticulada, muy delicado. Escasa preparación mecánica. Localidad Nº 2432.

Género nuevo A, especie nueva A

Diagnosís.- La misma que para el género.

Descripción

Características generales

Peces de talla mediana con una longitud total que varía de 89 mm a 118 mm y con una longitud estándar (longitud patrón) de 61 mm a 90 mm. El tronco es angosto y se adelgaza hacia la región caudal (Figuras 11 y 12 y Tabla 1).

Caja y Bóveda Craneana

La descripción de esta parte de la cabeza está basada casi totalmente en el ejemplar IGM-4181 (Figura 13), en el cual los huesos de la cabeza del lado derecho, sufrieron un desplazamiento hacia la región dorsal y por lo tanto, es posible observar ambos lados del cráneo.

La Figura 14 muestra que la región preorbital es corta y compacta, como en todos los miembros de la familia.

Los frontales tienen en su conjunto, la forma típica del grupo, con una larga y angosta región preorbital que se ensancha en la región postorbital, donde adquiere una forma triangular. El canal sensorio supraorbital corre a lo largo de los dos frontales en un surco en la línea media y se dobla hacia arriba de la órbita hasta llegar al dermoesfenótico (Figura 13).

En la parte posterior y hacia la línea media, los frontales están ornamentados con tubérculos de ganoina parcialmente alineados. La sutura frontoparietal es ligeramente sinuosa.

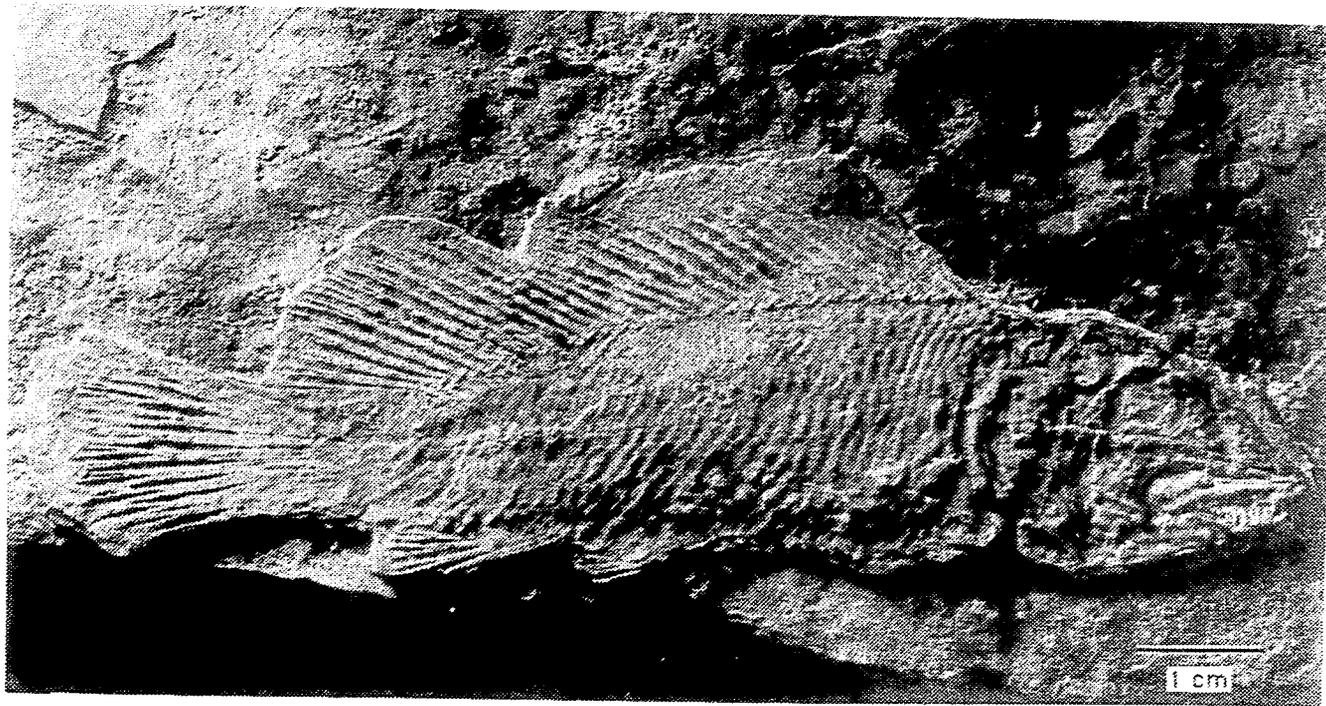


Figura 11.- Holotipo del género nuevo A, ejemplar IGM-4186, donde se observa claramente la aleta dorsal dividida y la aleta caudal redondeada.

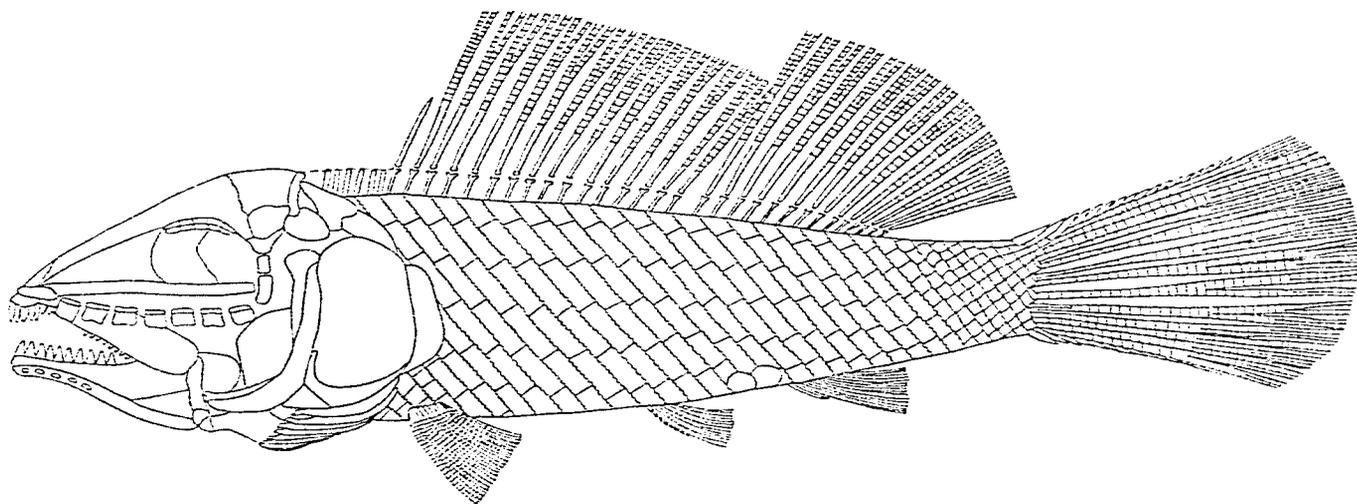


Figura 12.- Reconstrucción del género nuevo A, basada en ocho ejemplares mencionados en el texto (p. 34).

IGM	LT	LS	LC	H MAX	H MIN	LPRD	LDOR1	LDOR2
4186	100	80	24	20	10	26	26	23
4187	86	65	30	16	8	25	23	16
4189	-	61	21	13	7	18	20	17
4188	118	100	31	24	11	28	34	24
4181	90	74	30	18	9	29	21	19
4182	-	91	30	23	-	32	31	22
4183	92	64	27	18	9	29	24	16
4184	51	40	15	7	5	16	12	9

Tabla 1.- Algunas mediciones importantes de los ejemplares pertenecientes al género nuevo A, tomadas de Legler *et al.*, (1984) y expresadas en milímetros. Las medidas son: Longitud total (LT); longitud estandar o patrón (LS); longitud cefálica (LC); altura máxima (H MAX); altura mínima (H MIN); longitud predorsal (LPRD); longitud de la primera aleta dorsal (LDOR1) y longitud de la segunda aleta dorsal (LDOR2).

	IGM-4186	IGM4187	IGM-4189	IGM-4188	IGM-4181	IGM4182	IGM-4183	IGM-4184
Radios del 1° y 2° lóbulos de la aleta dorsal	16-14	16-14	-	17-14	16-14	16-14	16-14	16-14
Radios de la aleta pectoral	10	-	11	11	11	-	-	11
Radios de la aleta pélvica	5	5	-	6	6	6	5	6
Radios de la aleta anal	7	7	8	7	7	8	7	6
Radios de la aleta caudal	12	14	-	11	13	-	14	13
Hileras de escamas arriba de la línea lateral	2	2	2	2	2	2	2	-
Número de escamas de la línea lateral	40	?	36	42	38	?	?	-
Hileras de escamas abajo de la línea lateral	4	4	4	4	4	?	4	4

Tabla 2.- Conteo de radios de las aletas y escamas de los ejemplares del género nuevo A

Los parietales tienen forma aproximadamente rectangular, su borde posterior es cóncavo y está en contacto con el supratemporal y el posttemporal. El canal sensorio corre a lo largo del borde lateral posterior del parietal y presenta un orificio de la línea lateral a la mitad de su longitud. La superficie media de este elemento está cubierta por tubérculos de ganoína sin un arreglo especial.

Como es usual en los macrosémidos, el supratemporal es un hueso corto, excluido de la línea media, y está localizado entre el dermopterótico y el posttemporal y su esquina anterior está en contacto con el parietal; sin embargo, su forma no parece ser la de un tubo corto que debe encerrar la porción cefálica de la línea lateral, como lo muestra Bartram (1977: figura 13) en *Macrosemius* (el género tipo de la familia). En el género A, el supratemporal parece una placa completa que en la parte media presenta un hundimiento que corresponde probablemente a una fenestra por donde corre el canal sensorio de la línea lateral (no ilustrado). La esquina anterior superior del supratemporal está en contacto con el parietal, en donde se localiza la comisura supratemporal y desde este punto hasta la fenestra, corre el canal sensorio supraorbital. El borde anterior está en contacto con el dermopterótico y su superficie está cubierta casi en su totalidad por tubérculos de ganoína (Figura 13).

El dermopterótico es un hueso grande que se extiende a lo largo del borde lateral del parietal y forma anteriormente una sutura ligeramente sinuosa con el frontal. La parte superior del hueso está ornamentada con tubérculos de ganoína ligeramente más pequeños que los de los parietales (Figura 13). La porción cefálica de la línea lateral ocupa gran parte de este elemento y está representada por dos hundimientos en la parte media.

El nasal está mal preservado en todos los peces, sin embargo en los ejemplares IGM-4182 (Figura 15), IGM-4187 e IGM-4189 (Figura 14), se observa parte del hueso en forma laminar.

En el ejemplar IGM-4189 (Figura 14) se observa un pequeño fragmento del vómer con un solo diente, más pequeño que los del premaxilar y paralelo a ellos.

El paraesfenoides es un hueso largo, recto y robusto, que se extiende desde la parte inferior del proceso nasal hasta detrás de la órbita. En el ejemplar IGM-4181 (Figura 13) al final del paraesfenoides se observa un grueso proceso basipterigoide, y parte del proceso ascendente del paraesfenoides similares a los de *Macrosemius* descritos por Bartram (1977: p. 146, figura 5).

El orbitoesfenoides aunque no está completo en ninguno de los ejemplares, tiene forma de media luna y se extiende desde el paraesfenoides hasta la parte superior de la órbita, donde se pone en

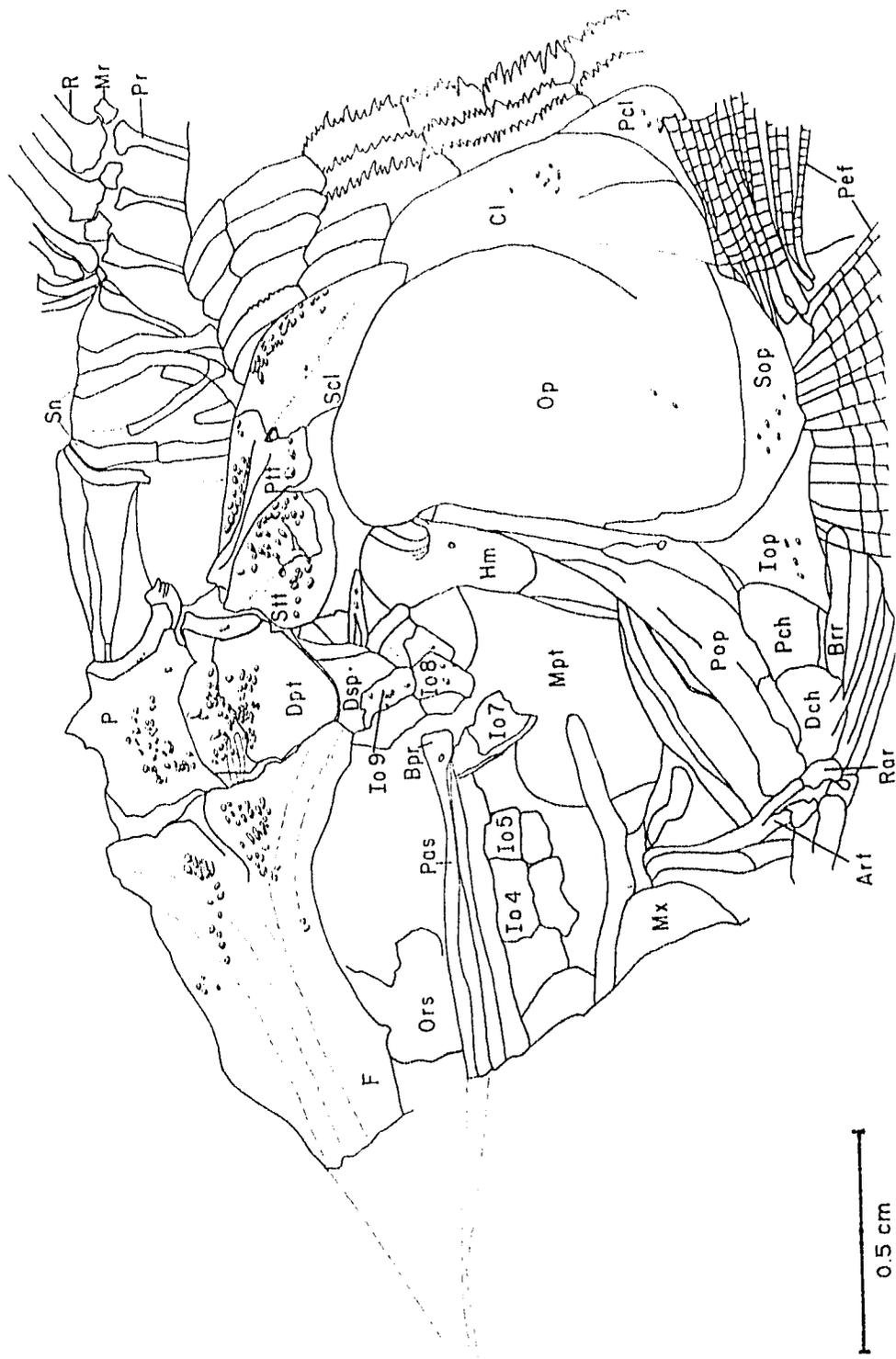


Figura 13.- Esquema de una parte del cráneo, como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4181 del género nuevo A.

contacto con al menos un supraorbital. En el ejemplar IGM-4181 se observa un borde lateral a lo largo del límite anterior de la órbita como en *Macrosemius*, *Propterus* y *Notagogus* (Bartram, 1977).

Huesos circunorbitales

Dos hileras de supraorbitales de forma aproximadamente rectangular están preservadas en los ejemplares IGM-4182 (Figura 15), IGM-4184, IGM-4186 e IGM-4189 (figura 14). Las dos hileras comprenden al menos cinco huesos totalmente ornamentados con tubérculos de ganoína (Figura 12).

El anterorbital no está preservado en ninguno de los ejemplares.

La serie infraorbital debe comprender once huesos como es usual en la familia (ver Figura 12), sin embargo, solo fragmentos de algunos están presentes en algunos de los peces. En el ejemplar IGM-4181 (Figura 13) se puede observar parte de los infraorbitales lo4, lo5 e lo7 debajo de la órbita, con su forma típica de lámina enrollada cuyo margen superior encierra el canal sensorio infraorbital y cuya parte ventral en forma de lámina es corta como en *Macrosemius* y *Propterus* (Bartram, 1977, figuras 13 y 24).

Los infraorbitales lo8 e lo9 se localizan detrás de la órbita y su forma es tubular (Figuras 12, 13 y 14). El lo8 es aproximadamente dos veces más grande que el lo9 y la superficie de ambos presenta dos o tres poros

El dermoesfenótico es un tubo más ancho que los dos últimos infraorbitales, su parte anterior se extiende hacia el extremo orbital del frontal y se pone en contacto con él, sin incorporarse totalmente como en *Propterus* (Bartram, 1977, p. 172, figura 24). Al menos parte del borde dorsal se extiende a lo largo del borde ventral del dermopterótico. Algunos poros perforan la superficie del hueso, sobre todo en la parte ventral (Figura 13).

Huesos hiopalatinos

El hiomandibular se observa en vista media en el ejemplar IGM-4181 (Figura 13) como un hueso corto con la parte dorsal ancha y el borde anterior ligeramente cóncavo. En el borde posterior, a un tercio de la distancia del extremo dorsal, se observa el proceso opercular como una

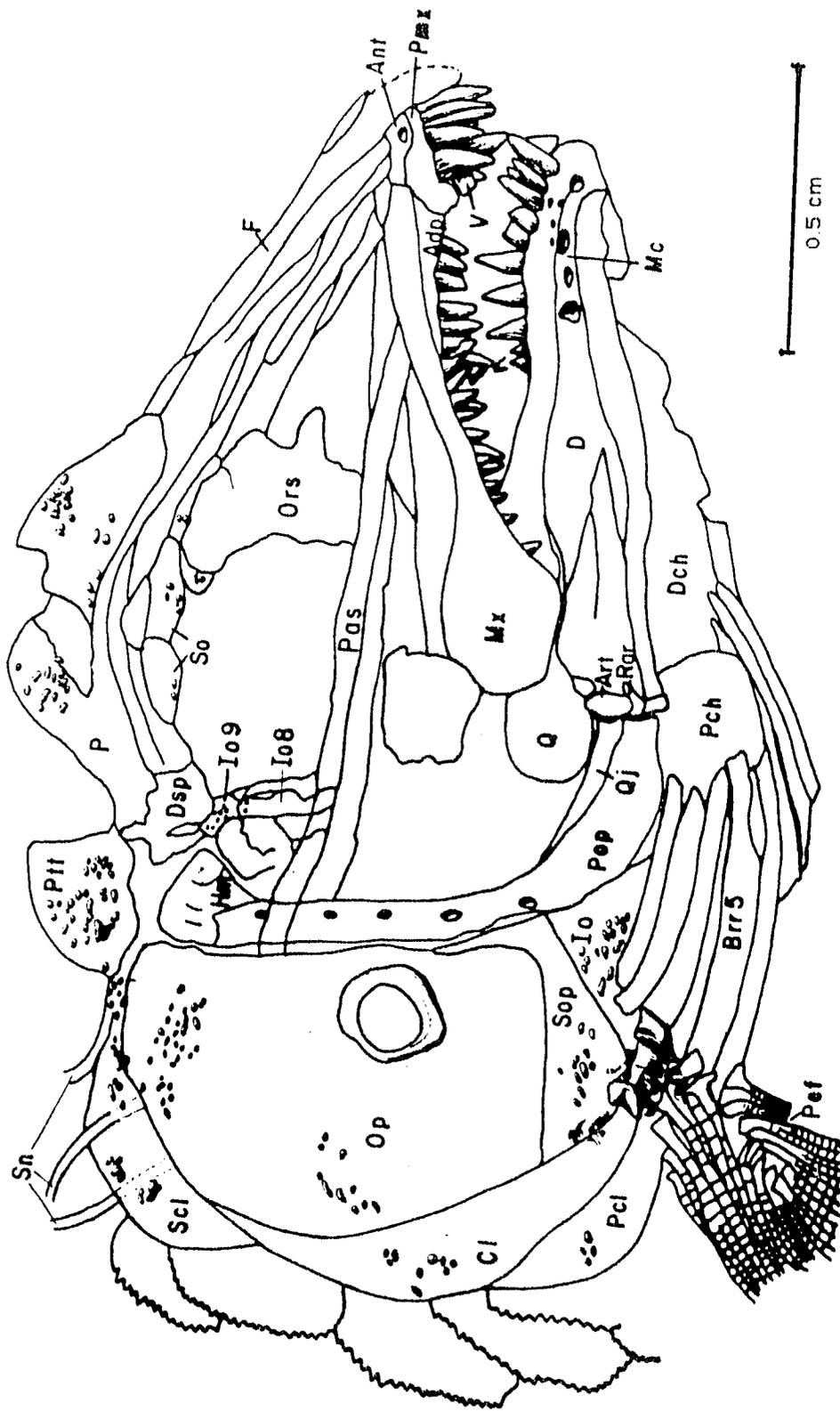


Figura 14.- Esquema del cráneo como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4189 del género nuevo A.

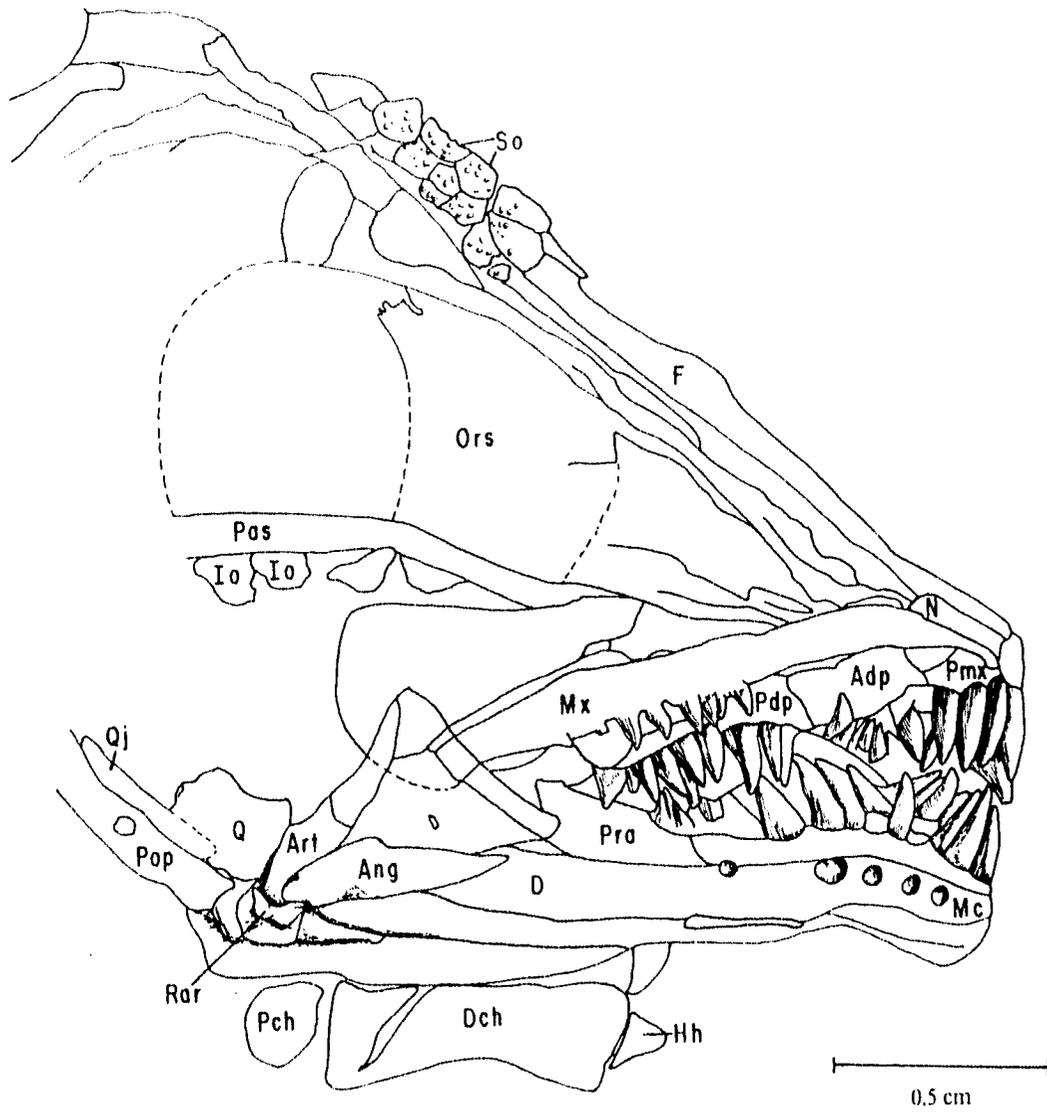


Figura 15.- Esquema de una parte del cráneo como se encuentra preservada en el ejemplar IGM-4182, del género nuevo A.

proyección corta que lo une al opercular. La superficie lateral posterior forma una pestaña que descansa sobre el brazo dorsal del opercular, como es típico de la familia. Aproximadamente a la mitad del hueso, a lo largo, se observa el foramen del nervio hiomandibular.

El metapterigoide está preservado parcialmente en algunos de los ejemplares, sin embargo, sus límites no son visibles (ver Figuras 12 y 13).

El borde posterior del cuadrado es convexo como se observa en la Figura 14, mientras que el borde posteroventral descansa sobre el cuadratoyugal. El borde anterior se encuentra cubierto por el maxilar, pero en el ejemplar IGM-4189 se puede observar la faceta articular con la mandíbula que es amplia.

El cuadratoyugal es un hueso largo que descansa a lo largo del brazo ventral del preopercular, la parte proximal es ancha y se adelgaza hacia la parte posterior (Figuras 12, 14 y 15).

Aunque en ninguno de los peces están preservados los huesos palatinos completos, en los ejemplares IGM-4182 (Figura 15), IGM-4184 e IGM-4189 (Figura 14) se observa debajo del maxilar un elemento de forma aproximadamente rectangular que puede ser el ectopterigoide, el cual presenta al menos ocho dientes robustos más grandes que los del maxilar y más pequeños que los del premaxilar.

También debajo de la maxila, hacia la parte anterior se observan dientes de forma similar a los anteriores, pero un poco más pequeños que corresponden a dientes dermopalatinos (Figura 14). El ejemplar IGM-4182 (Figura 15) muestra parte del dermopalatino posterior izquierdo, visto por dentro y con al menos cuatro dientes.

Mandíbula superior

Las Figuras 14 y 15 muestran la mandíbula superior tal y como está preservada en los ejemplares IGM-4189 e IGM-4182.

En el ejemplar IGM-4184 (Figura 16) los premaxilares están desarticulados, por lo que se pueden observar claramente en vista interna. La amplia cabeza dentaria que presenta cinco dientes robustos y puntiagudos, se proyecta hacia atrás formando el proceso nasal de la premaxila, que termina fusionándose con el paraesfenoides.

El maxilar presenta sus bordes superior e inferior aproximadamente rectos y paralelos, el borde posterior es convexo. El borde oral presenta ocho dientes puntiagudos más pequeños que los del premaxilar, a partir de la mitad de su longitud y hacia atrás (Figuras 12, 14 y 15). Como en todos los miembros de la familia la supramaxila está ausente.

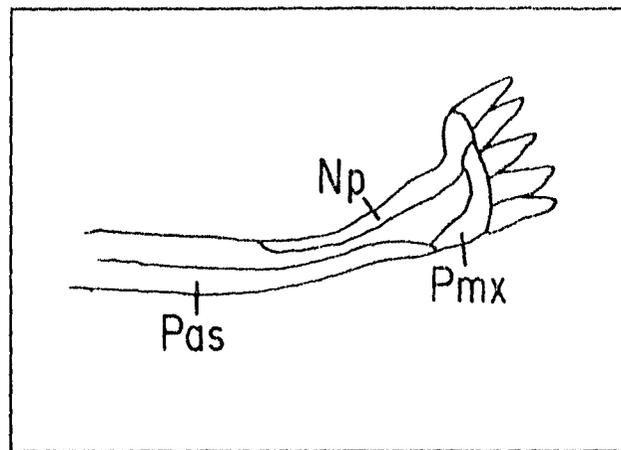


Figura 16.- Premaxilar izquierdo como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4184.

Mandíbula inferior

Las Figuras (14, 15 y 17) muestran la mandíbula inferior tal y como está preservada en los ejemplares.

Como en todos los miembros de la familia, la región anterior de la mandíbula es corta, el proceso coronoide muy alto y el borde ventral cóncavo.

El articular es alargado y ancho y se encuentra en la parte media del dentario como en *Macrosemius* (Bartram, 1977, p. 149, figura 9). La faceta articular aunque no está claramente expuesta, parece ser similar a la del género tipo. El retroarticular es un hueso angosto y corto que se encuentra debajo del articular (figuras 12, 13, 14, 15 y 17).

El dentario presenta 10 dientes ligeramente más pequeños que los de la premaxila, los cuales se encuentran colocados más cerca uno del otro en la parte anterior, donde el dentario se curva ligeramente hacia arriba. Como en todos los miembros de la familia, excepto *Notagogus* (Bravi, 1994, p. 62), el canal sensorio mandibular descansa en un amplio seno en el dentario, ocupando

la mitad de la profundidad del hueso, abajo de la hilera de dientes. El canal sensorio se continúa a lo largo del seno en la parte ventral del angular (Figuras 12, 14, 15 y 17).

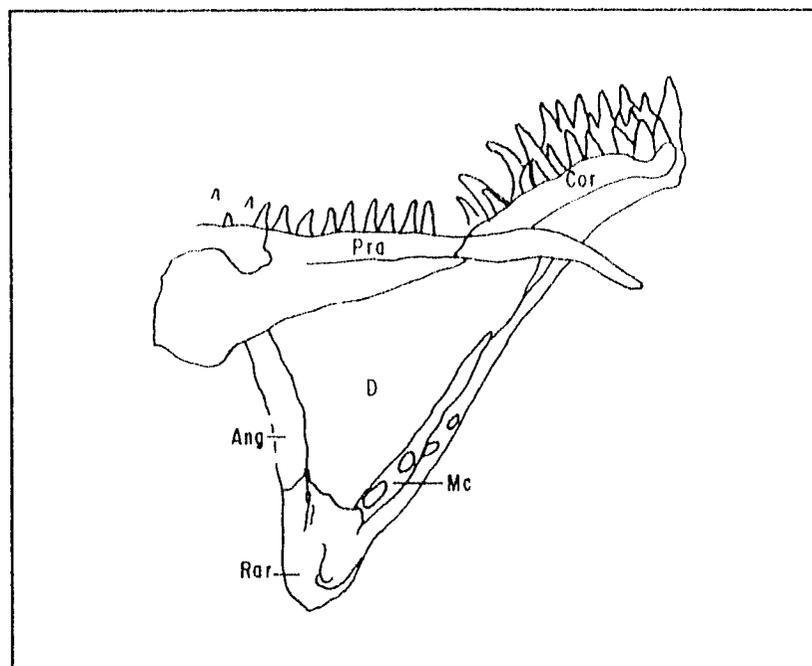


Figura 17.- Mandíbula inferior en vista interna, como está preservada en el ejemplar IGM-4184, mostrando el coronoides y prearticular.

El angular forma una prolongación que corre a lo largo del borde superior del canal sensorio, adquiriendo una forma triangular (Figuras 12, 14 y 15).

El articular es un hueso corto, ligeramente ancho, que se localiza en la parte posterior de la mandíbula, atrás del angular (Figuras 12, 14, 15 y 17).

El prearticular izquierdo se encuentra desarticulado, al igual que el dentario, en el ejemplar juvenil IGM-4184 (Figura 17). El hueso tiene forma similar a la del dentario, con un amplio proceso posterior, que se adelgaza hacia adelante. La porción dentaria se localiza aparentemente solo en la parte posterior, donde se observa una hilera de dientes puntiagudos más pequeños que los del dentario. Hacia la parte anterior del dentario y dentro de este, en la misma figura se pueden ver dos hileras de dientes de forma y tamaño similar a los del prearticular, que pueden corresponder a los dientes coronoides, sin embargo, los límites del coronoide no se determinaron.

Este tipo de dientes puntiagudos tanto en el prearticular (González-Rodríguez, 1989), como en el coronoides, es un carácter reportado por primera vez en la familia ya que de lo que hasta ahora se sabe, los miembros del grupo presentan dientes prearticulares y coronoides de tipo mamiliforme (Bartram, 1977, p. 50, figura 9).

Serie opercular

El preopercular es un hueso largo que se dobla ligeramente debajo de la órbita. El brazo dorsal termina a nivel del proceso opercular del hiomandibular y no llega hasta la bóveda craneana, el brazo ventral, más ancho que el dorsal, termina al nivel de la articulación del cuadrado, como es usual en la familia. En este se observan al menos cinco orificios que corresponden a las aberturas del canal sensorio preopercular (Figuras 12, 13 y 14 y 15).

El opercular (Figuras 12, 13, 14 y 18) es más largo que ancho, y presenta su borde anterior recto y el posterior redondeado. La articulación con el hiomandibular es cercana al borde dorsal y su superficie está completamente ornamentada con tubérculos de ganoina de diferentes formas y tamaños.

El subopercular (Figuras 12, 13, 14 y 18) es pequeño en comparación con el opercular, su borde anterior forma un proceso ascendente que termina en una muesca que forma el opercular a este nivel, como sucede en *Macrosemius* (Bartram, 1977, p. 154, figura 13), sin embargo, esta proyección es más angosta que en el género tipo. La superficie del hueso se encuentra ornamentada de forma similar al opercular.

El interopercular (Figuras 12 y 13, 14) es pequeño y tiene forma triangular como en *Notagogus* (Bartram, 1977, p. 194, figura 39), al mismo tiempo que se encuentra alejado de la mandíbula, como es típico en la familia. La superficie de este también está ornamentada como los otros huesos de la serie.

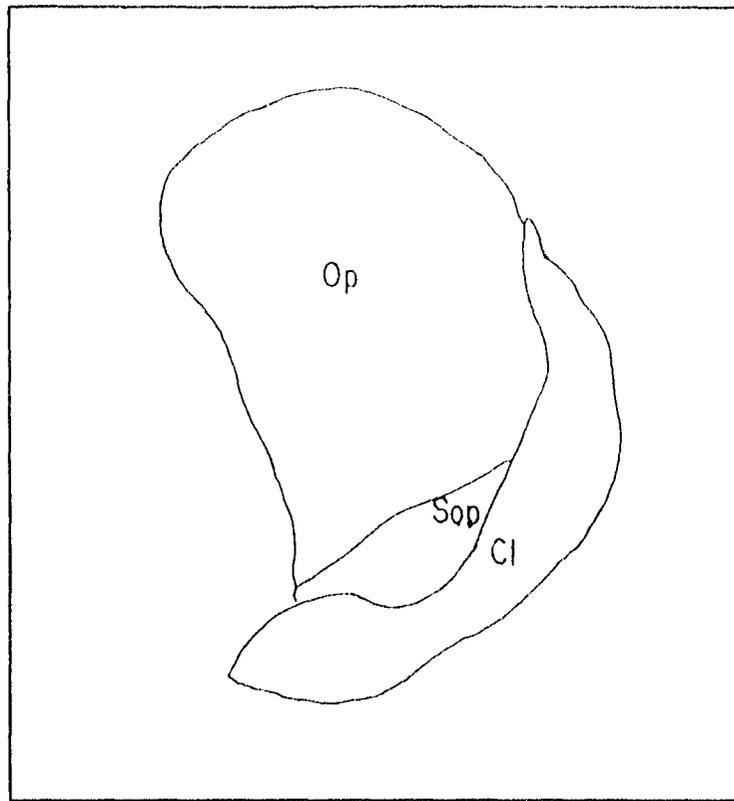


Figura 18.- Serie opercular y cleitrum desarticulados, como se encuentran preservados en el ejemplar IGM-4184.

Ocho radios branquióstegos están presentes en la región ventral de la serie opercular, los cuales se pueden observar parcialmente en todos los ejemplares. Su longitud y forma exactas no se pueden determinar, sin embargo, las Figuras 12, 13 y 14 muestran que al menos los últimos cuatro son anchos y tienen forma de espátula; los restantes tienen forma más alargada y menor longitud, parecidos a los del género tipo (Figuras 1a y 1b).

El ceratohial proximal y el ceratohial distal se muestran en las Figuras 12, 13, 14 y 15. El ceratohial distal es un hueso robusto que se extiende hacia adelante a nivel de la parte media del dentario, su parte anterior es angosta y se ensancha hacia la parte posterior formando una gran extensión donde se articulan las cabezas de los primeros radios branquióstegos. El ceratohial proximal tiene casi la mitad del tamaño que el distal y su forma es redondeada. Los últimos radios branquióstegos se articulan a este hueso.

El hipohial es un hueso pequeño de forma triangular, que está en contacto con el ceratohial distal (Figura 15).

En el ejemplar juvenil IGM-4184 dentro del opérculo se localizan numerosos dientes pequeños y puntiagudos, formando una masa amorfa. Estos dientes de acuerdo a la posición en que se encuentran pueden ser considerados como dientes faríngeos (Ver Rojo, 1991, p. 132, figura 4). Hasta ahora este tipo de dientes no han sido reportados en ninguno de los géneros de la familia, tal vez porque no se han preservado o porque el grupo aún es poco conocido. Por estas razones consideramos que por el momento no deben ser tomados como una característica diagnóstica.

Columna vertebral

Debido a la gruesa cubierta que forman las escamas en el cuerpo, no se puede ver claramente la columna vertebral, sin embargo, en el ejemplar juvenil IGM-4184, se observan espinas neurales y hemales, pero los cuerpos vertebrales no están bien definidos, probablemente debido a la inmadurez del ejemplar. En el ejemplar IGM-4189 debajo del opérculo se nota un anillo completo que puede ser el cuerpo de una vértebra, pero hasta ahora no se conoce nada más acerca de la columna vertebral de este género.

En la región anterior a la aleta dorsal, arriba del supracleitrum y atrás del posttemporal, se presentan seis supraneurales parecidos a los reportados en *Propterus elongatus* por Bartram (1977, p. 176, figura 22), aunque la posición es diferente en el género "A" de Tlayúa, debido tal vez al estado de preservación y proceso de fosilización. En *P. elongatus* estos huesos se localizan atrás del cráneo; los cuatro primeros se encuentran enfrente de la aleta dorsal, y los dos restantes se interdigitan entre el segundo y tercero y entre el tercero y cuarto radiales proximales dorsales respectivamente

En el género nuevo (Figuras 12, 13 y 14) estos huesos se localizan en la región anterior a la aleta dorsal, al nivel de la región desprovista de escamas, pero no llegan a interdigitarse con los primeros radiales. Los dos primeros supraneurales están en contacto directo con el posttemporal y los cuatro últimos se localizan arriba del supracleitrum y de la primeras tres hileras de escamas. En el estudio que se había hecho anteriormente de este género (González-Rodríguez, 1989), se consideró que éstas estructuras formaban parte de la aleta dorsal y eran radios pequeños birrameados, sin embargo con los nuevos ejemplares revisados se descartó la posibilidad de que fueran radios de la aleta dorsal y sobre todo que fueran birrameados.

Cintura y aleta pectoral

El posttemporal izquierdo está preservado completamente en el ejemplar IGM-4181 (Figura 13), así como la parte interna del posttemporal derecho. Su forma es triangular, con el extremo más angosto apuntando hacia la línea media. El hueso presenta un borde transverso a lo largo de la línea media, que lo engrosa en la parte ventral. Por arriba de este borde la superficie está ornamentada con tubérculos de ganoina de forma irregular. En el extremo distal ventral presenta tres orificios por donde corre la línea lateral.

El supracleltrum (Figuras 12, 13 y 14) es largo y ancho. En la parte media anterior presenta el orificio que abre el canal sensorio de la línea lateral, el cual se observa hacia la parte media. Atrás del canal, aproximadamente en la línea media hay un pequeño orificio del órgano sensorio como lo muestra Bartram (1977, p. 157, figura 14) en el género tipo. El márgen superior del hueso está ornamentado con tubérculos de ganoina de forma irregular.

El cleltrum presenta un brazo ventral corto que se inclina hacia adelante, formando un amplio ángulo con el brazo dorsal, como es usual en la familia. En el ejemplar IGM-4184 (figura 18), que tiene las placas de la cabeza desarticuladas, se encuentra la impresión de la serie opercular y del cleltrum, el cual muestra que el brazo dorsal se adelgaza hacia la parte donde se pone en contacto con el supracleltrum y que el brazo ventral en la parte inferior tiene ambos bordes convexos. A lo largo del borde posterior del brazo dorsal presenta pequeñas serraciones (no ilustrado) y su superficie se encuentra ornamentada con tubérculos de ganoina de forma irregular.

El postcleltrum es alargado y de forma triangular, su borde anterior se une al brazo ventral del cleltrum y su superficie también presenta ornamentación similar al anterior (Figuras 13 y 14).

El endoesqueleto de la aleta pectoral está parcialmente preservado en el ejemplar IGM-4189. La Figura 14 muestra la base de la aleta pectoral, formada por un hueso corto y robusto, con una marcada protuberancia en cada extremo. Este elemento es similar al mesocoracoides reportado por Bartram (1977, p. 158, figura 15; 176, figura 26) en *Macrosemius* y *Propterus*. La protuberancia superior está en contacto directo con la parte media del cleltrum, mientras que la protuberancia anterior está orientada hacia la región de los radios branquiostegos. Los radiales no están claramente visibles, aunque al menos uno corto y grueso se puede observar en el ejemplar IGM-4189 (Figura 14).

La aleta pectoral presente once radios birrameados y segmentados casi desde su origen, el primer radio sin fulcro (Figuras 12, 13 y 14 y Tabla 2).

Cintura y aleta pélvica

Los dos basipterigios están preservados en el ejemplar IGM-4184 (Figura 19). Su forma es triangular, con una amplia expansión anterior, comprimida que se adelgaza hacia la parte distal para formar la superficie articular. Al menos la impresión de un radial completo de forma triangular se observa junto a uno de los basipterigios. La aleta consta de seis radios birrameados, el primero presenta fulcra basal y fulcra marginal (ver Tabla 2).

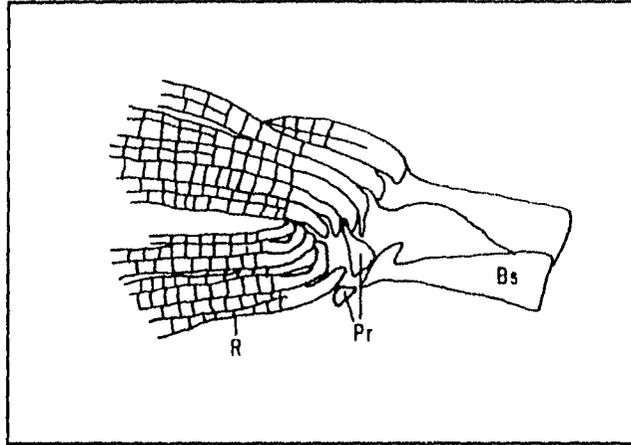


Figura 19.- Cintura y aletas pélvicas como se encuentran preservadas en el ejemplar juvenil IGM-4184.

Aleta anal

La aleta es larga y redondeada, con los radios espaciados y aproximadamente paralelos, como en *Macrosemius* (Figura 1b). Siete radios forman la aleta, el primero de ellos no presenta fulcra, es más pequeño que los restantes y no está dividido. Los otros seis son largos y están birrameados. No existe fulcra (figura 20 y Tabla 2).

Aleta dorsal

Esta ocupa aproximadamente el 85% de la longitud del tronco, se extiende desde la parte posterior del cráneo hasta la base del pedúnculo caudal. La aleta está dividida en dos lóbulos. El lóbulo anterior es más corto que el posterior y no existe separación entre ellos, como en el caso

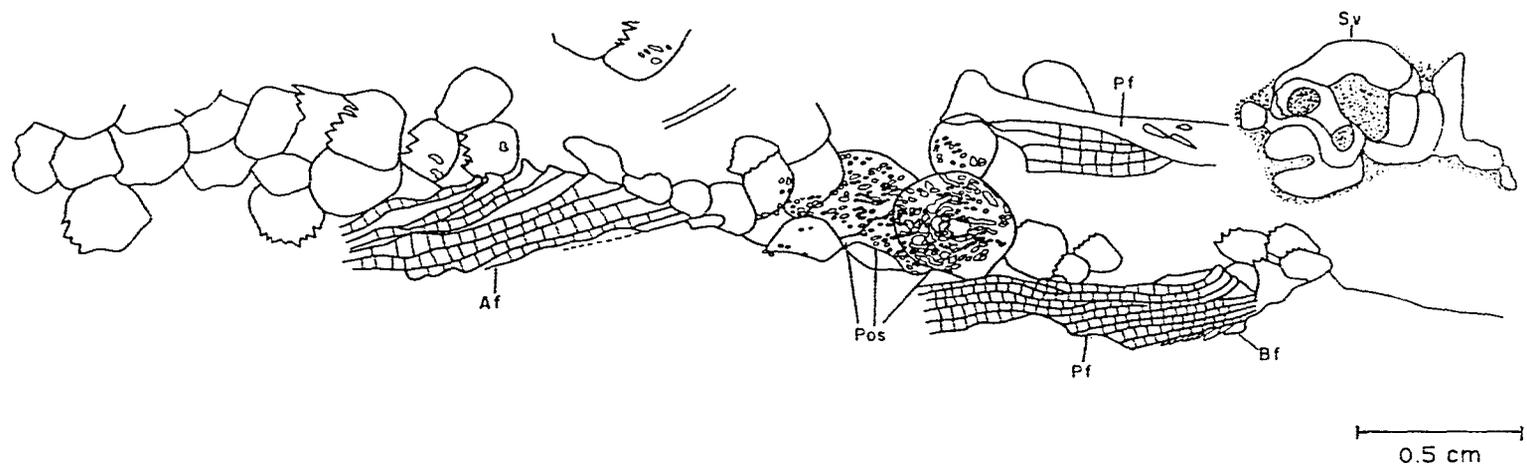


Figura 20.- Vista ventral del cuerpo del ejemplar IGM-4182, del género nuevo A, como se encuentra preservada, mostrando las aletas pélvica y anal, las escamas preanales y el intestino espiral.

de *Propterus* (Figura 2a), *Histonotus* (Figura 2b), *Notagagus* (Figura 2c) y *Neonotagagus* (Figura 3a), los cuatro géneros de la familia que tienen la aleta dorsal dividida. El número de radios varía de 30 a 32, el primer lóbulo tiene 16 radios, de los cuales el primero es más pequeño y no está dividido. El segundo presenta 14, que en la parte posterior del lóbulo están más próximos uno del otro. Todos los radios son birrameados (Figuras 11 y 12 y Tabla 2).

La región inmediata, abajo de la aleta dorsal, está desprovista de escamas y en ella se pueden observar los radiales proximales y medios. Los radiales proximales tienen forma de daga y se ensanchan dorsalmente para articularse con los radiales medios que están dirigidos hacia atrás, su forma es la de un rectángulo corto, constreñido en la parte media (Figuras 11, 12 y 13). Los radiales distales no están preservados.

Aleta caudal

La aleta es redondeada, el número de radios varía de 11 a 14, de los cuales ocho se originan debajo del lóbulo axial, como es usual en la familia (Bartram, 1977). El primer radio superior presenta una gran fulcra que nace desde la base del pedúnculo caudal y termina más adelante del nivel de la bifurcación del radio. Este primer radio nace a partir de la primera hilera de escamas del pedúnculo caudal y no penetra debajo de la hilera de escamas, como se observa que sucede con los radios restantes. La parte ventral del pedúnculo presenta una gran fulcra basal que nace a nivel de la tercera ó cuarta hilera transversa de escamas y se continúa a lo largo del último radio, haciéndose cada vez más pequeña. Dicha estructura termina antes que su homóloga en el lóbulo superior (Figuras 11, 12 y 21 y Tabla 2).

Escamas

La región inmediata debajo de la aleta dorsal, aproximadamente un 12% de la profundidad del cuerpo, está desprovista de escamas (Figuras 11, 12 y 13) como en *Macrosemius* y *Legnonotus*. El resto del cuerpo está totalmente cubierto por escamas romboides formando siete hileras a lo ancho y aproximadamente 40 a lo largo (Figuras 11, 12 y 21 y Tabla 2).

Aunque las escamas son romboides, en las distintas regiones del cuerpo presentan variaciones. Existen en la mayoría del cuerpo el tipo de escama romboide pectinada, con su superficie completamente ornamentada con tubérculos de ganoina. Las escamas de la línea lateral en la parte anterior del cuerpo tiene estructura similar, pero al acercarse a la región caudal se hacen

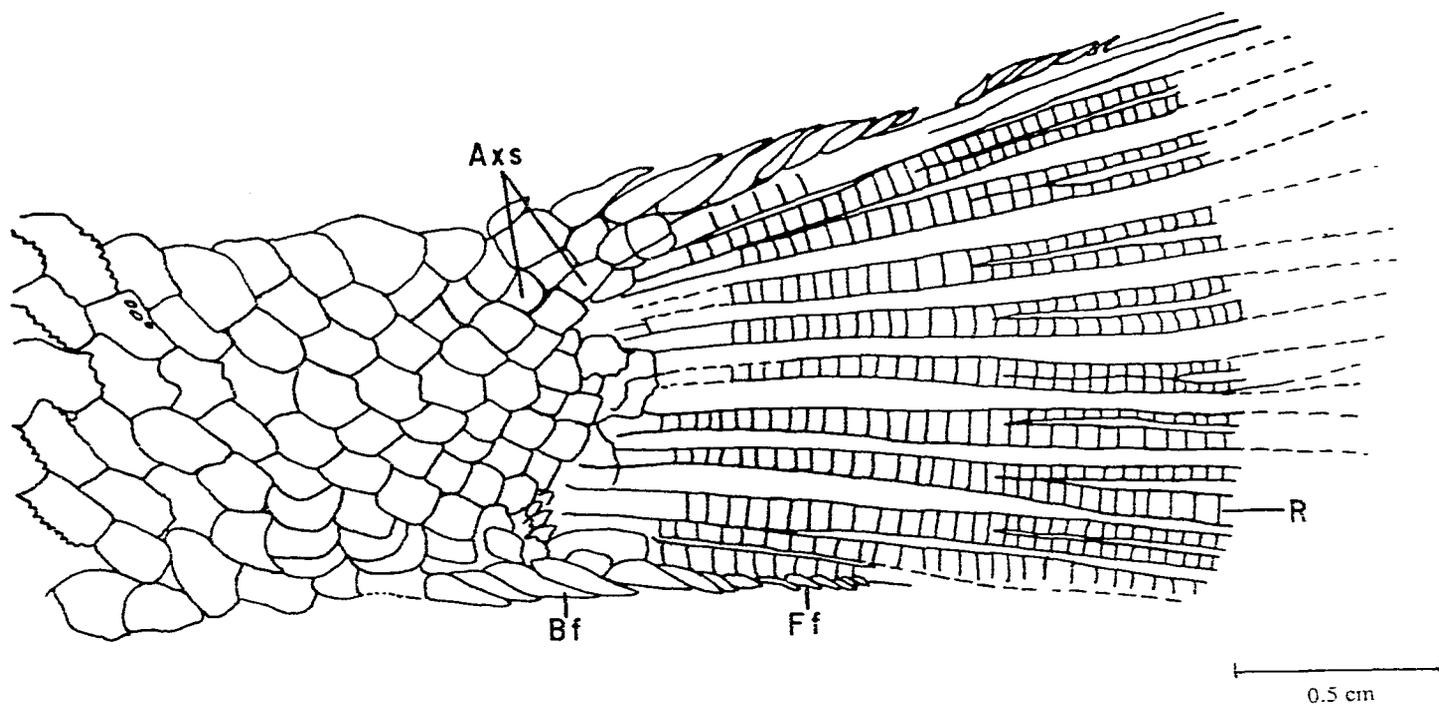


Figura 21.- Pedúnculo y aleta caudal como se encuentran preservados en el ejemplar IGM-4188 del nuevo género A.

más cortas y presentan una muesca que produce el canal sensorio de la línea lateral. Las escamas del pedúnculo caudal son más pequeñas y simétricas por lo que adquieren una forma de diamante. Su superficie está cubierta totalmente por ganoina pero sin ornamentación, además de que desaparece el borde serrado. En la región preanal existen al menos dos grandes escamas anales de forma redonda, totalmente ornamentadas por tubérculos de ganoina de forma irregular (Figura 19).

Discusión

El hecho de haber encontrado cuatro ejemplares más del nuevo género "A", aparte de los cuatro que se habían utilizado en el estudio anterior (González-Rodríguez, 1989), además de contar con técnicas de observación y preparación más adecuadas, permitieron conocer más acerca de su anatomía externa, y en algunos casos modificar o reafirmar los conceptos que se tenían a este respecto.

Las características diagnósticas tan peculiares que presentan estos organismos, llevan sin lugar a duda a colocarlos dentro de un nuevo género, relacionado en forma más cercana con *Macrosemius* (Figuras 1a y 1b) y *Legnonotus* (Figura 1c), por presentar entre otras características, la región inferior a la aleta dorsal desprovista de escamas (aunque no tan profunda como en los anteriores). Sin embargo, el hecho de poseer una aleta dorsal dividida, también lo relaciona directamente con los otros géneros de la familia que poseen este carácter (*Propterus*, *Histonotus*, *Notagogus* y *Neonotagogus*).

Es importante mencionar que algunas de las características diagnósticas que se habían considerado anteriormente (González-Rodríguez, 1989), se modificaron en cierta forma. En primer lugar, se hizo necesario revisar la presencia de cinco estructuras birrameadas en la parte anterior de la aleta dorsal, las cuales se habían considerado como radios birrameados reducidos, que hacían más larga la aleta dorsal ó como posibles supraneurales. Después de un análisis detallado de estas estructuras, se llegó a la conclusión de que en realidad su número es de seis y no están divididas (Figuras 12, 13 y 14). Por ahora se considera que de acuerdo a su forma, corresponden a supraneurales, similares a los reportados en *Propterus elongatus* (Bartram, 1977, p. 176, figura 22), pero en posición diferente (ver texto, p. 36 y 37).

Por otro lado, se habían detectado una serie de espines en las escamas de la parte ventral del pedúnculo caudal (González-Rodríguez, 1989, p. 68, figuras 16 y 17f), las cuales en realidad,

son rupturas de las escamas que aparentan estar encima de ellas y se pueden observar en el ejemplar IGM-4188 (Figura 21).

También, en la región de la cabeza, en este estudio se confirmó la presencia de dientes prearticulares pequeños y puntiagudos, no registrados antes de ahora en ninguno de los otros géneros de macrosémidos. Sin embargo, con los nuevos ejemplares revisados se pudo apreciar que los dientes coronoides presentan la misma forma y tamaño, por lo que también se consideran como característica diagnóstica.

Finalmente, la interpretación de que la aleta dorsal de género "A" podía no estar dividida y por consiguiente encontrarse en proceso de separación (González-Rodríguez, 1989), ha quedado descartada. El análisis de más de siete ejemplares de este taxón, permitió comprobar que, aunque no existe una clara separación de los dos lóbulos que forman la aleta, tanto el tamaño como la forma de los radios son muy distintos en ambos lóbulos.

GENERO NUEVO B
(Figuras 22 a 29 y Tablas 3 y 4)

Diagnosís

Canales sensorios del cráneo de pequeño diámetro y completamente encerrados; supratemporal pequeño, formando un tubo corto; canal sensorio mandibular encerrado en un tubo delgado, abierto por pequeños poros en la parte anterior y posterior del dentario, y en la parte media abierto en un gran seno.

HOLOTIPO: IGM-4166. Ejemplar completo. Preparación química, mecánica y de transferencia a resina. Localidad Nº 2772.

PARATIPOS: IGM-4167. Ejemplar completo, bien preservado, en vista interna. Preparación química y mecánica. Localidad Nº 2777.

IGM-4168. Ejemplar incompleto que fué preparado mediante la técnica de transferencia a resina, el cual se encontraba preservado en dos partes que fueron unidas antes de hacer la transferencia. Localidad Nº 2432.

IGM-4169. Ejemplar incompleto, sin la parte anterior de la cabeza. Preparación química y mecánica. Localidad Nº 2432.

IGM-4170. Ejemplar casi completo, con las escamas de la parte ventral del cuerpo separadas y en vista interna. Preparación química y mecánica. Localidad Nº 1970.

IGM-4171. Ejemplar completo, delicado, en dos partes (a y b), cabeza en vista dorsoventral. Preparación química y mecánica. Localidad Nº 370.

Género nuevo B, especie nueva A

Diagnosís.- la misma que para el género.

85

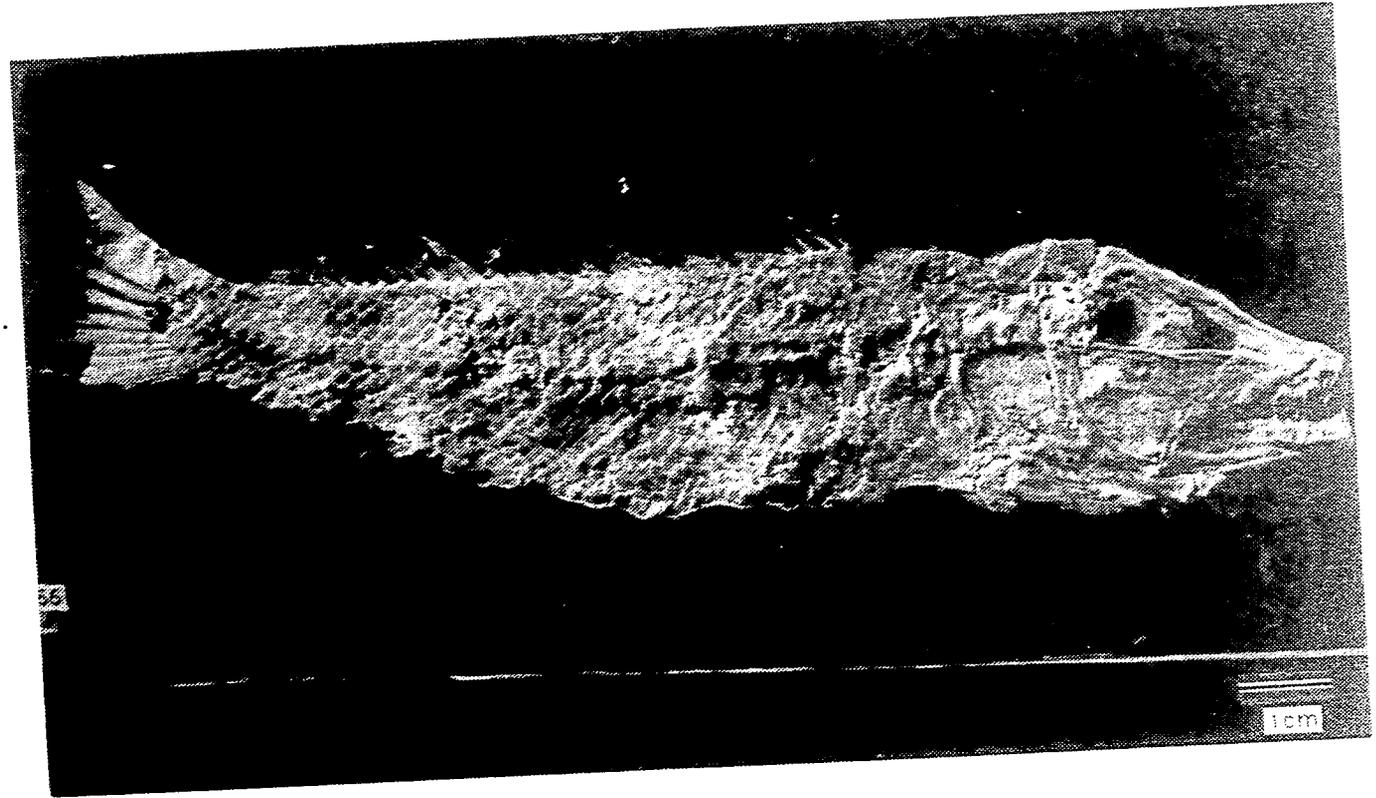


Figura 22 - Holotipo del genero nuevo B. ejemplar IGM-4156

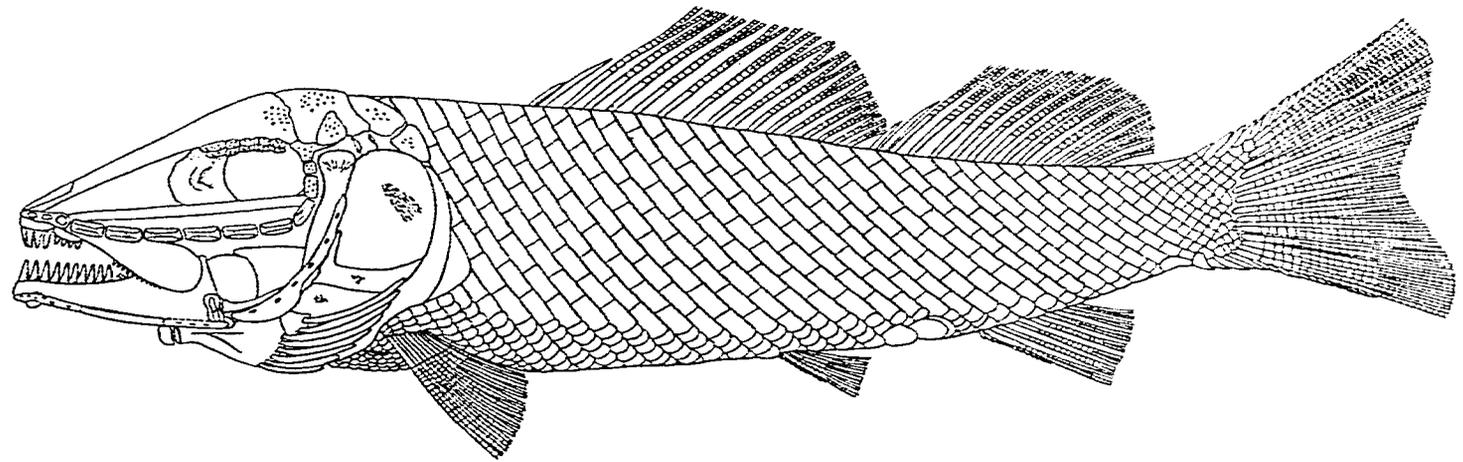


Figura 23.- Reconstrucción del género nuevo B, basada en los seis ejemplares estudiados, serie IGM-4166 al IGM-4171.

IGM	LT	LS	LC	H MAX	H MIN	LPRD	LDOR1	LDOR2
4166	155	139	47	32	14	57	39	26
4167	124	92	36	28	13	42	30	15
4168	-	117	40	28	10	47	-	-
4169	-	-	-	23	11	-	29	19
4170	150	124	42	-	14	-	-	-
4171	132	97	34	30	14	40	27	20

Tabla 3.- Datos obtenidos de algunas mediciones importantes tomadas en los ejemplares del género nuevo B, siguiendo los criterios de Lagler *et al.*, (1984) y expresadas en milímetros. Las medidas son: Longitud total (LT); longitud estándar o longitud patrón (LS); longitud cefálica (LC), altura máxima (H MAX); altura mínima (H MIN); longitud predorsal (LPRD); longitud de la primera aleta dorsal (LDOR1) y longitud de la segunda aleta dorsal (LDOR2).

	IGM4166	IGM-4167	IGM-4168	IGM-4169	IGM4170	IGM-4171
Radios del 1° y 2° lóbulos de la aleta dorsal	17-14	17-14	-	16-15	?	-
Radios de la aleta pectoral	11	10	12	10	-	10
Radios de la aleta pélvica	6	6	6	6	-	6
Radios de la aleta anal	7	7	8	7	-	7
Radios de la aleta caudal	14	13	-	14	-	13
Hileras de escamas arriba de la línea lateral	4	4	4	4	4	4
Número de escamas de la línea lateral	42 ?	40 ?	-	40	38 ?	?
Hileras de escamas abajo de la línea lateral	9 ?	11 ?	10 ?	10 ?	?	11 ?

Tabla 4.- Conteo de radios de las aletas y escamas de los ejemplares del género nuevo B.

Descripción

Características generales

Peces de talla mediana con una longitud total que varía de 123 mm a 154 mm y una longitud estándar de 92 mm a 139 mm, tronco medianamente delgado (Figuras 22 y 23 y Tabla 3).

Caja y Bóveda Craneana

El frontal tiene la típica forma larga y angosta en la región preorbital, la cual se ensancha poco a poco atrás de la órbita, adquiriendo forma triangular. El canal sensorio está encerrado en un tubo delgado y está expuesto al menos por tres pequeños poros que se localizan en la región preorbital y se pueden observar en los ejemplares IGM-4166 (Figuras 22, 24 y 25) e IGM-4168 (Figura 26). Algunos poros similares también se reportan en *Notagogus pentlandi* (Bravi, 1994, p. 58, figura 6). La región posterior de los frontales se ornamenta con tubérculos de ganoína de forma irregular.

La sutura frontoparietal es ligeramente sinuosa, el frontal en su parte media forma una pequeña prolongación que penetra en el parietal (Figuras 24, 25 y 26).

Los parietales tienen forma rectangular y ambos se interdigitan mediante una sutura sinuosa posteromedial. La superficie está cubierta por tubérculos de ganoína que se distribuyen en forma radial. El canal sensorio corre a lo largo de la parte media posterior del hueso y está totalmente encerrado en un tubo delgado que se abre en la parte media por un pequeño poro (Figuras 24, 25 y 26).

El supratemporal es pequeño y está excluido de la línea media. Se localiza entre el dermopterótico y posttemporal abajo del parietal, formando un tubo que encierra la sección cefálica de la línea lateral. Su superficie está cubierta por una capa de ganoína (Figuras 23, 24, 25 y 26).

El dermopterótico es triangular irregular y se localiza debajo del parietal, expandiéndose en parte de la porción ventral de éste. Su forma es semejante al dermopterótico de *Notagogus* (ver Bartram, 1977), sin embargo su extensión es menor. Anteriormente descansa sobre el dermoesfenótico al nivel del canal sensorio y su superficie se ornamenta con tubérculos de



Figura 24 - Acercamiento del cráneo del ejemplar IGM-4166, holotipo del género nuevo B

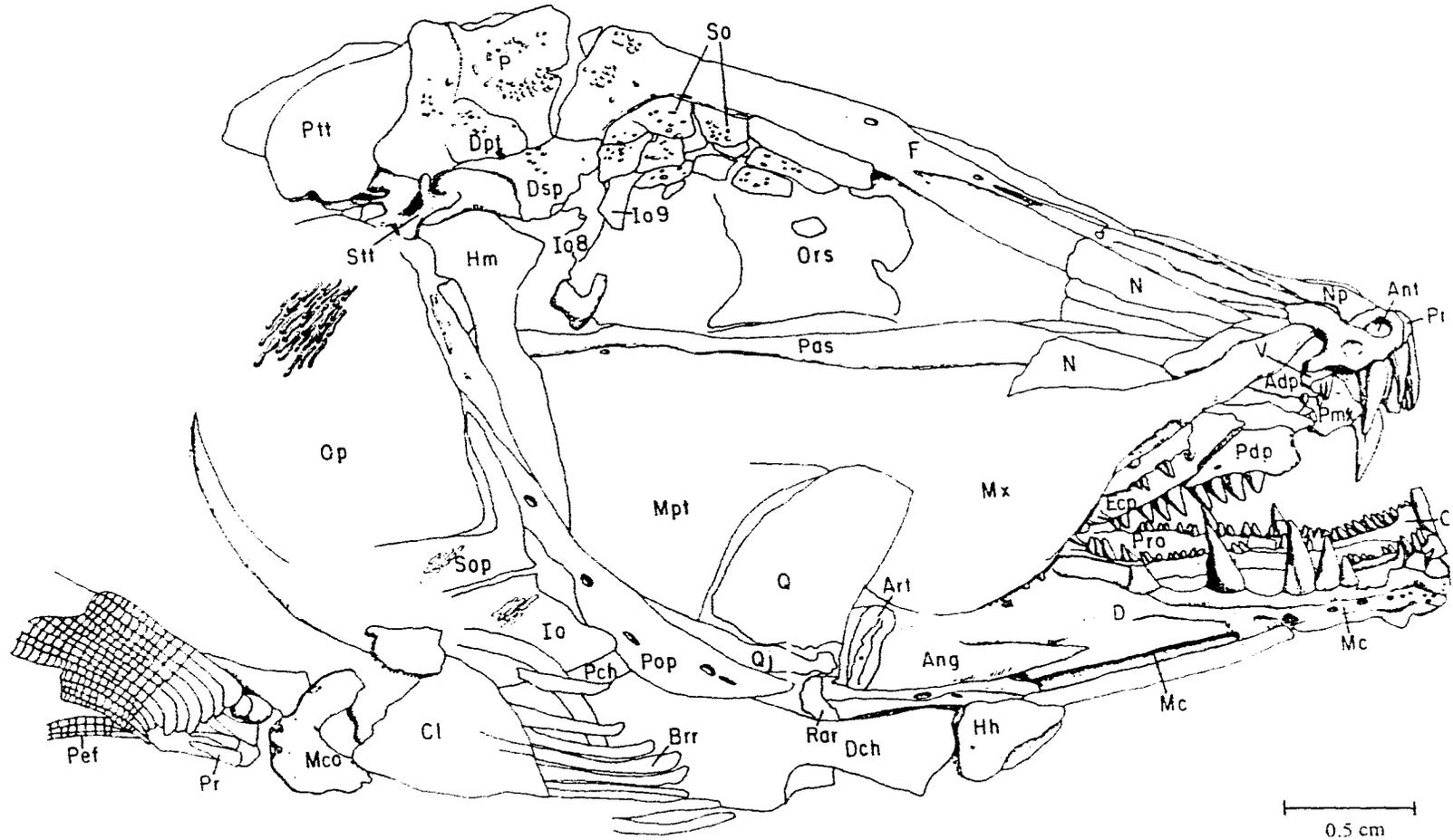


Figura 25.- Esquema del cráneo del ejemplar IGM-4166, holotipo del género nuevo B como se encuentra preservado.

ganoína. El canal sensorio que lo atraviesa es delgado y está completamente encerrado en el hueso (Figuras 23, 24, 25 y 26).

El nasal es similar al descrito para la nueva especie de *Notagodus* en este trabajo (Figuras 33 y 34). En el ejemplar IGM-4166 (Figuras 22, 24 y 25) se puede observar el nasal izquierdo entre el frontal y el paraesfenoides, y el nasal derecho desplazado debajo del paraesfenoides.

El vómer no está visible en ninguno de los peces, sin embargo, se observan algunos dientes vomerianos puntiagudos y más pequeños que los de la premaxila en el ejemplar IGM-4166 (Figura 25).

El paraesfenoides es largo y robusto como es usual. Todo el hueso está marcado por una incisión longitudinal en la línea media. En la parte posterior forma el proceso ascendente del paraesfenoides, que se inclina hacia atrás. Detrás de éste, el hueso se continúa hasta llegar al nivel del preopercular como se observa en el ejemplar IGM-4167 (no ilustrado). A la mitad de su longitud, abajo del orbitoesfenoides, forma una prolongación en forma de pestaña que une a ambos elementos (Figura 25).

El orbitoesfenoides (Figuras 25 y 26) es ancho y se localiza a la mitad de la longitud del paraesfenoides. Su borde posterior es cóncavo y el borde anterior convexo.

Huesos circunorbitales

Dos hileras de cinco supraorbitales están presentes (Figuras 23, 24, 25 y 26). El primer supraorbital de cada hilera, en contacto con la parte media del orbitoesfenoides, es grande y rectangular y los restantes son más pequeños con forma poligonal. La superficie de todos está completamente ornamentada con tubérculos de ganoína de forma circular.

El anteriororbital, aunque no está bien preservado en ninguno de los peces, se puede observar parcialmente en el ejemplar IGM-4166 (Figura 25). El hueso presenta dos orificios sobre los premaxilares que representan las aberturas del canal sensorio infraorbital.

Los infraorbitales (Figuras 23, 25 y 26) son similares a los de *Notagodus* (Figura 2c) y *Neonotagodus* (Figura 3a). Los primeros siete, localizados debajo de la órbita, son tubulares y forman pequeñas pestañas alrededor del canal sensorio infraorbital. Su forma y posición se pueden observar en el ejemplar IGM-4168 (Figura 26), en el cual está preservada toda la serie. Los infraorbitales ocho y nueve también son de forma tubular, pero más grandes. Debido a que

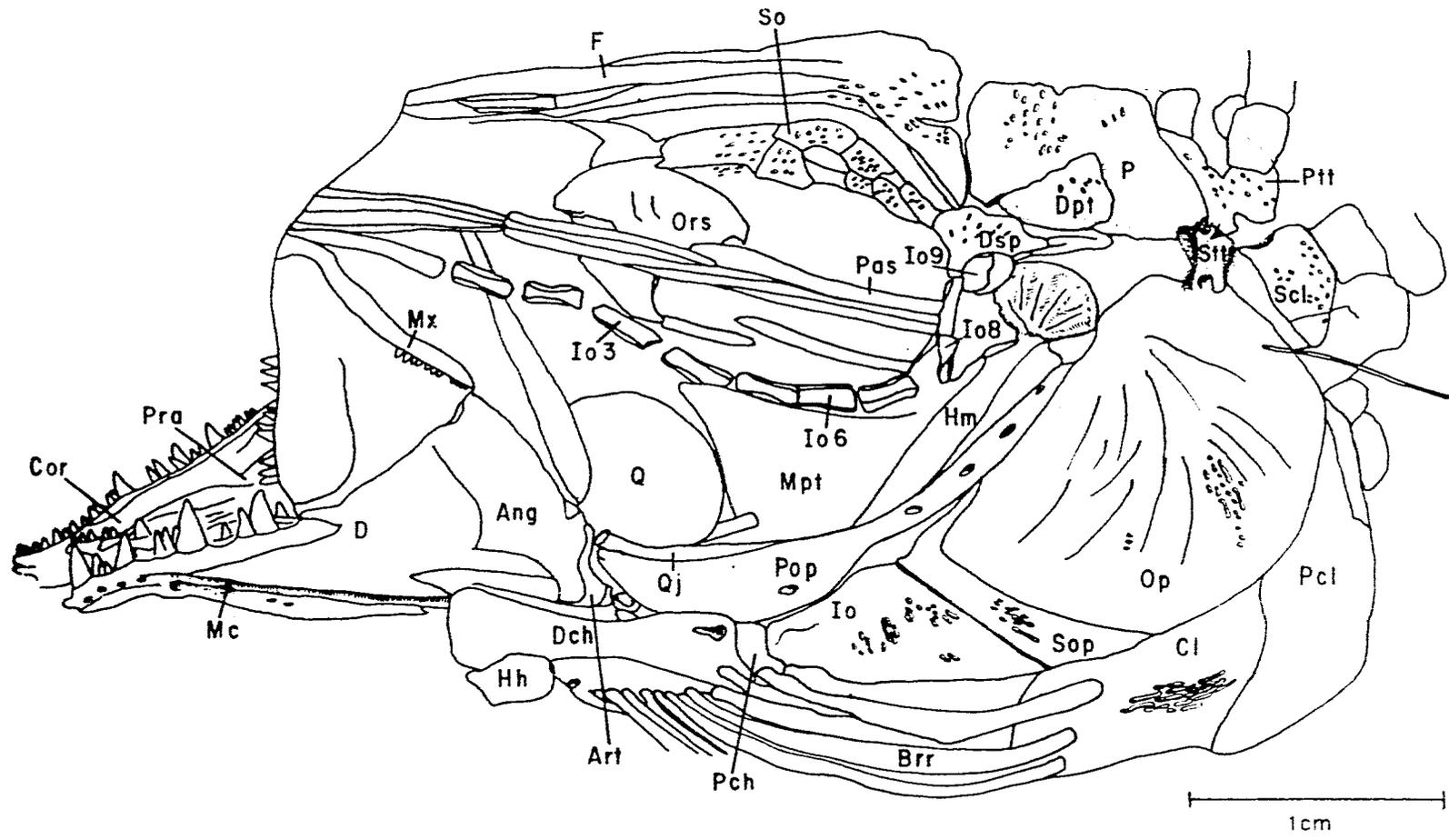


Figura 26 - Esquema del cráneo como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4168 del género nuevo B.

están mal preservados, la interpretación de su forma es difícil, al parecer, el 108 es aproximadamente dos veces más grande que el 109, como es típico en la familia (Figura 26).

El dermoesfenótico (Figuras 25 y 26) es un hueso tubular, perforado por pequeños poros, cuya parte dorsal se ensancha y hace contacto anteriormente con el borde orbital del frontal mediante una sutura recta y con los supraorbitales mediante una sutura ligeramente sinuosa.

Posteriormente el borde dorsal forma una prolongación que lleva el canal sensorio y corre a lo largo del borde ventral del dermopterótico. Al parecer el hueso está incorporado a la bóveda craneana y encierra el punto de unión entre los canales sensorios infra y supraorbital, como en *Notagogus* (Bartram, 1977, p. 197, figura 41).

Huesos hiopalatinos

El brazo dorsal del hiomandibular está expandido y su extremo es redondeado, el brazo se extiende anteriormente hasta el nivel del dermoesfenótico y posteriormente se pone en contacto con el opercular, casi al final de su parte dorsal, donde forma el proceso opercular, que no está claramente visible en ninguno de los ejemplares. El brazo ventral del hiomandibular presenta sus lados rectos y paralelos, y termina al nivel en el que el preopercular se dobla hacia adelante (Figuras 23, 24, 25 y 26).

El metapterigoide (Figuras 25 y 26) presenta el borde superior horizontal y recto y el borde anterior ligeramente cóncavo, al mismo tiempo que su superficie está corrugada, tal y como sucede en *N. pentlandi* (Bravi, 1994, p. 62, figuras 5-15).

El cuadrado (Figuras 23, 25 y 26) tiene su borde posterior convexo, de manera que su forma encaja con la del metapterigoide. Aunque es similar al que se presenta en las especies de *Notagogus* (ver Bartram, 1977), su borde es liso y no ondulado. Al igual que el metapterigoide, la superficie del hueso está corrugada.

El ectopterigoide se observa parcialmente en el ejemplar IGM-4166 (Figura 25). Su borde oral presenta alrededor de seis dientes robustos menores que los del premaxilar, los cuales disminuyen de tamaño hacia la parte posterior del hueso. El endopterigoide no está visible.

El dermopalatino posterior está preservado en el ejemplar IGM-4166 (Figura 25), formando una sutura recta con el ectopterigoide, el borde oral presenta al menos cuatro dientes similares a los de la parte anterior del ectopterigoide.

El dermopalatino anterior está parcialmente preservado en el ejemplar IGM-4167 y presenta también cuatro dientes robustos y puntiagudos más pequeños que los del dermopalatino posterior.

Mandíbula superior

El premaxilar tiene una amplia porción dentaria, con cuatro dientes robustos y puntiagudos. Hacia la parte posterior el hueso se adelgaza y forma el proceso nasal del premaxilar (Figuras 23 y 25).

El maxilar anteriormente forma un largo proceso cilíndrico medio, que se ensancha posteriormente para formar una expansión redondeada, con un borde posterior convexo y un borde oral ligeramente cóncavo. A partir de la gran expansión que forma, el borde oral presenta una hilera de dientes puntiagudos, más delgados y más pequeños que los del ectopterigoide, los cuales van disminuyendo de tamaño hacia la parte posterior (Figuras 23 y 25).

Mandíbula inferior

El dentario tiene un amplio proceso coronoide que se adelgaza hacia la parte anterior, como es usual. El borde ventral es moderadamente curvo y presenta una pequeña protuberancia cerca de la sínfisis (Figuras 23, 24 y 25). El borde oral presenta alrededor de 10 dientes grandes, robustos y puntiagudos, de mayor tamaño que los de la premaxila, los cuales sufren reemplazamiento continuo, que se puede observar en casi todos los ejemplares. Por ésta razón, en las Figuras 25 y 26, se observan en el dentario dientes de al menos tres tamaños diferentes.

El canal sensorio mandibular corre a lo largo de la parte media anterior del dentario, en un tubo cerrado, que se abre por cinco grandes orificios y varios poros pequeños situados en la mitad anterior del hueso. Hacia la mitad posterior del dentario, el canal sensorio corre en la parte ventral, en un seno abierto que llega hasta debajo del angular, donde parece que se vuelve a encerrar en un tubo de paredes delgadas que se abre parcialmente por dos orificios (Figuras 23, 24 y 25). Esta condición no es usual, ya que, en los otros géneros de la familia (*Macrosemius*, *Legnonotus*, *Propteris*, *Histonotus* y *Neonotagogus*, o corre totalmente en un seno abierto o está totalmente encerrado en un tubo que se abre por poros sensorios como en *Notagogus pentlandi* (Bravi, 1994, p. 63, figura 8).

El angular tiene forma triangular y su borde ventral descansa sobre el canal sensorio del dentario (Figuras 23, 25 y 26).

El articular se localiza detrás del angular, su forma es rectangular y se encuentra perforado por un pequeño poro en la parte media (Figuras 23, 25 y 26).

El retroarticular es un hueso pequeño que encapsula la parte posterior del dentario, debajo del articular (Figura 25).

El coronoide está parcialmente expuesto en los ejemplares IGM-4166 (Figura 25), IGM-4167 e IGM-4168 (Figura 26), pero sus límites no se pueden establecer claramente, para determinar cuantos dientes presenta. Sin embargo, se pueden observar dos hileras de dientes puntiagudos, cuatro veces más pequeños que los del dentario.

Al igual que el coronoide, el prearticular está parcialmente expuesto en los mismos ejemplares, y presenta dientes similares a los del anterior, formando al menos dos hileras (Figuras 25 y 26).

Serie Opercular

El preopercular se dobla abajo del nivel de la órbita, formando un ángulo poco marcado. El brazo dorsal es angosto y termina abajo del proceso opercular, en su superficie media se observan al menos dos grandes aberturas del canal sensorio. El brazo ventral es ancho, con el borde anterior recto y el borde posterior cóncavo, aquí el canal sensorio está expuesto por cuatro aberturas (Figuras 23, 24, 25 y 26).

El opercular (Figuras 22 a 26) es menos largo que ancho, el borde anterior es recto y el posterior cóncavo. El proceso opercular se localiza casi en el borde del extremo superior del hueso. La superficie del opercular está totalmente cubierta por tubérculos de ganoína dispuestos en forma radiada, como en *Histionotus* (ver Bertram, 1977, p. 186).

El subopercular es angosto y el borde anterior forma un proceso ascendente corto, que penetra en el opercular. La superficie presenta tubérculos de ganoína dispuestos horizontalmente (Figuras 23, 25 y 26).

El interopercular es pequeño y triangular. El borde superior forma una sutura recta con el subopercular y los demás límites son redondeados. Tubérculos de ganoina de forma irregular ornamentan toda su superficie (Figuras 23, 25 y 26)

En el ejemplar IGM-4166 (Figura 25) se pueden observar ocho radios branquióstegos incompletos, los cuales se articulan con el extremo distal de los ceratohiales. La extensión de los mismos no se puede determinar, sin embargo, su forma es semejante a los de *Macrosemius* (ver Bartram, 1977).

El ceratohial proximal, parcialmente expuesto en IGM-4166 (Figura 25) e IGM-4168 (Figura 26), es pequeño y ancho. En él se articulan al menos los dos últimos radios branquióstegos. El ceratohial distal tiene la forma típica de los macrosémidos, con el borde anterior ligeramente ancho y el borde posterior extendido, formando una amplia expansión comprimida, en la cual se articulan las cabezas de los radios branquióstegos (Figuras 23, 25 y 26).

El hipohial es pequeño y de forma triangular (Figuras 23, 24, 25 y 26).

Columna Vertebral

La columna vertebral está bien osificada y las vértebras forman aproximadamente 40 gruesos anillos completos, que presentan tres bordes longitudinales en la superficie lateral, como ha sido descrito en *Macrosemius* (Bartram, 1977, p. 157, figura 14b).

La región caudal de la columna vertebral se encuentra visible en el ejemplar IGM-4167 (Figura 27). Las vértebras preurales presentan los tres bordes longitudinales menos marcados, los arcos neurales y hemales no se observan claramente, debido a que están aplastados, pero las espinas neurales y hemales sí se notan claramente. Las espinas preurales hemales son muy parecidas a los hipurales por su gran extensión y forma triangular, al parecer las dos últimas se articulan con los últimos radios del lóbulo inferior de la aleta.

En la Figura 27 se puede observar después de la última espina prehural hemal, el paripural que también presenta una base ancha y se articula con la última vértebra prehural. Cuatro hipurales están presentes, su forma es triangular, con el extremo distal ancho, que va disminuyendo de tamaño en cada uno de ellos conforme se acercan al lóbulo axial. Los hipurales cinco y seis pierden la forma triangular y adquieren forma rectangular. Todos ellos están fusionados al

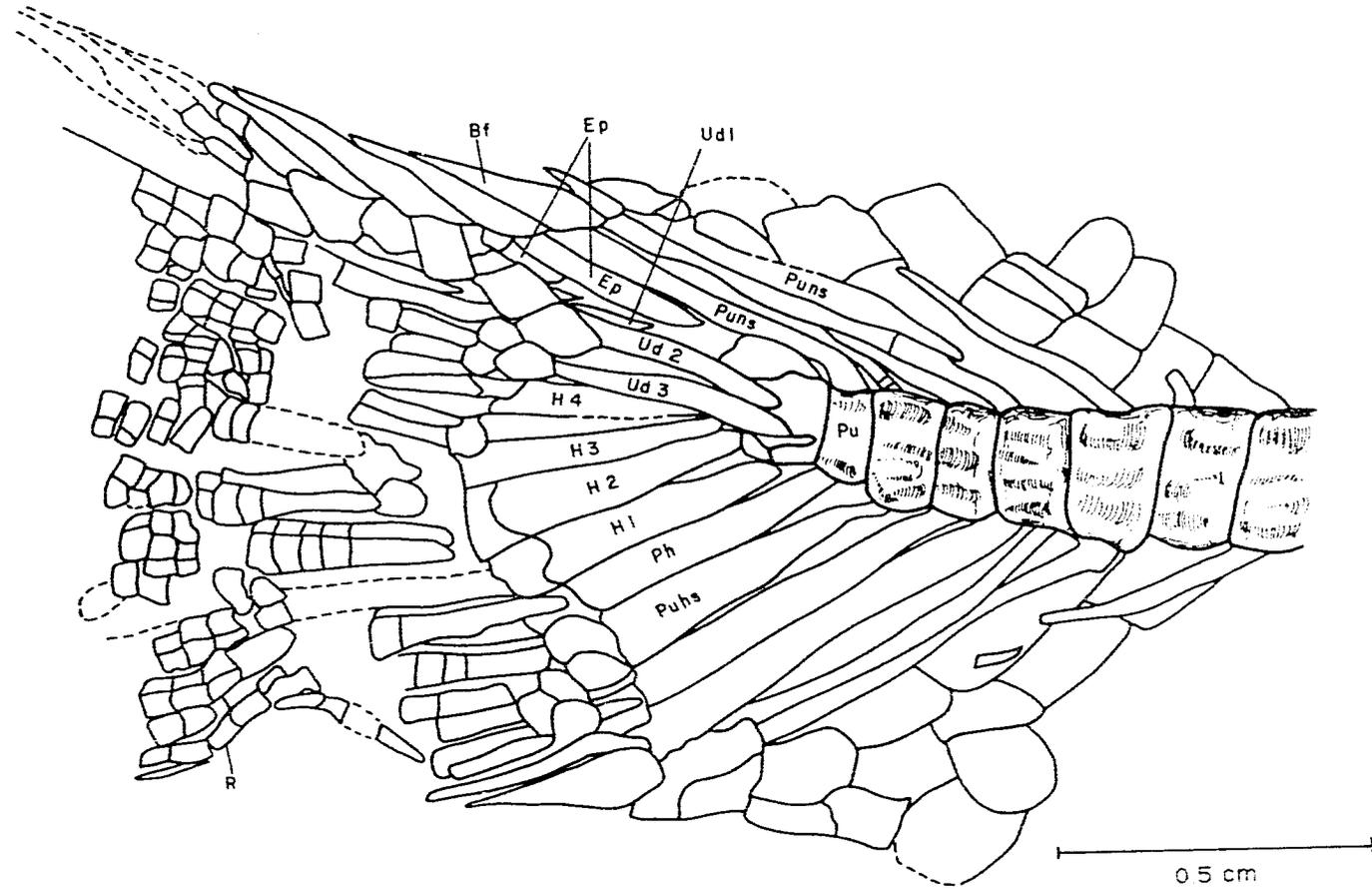


Figure 27.- Esqueleto de la aleta caudal como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4167 del género nuevo B.

primer centro ural. Tres urodermales de forma alargada también están presentes, el primero se nota más pequeño, tal vez debido a que no está completo; los dos restantes son más largos y se encuentran articulados al primer centro ural.

Debido a un desplazamiento que sufrieron los huesos de la aleta caudal, las espinas prehurales neurales están encimadas, lo que impide observar claramente esta región. A pesar de esto, se puede apreciar un epural alargado, a nivel de la fulcra basal y más abajo otros fragmentos de huesos que pueden corresponder a otros epurales. Sin embargo en esta parte se presentan algunas escamas que la cubren parcialmente.

Cintura y Aleta Pectoral

El posttemporal (Figuras 23, 24, 25 y 26) tiene forma triangular y su superficie está ornamentada con tubérculos de ganoína similares a los del parietal. Presenta una muesca en la parte ventral, por donde corre el canal sensorio y en donde está en contacto con el supracleitrum.

El supracleitrum (Figura 26) es pequeño y ovalado, y al menos la superficie de su borde lateral posterior está ornamentada con tubérculos de ganoína.

El cleitrum (Figuras 25 y 26) tiene un amplio brazo ventral que se dobla hacia adelante y cuyos bordes terminales son convexos. El brazo dorsal se adelgaza poco a poco hacia la región dorsal, hasta formar una punta, que se pone en contacto con el supracleitrum. En la parte media de la superficie lateral del brazo dorsal presenta una hilera de dentículos pequeños, similares a los descritos en *Propterus elongatus* por Bartram (1977, p. 176, figura 27). El borde externo del cleitrum también presenta tubérculos de ganoína formando hileras dispuestas en forma radiada.

Posterior al cleitrum, y antes de los radiales se observa un fragmento de hueso de forma arqueada (Figura 23), que probablemente corresponde al escapulocoracoide descrito por Bartram (1977, p. 176, figura 26) en *Propterus elongatus*, o al mesocoracoide (ver Lambers, 1992, p. 129, figura 18).

El postcleitrum es ancho y grande y su articulación con el cleitrum se encuentra formando un ángulo pronunciado (Figura 26). Toda la superficie está cubierta por tubérculos de ganoína dispuestos en forma radiada.

La aleta pectoral consta de 11 radios bifurcados sin fulcra. Los radiales son de forma triangular y se agrandan hacia la parte externa de la aleta. Los primeros dos más externos tienen una amplia región distal. Seis radiales están preservados en el ejemplar IGM-4166 (Figura 23 y 25 y Tabla 4).

Cintura y Aleta Pélvica

La cintura pélvica no está presente en ninguno de los ejemplares. La aleta consta de seis radios bifurcados, de los cuales el primero tiene fulcra basal y marginal (Figura 23 y Tabla 4).

Aleta Dorsal

La aleta dorsal está dividida en dos lóbulos contínuos. El primero es más ancho y contiene de 16 a 17 radios segmentados y bifurcados, el segundo contiene de 14 a 15 radios. Los dos lóbulos son aproximadamente del mismo tamaño, los dos primeros radios de ambos lóbulos son más cortos y no están ramificados (Figuras 22 y 23 y Tabla 4).

Aleta Anal

La aleta contiene siete radios bifurcados de los cuales el primero presenta fulcra basal y fulcra marginal (Figuras 23 y Tabla 4).

Aleta Caudal

La aleta es bifurcada y contiene 14 radios tetrarameados, los dos radios de los extremos de la aleta se ramifican una vez y presentan fulcra basal y marginal. Como es usual, ocho radios branquiostegos emergen por debajo del lóbulo axial (Figuras 23 y 28 y Tabla 4).

Escamas

Las escamas (Figuras 22 y 23 y Tabla 4) de casi todo el cuerpo son rectangulares, las de la región anterior, hasta el nivel de la aleta anal, presentan el borde posterior serrado y el resto de las escamas tienen su borde liso, o con pequeñas ondulaciones. Hacia la parte posterior del cuerpo las escamas se hacen más cortas y adquieren una forma cuadrada, al mismo tiempo que el borde posterior serrado va desapareciendo. En la parte ventral del cuerpo, hacia la novena o décima hilera transversa, las escamas se hacen cicloides y pierden el borde característico.

Las escamas de la línea lateral son aproximadamente 42 y se localizan en la quinta hilera. Todas están marcadas en la línea media por el canal sensorio. Su longitud decrece hacia la parte posterior del cuerpo, donde adquieren forma cuadrada y presentan una muesca que produce el canal de la línea lateral.

Tres escamas preanales están presentes. Su forma es ovalada y son aproximadamente tres veces más grandes que las escamas de la región ventral. Las dos últimas, más cercanas a la aleta anal, se sobrelapan y la tercera se encuentra delante de ellas.

En todo el cuerpo las escamas están cubiertas por una capa de ganoina, que en algunas de ellas forma tubérculos pequeños y ondulaciones en el margen externo.

Internamente las escamas se articulan entre sí, dorsoventralmente, mediante una unión llamada de "clavija y enchufe" ("Peg-socket"), siguiendo la terminología utilizada por Schultze (1966: figura 16b) y Bartram (1977, p. 160). Este tipo de unión se ha reportado en *Macrosemius*, y se puede observar en todos los ejemplares (Figura 29).

Discusión

Al comenzar a revisar las características anatómicas de este nuevo género, se pensó que se trataba de *Notagogus* (Figura 2c), debido a que es muy similar en cuanto a la forma de su cuerpo (delgado y alargado), aleta dorsal dividida, canales sensorios del cráneo (delgados y completamente encerrados en un tubo), e infraorbitales (en forma de tubo delgado). Sin embargo, la ausencia de un supratemporal en *Notagogus* los diferencia marcadamente, ya que todos los ejemplares del género "B" revisados, lo presentaron (aunque es pequeño).

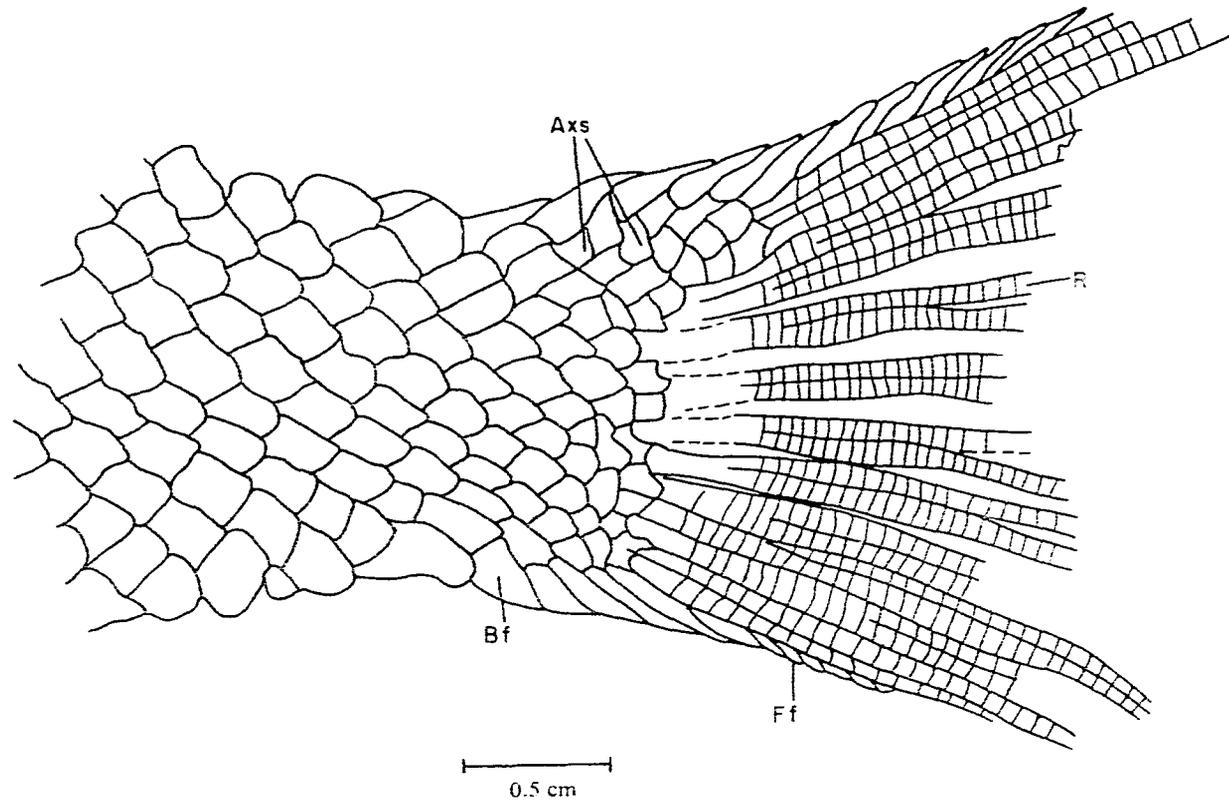


Figura 28.- Pedúnculo y aleta caudal como se encuentran preservados en el holotipo del género nuevo B, ejemplar IGM-4166.

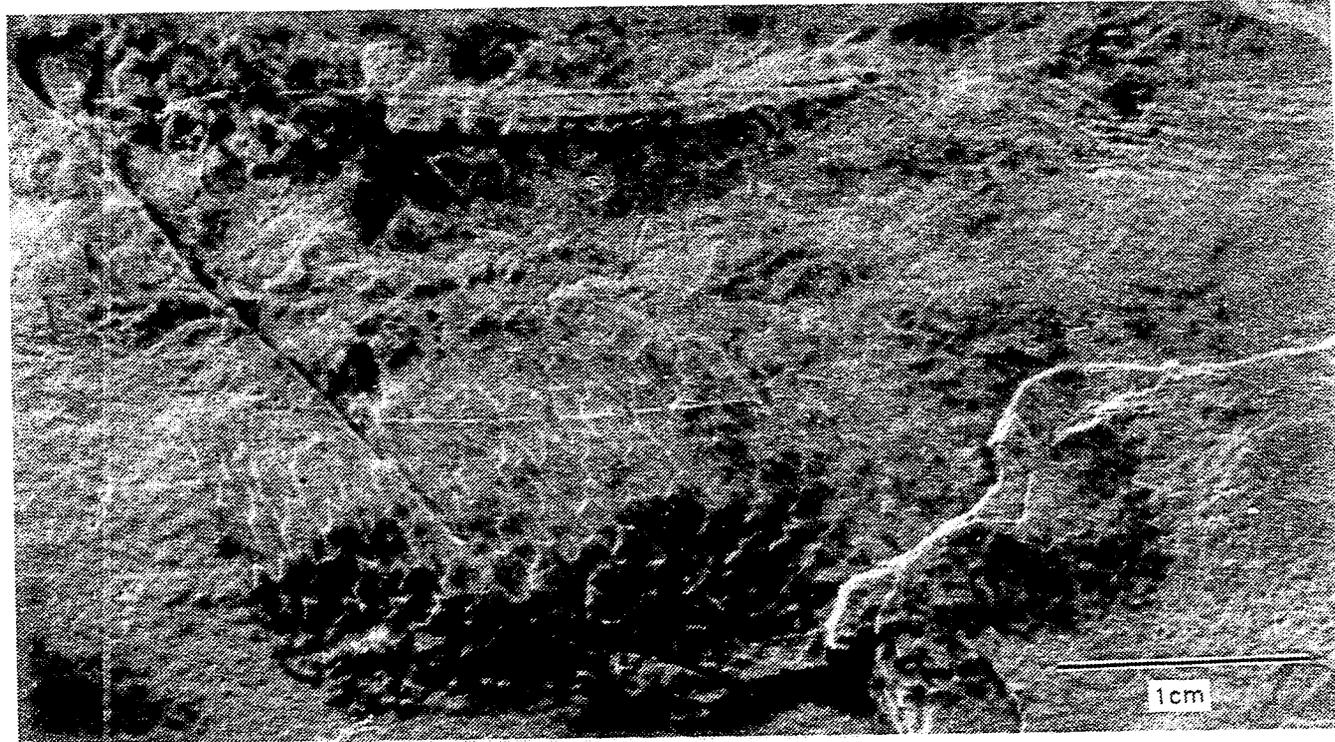


Figura 29 - Patrón de escamas separadas del cuerpo, donde se nota la articulación de clavija-enchufe ("peg-socket") mencionada en el texto, en vista interna en el ejemplar GM-4170 del género nuevo B.

Otra característica que es importante mencionar es la posición del dermoesfenótico en la bóveda craneana ya que por ahora, en lo que se pudo observar en los ejemplares, parece estar incorporado a ella como en *Notagogus*. Sin embargo, más adelante si se cuenta con más material, será necesario revisarlo para reafirmar esta aseveración.

Como ya se mencionó, en este nuevo taxón el canal sensorio mandibular presenta una característica peculiar que lo diferencia de los otros nuevos géneros de la familia, ya que en lugar de estar ubicado en el dentario a lo largo de un seno abierto como en (*Macrosemius*, *Legnonotus*, *Propterus*, *Histonotus* y *Neonotagogus*), ó en un tubo cerrado como en *Notagogus*, el nuevo taxón descrito aquí presenta ambas modalidades.

Bravi (1994, p. 67) al realizar la redescipción de *Notagogus pentlandi* hace notar que esta especie presenta un canal sensorio mandibular totalmente encerrado en un tubo que se abre solamente en la parte anterior del dentario por grandes poros, contrario a lo sucede en los otros géneros de la familia, los cuales presentan el canal sensorio abierto con el borde superior e inferior ondulado. Por tal razón, propone que este carácter es exclusivo de *Notagogus* y además sugiere que debe ser considerado como primitivo. Más aún, Bartram (1977, p. 223) menciona que el canal sensorio mandibular que se muestra en un seno abierto es una de las especializaciones de los macrosémidos y de muchos teleósteos.

En el caso de este género nuevo se puede llegar a la conclusión de que el canal sensorio con ambas modalidades, se encuentra en un proceso evolutivo intermedio, el cual conduciría más adelante a la abertura total del canal.

Otra característica importante que se aprecia en el dentario es el reemplazamiento de dientes, carácter que, aunque es común en los peces y en la mayoría de los vertebrados, hasta el presente estudio no había sido reportado para los macrosémidos. Particularmente el reemplazo dentario solo se ha observado en este género. Los dientes son de al menos tres tamaños diferentes y están colocados en una sola hilera en el dentario, lo que indica que aunque el diente maduro es totalmente funcional, un nuevo diente se empieza a desarrollar para realizar el reemplazamiento en el momento que sea necesario.

Como Hildebrand (1995) comenta, el reemplazamiento de dientes es necesario para proporcionar el crecimiento y compensar el desgaste o pérdida accidental de los mismos. Cuando los dientes son pleurodontos (cada diente toca el hueso solo con la superficie exterior "bucal" de su raíz y puede estar unido a la mandíbula con fibras de colágeno o cemento), los nuevos dientes se forman

en la parte anterior de las raíces de los dientes viejos y se mueven hasta alcanzar la posición de los anteriores cuando estos son desechados.

Los dientes prearticulares y coronoides son pequeños y puntiagudos, semejantes a los que se presentan en el género "A", por lo que se puede pensar en una relación estrecha entre ambos, probablemente en cuanto a los hábitos alimenticios, además de otras características que los relacionan como son la aleta dorsal dividida y la gran ornamentación de la cabeza, entre otras.

Es importante mencionar que dentro de los macrosémidos de Tlayúa, este es el único género que muestra la columna vertebral casi completa, ya que por alguna causa, todos los ejemplares del mismo han perdido la cubierta de gruesas escamas en la parte expuesta, dejando a la vista el paquete de vértebras.

Por esta razón se puede observar claramente que la columna vertebral está fuertemente osificada, formando anillos completos, con tres bordes longitudinales en la superficie lateral. Aunque este tipo de vértebras ya habían sido registradas en un ejemplar de *Macrosemius rostratus* (Bartram, 1977), su posición e interpretación era incierta, debido a que los cuerpos vertebrales se encontraron desarticulados e incompletos. Afortunadamente en los peces de Tlayúa las vértebras están articuladas y su aspecto es muy similar a las de algunos teleósteos presentes en Tlayúa, como son los Ichthyodectiformes y Clupeomorfos.

Al igual que la columna vertebral, el esqueleto de la aleta caudal está preservado casi en su totalidad, lo que contribuye a conocer mejor su estructura, no solo en este género, sino en general en los macrosémidos, ya que solo en *Enchelyolepis* (Bartram, 1977, p. 166, 167, figura 21) se conoce la impresión de esta parte del cuerpo.

Una de las características que se hizo más notoria al comenzar a estudiar este género, es la presencia de un tipo de unión en las escamas llamada de "peg-socket" (Figura 29), la cual se pudo observar en todos los ejemplares, debido a que, como ya se mencionó en la mayoría de los ejemplares estudiados, falta la cubierta de escamas de la parte expuesta y se nota claramente la vista interna de éstas. Aunque este tipo de unión no es raro dentro de los halecostomos, parece ser exclusivo de este nuevo género, con respecto a los otros macrosémidos de Tlayúa.

Notagogus Agassiz, 1835

Diagnosis

Peces pequeños fusiformes. Bóveda y caja craneana: huesos de la bóveda craneana cubiertos por una capa de ganoína; canales sensorios del cráneo de diámetro pequeño y totalmente encerrados en el hueso; dermopterótico grande, encerrado la parte lateral de la comisura supratemporal; supratemporales ausentes; dermoesfenótico incorporado a la bóveda craneana. Serie orbital: supraorbitales formando una o dos hileras. Mandíbula superior: dientes maxilares pequeños y robustos formando una larga hilera. Mandíbula inferior: dentario moderadamente curvo, con pequeños dientes robustos y con el canal sensorio encerrado en el hueso, abierto por poros; borde anterodorsal del metapterigoide formando un ángulo agudo. Serie opercular: borde anterior del preopercular formando una curva regular; superficie del opercular cubierta por una capa delgada de ganoína. Aletas: aleta pectoral con 16 radios; aleta pélvica con seis radios y fulcra; base de la aleta anal moderadamente ancha, con fulcra; aleta caudal débilmente furcada; aleta dorsal dividida, cada lóbulo con un perfil convexo. Escamas completas formando un patrón de hexágonos profundos, borde posterior pectinado, escamas ventrales sin ganoína, las cuales tienden a ser cicloides (Figura 2c).

Notagogus sp. nov.

(Figuras 30 a 36 y Tablas 5 y 6)

Diagnosis

Peces pequeños cuya longitud estándar varía de 34 mm a 69 mm. Las principales proporciones del cuerpo respecto a la longitud estándar son: longitud de la cabeza 33%, profundidad del cuerpo 29.5% y longitud predorsal 40%; orbitoesfenoides dirigido hacia adelante, haciendo la región preorbital muy corta; hiomandibular con una amplia expansión dorsal ondulada; numerosos dientes coronoides robustos y ligeramente puntiagudos, con ganoína en la punta; dientes prearticulares mamiliformes con ganoína en la punta, formando numerosas hileras; aleta dorsal dividida con 15 a 16 radios anteriores y 13 posteriores.

HOLOTIPO: IGM-4172. Ejemplar completo bien preservado, sin una pequeña porción de la aleta caudal. Preparación química y mecánica. Localidad Nº 2777.

PARATIPOS: IGM-4173. Original e impresión de ejemplar casi completo, con aletas mal preservadas. Preparación química y mecánica. Localidad Nº 2432.

IGM-4174. Ejemplar completo, bien preservado. Preparación química, mecánica y transferencia a resina. Localidad Nº 1995.

IGM-4175. Ejemplar completo, bien preservado, con miliólidos en la región cefálica. Preparación química y mecánica. Localidad Nº 1971.

IGM-4176. Ejemplar incompleto que al ser incluido en resina, mediante la técnica de transferencia, perdió parte de la cabeza. Faltan aletas anal y segunda dorsal. Localidad Nº 2432.

IGM-4177. Ejemplar incompleto y desarticulado que a un lado y sobre parte del cuerpo presenta otro pez más pequeño desarticulado, que por el momento no se puede determinar si es otro macrosémido, debido a su mala preservación. Preparación química y de transferencia a resina. Localidad Nº 2432.

IGM-4178. Impresión de ejemplar completo con algunos fragmentos de hueso. Sin preparación. Localidad Nº 2280.

IGM-4179. Ejemplar pequeño, casi completo y delicado, por lo que no se preparó. Localidad Nº 370.

IGM-4180. Ejemplar incompleto, mal preservado y muy delicado por lo que no se pudo preparar. Localidad Nº 1971.

Descripción

Características generales

Peces de talla pequeña, con una longitud total que varía de 42 mm a 86 mm y una longitud estándar de 34 mm a 69 mm, el tronco es angosto y se adelgaza hacia la región caudal (Figuras 30 y 31 y Tabla 5).



Figura 30.- Holotipo de la nueva especie de *Notagogus*, ejemplar IGM-4172

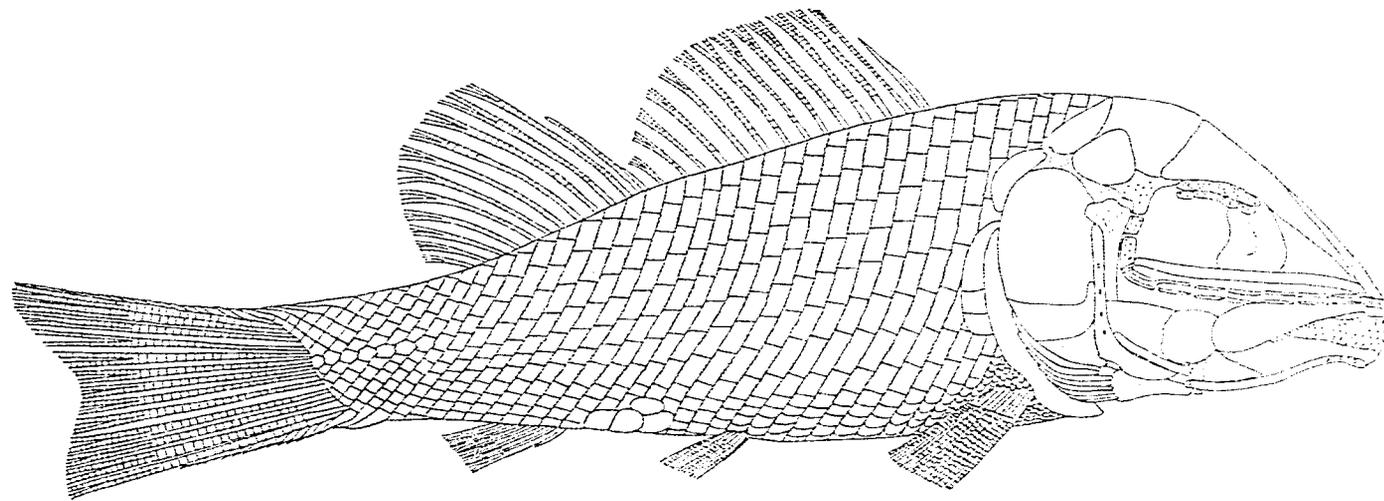


Figura 31.- Reconstrucción de *Notagodus* sp. nov. basada en los nueve ejemplares estudiados.
Serie IGM-4172 al IGM-4180.

IGM	LT	LS	LC	H MAX	H MIN	LPRD	LDOR1	LDOR2
4172	86	70	22	19	9	26	21	16
4173	58	47	16	16	7	-	-	-
4174	69	55	19	16	7	22	18	13
4175	59	49	15	14	7	20	13	9
4176	73	64	21	19	-	26	-	-
4177	-	-	-	-	-	-	-	-
4178	61	48	16	15	6	20	13	10
4179	55	40	15	13	6	-	-	-
4180	43	35	12	10	6	-	-	-

Tabla 5.- Datos obtenidos de algunas mediciones importantes de los ejemplares incluidos en *Notagogus* sp. nov., expresadas en milímetros. Las medidas consideradas son: Longitud total (LT); longitud estándar o patrón (LS); longitud cefálica (LC); altura máxima (H MAX); altura mínima (H MIN); longitud predorsal (LPRD); longitud de la primera aleta dorsal (LDOR1) y longitud de la segunda aleta dorsal (LDOR2), siguiendo los criterios de Lagler *et al.*, (1984).

	IGM4172	IGM-4173	IGM-4174	IGM-4175	IGM4176	IGM-4177	IGM-4178	IGM4179	IGM-4180
Radios del 1° y 2° lóbulos de la aleta dorsal	15-13	?	15-13	16-13	15	-	15-13	-	-
Radios de la aleta pectoral	10	10	11	9	11	-	11	9	-
Radios de la aleta pélvica	6	6	7	6	6	-	7	7	-
Radios de la aleta anal	8	7	8	-	-	-	8	7	7
Radios de la aleta caudal	13	13	13	12	12	13	-	13	13
Hileras de escamas arriba de la línea lateral	4	4	4	4	4	-	4	4	-
Número de escamas de la línea lateral	42	40	40	-	?	-	38	40	-
Hileras de escamas abajo de la línea lateral	13 ?	15 ?	?	?	13	-	-	10 ?	-

Tabla 6.- Conteo de radios de las aletas y escamas de los ejemplares incluidos en *Notagogus* sp. nov.

Caja craneana y bóveda craneana

La región preorbital es un poco más corta y compacta que en los otros miembros de la familia. El frontal tiene una región preorbital angosta que se ensancha poco a poco al nivel de la órbita, hasta formar un hueso triangular, que forma una sutura ligeramente sinuosa con los parietales. Como en *Notagogus pentlandi* (Bravi, 1994, p. 58, figura 7), los frontales forman una prolongación delgada entre los supraorbitales y los parietales. En esta prolongación se puede observar un gran poro del canal sensorio en el ejemplar IGM-4172 (Figura 33). El borde posterior del frontal se encuentra ornamentado con tubérculos de ganoina que hacia la parte media se tornan como grandes rugosidades.

El parietal (Figuras 31 a 34) tiene forma aproximadamente rectangular, su borde anterior forma la sutura frontoparietal ligeramente sinuosa. El borde posterior, donde se pone en contacto con el posttemporal, es corto y lleva el canal sensorio supraorbital que está completamente encerrado en el hueso. Toda la superficie del hueso está ornamentada con hileras de tubérculos de ganoina de forma irregular. En el ejemplar IGM-4177 se observa parcialmente en vista ventral el cráneo, y al parecer, los dos parietales se interdigitan por medio de una sutura sinuosa como en *N. pentlandi* (Bravi, 1994, p. 58, figura 7) y *N. helenae* (Bartram, 1977, p. 197, figura 41).

El dermopterótico (Figura 33) es grande, de forma triangular y se extiende a lo largo del borde ventral del parietal. Su parte anterior se une al dermoesfenótico a nivel del canal sensorio. En el borde dorsal, donde se adelgaza y se pone en contacto con el canal sensorio de la línea lateral que corre por el parietal, presenta una comisura (no ilustrado). El elemento está ornamentado con tubérculos de ganoina irregulares, de menor tamaño que los del parietal y estos se encuentran dispersamente distribuidos en toda la superficie.

El supratemporal está ausente como en todas las especies de *Notagogus*.

En los ejemplares IGM-4172 (Figura 33) e IGM-4176 (Figura 34) se observa en la parte anterior de la cabeza, una placa delgada de forma ovalada con su superficie porosa, que parece corresponder a los nasales en forma de riñón que fueron descritos por Saint-Seine (1949, p. 195, figura 84) en *N. helenae*.

Bravi (1994, p. 61, figuras 5 y 6) encontró en *N. pentlandi* una placa delgada redondeada, con su superficie rugosa, similar a los nasales de Saint-Seine (*op. cit.*), a la cual consideró como el anterorbital.

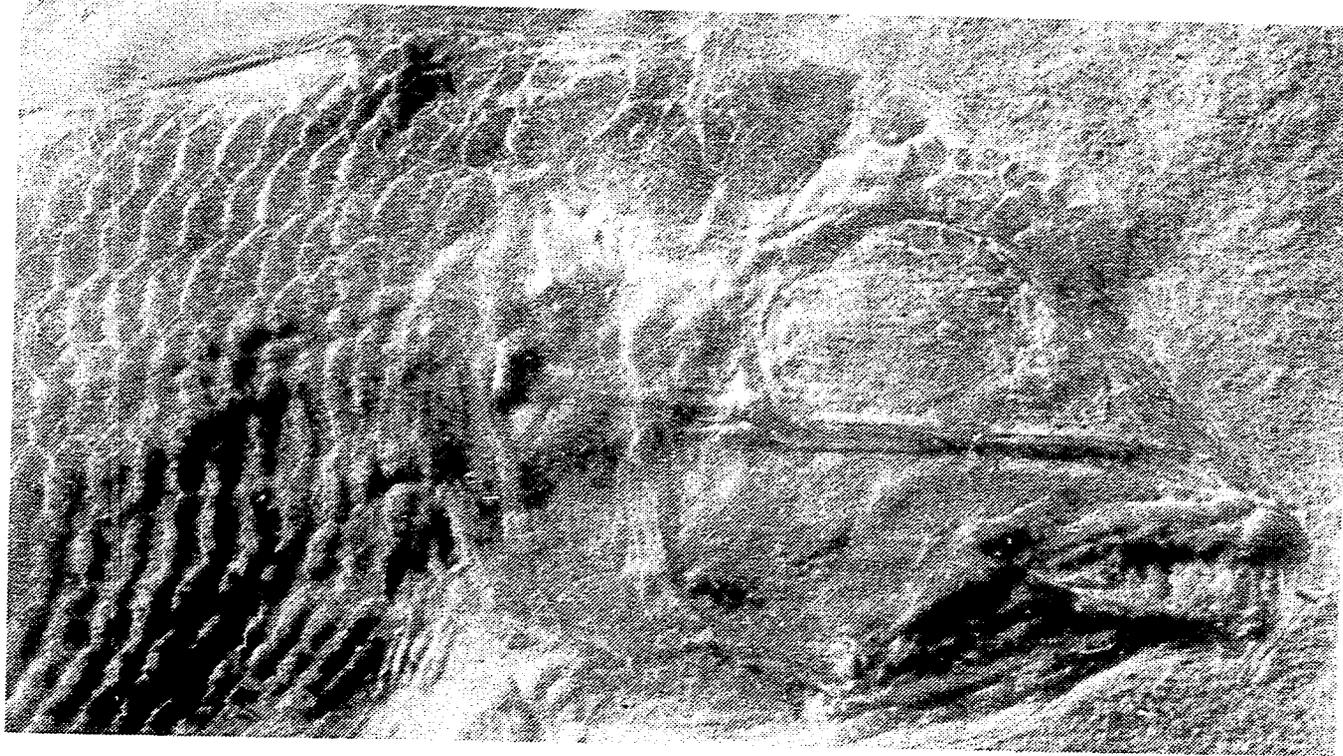


Figura 32 - Detalle del cráneo del ejemplar IGM-4173 de *Notagopus* sp. nov.

En el caso de la especie de Tlayúa, se cree que esta placa puede corresponder al nasal de Saint-Seine (*op. cit.*), debido a que se observa un pequeño hundimiento en la parte media del hueso, que representaría el paso del canal sensorio. Por otro lado, en los ejemplares IGM-4175 e IGM-4176 (Figura 34) se encuentra preservado al menos parcialmente el anterorbital, con su forma típica, lo cual descarta la posibilidad de que este hueso sea el anterorbital descrito por Bravi (1994).

El vómer no está completamente visible en ninguno de los ejemplares, sin embargo en IGM-4173, IGM-4175, IGM-4176 (Figura 34) e IGM-4177, se observan al menos cuatro dientes vomerianos puntiagudos, más pequeños que los de la premaxila y paralelos a éstos.

El paraesfenoides Figuras 33 y 34 como es usual, es un hueso largo y recto, que detrás de la órbita forma el proceso ascendente del paraesfenoides corto y grueso, con un ángulo mayor de 90°, que se puede observar en el ejemplar IGM-4178. El proceso basipterigoide del paraesfenoides está parcialmente visible en los ejemplares IGM-4173 e IGM-4179 y en el se nota un pequeño orificio por donde pudo pasar la arteria pseudobranquial eferente, como indica Saint-Seine (1949, p. 196) que sucede en *N. helenae*. En los ejemplares IGM-4173 e IGM-4180 se ve como el paraesfenoides se extiende hacia atrás al nivel del opercular.

El orbitoesfenoides no está ubicado a nivel de la parte media del paraesfenoides como ocurre en las otras especies de *Notegogus*, más bien, está dirigido hacia la parte anterior de la cabeza haciendo la región preorbital más corta que en las otras especies de éste género. Su borde posterior es cóncavo y el borde anterior convexo. Parte del margen inferior sobrelapa el paraesfenoides (Figuras 33 y 34).

Huesos circumorbitales

Dos hileras de supraorbitales están presentes en los ejemplares IGM-4172 (Figura 33), IGM-4173 (Figura 32) e IGM-4176 (Figura 34). La hilera interna está en contacto con el margen ventral del frontal en la región orbital. El primer supraorbital a partir de la región anterior de la órbita, tiene forma triangular y se sobrelapa con el orbitoesfenoides. Los restantes tienen forma rectangular y son más grandes que el primero. No se puede precisar el número exacto de supraorbitales, pero en el ejemplar IGM-4173 (Figura 32), se cuentan al menos cinco.

La segunda hilera comprende huesos más pequeños que los de la primera, de forma rectangular y poligonal e igual número. La superficie de los huesos de ambas hileras está totalmente

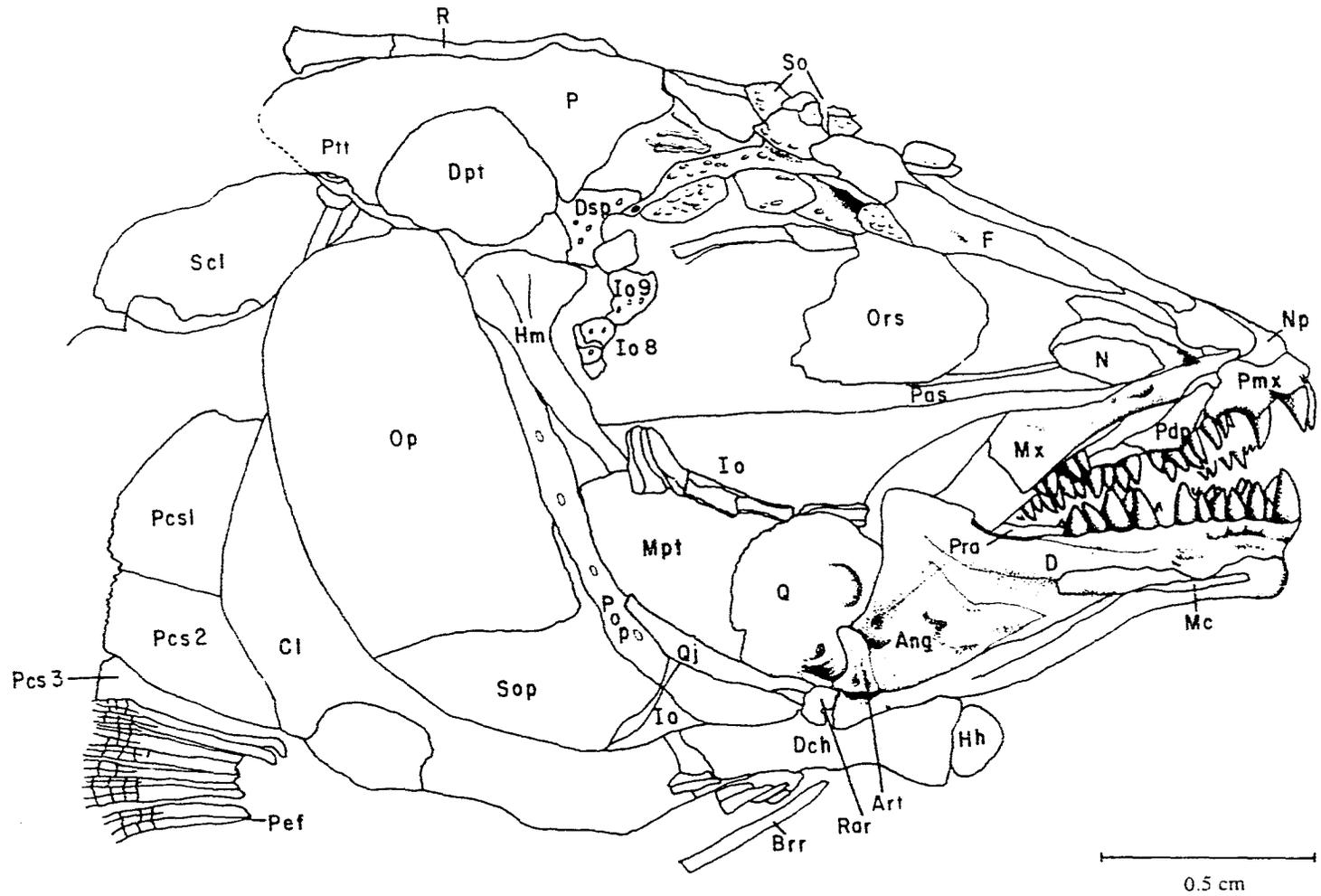


Figura 33.- Esquema del cráneo como se encuentra preservado en el holotipo de *Notagogus* sp. nov., ejemplar IGM-4172.

ornamentada con tubérculos de ganoina que llegan a formar rugosidades. La condición de los supraorbitales de esta especie es similar a la descrita por Saint-Seine (1949, p. 196, figura 85) para *N. helenae* y por Bravi (1994, p. 61, figuras 5-6) para *N. pentlandi*.

El anteorbital está preservado casi totalmente en los ejemplares IGM-4175 e IGM-4176 (Figura 34). Es un hueso largo que forma un tubo a lo largo del canal sensorio infraorbital, como es usual en la familia, el cual está expuesto al menos por dos orificios.

No todos los infraorbitales están preservados, sin embargo, el ejemplar IGM-4176 muestra los dos primeros, con la forma típica del género, formando un enrollamiento en los bordes superior e inferior del canal sensorio infraorbital (Figura 34). El ejemplar IGM-4172 contiene el resto de la serie infraorbital, incluyendo del lo4 al lo7, cuya forma es similar a los anteriores (Figura 30). El lo8 e lo9 están parcialmente preservados en IGM-4172 (Figura 33) e IGM-4173 (Figura 32) y ambos forman tubos completos alrededor del canal sensorio. El lo8 es más grande que el lo9 y en la superficie de ambos se observan algunos poros.

El dermoesfenótico (Figura 33) se parece a los dos últimos infraorbitales, pero es más grande y está incorporado a la bóveda craneana, como en *Notagogus* (Bartram, 1977, p. 97, figura 41) y en el género nuevo B descrito en este trabajo. La parte dorsal anterior del tubo se extiende hacia el frontal formando una prolongación que queda unida a una proyección que forma el frontal entre éste y los supraorbitales. Posteriormente la parte dorsal del hueso se une al parietal y a la porción anterior ventral del dermopterótico, mediante una prolongación del mismo, que llega a nivel del canal sensorio supraorbital. El hueso está perforado por pequeños poros.

Huesos hiopalatinos

El hiomandibular no ha sido descrito totalmente en ninguna especie de *Notagogus*, tal vez debido a que no se ha encontrado bien preservado en ninguna, sin embargo, en los ejemplares IGM-4172 (Figura 33) e IGM-4173 (Figura 32), se observa que el hiomandibular está dorsalmente expandido, formando un borde superior irregular cuya esquina superior derecha se articula el dermoesfenótico. El proceso opercular no está visible, pero el hiomandibular se pone en contacto con el opercular al nivel de la gran expansión dorsal. La parte inferior del hueso tiene sus lados perpendiculares, y en el ejemplar IGM-4173 se ve que termina al nivel del cuadratoyugal, probablemente en el lugar donde se debe encontrar el sinfilético, que no está preservado. El foramen del nervio facial del hiomandibular se encuentra aproximadamente a la mitad del hueso, arriba del nivel del paraesfenoides. El hiomandibular es diferente al de *Macrosemius*, el género

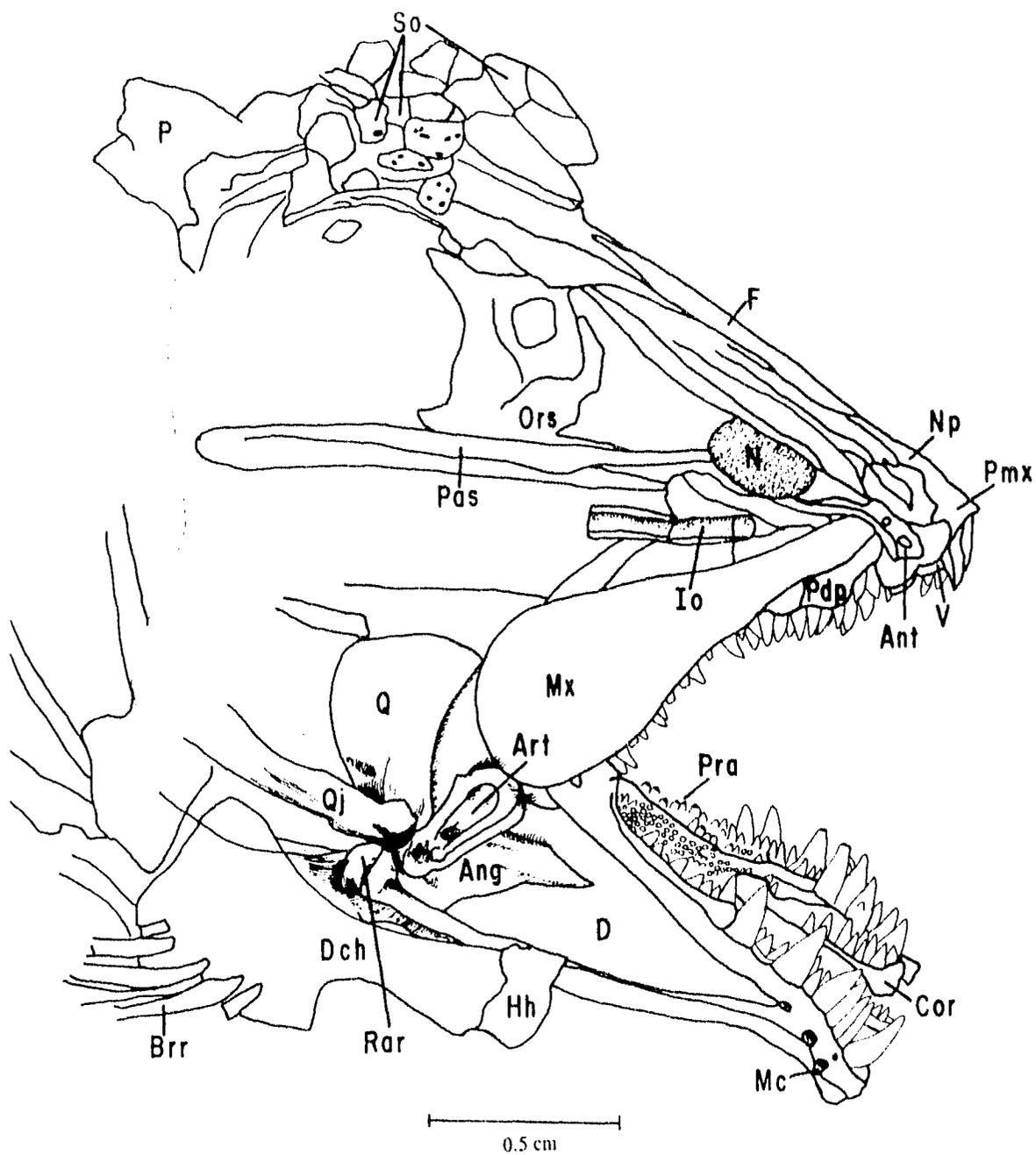


Figura 34.- Esquema de parte del cráneo como se encuentra preservado en el ejemplar IGM-4176 de *Notagogus* sp. nov.

tipo de la familia (Bartram, 1977, p. 147, figura 6) y su forma es más parecida a la de los teleósteos actuales.

La forma exacta del metapterigoide no se puede observar en ninguno de los ejemplares, sin embargo, parece que su borde anterior, a lo largo de su contacto con el cuadrado, es cóncavo, y su superficie está corrugada (Figura 33).

El cuadrado es similar en su forma a *N. pentlandi* (Bravi, 1994, p. 61, figuras 5-6), con su borde posterior convexo y ligeramente ondulado y su superficie corrugada (Figuras 33 y 34).

El cuadratoyugal (Figuras 33 y 34) descansa a lo largo del borde superior del preopercular, como es usual; su forma es alargada y la parte posterior se ensancha sobre la superficie lateral del metapterigoide como en *N. inimontis* (Bartram, 1977, p. 200, figura 42) y *N. pentlandi* (Bravi, 1994, p. 61, figuras 5-6).

El ectopterigoide no se muestra totalmente, sin embargo, en el ejemplar IGM-4173 parte de él se puede observar debajo del maxilar y atrás de los dermopalatinos, con aproximadamente seis dientes robustos que decrecen en tamaño hacia la parte posterior.

El endopterigoide no se observa claramente en ninguno de los ejemplares.

Los dermopalatinos anterior y posterior están parcialmente cubiertos en todos los ejemplares, sin embargo, cada uno lleva alrededor de cinco dientes robustos, iguales a los del ectopterigoide (Figuras 33 y 34).

Mandíbula superior

El premaxilar tiene una amplia porción anterior que se adelgaza posteriormente para formar el proceso nasal. La porción dentaria contiene tres dientes grandes y puntiagudos, de los cuales el primero es más angosto (Figuras 31, 33 y 34).

El maxilar (Figuras 31, 33 y 34) tiene una apófisis anterior cilíndrica que se ensancha en la parte posterior, formando una expansión redondeada. El borde dorsal es convexo y el borde ventral ligeramente cóncavo y presenta alrededor de 12 dientes puntiagudos, menores que los del premaxilar, ubicados exclusivamente en la expansión que forma la maxila, característica que comparte con *N. helenae* (Saint-Seine, 1949, p. 195, figura 85).

Mandíbula inferior

La región anterior de la mandíbula es corta con un proceso coronoide alto, como es usual en la familia. Las Figuras 33 y 33 muestran la mandíbula inferior tal y como está preservada en los ejemplares.

El dentario es moderadamente curvo y presenta 11 dientes robustos y puntiagudos de igual tamaño que los del premaxilar. El canal sensorio no se encuentra en un seno abierto a lo largo de la parte ventral de la mandíbula, más bien, el canal está cerrado formando un tubo delgado, que se abre por al menos tres poros sensorios grandes, que se pueden observar en el ejemplar IGM-4176 (Figura 34).

Como ya se mencionó con anterioridad, esta característica peculiar fue descrita en *N. pentlandi* por Bravi (1994, p. 62, figura 8), como una condición no usual en los macrosémidos, ya que, Bartram (1977) encontró que en todos los miembros de la familia el canal sensorio se encuentra en un seno abierto.

El angular (Figuras 31, 33 y 34) tiene forma triangular y su largo proceso anterior descansa a lo largo del canal sensorio. El hueso se extiende hacia atrás hasta la mitad inferior del borde posterior del proceso coronoide. Posteriormente el angular se pone en contacto con el articular, que es un hueso ancho de forma rectangular, cuya sutura con el cuadrado se observa claramente en el ejemplar IGM-4176.

El retroarticular se articula con la parte posterior del angular, por debajo del articular (Figuras 33 y 34). Es un hueso más largo que ancho y en la parte anterior, donde se sutura con el angular se observa un orificio que puede corresponder al canal que transmite la rama externa mandibular del nervio facial como en *Macrosemius* (Bartram, 1977, p. 151, figura 9).

Aunque el coronoide está parcialmente visible en el ejemplar IGM-4176 (Figura 34), no se puede establecer su límite posterior, donde se pone en contacto con el prearticular, de manera de poder separar los dientes coronoides de los prearticulares. Lo que se puede observar con claridad, son numerosos dientes robustos y ligeramente puntiagudos con un botón ("nipple") de ganoína, de menor tamaño que los del dentario.

El prearticular (Figura 34) se encuentra cubierto totalmente por numerosas hileras de dientes mamiliformes con un botón ("nipple") de ganoína, cuyo número total exacto es difícil de cuantificar. Los dientes de la hilera externa son aproximadamente dos veces más grandes que

los de las internas, y más anchos y cortos que los del coronoide. Este tipo de dientes mamiliformes se han reportado en *Macrosemius* (Bartram, 1977, p. 151, figura 9), pero en un número mucho menor, lo que nos lleva a considerarlos como una característica diagnóstica de esta nueva especie.

Serie opercular

El preopercular está doblado abajo del nivel de la órbita (Figuras 31 y 33). Su borde anterior es moderadamente curvo y en el borde posterior la curvatura es ligeramente más marcada. El brazo dorsal termina al nivel del proceso opercular del hiomandibular y el brazo ventral al nivel de la articulación del cuadrado con el angular. En la parte media del hueso, donde se dobla hacia adelante, presenta dos grandes orificios del canal sensorio.

El opercular es más largo que ancho, su borde posterior es cóncavo y el borde anterior más recto. La articulación con el hiomandibular ocurre aproximadamente a un tercio de su longitud desde la parte dorsal. Toda la superficie está cubierta por tubérculos de ganoina que forman hileras concéntricas (Figuras 31 y 33).

El subopercular es mucho más pequeño que el opercular y el borde anterior forma un proceso ascendente que penetra en el opercular. La superficie presenta tubérculos de ganoina de forma irregular (Figuras 31 y 33).

El interopercular es pequeño y está alejado de la mandíbula como es usual en la familia. Su forma es triangular y presenta ornamentación similar a la del subopercular (Figuras 31 y 33).

Ocho radios branquiostegos incompletos se pueden observar en el ejemplar IGM-4172, la forma es alargada pero la expansión posterior no está preservada, por lo que no se puede determinar su extensión (Figuras 31 y 33).

El ceratohial proximal está parcialmente visible también en IGM-4172 (Figura 33), pero al igual que los anteriores, no se puede determinar su extensión.

El ceratohial distal (Figuras 31, 33 y 34) es más grande que el proximal, la parte anterior del hueso se extiende hasta el nivel de la parte posterior del maxilar y se expande ligeramente. Posteriormente, el hueso se ensancha y forma una extensión lateralmente comprimida, en donde se articulan los radios branquiostegos.

El hipohial está en contacto directo con el ceratohial distal, su forma es rectangular y es un hueso pequeño que se puede observar en los ejemplares IGM-4172 (Figura 33) e IGM-4176 (Figura 34).

Columna vertebral

La columna vertebral está bien osificada y al parecer las vértebras forman cilindros completos que se pueden ver parcialmente en los ejemplares IGM-4175, IGM-4176 e IGM-4177, debido a que están cubiertas por las gruesas escamas.

Cintura y aleta pectoral

El posttemporal (Figura 31) tiene la típica forma triangular y presenta un gran orificio del canal sensorio en el margen inferior, donde se pone en contacto con el supracleitrum. Su superficie presenta tubérculos de ganoina más pequeños que los de los demás huesos de la cabeza.

El supracleitrum tiene forma ovalada (Figuras 31 y 33) y en su parte media superior se observa el orificio de la línea lateral, que corre por el extremo anterior hasta llegar al opercular. Al parecer el canal está expuesto por una fenestra. La superficie del hueso también está ornamentada por unos cuantos tubérculos de ganoina.

El cleitrum (Figuras 31 y 33) está doblado ligeramente hacia adelante, el amplio brazo dorsal se adelgaza hasta un punto sobre el borde posterior del opercular. El brazo ventral es más corto y describe un ángulo no muy marcado con el brazo dorsal. Al parecer el brazo ventral forma un seno poco profundo, opuesto a la inserción de la aleta, como sucede en *N. pentlandi* (Bravi, 1994, p. 64, figuras 6-15). Al igual que el opercular, el cleitrum está cubierto por tubérculos de ganoina alargados que forman rugosidades concéntricas.

Los soportes de la aleta pectoral no están claramente visibles, la aleta contiene de 10 a 11 radios birrameados, sin fulcra (Figuras 31 y 33 y Tabla 6).

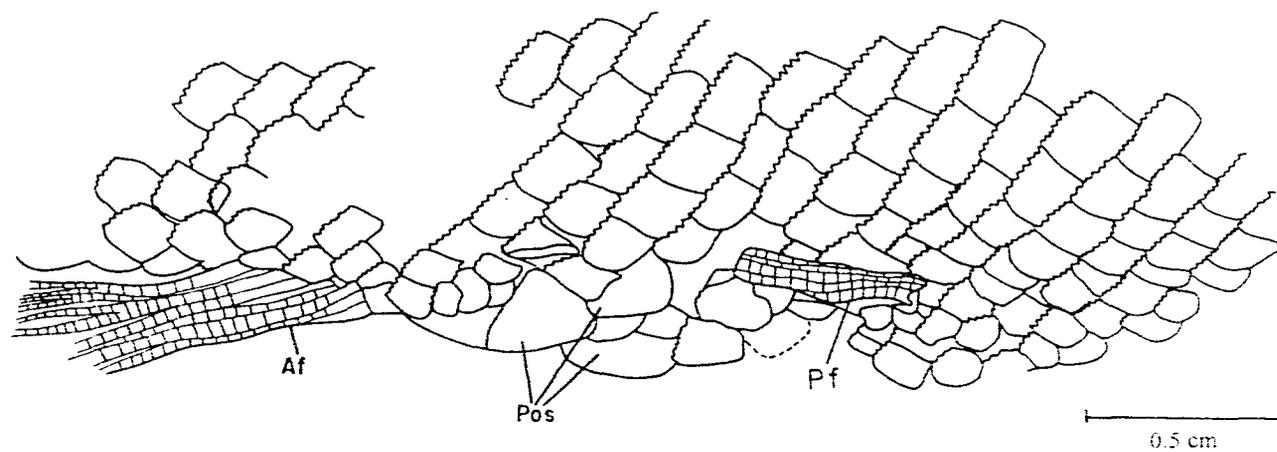


Figura 35.- Vista ventral del cuerpo en el ejemplar IGM-4172 de *Notegogus* sp. nov., donde se observa las aletas pélvica y la anal, así como las escamas preanales.

Cintura y aleta pélvica

La cintura pélvica no está preservada. La aleta presenta seis radios birrameados, de los cuales el primero tiene fulcra basal y fulcra marginal (Figura 31 y Tabla 6).

Aleta dorsal

La aleta dorsal está dividida en dos lóbulos redondeados de igual altura, sin separación entre ellos. El primer lóbulo es más ancho y contiene de 15 a 16 radios ampliamente espaciados y rectos; el primer y segundo radio son más pequeños y no están divididos, los restantes son más largos, birrameados y segmentados. El segundo lóbulo es más angosto y contiene 13 radios; el primero es más pequeño y no está dividido, el segundo es más largo, segmentado y no dividido; los restantes son más largos, birrameados y segmentados (Figuras 30 y 31 y Tabla 6).

Aleta anal

La aleta contiene siete u ocho radios birrameados, el primero es más pequeño y no ramificado ni segmentado. No existe fulcra (Figuras 31 y 35 y tabla 6).

Aleta caudal

La aleta es furcada, con 12 ó 13 radios birrameados, de los cuales ocho emergen debajo del lóbulo axial y los cinco ó seis restantes emergen del lóbulo axial. Los dos radios externos presentan fulcra basal y fulcra marginal. La fulcra del lóbulo axial termina al final del primer radio y la del lóbulo ventral antes de que comience la bifurcación del radio (Figuras 31 y 36 y Tabla 6).

Escamas

Tres escamas postcleitrales están preservadas en el ejemplar IGM-4172 (Figura 33).

La más superior, es casi dos veces más larga que la intermedia y ambas tienen forma rectangular. La tercera se encuentra parcialmente cubierta por la aleta pectoral, por lo que no se alcanza a ver su extensión, sin embargo debe ser más pequeña que las anteriores como en *N. pentlandi* (Bravi, 1994, p. 65, figura 6). El borde posterior de las tres escamas es serrado y todas están ornamentadas con tubérculos de ganoina de forma irregular.

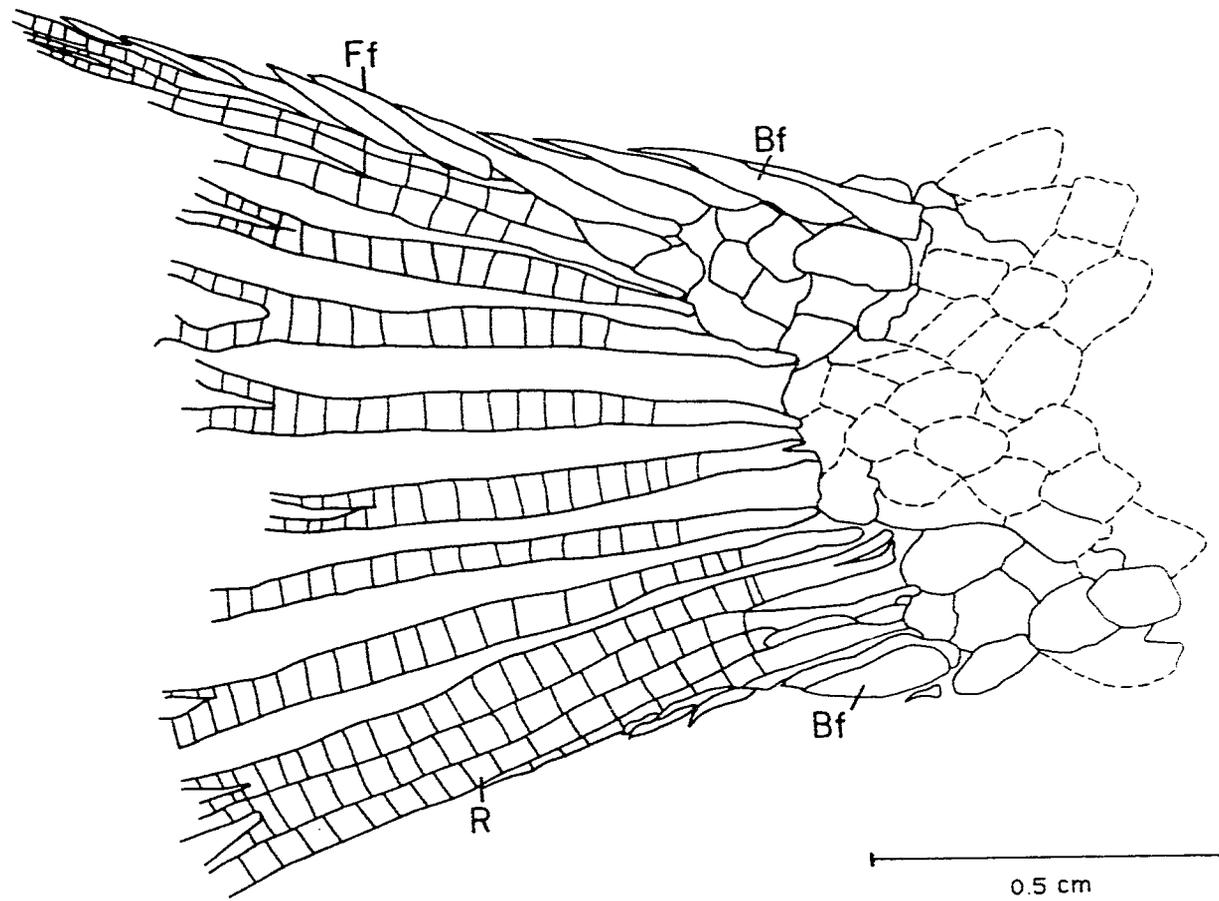


Figura 36- Aleta caudal como se encuentra preservada en el ejemplar IGM-4175 de *Notagodus* sp. nov.

Las escamas del resto del cuerpo (Figuras 30, 31 y 35) son romboides, con el borde posterior serrado. En la parte ventral las escamas se acortan y tienden a ser cicloides. En el pedúnculo caudal también se acortan, adquiriendo una forma cuadrada y perdiendo el borde serrado. Las escamas de la línea lateral son alrededor de 40 (Tabla 6) y se localizan a nivel de la quinta hilera. Su superficie está marcada por un pequeño tubo del canal sensorio y cada cuarta escama, presenta un poro que atraviesa la pared del mismo, por lo menos en la parte anterior del cuerpo, como se observa en el ejemplar IGM-4173. De acuerdo con Schultze (1966, p. 260, figura 16b) este poro pudo transmitir el nervio sensorio, como se observa en *Macrosemius*. Hacia la parte posterior del cuerpo, las escamas de la línea lateral cambian de forma y presentan una muesca en el borde posterior, que produce el canal sensorio.

Las escamas de la región preanal son grandes y redondeadas, y al parecer forman una doble hilera antes de llegar a la aleta anal. El ejemplar IGM-4172 (Figura 33) muestra estas escamas, aunque no están bien preservadas. Su borde posterior no tiene serraciones y su forma es parecida a la de *N. pentlandi* (Bravi, 1994, p. 65, figura 14).

Discusión

De las siete especies que existen de *Notagogus*, la de Tlayúa es una de las más pequeñas, además de que posee la aleta dorsal más larga (ver Tabla 7). Muchos de sus caracteres la relacionan ampliamente con *N. pentlandi* y en menor grado con *N. helenae*, aunque no con respecto a su talla, ya que la longitud patrón y las proporciones del cuerpo con respecto a ésta, son marcadamente diferentes. Sin embargo, las características anatómicas son similares en lo que se refiere a la estructura del cráneo, huesos circumorbitales, mandíbula inferior y cintura pectoral entre otras.

Dentro de las características diagnósticas lo que llama más la atención es la posición del orbitoesfenoides con respecto a la región preorbital, ya que este se encuentra desplazado hacia la parte anterior de la cabeza, produciendo una región preorbital más corta que en cualquiera de los taxa de la familia, dando la apariencia de una cabeza más compacta, aunque las proporciones de esta con respecto al cuerpo son congruentes.

Caracter	<i>N. helenae</i>	<i>N. inimontis</i>	<i>N. pentlandi</i>	<i>N. parvus</i>	<i>N. decoratus</i>	<i>N. ferreri</i>	<i>Notagogus sp.</i>
Longitud patrón	100 mm	90 mm	130 mm	70 mm	60 mm.	30 mm.	34 a 69 mm.
Proporciones del cuerpo con respecto a la longitud patrón	Long. cabeza 32% Long. tronco 28% Long. predor. 33%	Long. cabeza 36% Long. tronco 27% Long. predor. 43%	Long. cabeza 33% Long. tronco 29.5% Long. predor. 44%	Long. cabeza 32% Long. tronco 32% Long. predor. ?	Long. cabeza 33% Long. tronco 22% Long. predor. 42%	Long. cabeza 30% Long. tronco 23% Long. predor. 39%	Long. cabeza 33% Long. tronco 29.5% Long. predor. 40%
Nº radios de la aleta pectoral	10	17 con fulcra	12	?	?	6	10-11
Nº radios de la aleta pélvica	5	8 con fulcra	6 con fulcra	?	?	7	6 con fulcra
Nº radios de la aleta anal	5 con fulcra	5 con fulcra	6-7 con fulcra	6	? con fulcra	7	7-8
Nº radios de la aleta dorsal	15-10 a 12 con fulcra	12-10 con fulcra	14 a 15-10 a 12	9-11	9 ó 10-11	11-12	15 ó 13-16
Nº de radios de la aleta caudal	14 con fulcra	? con fulcra	13 a 14 con fulcra	10 a 11 con fulcra	? con fulcra	10 con fulcra	12-13 con fulcra
Nº de escamas	36 en línea lateral 11 l. transversas 4 postcleitrales	34 en línea lateral 11 l. transversas 3 postcleitrales	37-38 línea lateral 16 l. transversas 3 postcleitrales	?	36 en línea lateral	?	40 en línea lateral 17 l. transversas 3 postcleitrales

Tabla 7.- Comparación de algunas de las características diagnósticas de las especies del género *Notagogus*, incluyendo a la nueva especie descrita en este trabajo. Los datos merísticos fueron tomados de Bartram (1977), Bravi (1994), Saint-Seine (1949) y Wenz (1964). Long. = longitud; Long. predor. = longitud predorsal y l = líneas.

Por otro lado, los dientes prearticulares mamiliformes y los dientes coronoides puntiagudos, aunque son similares a los de los otros géneros de la familia, son bastante numerosos y no se habían registrado formando esta combinación, ya que en ambos huesos o son del tipo mamiliforme como en *Macrosemius* o son puntiagudos como en los géneros nuevos A y B.

También es importante mencionar que el hiomandibular no había sido descrito en ninguna especie de *Notagodus*, tal vez porque no se ha encontrado preservado, sin embargo en esta nueva especie el hueso se encuentra casi completo en al menos dos ejemplares, lo que permite conocer su forma, la cual es diferente a la de *Macrosemius*, género en el que ha sido descrito ampliamente. El borde dorsal ondulado y la forma general que presenta el hiomandibular en esta nueva especie, lo hace muy semejante al de los teleósteos.

Si se observan las Figuras 30, 32, 33 y 34 se puede notar que los huesos supraorbitales se preservaron encima y a un lado del frontal, dando la apariencia de que el hueso está fragmentado, o está formado por pequeñas placas ornamentadas, sin embargo, por el tamaño y forma de estas placas se llegó a la conclusión de que se trataba de supraorbitales, basándose en Bravi (1994, p. 61, figuras 5 y 6), quien también encontró en *N. pentlandi* una distribución similar de estos huesos, a los cuales consideró como "un mosaico de placas poligonales del frontal", lo cual era una interpretación errónea.

Por último, es necesario comentar que en cuanto a la posición taxonómica de esta nueva especie dentro del género *Notagodus*, por ahora no es posible hacer una consideración real, debido a que es necesario que se realice una revisión de las especies incluidas en el género, de manera que se pueda determinar si en realidad pertenecen a *Notagodus* o al recientemente propuesto género *Neonotagodus*, de acuerdo a la recomendación que hace Bravi (1994), en el sentido de incluir en este último, a las especies que tengan el canal sensorio mandibular a lo largo de un seno abierto, además de una sola hilera de supraorbitales.

Al respecto no existe ninguna duda de que la nueva especie aquí descrita pertenece a *Notagodus*, además de que se encuentra ampliamente relacionada con *N. pentlandi* cuya edad del Cretácico Temprano (Barremiano-Albiano) coincide con ella. En el caso de su relación menos estrecha con *N. helenae* tal vez se debe a que ésta pertenece a una edad más antigua (Kimmeridgiano Temprano).

ANÁLISIS SISTEMÁTICO

Implicaciones evolutivas de la familia macrosemiidae y su problemática taxonómica

Los macrosémidos son una familia de peces halecostomos mesozoicos, con características variables que incluyen especializaciones relativas a la condición neopterigia primitiva. La presencia de nueve infraorbitales de los cuales los primeros siete tienen forma de lámina enrollada y los dos restantes, detrás del ojo, forma tubular, y el interopercular pequeño y alejado de la mandíbula, son características únicas dentro de los neopterigios, lo que indica que los macrosémidos forman un grupo monofilético (Bartram, 1977).

De acuerdo a Patterson (1973), Bartram (1977) y Carroll (1988), los macrosémidos no comparten características especializadas importantes con ningún grupo de teleósteos, lo que sugiere que pudieron originarse de un nivel muy primitivo de la evolución neopterigia, y por lo tanto su relación con otros grupos (semionótidos, picnodontos, etc.) es sujeta a discusión, por lo tanto los colocan *incertae sedis*.

Sin embargo, para Olsen y Mc Cune (1991) los macrosémidos junto con los semionótidos y lepisosteidos, forman el grupo monofilético de los Semionotiformes, el cual se considera que puede ser un grupo hermano de los teleósteos o puede formar un subgrupo junto con *Amia* y *Caturus*, que sería el grupo hermano de los teleósteos, de acuerdo a dos hipótesis de relación que proponen después de realizar un análisis cladista detallado de las sinapomorfías compartidas por estos taxa.

En el caso de la familia Macrosemiidae, debido a que el registro fósil es escaso, la disponibilidad de los ejemplares para su estudio también lo es, por lo que la oportunidad de realizar estudios más completos para colocar al grupo en una posición taxonómica congruente se ve disminuida, sobre todo tomando en cuenta que los ejemplares son muy delicados para su preparación.

A pesar de esto, la presencia de varios géneros de la familia Macrosemiidae en la Cantera Tlayúa, permitirá aumentar el conocimiento del grupo, sobre todo en lo que se refiere a su origen y relaciones filogenéticas. Por lo menos, hasta este momento se han observado dentro de las especies estudiadas una serie de caracteres no registrados antes en la familia, lo que indica que ésta es en sí mucho más diversa de lo que se pensaba, y que al extenderse su distribución geográfica al nuevo mundo, en donde por lo menos existieron siete géneros, se abre toda una gama de posibilidades para elucidar su correcta posición taxonómica.

Otro aspecto importante de esta investigación se basa en el hecho de que los nuevos taxa descritos en este trabajo, son los primeros que se registran en el Nuevo Mundo, ya que todos los anteriores corresponden a depósitos de Europa. La distribución geográfica de los macrosémidos indica que solo existieron en el mar de Tethys desde el período Triásico, cuando comenzaba a abrirse hacia el oeste esta gran región biogeográfica. La expansión de grandes arrecifes a lo largo del Tethys, durante el Mesozoico, favoreció la migración de estos organismos hacia un ambiente cálido altamente productivo, que los llevó hasta las costas de nuestro país durante el Cretácico. Por lo tanto, es posible afirmar que deben existir otras localidades asociadas a ambientes arrecifales dentro de los límites del Tethys, en donde se puedan recolectar otros macrosémidos.

Hipótesis de relación entre la familia y los nuevos taxa

La familia Macrosemidae consta de siete géneros: *Macrosemius*, *Legnonotus*, *Enchelyolepis*, *Propterus*, *Histionotus*, *Notagogus* y *Neonotagogus*, los cuales fueron utilizados dentro de este análisis sistemático, con excepción de *Enchelyolepis* debido a la falta de información acerca de este género. Los criterios taxonómicos que se siguieron son los establecidos por Bartram (1977).

Después de haber analizado y comparado bibliográficamente, así como con algunos moldes de macrosémidos de Solnhofen, Alemania, las características estructurales de los géneros arriba citados, se estableció que los tres taxa estudiados en la Cantera Tlayúa, corresponden a dos géneros nuevos y una nueva especie de *Notagogus*. Para realizar el análisis sistemático de la familia, incluyendo a los nuevos taxa descritos en este trabajo y proponer la nueva sistemática, se tomaron en cuenta algunos de los caracteres que fueron observados en los ejemplares de Tlayúa y son considerados como especializaciones (apomorfías) dentro de los macrosémidos, según Bartram (1977). Estos caracteres se listan a continuación, especificando los géneros de la familia que los presentan, incluyendo a los nuevos taxa descritos en este trabajo:

- 1.- Aleta dorsal dividida (*Notagogus*, *Histionotus*, *Propterus*, *Neonotagogus*, género nuevo A, género nuevo B.
- 2.- Escamas ausentes en ambos lados de la aleta dorsal (*Macrosemius*, *Legnonotus* y género nuevo A.
- 3.- Ganoína reducida en escamas (*Macrosemius*, *Propterus*, *Notagogus* y *Neonotagogus*).
- 4.- Cuerpo delgado (*Macrosemius*, *Legnonotus* y género nuevo A.

5.- Aleta caudal débilmente furcada o redondeada (*Macrosemius*, *Legnonotus*, *Notagogus*, *Neonotagogus*, género nuevo A y género nuevo B).

6.- Superficie de los parietales formando grandes crestas (*Histionotus* y *Propterus*).

7.- Cuadratoyugal con una muesca cerca del extremo distal (*Propterus* e *Histionotus*).

8.- Dientes maxilares reducidos en tamaño, o ausentes y reducidos en número (*Macrosemius* en tamaño y número, *Propterus* en tamaño, *Histionotus* en número y género nuevo A en número).

9.- Reducción o pérdida de fulcra en la aleta dorsal (*Macrosemius*, *Propterus elongatus*, *Propterus microstomus*, *Notagogus*, género nuevo A y género nuevo B); en la anal (*Macrosemius* y género nuevo A) y aletas pareadas (*Macrosemius* y *Propterus*).

10.- Canales sensorios anchos y expuestos por grandes orificios en la parte posterior de la bóveda craneana (*Macrosemius*, *Legnonotus*, *Propterus*, *Histionotus* y género nuevo A).

11.- Dermoesfenótico no incorporado a la bóveda craneana y no encerrando la unión entre los canales infra y supraorbitales (*Macrosemius*, *Legnonotus*, *Histionotus*, *Propterus* y género nuevo A).

12.- Lóbulo anterior de la aleta dorsal recortado (*Histionotus* y *Propterus microstomus*).

De acuerdo con estos caracteres Bartram (1977) propone la hipótesis de las relaciones filogenéticas de los macrosémidos que se muestra en la Figura 37, considerando a aquellos géneros que hasta ese momento se conocían, y de esta forma sugiere que *Propterus* e *Histionotus* están unidos por las características 6 y 7 del listado anterior y *Macrosemius* y *Legnonotus* por las características 2 y 4, formando dos grupos monofiléticos. En el caso de *Notagogus*, considera que debe colocarse como un grupo hermano de los otros cuatro géneros, debido a que comparte el carácter 5 con *Macrosemius* y *Legnonotus* pero también la característica 1 con *Histionotus* y *Propterus* y si se colocara en cualquiera de los dos grupos, esto indicaría que las características 10 y 11 aparecieron en la familia dos veces, lo cual es incongruente. Por lo tanto se asume que la aleta dorsal dividida y la aleta caudal reducida fueron adquiridas paralelamente en este grupo.

Con base en la hipótesis de relación de la figura (37) y para incluir a los dos géneros nuevos descritos en este trabajo dentro del esquema de Bartram (1977), así como a *Neonotagogus*, recientemente descrito por Bravi (1994), se elaboró una polarización de algunos de los caracteres utilizados por Bartram (*op. cit.*), más otros dos, que se muestran en la Tabla 8 y que ayudaron a establecer las relaciones filogenéticas de la familia. Posteriormente esos caracteres polarizados se vacilaron en una matriz de datos que se expone en la Tabla 9.

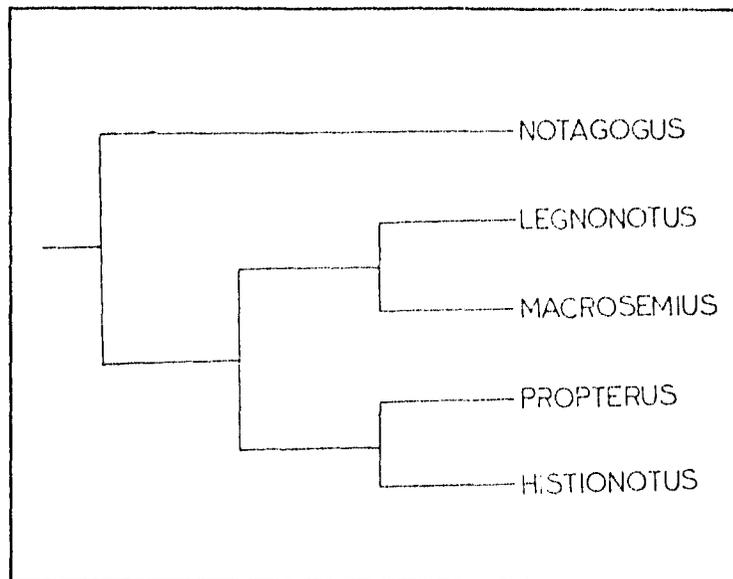


Figura 37.- Análisis filogenético de la familia Macrosemidae, propuesto por Bartram (1977), sin incluir a *Neonotagogus*.

El grupo externo o "out group" que se utilizó para establecer la polaridad fue el género *Semionotus*, por presentar caracteres primitivos y por ser un grupo hermano de los macrosémidos (Olsen y Mc Cune, 1991), cuyo alcance estratigráfico abarca desde el Triásico hasta el Cretácico. También los Semionótidos han sido ampliamente comparados con los macrosémidos por Patterson (1973) y Bartram (1977).

Una vez establecida la polarización de caracteres (Tabla 8) y elaborada la matriz de datos (Tabla 9), ésta se corrió, en primer lugar en el programa de Fenética NTSYS, el cual solo determina las relaciones de similitud entre los organismos y por lo tanto no requiere de un grupo externo para llevar a cabo las comparaciones. Posteriormente la matriz se corrió en el programa de Cladística Hennig 86, el cual determina las relaciones filogenéticas de los organismos con base en los caracteres derivados compartidos (sinapomorfías). De estos análisis se obtuvieron dos hipótesis de relación de acuerdo al enfoque de la Taxonomía Fenética (Figuras 38a y 38b) y cuatro hipótesis de relación en el enfoque Cladista (Figuras 39a, 39b, 39c, 39d). De estas últimas se hizo un consenso (Figura 39e) para encontrar el cladograma más parsimonioso.

A continuación se analizan cada una de ellas, comenzando por las hipótesis fenéticas. Debido a que la Taxonomía Fenética o Taxonomía Numérica se basa en la evaluación numérica de la afinidad o similitud entre unidades taxonómicas y el agrupamiento de estas unidades en taxa,

Caracter 1	Caracter 2	Caracter 3
Cuerpo (% con respecto a la longitud patrón)	Superficie de los parietales	Canales sensorios del cráneo
Profundo (39%) (0)	Ornamentada (0)	No expuestos. (0)
Mediano (29%) (1)	Lisa (1)	Expuestos por grandes orificios. (1)
Delgado (24%) (2)		

Caracter 4	Caracter 5	Caracter 6
Dermoesfenótico	Cuadratoyugal	Canal sensorio mandibular
Incorporado al cráneo. (0)	Sin muesca. (0)	Encerrado en un tubo. (0)
No incorporado al cráneo. (1)	Con muesca. (1)	Parcialmente encerrado (1)
		En un seno abierto. (2)

Caracter 7	Caracter 8	Caracter 9
Dientes maxilares (en número)	Escamas	Ganoína en escamas
No reducidos (más de 10) (0)	En todo el cuerpo. (0)	No reducida. (0)
Reducidos (menos de 10) (1)	Ausentes debajo de la aleta dorsal. (1)	Reducida. (1)

Caracter 10	Caracter 11	Caracter 12
Aleta dorsal	Radios de la aleta caudal	Fulcra en las aletas
No dividida. (0)	No reducidos (más de 18) (0)	No reducida en ninguna. (0)
Dividida. (1)	Ligeramente reducidos (de 14 a 16) (1)	Reducida en al menos dos clases. (1)
	Reducidos (de 11 a 13) (2)	Reducida en todas menos la caudal. (2)

Tabla 8.- Polarización de algunos de los caracteres más importantes de la anatomía de los macrosemidos, tomando como grupo externo o "out group" al género *Semionotus*, por ser un grupo hermano de la familia y presentar caracteres primitivos. Los números empleados designan la polarización de las características o grado de evolución en la serie de transformación de la misma, el cero representa el nivel primitivo (plesiomorfías) y el dos el grado más derivado (sinapomorfías).

tomando en cuenta el estado de sus caracteres; todos los caracteres usados tienen la misma significación e importancia en la formación de grupos, y estos se reconocen por una correlación de caracteres diferentes (Criscy y López, 1983)

Las relaciones fenéticas o de similitud se basan en el parecido de los organismos o, en otras palabras, en las propiedades observadas en ellos, pero sin considerar el proceso genealógico por el cual aparecieron esas propiedades. Esas similitudes se expresan como proporción de las similitudes y diferencias existentes entre los organismos (Sneath, 1978).

Ya que la taxonomía numérica no toma en cuenta las relaciones genealógicas, en este análisis se utilizaron los caracteres de la Tabla 9, pero sin considerar al grupo externo.

La primera hipótesis de relación (Figura 38a) muestra tres grandes grupos, el primero está formado por *Macrosemius*, *Legnonotus* y el nuevo género "A", los cuales se unen en un primer momento, por ser los únicos macrosémidos que presentan la región inmediata debajo de la aleta dorsal desprovista de escamas y por tener un cuerpo delgado. Sin embargo el género nuevo A es más similar a *Macrosemius*, por lo que forman un grupo, debido a que ambos presentan los dientes maxilares reducidos, al igual que los radios de la aleta caudal, además de que han perdido la fulcra en algunas de sus aletas (ver Tabla 11). Aunque el género A presenta una aleta dorsal dividida, que lo relaciona directamente con los otros macrosémidos, se puede inferir que este carácter apareció paralelamente en el grupo, tal y como Bartram (1977) lo hace notar con respecto a *Notagogus*.

El segundo grupo está formado por *Propterus* e *Histionotus*, los cuales son afines por tres características únicas en ambos, el cuerpo profundo, el cuadratoyugal con muesca y el lóbulo anterior de la aleta dorsal recortado (carácter no incluido en el análisis). A su vez estos presentan un nivel de similitud más grande con el primer grupo, debido a que comparten con ellos, entre otros caracteres, la presencia de canales sensorios del cráneo anchos y expuestos por grandes orificios, y el dermoesfenótico no incorporado al cráneo.

El tercer grupo formado por *Notagogus*, *Neonotagogus* y el género nuevo B, se caracteriza principalmente porque los taxa presentan el cuerpo medianamente profundo, los canales sensorios del cráneo completamente encerrados en hueso y el dermoesfenótico no incorporado al cráneo. Sin embargo, *Notagogus* y *Neonotagogus* forman un grupo más semejante, ya que ambos tienen reducida la ganoina que cubre las escamas, los radios de la aleta caudal están reducidos y no han sufrido reducción o pérdida de fulcra en todas las aletas, contrario a lo que sucede en el género nuevo B.

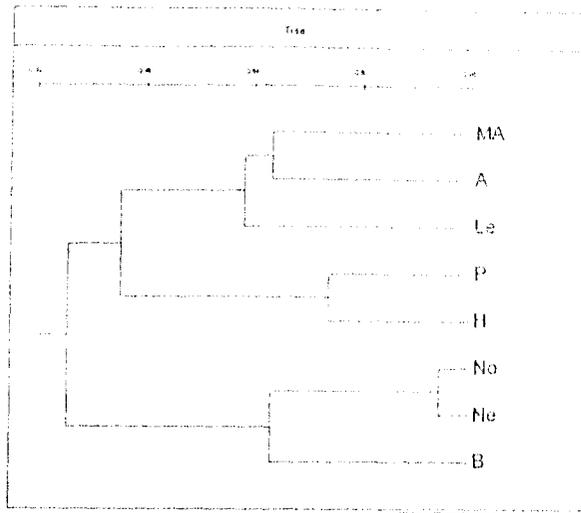
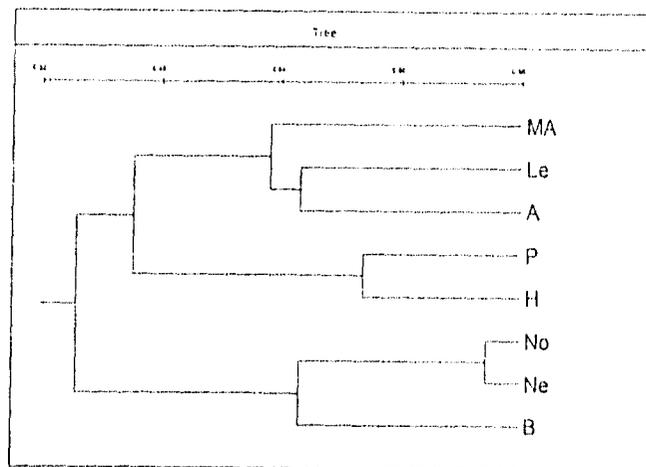


Figura 38(a).- Primera hipótesis de relación de los géneros de la familia Macrosemiidae, propuesta en este trabajo de acuerdo al enfoque de la Taxonomía Fenética. Las siglas significan: Ma = *Macrosemius*; A = género nuevo A; Le = *Legnonotus*; P = *Propterus*; H = *Histonotus*; No = *Notagogus*; Ne = *Neonotagogus* y B = género nuevo B.



38(b).- Segunda hipótesis de relación de los géneros de la familia Macrosemiidae, propuesta en este trabajo de acuerdo al enfoque de la Taxonomía Fenética. Las letras significan: Ma = *Macrosemius*; A = género nuevo A; Le = *Legnonotus*; P = *Propterus*; H = *Histonotus*; No = *Notagogus*; Ne = *Neonotagogus* y B = género nuevo B.

La segunda hipótesis (Figura 38b) es muy parecida a la anterior, y sólo cambia en la relación que existe entre los taxa del primer grupo. En este caso, el género nuevo A es más afín a *Legnonotus* porque ambos tienen los huesos de la cabeza, incluso los parietales, altamente ornamentados y *Macrosemius* los tiene lisos, además de que en *Legnonotus* y género nuevo A, los dientes maxilares no están reducidos, así como también la gruesa cubierta de en las escamas.

De acuerdo a estas dos hipótesis que establecen las relaciones de similitud entre los macrosémidos, se observa que en ambas existen dos grupos bien diferenciados. Uno de ellos formado por *Propterus* e *Histionotus*, y el otro por *Notagogus*, *Neonotagogus* y el género nuevo B.

El tercer grupo, formado por *Macrosemius*, *Legnonotus* y el género nuevo A es diferente en las dos hipótesis debido a que en la primera el género A se presenta como un taxón más parecido a *Macrosemius*, y en la segunda, a *Legnonotus*. Para determinar cual de las dos hipótesis es la más aceptable se pueden tomar en cuenta otros caracteres además de los utilizados en el análisis, como son: la extensión de la aleta dorsal a lo largo del cuerpo y la forma de la aleta caudal. De acuerdo a estos dos caracteres, el género A es más parecido a *Macrosemius*, ya que en ambos la aleta dorsal se extiende desde la parte posterior del cráneo hasta la base del pedúnculo caudal y la aleta caudal es redondeada (ver Figuras 1b y 12), por lo tanto la primera hipótesis (Figura 38a) es la aceptada en este análisis.

Por otro lado, de acuerdo con el enfoque de la Taxonomía Cladista o Sistemática Filogenética, que se fundamenta en el uso de caracteres derivados o apomórficos para reconstruir las interrelaciones ancestrales comunes, tratando siempre de descubrir las evidencias indirectas en la forma de caracteres derivados compartidos (sinapomorfías), para plasmarlos en árboles filogenéticos llamados comúnmente cladogramas (Wiley, *et al.*, 1991), se obtuvieron cuatro hipótesis de relación (Figura 39a, b, c y d) y un consenso de ellas (Figura 39e).

Para este análisis se utilizaron los caracteres polarizados mostrados en la Tabla 9, incluyendo al grupo externo, *Semionotus* el cual sirvió para establecer la polaridad en cuanto a los caracteres primitivos (plesiomórficos). Para explicar cada una de las hipótesis de relación, en adelante se mencionarán los caracteres derivados compartidos (sinapomorfías) que presentan cada uno de los grupos, seguidos de un número entre paréntesis que indica el carácter del que se trata y está expuesto en la Tabla 9, además los nombres de los géneros se mencionarán abreviados, de acuerdo a las siglas de la Figura 39.

Géneros	1. Cuerpo delgado	2. Superficie de los parietales lisa	3. Canales sensorios del cráneo expuestos por grandes orificios	4. Dermocelomoco no incorporado al cráneo	5. Cuadrado jugal con muesca	6. Canal sensorio mandibular en un seno abierto	7. Dientes maxilares reducidos	8. Escamas ausentes abajo de la aleta dorsal	9. Ganothia reducida en escamas	10. Aleta dorsal dividida	11. Radios de la aleta caudal reducidos	12. Reducción o pérdida de fulcra en las aletas
<i>Semionotus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macrosemius</i>	2	1	1	1	0	2	1	1	1	0	2	2
<i>Legnonotus</i>	2	0	1	1	0	2	0	1	0	0	0	0
<i>Propertus</i>	0	0	1	1	1	2	0	0	1	1	1	1
<i>Histionotus</i>	0	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0
<i>Notogogus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>Neonotogogus</i>	1	0	0	0	0	2	0	0	1	1	2	0
gen. nov. A	2	0	1	1	0	2	1	1	0	1	2	1
gen. nov. B	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1

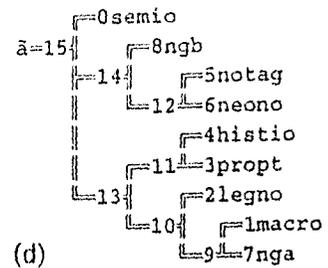
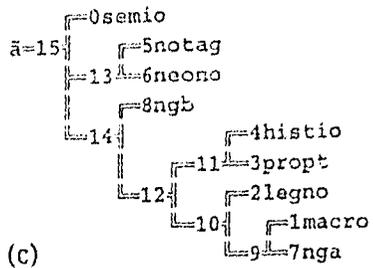
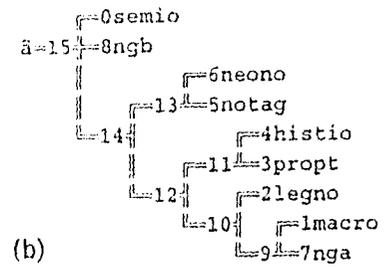
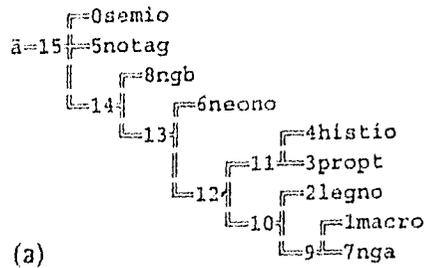
Tabla 9.- Matriz de los caracteres polarizados de los miembros de la familia Macrosemidae, incluyendo los dos géneros nuevos descritos en este trabajo y utilizando como grupo externo al género *Semionotus*. Los números designan la polarización de las características en la serie de transformación de la misma, el cero representa el nivel primitivo (plesiomorfías), el dos el grado más avanzado (sinapomorfías) y el uno, el carácter intermedio.

Los cuatro árboles revelaron que existen dos grupos bien diferenciados, uno de los cuales no varía y se trata del grupo monofilético formado por *Histio*, *Propt*, *Legno*, *Macro* y *nga*. Dentro de este, *Macro* y *nga* son grupos hermanos, que comparten las siguientes sinapomorfías: dientes maxilares reducidos (7), reducción de radios en la aleta caudal (11), así como reducción o pérdida de fulcra (12) en la aleta dorsal, aleta pectoral y aleta anal (ver Tabla 11). Al mismo tiempo estos dos taxa forman el grupo hermano de *Legno* por compartir otras sinapomorfías como son: escamas ausentes debajo de la aleta dorsal (8), cuerpo delgado (1), etc. Por otro lado, el grupo hermano de *Macro*, *Legno* y *nga*, está formado por *Histio* y *Propt*, los cuales se unen por la presencia del cuadratoyugal con muesca (5), que es un carácter exclusivo de ambos taxa, que los une estrechamente, al igual que otra sinapomorfía que no se incluyó en el análisis, la cual corresponde a la presencia del lóbulo anterior de la primera aleta dorsal recortado. Estos dos sinapomorfías así como la presencia de canales sensorios del cráneo anchos y expuestos por grandes orificios (3), dermoesfenótico no incorporado a la bóveda craneana (4) y dientes maxilares reducidos (7), hacen de estos taxa sin lugar a duda un grupo monofilético.

Por último se tiene la posible relación que existe entre los otros tres géneros que incluyen a *Notag*, *neono* y *ngb*, la cual no está claramente establecida hasta este momento, ya que en los cuatro cladogramas obtenidos e incluso en el consenso, la relación no es precisa. Así, en el árbol mostrado en la Figura 39a se observa que no existe relación estrecha entre los tres taxa, ya que coloca solamente a *neono* como grupo hermano de todos los taxa anteriores analizados, por compartir la presencia de un canal sensorio mandibular que corre a lo largo del dentario en un seno abierto (6). Por otro lado, *ngb* se encuentra formando otro grupo hermano de todos los demás por poseer un carácter intermedio en relación al acomodo del canal sensorio mandibular (6), ya que el canal en la parte anterior y posterior del dentario está encerrado en hueso y en la parte media se encuentra descubierta en un seno. En el caso de *Notag* se observa que no existe un carácter particular que lo relacione con los otros taxa.

En el árbol de la figura 39b sucede algo distinto, en este caso *neono* y *notag* son grupos hermanos unidos por la presencia de un cuerpo de tamaño mediano (1) y ganoina reducida en escamas (9). Estos a su vez se relacionan como grupo hermano de los otros taxa de acuerdo a las otras sinapomorfías que se han estado analizando. De esta forma el género que queda fuera del grupo es el *ngb*.

En el árbol de la Figura 39c *notag* y *neono* de nuevo aparecen como grupos hermanos unidos por las sinapomorfías mencionadas en el párrafo anterior, y el *ngb* se coloca como grupo hermano de los otros dos grandes grupos monofiléticos por el carácter (6).



nelsen file 0 from ie 4 trees
 tplot file 0 from nelsen 1 tree

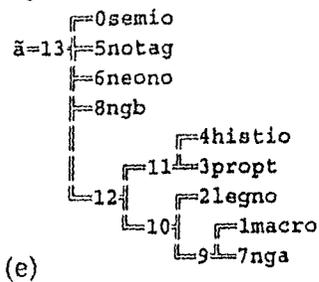


Figura 39.- Posible interrelación de los macrosemidos con base en un enfoque cladista. Los árboles (a), (b), (c) y (d), representan las cuatro hipótesis de relación obtenidas en el análisis y el árbol (e) es el consenso que se obtuvo de ellas. Los números indican el número de ramas del cladograma y las abreviaturas: semio = *Semionotus*; notag = *Notagogus*; ngb = Nuevo género B; neono = *Neonotagogus*; histio = *Histonotus*; Propt = *Propterus*; legno = *Legnonotus*; macro = *Macrosemius* y nga = Nuevo género A.

En el árbol de la Figura 39d, notag y neono otra vez aparecen como grupos hermanos por tener la ganoína de las escamas reducida (9), así como los radios de la aleta caudal reducidos (11), y al mismo tiempo el género nuevo B es grupo hermano de ambos por compartir el cuerpo de tamaño mediano (1) y tener la aleta dorsal dividida (10).

Después de obtener y analizar los cuatro árboles o cladogramas que explican la posible relación de los géneros de la familia y notar la problemática que existe para ubicar filogenéticamente a *Notagogus*, *Neonotagogus* y al género nuevo B, se decidió aplicar el consenso de Nelson (incluido en el programa) para combinar la información acerca del agrupamiento contenido en los diferentes árboles, en un solo árbol igualmente parsimonioso y obtener la solución al problema. Sin embargo, este análisis (Figura 39e) dió como resultado un cladograma con una politomía para estos tres taxa, lo cual indica que las interrelaciones entre los géneros son desconocidas, debido tal vez a que se carece de mayor información con respecto a estos o porque existe una evolución caótica en los grupos de datos estudiados, que refleja una historia compleja de evolución homoplásica (Wiley *et al.*, 1991).

Esto se puede deber a diferentes causas, en primer lugar, como se mencionó en el capítulo de la Introducción, el género *Neonotagogus* fué recientemente establecido por Bravi (1994), después de revisar dos de las especies del género *Notagogus* y darse cuenta de que existían diferencias marcadas en cuanto a la forma en que se presenta el canal sensorio mandibular dentro del dentario. Por un lado, el canal sensorio que se presenta en *Notagogus pentlandi* se encuentra totalmente encerrado en un hueso tubular a lo largo de la mandíbula inferior y sólo se abre por pequeños poros en la parte anterior. Por otro lado, al revisar la especie de *Notagogus denticulatus*, Bravi (*op. cit.*) nota que en este género el canal sensorio mandibular no está encerrado en hueso, más bien corre a lo largo del dentario en un seno abierto, como sucede en *Macrosemius*, *Legnonotus*, *Propterus*, *Histionotus* y el nuevo género A, por lo que decide proponer al nuevo género *Neonotagogus* con las mismas características diagnósticas que *Notagogus* pero con la diferencia del canal sensorio mandibular, así como dos hileras de supraorbitales.

En el caso del género nuevo B descrito en este trabajo, al estudiar los ejemplares se observó que el canal sensorio mandibular presenta ambas modalidades (ver capítulo de Paleontología Sistemática) a lo largo de su extensión, por lo que se cree que este carácter se presentaba como un estado intermedio en la serie de transformación (ver Tabla 11).

Estas razones, más la falta de información acerca de las otras especies del género *Notagogus*, pueden ser las causas de que no se pueda establecer confiablemente mediante este método de

análisis la posición taxonómica de estos tres taxa. Sin embargo, si se toma en cuenta que las sinapomorfías 9, 11 y 12, mostradas en la Tabla 9, presentan el mismo valor de polarización en notag y neono se puede pensar que estos dos géneros están más estrechamente relacionados y por lo tanto formen un grupo hermano, como se observa en los cladogramas de las Figuras 39b, 39c y 39d. En cuanto a la relación del ngb con este grupo se puede ver claramente en la Tabla 11, que al presentar caracteres intermedios en la serie de transformación de las sinapomorfías 6, 11 y 12, además de considerar que presenta un supratemporal pequeño, ausente en los dos géneros anteriores, se puede separar de ellos y ubicarse dentro del grupo monofilético formado por los taxa restantes, los cuales si presentan el hueso supratemporal, quedando establecidas las interrelaciones como lo muestra el cladograma de la Figura 39c.

En síntesis, de acuerdo con los resultados obtenidos tanto en el enfoque fenético como cladista se observa que existen suficientes argumentos para proponer las posibles interrelaciones de la familia Macrosemiidae, sobre todo basados en el hecho de que el producto de estos análisis concuerda con la hipótesis de relación (Figura 37) propuesta por Bertram (1977), tomando en cuenta que cuando realiza sus interpretaciones solo eran conocidos seis géneros de macrosémidos.

A pesar de que el análisis fenético se basa en relaciones de similitud y el análisis cladista en relaciones genealógicas la deducción de ambos es muy parecida y sólo existen ligeras diferencias en cuanto al establecimiento de los grupos similares y/o grupos hermanos.

Por esta razón, y basándose en el conocimiento que se tiene del grupo en general, las relaciones filogenéticas de la familia se pueden resumir de la siguiente forma: *Histionotus*, *Propterus*, *Macrosemius*, *Legnonotus* y el género nuevo A forman un grupo monofilético, en cual existen tres grupos hermanos, bien definidos, el primer grupo es el formado por *Histionotus* y *Propterus*, el segundo lo forman *Macrosemius* y el género nuevo A, que a su vez son un grupo hermano del tercero, representado por *Legnonotus*. Como un grupo hermano de estos taxa se encuentra el género nuevo B y por último, existe un segundo grupo monofilético, constituido por *Notagogus* y *Neonotagogus*.

Modelos Paleoambientales de Tlayúa

Para explicar las condiciones de depositación y la excelente preservación de la paleobiota de Tlayúa, se han propuesto varios modelos (Applegate, 1987; Martill, 1989; Malpica *et al.*, 1989; Pantoja-Alor, 1992 y Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1995), sin embargo, existen discrepancias en cuanto a la interpretación del paleoambiente porque todavía hay muchas incógnitas por resolver. Aunque en un principio el ambiente de depósito de Tlayúa fue ampliamente comparado con el de Solnhofen por Applegate (1987) y Martill (1989), basados principalmente en la composición química de los sedimentos y la fauna análoga, así como en la interpretación de la laminación producida por microturbiditas. Actualmente existen dos ideas principales, basadas en los estudios geológicos que se han realizado en el área y en evidencias biológicas más recientes.

Por un lado, Malpica-Cruz *et al.*, (1989) y Pantoja-Alor (1992) proponen que el Miembro Medio de la Formación Tlayúa era una zona lagunar intersticial dentro de una extensa plataforma carbonatada, conectada a una gran barrera arrecifal y a aguas del mar de Tethys. En este modelo la preservación de los fósiles se dió cuando las aguas de la laguna retrocedían significativamente, debido a mareas bajas o sequías extremas, dejando pequeñas pozas donde quedaban atrapados los organismos que se secaban y momificaban. Posteriormente, cuando regresaba la marea alta eran cubiertos y continuaba la depositación.

Por el otro lado, Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1995), retomando las ideas preconcebidas por Applegate (1987), proponen que las capas del Miembro Medio de la Formación Tlayúa se formaron en una laguna, que al menos en ciertas ocasiones estaba completamente separada de otros cuerpos de agua y cuyo fondo estaba estancado. Como consecuencia de la falta de circulación, el fondo de la laguna era altamente tóxico debido a una extrema evaporación, creando un depósito con condiciones de hipersalinidad. El modelo incluye varios tipos de ambientes que se muestran en la figura 40 y se considera necesario mencionarlos en detalle, ya que algunos aspectos serán retomados más adelante.

a) Al este del depósito existía el continente que se cree era semidesértico debido a la escasez de plantas en los depósitos. Esta tierra emergida llamada Acatlandia (nombre derivado de las rocas metamórficas del Complejo Acatlán) estaba marcada por los meandros de algunos ríos y era la fuente de las arcillas ricas en hierro (hematita), responsables del color rojo-naranja de las

capas de Tlayúa. En épocas de lluvia y fuertes tormentas, algunos organismos terrestres y de agua dulce que ahí vivían, así como la hematita, fueron arrastrados a través de los ríos hacia el depósito.

b) Muy próxima a la masa de tierra estaba la laguna de Tlayúa, donde se depositaron todos los organismos provenientes de diferentes ambientes, transportados principalmente por tormentas y mareas altas. La laguna generalmente permanecía en calma, aunque existen evidencias de que en ocasiones existían corrientes que produjeron alineamiento en algunos de los peces. Junto con los animales del mar, entraba la hematita de Aclatandia por medio de los ríos, quedando todos en suspensión. Posteriormente se hundían, cuando las aguas se calmaban lo suficiente y se depositaban en el fondo letal (hipersalino), tanto la hematita como la fauna, quedando la primera arriba y abajo de los organismos.

c) Al este de Tlayúa estaba la laguna arrecifal, rica en fauna que vivía en ella y en el arrecife. Estos organismos son la fuente principal de los fósiles que se han encontrado en la cantera. El ambiente aquí era marcadamente diferente al de la laguna de Tlayúa, existían condiciones normales de salinidad, concentraciones altas de oxígeno, abundancia de vida, corrientes, mareas y en el fondo se presentaba gran cantidad de infauna.

d) Dentro de este modelo se propone que pudo existir otra barrera entre Tlayúa y la laguna arrecifal, aunque no existe evidencia geológica por el momento. Esta barrera pudo ser un banco de arena o un arrecife muerto, el cual presentaba canales en algunas zonas y solo durante durante las tormentas o mareas altas era rebasada por el nivel del mar. Al suceder esto, los organismos de la laguna arrecifal eran transportados hacia la laguna posterior y quedaban atrapados cuando las aguas volvían a su nivel normal.

e) Localizada al este de la laguna arrecifal existía un gran arrecife, que era una de las fuentes principales de organismos tales como algas, gorgónidos, gusanos de cuerpo blando, crinoides, equinoideos, asteroideos, ofiuroides y varios grupos de peces incluyendo a los picnodontos y los macrosémidos. Esta amplia barrera arrecifal si ha dejado evidencia geológica que se expresa en un extenso relieve topográfico montañoso, que corre desde los alrededores del pueblo de Atexcal, Puebla (25 km al S de Tepexi de Rodríguez) hasta la porción más occidental de la extensión del Tenzo, que está al norte, un kilómetro al oeste del pueblo de Molcaxac. La influencia de este arrecife en la laguna de Tlayúa es evidente en la diversidad biológica.

f) Finalmente, al este del gran arrecife existían aguas oceánicas de mar abierto que corresponden a la parte occidental del mar de Tethys. Las formas que se pueden asignar a este

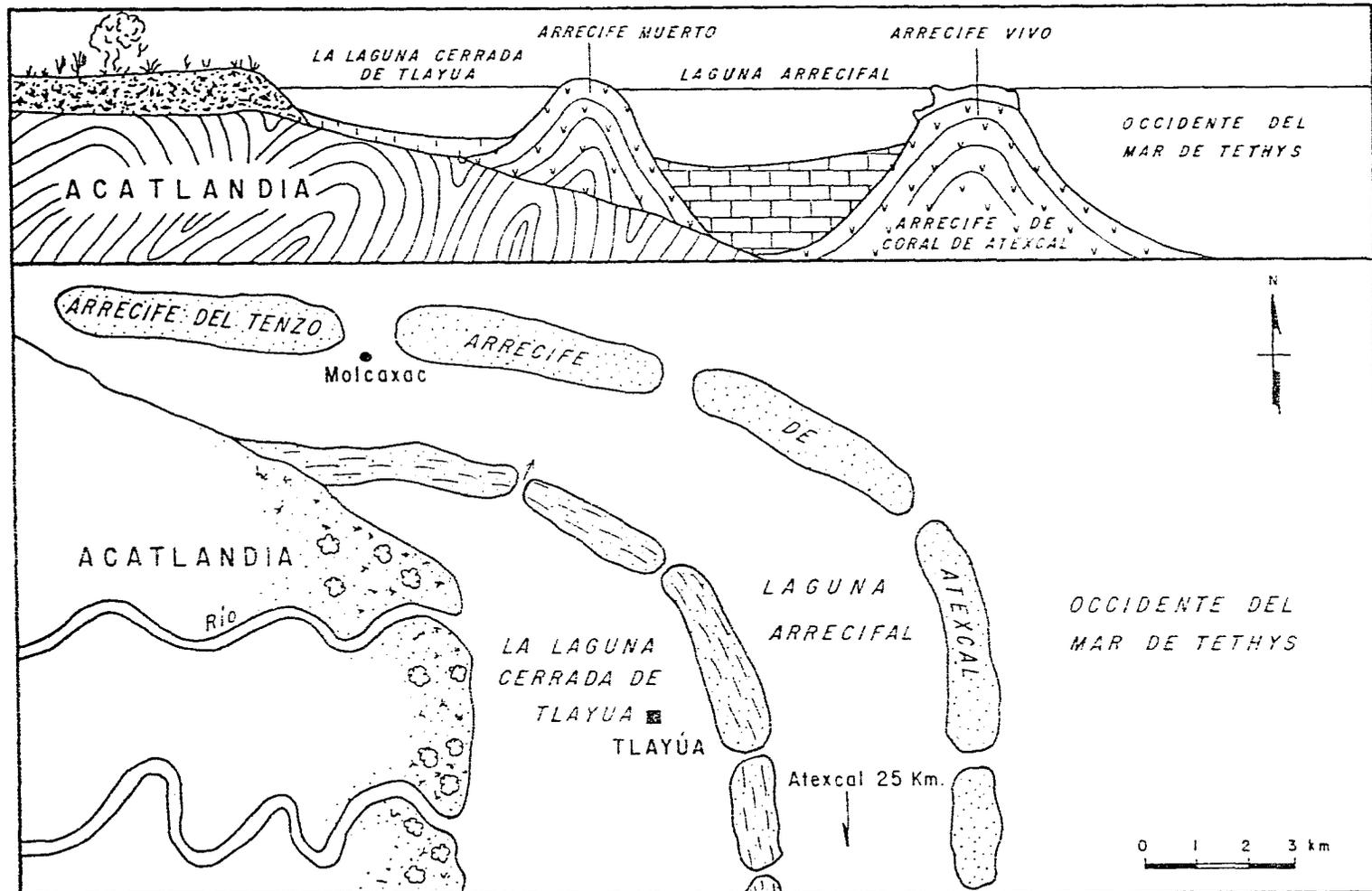


Figura 40.- Modelo paleoambiental de Tlayúa según Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1995). La parte superior de la figura muestra una sección transversal de los diferentes ambientes involucrados en el medio de depósito.

ambiente son grandes ammonitas de conchas delgadas, varias especies de belemnites, algas del tipo de los sargazos, un crinoide de vida libre y varias especies de peces grandes.

De acuerdo a estos dos juicios generales acerca del paleoambiente de Tlayúa, todavía existen muchos puntos por aclarar, para lo cual es necesario realizar estudios geológicos más detallados, así como estudios petrográficos y geoquímicos, que reafirmen los conceptos propuestos o incluso los modifiquen. Probablemente las ideas de Espinosa-Arrubarrere y Applegate (1995), se acercan más al modelo paleoambiental que ha sido elucidado de la información biológica derivada de los macrosémidos, así como de otros grupos de peces y otros fósiles representados en Tlayúa. Sin embargo, no se han descubierto aún evidencias directas de los diferentes ambientes que se proponen.

Las consideraciones sobre este hecho se dan más adelante, ya que, no debe pasarse por alto la información paleontológica que proporcionan los fósiles que han sido recuperados de la localidad. La forma en que se depositaron, el número de ejemplares de cada especie, el estrato en el que se encuentran, los estadios de vida, así como las evidencias de sus hábitos alimenticios, además de otros aspectos, e incluso los hábitats donde se han registrado en otras partes del mundo, pueden llegar a esclarecer aspectos importantes del ambiente de depósito.

Hábitos alimenticios de los macrosémidos

Todas las especies vivientes ocupan un nicho ecológico y están ubicadas dentro de una jerarquía trófica. Los organismos extinguidos probablemente tuvieron características conductuales y coevolutivas similares y fueron susceptibles a las mismas presiones ecológicas naturales que existen ahora. Sin embargo, las investigaciones paleoecológicas están limitadas por lo incompleto del registro fósil, y en particular por la falta de datos acerca del comportamiento de las especies, lo cual es fundamental para el estudio ecológico de las comunidades y hábitats actuales. Entre los fósiles, los datos empíricos del comportamiento están confinados principalmente a casos aislados de contenido estomacal y depredación (Maisey, 1994).

La dieta de organismos ancestrales puede ser deducida de una variedad de evidencias directas e indirectas en el cuerpo de los fósiles o en las huellas de los mismos. La evidencia directa viene del descubrimiento de una presa ingerida, dentro del esqueleto de un depredador y del análisis del contenido del tracto digestivo o de coprolitos. Las regurgitaciones, las marcas de mordidas que indican predación y huellas de fósiles que indican pastoreo, rasgaduras o un patrón de alta actividad alimenticia determinada, son categorías de evidencia indirecta. Más información

generalizada de la dieta puede ser derivada del análisis funcional de órganos especializados para la alimentación, tales como dientes y mandíbulas en vertebrados (Pollard, 1990).

Dientes

La mayoría de los vertebrados tienen mandíbulas con dientes y la forma del diente está directamente relacionada a su función, o al tipo de alimento que debe preparar para ser digerida. En términos generales los dientes agudos desgarradores, tienen forma de cono; los dientes cortadores son largos y en forma de hoja; los dientes trituradores son cortos, planos y en forma de botón; los dientes moledores a menudo tienen complejos patrones de cúspides y un mecanismo continuo de crecimiento y reemplazamiento (Pollard, 1990).

En particular, los dientes de los peces son de diversas formas y se encuentran en diferentes posiciones, de acuerdo al tipo de alimentación. Tomando en cuenta el lugar donde se encuentran, existen los dientes mandibulares (del premaxilar, maxilar y dentario); bucales (del vómer, palatinos y ectopterigoideos) y faríngeos (de los arcos branquiales). De acuerdo a su forma existen varios tipos de dientes mandibulares, que incluyen los cardiformes, viliformes, caninos incisivos y molariformes o trituradores (Lagler *et al.*, 1984).

En el caso de los macrosémidos de Tlayúa, se observa que de acuerdo a la clasificación anterior presentan dientes caninos y molariformes (llamados mamiliformes por Bartram, 1977). Los primeros, de acuerdo con Lagler *et al.*, (1984) son alargados y subcónicos, derechos o curvos y están adaptados para clavarse y sujetar; y los segundos, son aplanados y cortos, y sirven para triturar y moler.

Según Bartram (1977) por la pequeña abertura bucal de los macrosémidos, la reducción de dientes maxilares y la corpulencia de la dentición restante, se puede pensar que estos peces se alimentaban de algas y pequeños moluscos y crustáceos de movimiento lento. Sin embargo, a juzgar por lo que hasta ahora se conoce de la dentición de los macrosémidos de Tlayúa, es posible que estos peces hayan sido más voraces de lo que pensó Bartram (1977) y que se hayan alimentado no solo de pequeños animales y algas, sino también pudieron haber sido depredadores de otros peces.

Esta consideración está basada en que, por ejemplo en el nuevo género A (figuras 14 y 15), aunque los dientes maxilares están reducidos en número, no lo están en tamaño ya que son dientes robustos y puntiagudos (aunque menores que los del premaxilar). Además, los dientes del

piso de la boca (prearticulares y coronoides) son robustos y puntiagudos, contrario a los dientes mamiliformes (molidores) que presenta *Macrosemius* (Bartram, 1977), los cuales debieron servirle para triturar las conchas de los invertebrados. Más aún, en el ejemplar juvenil de este nuevo género, se observaron numerosos dientes faríngeos pequeños y puntiagudos (no ilustrados), que por su forma se parecen a los dientes característicos de peces carnívoros (Lagler *et al.*, 1984).

En el nuevo género B se presenta un tipo de dentición similar a la anterior, además de que se observa un evidente reemplazamiento de los dientes del dentario, lo cual además de indicar crecimiento, puede indicar uso continuo y por consiguiente su desgaste o pérdida debido al tipo de dieta carnívora.

En cambio en la nueva especie de *Notagagus* se aprecia una dentición más acorde con el tipo de alimentación a base de moluscos y crustáceos, ya que los dientes prearticulares son numerosos y mamiliformes (molidores) y los dientes coronoides, aunque no totalmente aplanados, presentan cierta tendencia al acortamiento.

Tracto digestivo

Para apoyar estas consideraciones en cuanto a los hábitos alimenticios de los macrosémidos de Tlayúa, se trataron de encontrar evidencias directas que indicaran la presencia de algún organismo o restos de organismos en la región del tracto digestivo, sin embargo lo único que se observaba a simple vista en algunos de los ejemplares era el tubo digestivo alargado, y en algunos casos un enrollamiento de él.

El tubo digestivo de los peces actuales presenta muchas adaptaciones según el tipo de alimentación, por ejemplo el esófago tiene una amplia capacidad de dilatación, de manera que puede sostener en su interior cualquier cosa que el pez ha tomado con la boca e inclusive puede acomodarla en el caso de que al ser capturada haya sufrido dobleces sobre si misma en su recorrido hacia el estómago (Lagler *et al.*, 1984).

En la mayoría de los peces el estómago está presente y varía de forma y estructura de acuerdo a la dieta. Usualmente tiene forma de "v" o de "u", siendo esencialmente un tubo muscular doblado y en los peces ictiófagos es típicamente alargado (Bond, 1979).

El intestino también presenta adaptaciones, por ejemplo, en los peces carnívoros es corto y en los herbívoros es alargado, además de que presenta varios dobleces.

En la mayoría de los macrosémidos de Tlayúa se observa un tracto digestivo alargado. Sin embargo, en algunos de los ejemplares del nuevo género "A" y otros macrosémidos no descritos, el intestino tiene varios dobleces que forman una estructura muy similar a la válvula espiral y al intestino espiral que se presenta en tiburones y especies afines (Chondrichthyes), así como en arnidos, esturiones, peces pulmonados y poliptéridos, entre otros (Lagler *et al.*, 1984 y Bond, 1977).

Si se considera que los ejemplares del nuevo género "A" presentan dientes numerosos y puntiagudos, relacionados con una dieta carnívora, además de una estructura similar a la válvula espiral de tiburones, se puede pensar que en realidad eran peces carnívoros muy voraces que necesitaban tener un intestino más largo y compacto para mejorar la eficacia en la digestión y la absorción del alimento, como ocurre en los peces que tienen este tipo de intestino.

El tracto digestivo que se observa perfectamente delineado en los macrosémidos, también se nota en algunos otros taxa de Tlayúa, principalmente en los clupeomorfos, y en menor proporción en los picnodotos, belonostómidos, elópidos e ictiodéctidos.

Contenido del tracto digestivo

Para tener una evidencia directa y determinar los hábitos alimenticios en los macrosémidos de Tlayúa, se trató de descubrir la presencia de algún resto orgánico dentro del tracto, siguiendo el mismo procedimiento de un estudio previo realizado por (González-Rodríguez y Vega, 1993), sobre los contenidos de los peces clupeomorfos de Tlayúa. Por lo se tomaron muestras del contenido estomacal de algunos de los macrosémidos, las cuales se procesaron mediante las técnicas palinológicas descritas en la metodología.

Las pruebas realizadas revelaron la presencia de abundante materia orgánica (kerógenos), representada por restos del cuerpo y apéndices de artrópodos, fragmentos de plantas vasculares y masas amorfas de materia orgánica, similares a las reportadas en el estudio de los clupeomorfos. Curiosamente, no se detectó ningún resto de pez, ni de invertebrados u otros vertebrados, como se esperaría con los aparatos mandibulares (principalmente dientes) que han sido descritos.

González-Rodríguez y Vega (1993) consideraron que los restos de artrópodos encontrados en el tracto digestivo de los clupeomorfos, correspondían a copépodos, de acuerdo a las morfología de los apéndices y a los hábitos alimenticios de los clupeomorfos, los cuales actualmente son filtradores de plancton. Sin embargo, una revisión posterior de las muestras derivadas de los

contenidos, efectuada en junio de 1994 por el Dr. Conrad Labandeira, especialista en insectos fósiles del Museo de Historia Natural del Instituto Smithsonian, reveló que los apéndices pertenecían a insectos acuáticos. En este momento de la investigación no se puede determinar con precisión si se trata de insectos acuáticos o de copépodos, ya que se necesita encontrar muestras de tractos con elementos más diagnósticos.

El hecho de haber encontrado materia orgánica (kerógenos) dentro del tracto digestivo de los macrosémidos, conduce a pensar en dos posibilidades. En primer lugar, si se estima que el ambiente donde se depositaron era una laguna costera de circulación restringida, con un fondo hipersalino y/o tóxico, según el modelo de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1995), donde el alimento disponible pudo llegar a ser muy escaso, al quedar los peces atrapados se veían forzados a cambiar sus hábitos alimenticios y de esta manera consumían el plancton que en ese momento era abundante. Muchos peces son flexibles en cuanto a la elección del alimento, respondiendo a la disponibilidad y rentabilidad de las presas. Aún las especies que tienen adaptaciones morfológicas especializadas para un tipo de alimentación, pueden mostrar una sorprendente flexibilidad en su elección del alimento (Wootton, 1991).

Otra posibilidad es que los restos de organismos encontrados en el tracto hayan sido ingeridos junto con las presas, y por sus gruesas cubiertas de quitina (artrópodos) y celulosa y lignina (plantas), no hayan sido destruidos totalmente durante el proceso de digestión. Estos razonamientos pueden basarse en el hecho de que aparte de haber tomado muestras del contenido del tracto digestivo en macrosémidos y clupeomorfos, también se hicieron pruebas en un elopomorfo y un belonostómido, obteniendo restos orgánicos similares.

Por otro lado, como Maisey (1994) comenta, el proceso digestivo en peces es relativamente más lento que en los mamíferos. La digestión gástrica (incluyendo la intestinal) en peces varía de una a 42 horas, dependiendo del organismo. En los peces fósiles podrían ser reconocidos los detalles de las presas solo cuando la muerte coincidiera con un período corto después de la ingestión de la presa. Así la oportunidad de encontrar restos reconocibles en los residuos gástricos de los fósiles, está limitada por las tasas de digestión *in vivo* y por el tiempo que transcurrió desde que comió el pez hasta su muerte, además del tiempo que permanecen efectivos los ácidos del estómago. Por estas causas puede ser que no se hayan encontrado presas macroscópicas completas o restos de ellas en los tractos digestivos de los peces, en el caso de que no hubieran cambiado sus hábitos alimenticios.

La importancia de haber encontrado estos restos de artrópodos y plantas dentro del tubo digestivo de los peces, aparte de estar relacionada con los hábitos alimenticios, radica en el

hecho de que después de varios análisis que ha realizado el Dr. Enrique Martínez (comunicación personal, 1995) de las calizas de Tlayúa para encontrar indicios de materia orgánica que permitan aportar más información sobre el paleoambiente del lugar, los resultados han sido infructuosos, debido a que de varios gramos de caliza provenientes de distintos niveles estratigráficos de la cantera, solo ha obtenido un mínima cantidad de kerógenos, lo que indica un ambiente rico en oxígeno. En cambio en las muestras de los contenidos del intestino de los peces (que antes de ser procesadas se reducen a fracciones de gramo), se ha obtenido mayor cantidad de materia orgánica. Esto indica, de acuerdo con Wilby y Martill (1992) y Maisey (1994) que el tubo digestivo de los peces fósiles proporciona un excelente microambiente para la preservación de (al menos kerógenos en los peces de Tlayúa) crustáceos y pequeños peces en otras localidades fosilíferas, aunque la mayoría de los depredadores no contengan presas identificables debido a que los procesos digestivos son diferenciales (Maisey, 1994).

Independientemente de si el medio era hipersalino, aerobio ó anaerobio, el microambiente del tracto digestivo permitió la preservación de materia orgánica tal vez debido a que como Maisey (1991) reporta para los peces de la Formación Santana (Brasil), el tracto digestivo pudo sufrir cambios químicos en un estado temprano de descomposición, probablemente a causa del enriquecimiento de fosfatos producido por la acción continua de bacterias dentro del microambiente del tracto altamente ácido. Estos estados iniciales en la mineralización del cadáver son factores necrolíticos, en vez de diagenéticos, porque son cambios tempranos en el estado de postmortem, que pudieron comenzar antes de que el cuerpo fuera enterrado y tal vez antes de que fuera depositado en el sustrato. Por otro lado, parece ser que la descomposición de tejidos proteínicos dentro del cadáver del pez que no ha sido enterrado, aumenta la amina local y el nivel del PH hasta el punto de que pueden ocurrir bacterias relacionadas con la depositación de carbonato de calcio microcristalino. Aunque los sedimentos de su alrededor estuvieran perturbados, no pudieron penetrar en el cadáver debido a que éste ya estaba lleno de microcristales de carbonato de calcio y fosfatos.

Hasta ahora no se puede precisar que es lo que sucedió dentro del tracto digestivo de los macrosémidos y en general de los peces de Tlayúa, ya que aún existen muchas incógnitas en cuanto al ambiente de depósito del lugar, además de que es necesario realizar un muestreo más amplio de los cocolitos de los diferentes taxa representados en Tlayúa. Sin embargo este es un gran campo abierto para futuras investigaciones que permitirán conocer un poco más acerca del ambiente de depósito y los hábitats representados.

Hábitat

Los representantes de la familia Macrosemiidae han sido descubiertos en general en localidades relacionadas con arrecifes, por lo que Bartram (1977) consideró que estaban adaptados y tal vez confinados al ambiente arrecifal. Sin embargo, recientemente se encontraron otros macrosémidos en dos localidades de España (Montsec y Las Hoyas) que parecen corresponder a ambientes dulceacuícolas (Gilbert, 1995 y Fregenal-Martínez y Meléndez, 1995).

Las calizas litográficas de Montsec en la provincia de Lérida, al NE de España, se formaron en un lago subtropical durante el Cretácico Inferior (Berresiano-Valanginiano) y son bien conocidas por la excepcional preservación de su flora y fauna (Gilbert, 1995). En ellas se han recolectado numerosos ejemplares de *Notagodus ferreri* y *Propterus vidali* (Wenz, 1991), los cuales forman parte importante de la paleoictiofauna del lugar.

Las calizas de Las Hoyas en la provincia de Cuenca, España, se formaron en la cuenca de un lago durante el Cretácico Inferior (Barremiano), produciendo un afloramiento altamente fosilífero (Fregenal-Martínez y Meléndez, 1995). Tanto la flora como la fauna son abundantes y las formas son muy similares a las de Montsec, por lo que también se han encontrado numerosos ejemplares de *Notagodus ferreri* y algunos de *Propterus* sp. (Poyato-Ariza y Wenz, 1995).

Estos hallazgos en localidades dulceacuícolas, indican que los macrosémidos no estaban confinados exclusivamente a ambientes arrecifales como Bartram (1997) pensaba. Por otro lado, Bravi (1994) comenta con respecto a la paleoecología de estos peces, que un gran número de ellos (del Jurásico Tardío y Cretácico Temprano) se han encontrado asociados a arrecifes de coral, ligados a ambientes lagunares de baja energía, resguardados del mar abierto por arrecifes, y probablemente en comunicación con ríos, lo que estaría de acuerdo con el modelo propuesto por Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1995).

En el caso de las especies de Tlayúa, se piensa que provienen de un ambiente marino arrecifal, debido principalmente a la presencia de diversos taxa asociados (amonites, holoturias, gorgónidos, peces arrecifales y grandes peces pelágicos, etc.) que son exclusivamente marinos. Sin embargo tal como Applegate (1995) y Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1995) hacen notar, probablemente la laguna donde murieron y se depositaron los peces, en algunas ocasiones contenía agua dulce o salobre (debido a conexiones con los ríos que bordeaban a Tlayúa), donde pudieron vivir algunos peces como los clupeomorfos dulceacuícolas y los ámidos. La influencia de agua dulce en el depósito de Tlayúa, puede confirmarse con la presencia de un insecto tipúlido (Buitrón *et al.*, 1993), la ninfa de un odonato (Francisco Vega, comunicación personal, 1996),

varias tortugas de agua dulce, plantas terrestres, lagartijas y esfenodontes (Applegate *op. cit.*), así como los probables restos de insectos y plantas vasculares dentro del tracto digestivo de varios grupos de peces.

Es importante notar que, para descartar toda posibilidad de que los macrosémidos de Tlayúa no tengan nada que ver con el medio dulceacuícola, se necesita realizar un estudio comparativo detallado para detectar anatómicamente cualquier semejanza con los macrosémidos españoles, que indiquen sus adaptaciones al agua dulce.

Ocurrencia en el registro fósil

Los neopterigios aparecieron por primera vez en el Pérmico hace aproximadamente 280 millones de años y posteriormente se volvieron los peces dominantes de la era Mesozóica (McFarland *et al.*, 1985).

Los neopterigios primitivos llamados "holósteos" incluyen a la mayoría de los géneros jurásicos y dos géneros actuales (*Amia* y *Lepisosteus*). Su primera radiación ocurrió durante el Triásico y Jurásico. Más adelante, en el Mesozóico Superior, una línea dió origen a una nueva radiación de mayor magnitud que dió como resultado la diversificación de la mayoría de los grupos de peces óseos modernos, los teleósteos (Carroll, 1988).

Los primeros registros que se tienen de los macrosémidos datan del Triásico Tardío, con la presencia de *Legnonotus obtusus* en el Carnico de Lombardía, Italia y *Legnonotus krambergeri* en el Nórico de Hallein, Austria (Tabla 10).

Más adelante en el Jurásico que fue un período de mares extensos y tierras reducidas, ocurre la mayor radiación de los macrosémidos (13 de las 24 especies registradas para la familia provienen de este período).

El Jurásico no sólo permitió la radiación más importante de los macrosémidos, sino también en general la ictiofauna marina aumentó, se diversificaron los peces cartilagosos y los actinopterigios, pero el mayor florecimiento fué el de los halecomorfos (holósteos, *sensu* Romer, 1974).

Los halecomorfos ("holósteos") predominaron desde hace 200 hasta 130 millones de años, y durante este tiempo sufrieron la mayor radiación evolutiva que produjo mucha de la diversidad

GENERO Y ESPECIE	EDAD	LOCALIDAD
<i>Legnonotus cothamensis</i>	Triásico Tardío	Aust Cliff, Gloucestershire, Inglaterra
<i>Legnonotus krambergeri</i>	Triásico Tardío (Nórico)	Lombardía, Italia Hallein, Austria
<i>Legnonotus obtusus</i>	Triásico Tardío (Cárnico)	Varese, Lombardía, Italia
<i>Macrosepius rostratus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiaco Inferior)	Bavaria, Alemania
<i>Macrosepius fourneti</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiaco Inferior)	Cerin, Francia
<i>Propteris elongatus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiaco Inferior)	Eichstätt, Bavaria, Alemania
<i>Propteris microstomus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiaco Inferior)	Eichstätt y Kelheim, Bavaria, Alemania
<i>Histonotus oberndorferi</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiaco Inferior)	Kelheim, Bavaria, Alemania
<i>Histonotus falsani</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiaco Inferior)	Cerin, Ain, Francia
<i>Neonotagogus denticulatus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiaco Inferior)	Eichstätt y Kelheim, Bavaria, Alemania
<i>Notagogus helenae</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiaco Inferior)	Cerin, Ain, Francia
<i>Notagogus inimontis</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiaco Inferior)	Cerin, Ain, Francia
<i>Notagogus decoratus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiaco Inferior)	Eichstätt, Bavaria, Alemania
<i>Histonotus unguularis</i>	Jurásico Tardío (Puberckiano)	Dorsetshire y Wiltshire, Inglaterra
<i>Enchelyolepis andrewsi</i>	Jurásico Tardío (Puberckiano)	Teffont, Wiltshire, Inglaterra
<i>Enchelyolepis pectoralis</i>	Jurásico Tardío (Portlandiano Superior)	Meuse, Francia
<i>Notagogus parvus</i>	Cretácico Temprano (Wealden)	Bernissart, Bélgica
<i>Propteris vidali</i>	Cretácico Temprano (Berresiano-Valanginiaco)	Montsec, Lérida, España
<i>Notagogus ferreri</i>	Cretácico Temprano (Berresiano a Barremiano)	Montsec, Lérida y Las Hoyas, Cuenca, España
<i>Propteris scaechi</i>	Cretácico Temprano (Barremiano - Albiano)	Castellammare, Nápoles, Italia
<i>Notagogus pentlandi</i>	Cretácico Temprano (Barremiano- Albiano I.)	Castellammare, Nápoles y Pietrarola, Benavento, Italia
<i>Notagogus</i> sp.	Cretácico Temprano (Albiano)	Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.
Género nuevo A	Cretácico Temprano (Albiano)	Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.
Género nuevo B	Cretácico Temprano (Albiano)	Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

Tabla 10.- Edad y localidad de los géneros y especies pertenecientes a la familia Macrosepiidae, incluyendo a las tres especies descritas en este trabajo.

de formas, que ocuparon diferentes hábitats, con variedad de hábitos alimenticios (Radinsky, 1987).

En el Cretácico comienza el reemplazo de los "holósteos" por los teleósteos y por consiguiente, la mayoría de éstos desaparece antes del Cretácico Tardío. Los macrosémidos no fueron la excepción a este reemplazo, por lo que se conoce hasta ahora, ninguno vivió más allá del Albiano tardío. Lo que hace que Tlayúa sea una localidad clave para entender el final de este clado, ya que no hay sitios más jóvenes en donde se hayan encontrado macrosémidos (ver tabla 10).

Los últimos registros provienen del Cretácico Temprano (Barremiano-Albiano) en Castellammare, Italia, con la presencia de *Propterus scacchi* y en Castellammare y Pietraroia, Italia, con la ocurrencia de *Notagogus pentlandi*. Sin embargo, el registro más joven es el de los macrosémidos de Tlayúa, ya que se considera que la edad de la localidad es del Albiano tardío (Applegate, comunicación personal, 1996), por lo consiguiente, con este registro se amplía el alcance estratigráfico del grupo en general.

Distribución geográfica

La información que proporciona el registro fósil de los macrosémidos es suficiente para determinar que el grupo se originó y desarrolló en lo que fue el antiguo mar de Tethys, que prevaleció durante el Mesozoico y Terciario. El cual es considerado al menos durante el Cretácico, como una de las unidades biogeográficas más maduras y más importantes en el mundo, por su alto grado de estabilidad ambiental a través del tiempo. Sus límites geográficos hasta el Cretácico, incluyen El Caribe y sus márgenes continentales, la costa oeste de América, desde el norte de Perú hasta Baja California, el margen sur de Asia y las costas este y oeste de África, casi hasta la latitud de Madagascar, aunque algunos autores consideran sus límites más restringidos (Kauffman, 1973).

La gran diversidad de fauna y la difusión en la construcción de estructuras orgánicas formadas por corales, algas y rudistas, que se han encontrado a lo largo del mar de Tethys sugieren que tenía un clima tropical y que al menos durante el Cretácico, sus límites representaban los trópicos (Coates, 1973).

Este clima cálido que comenzó a eliminar las zonas frías del Mesozoico, se extendió después del Triásico y no es sino hasta el Jurásico Tardío y Cretácico que se produce una diferenciación de unidades biogeográficas más pequeñas dentro del Tethys, dadas por un aumento en el endemismo

de las especies principalmente de rudistas y corales (Kauffman, 1973), las cuales formaron los arrecifes donde habitaron infinidad de especies, incluyendo a los macrosémidos.

Al revisar el registro fósil de la familia Macrosemidae, se tiene que el más antiguo conocido, corresponde al Triásico de Inglaterra, Italia y Austria, en lo que podría considerarse como el este del mar de Tethys, en una etapa temprana de su desarrollo (Figura 41). Posteriormente, conforme el mar se fue extendiendo hacia el oeste (Jurásico), los macrosémidos, así como muchos otros taxa, comenzaron a extenderse a lo largo de sus costas o de los márgenes continentales que existían en ese momento (Figura 42), hasta llegar a las costas de nuestro país (figura 43), dentro de los límites tropicales que formaba esta gran unidad biogeográfica. El registro de los macrosémidos en las localidades europeas así como en nuestro país, concuerda con los registros de corales y rudistas formadores de arrecifes a lo largo del mar de Tethys, que proporcionan Kauffman (1973), Coates (1973), Alencáster (1987) y Alencáster y Pantoja-Alor (1996) entre otros, por lo que no existe lugar a dudas de que estos peces estaban asociados a los arrecifes, independientemente de lo que haya pasado con las formas dulceacuícolas.

De acuerdo con este razonamiento, es posible que existan más localidades fosilíferas que contengan macrosémidos en el Nuevo Mundo, las cuales se encontrarían dentro de los límites de lo que fue el mar de Tethys, y seguramente estarían asociadas con ambientes arrecifales. Incluso en nuestro país deben existir otras localidades aparte de la Cantera Tlayúa, probablemente con macrosémidos y otros peces arrecifales. El hecho de que no se tengan por ahora más registros del grupo se debe solamente a que no han sido prospectados otros sitios con una preservación similar a la de la Cantera Tlayúa, que permitiera la conservación de los peces cretácicos, aún en contra de la preservación de múltiples invertebrados que suelen ser muy comunes en otros ambientes de depósito.

El caso particular de los registros del grupo en dos localidades de agua dulce en España (Montsec y Las Hoyas), puede considerarse como un hecho excepcional, ya que ambas localidades son pequeñas cuencas que se formaron durante el Cretácico Temprano, como resultado de la rotación de la Placa Ibérica, el clima templado y húmedo con estaciones de lluvia y el período de regresión relacionado con la apertura del océano Atlántico Norte (Fregenal-Martínez y Meléndez, 1995 y Lacasa, 1991). En ellas incursionaron los macrosémidos por un proceso tal vez aleatorio o como consecuencia de la gran competencia que existía en ese momento con los teleósteos.

En cuanto a otras localidades con fauna similar a la de Tlayúa, como por ejemplo, la localidad de Santana en Brasil, en la que no se han encontrado macrosémidos, es comprensible entender que

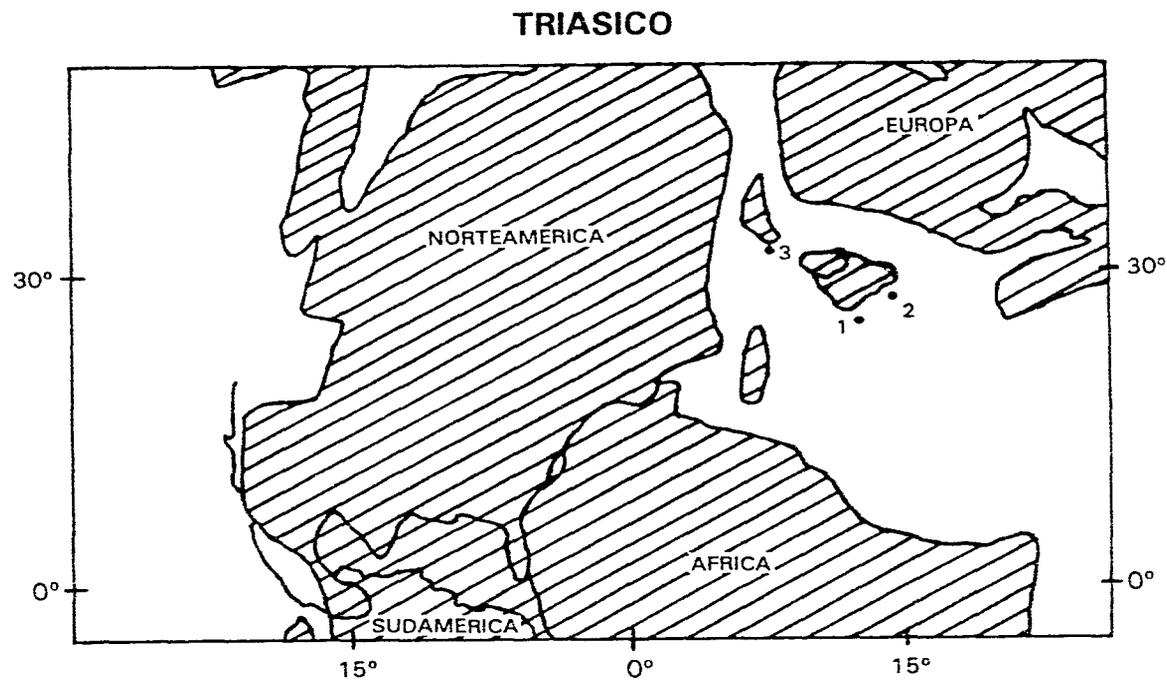


Figura 41.- Distribución geográfica de la familia Macrosemiidae durante el Triásico. Los números representan las localidades en donde se han recolectado las especies mencionadas en el texto 1. Lombardia, Italia; 2. Hallein, Austria; 3. Gloucestershire, Inglaterra. La reconstrucción paleogeográfica del mapa fue tomada de Smith, *et al.*, 1994

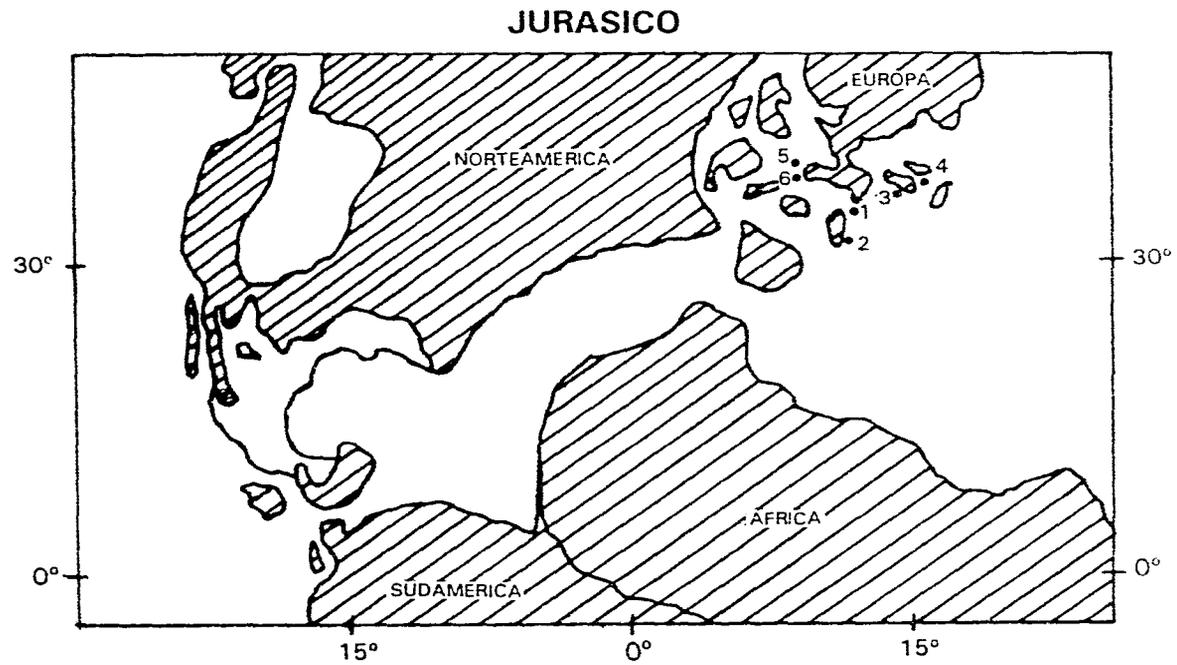


Figura 42.- Distribución geográfica de la familia Macrosemiidae durante el Jurásico. Los números representan las localidades en donde se han recolectado las especies mencionadas en el texto. 1. Meuse, Francia; 2. Cerin, Francia; 3. Eichstätt, Alemania; 4. Kelheim, Alemania; 5. Wiltshire, Inglaterra; 6. Dorsetshire, Inglaterra. La reconstrucción paleogeográfica del mapa fue tomada de Smith, *et al.*, 1994

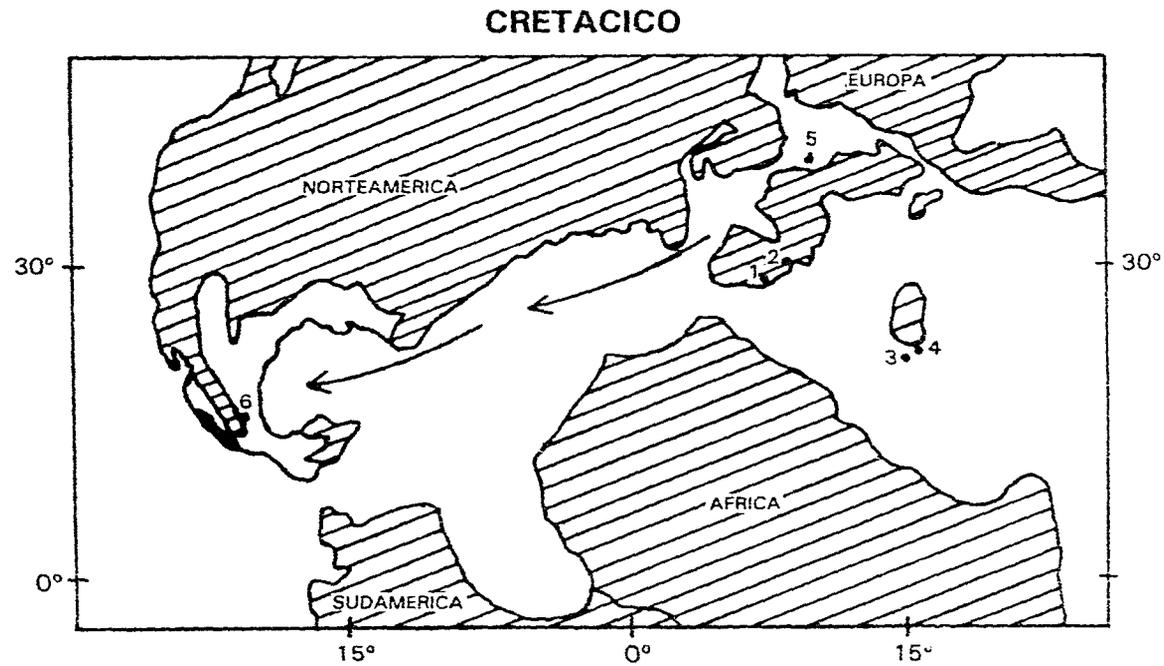


Figura 43.- Distribución geográfica de la familia Macrosemiidae durante el Cretácico. Los números representan las localidades en donde se han recolectado las especies mencionadas en el texto 1. Montsec, Lérida, España; 2. Las Hoyas, Cuenca, España; 3. Castellammare, Nápoles, Italia; 4. Pietraroia, Italia; 5. Bernissart, Bélgica; 6. Tepexi de Rodríguez, Puebla. La reconstrucción paleogeográfica del mapa fue tomada de Smith, *et al.*, 1994

no estén presentes, ya que no se trata de un ambiente arrecifal. Aunque no sería imposible encontrarlos en un futuro, porque ambas localidades se encontraban dentro de los límites del Tethys y tal vez los macrosémidos intentaran también sobrevivir en este medio carente de arrecifes.

Debido a que la mayoría de los macrosémidos han sido recolectados en depósitos asociados con organismos constructores de arrecifes del Jurásico Superior y Cretácico Inferior, como sucede con *Macrosemius*, *Propterus*, *Histionotus* y *Notagogus*, que se han encontrado en las calizas litográficas de Bavaria, Alemania y Cerin, Francia, se puede pensar que estos organismos eran habitantes de arrecifes. Por lo tanto, la presencia de la familia Macrosemilidae en Tlayúa, reafirma las ideas propuestas por Applegate (1987), Martill (1989) y Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1995) de que la Cantera Tlayúa representa una laguna costera con una barrera arrecifal relativamente cercana.

Aunque otros macrosémidos como *Propterus vidali* y *Notagogus ferreri* han sido encontrados en depósitos de agua dulce, la ocurrencia en Tlayúa de otros organismos asociados a arrecifes como picnodontos, belonostómidos, bericoideos, holoturoideos y crinoideos, entre otros, reafirman las ideas de un ambiente postarrecifal. Quedando pendiente un detallado estudio comparativo entre los macrosémidos de agua dulce (Las Hoyas y Montsec) y los de Tlayúa, para descartar cualquier interpretación errónea.

Declinación y Extinción

Al parecer los macrosémidos no pudieron competir con los teleósteos, dado que los últimos registros que se tienen de ellos, datan del Cretácico Temprano (Albiano), incluyendo a las especies descritas en este trabajo, y muy posiblemente corresponda a éstas (Albiano tardío de Tlayúa) ser el último registro de la familia.

El fracaso de los macrosémidos para competir con los teleósteos se puede deber a varias causas que están relacionadas directamente con la anatomía de su cuerpo y su sistema locomotor, por ejemplo, la larga aleta dorsal de los macrosémidos sugiere que se movían lentamente aunque con gran capacidad de maniobra a través de los arrecifes (Bartram, 1977), por medio de movimientos ondulatorios de la misma. La posición ventral de las aletas pectorales también indica que solo le servían como estabilizadores y no tenían la capacidad de retardar o frenar el movimiento del cuerpo o de dirigir el ascenso o descenso en el agua. Además, la gruesa cubierta de escamas, hacía su cuerpo menos flexible y más pesado.

Por estas razones cualquier grupo de teleósteos, con un sistema de locomoción más evolucionado, que tuviera preferencia por el mismo hábitat o por los hábitos alimenticios de los macrosémidos, pudo desplazarlos.

En la evolución de los teleósteos se dieron muchos cambios en el sistema locomotor, incluyendo el fortalecimiento del esqueleto axial y la musculatura del cuerpo; la modificación de la forma de la cola (de heterocerca a homocerca); desarrollo de aletas más flexibles y versátiles; adelgazamiento de escamas del cuerpo y cambio de posición de las aletas (las pectorales se mueven hacia la parte media del cuerpo y desarrollan un sistema de frenado; las pélvicas se mueven hacia la región anterior para compensar la acción de frenado); así como en su sistema de alimentación (Radinsky, 1987).

Uno de los grupos de teleósteos que está representado en Tlayúa, y que por sus hábitos actuales y anatomía externa se puede analogar con los macrosémidos es el del orden Bericiformes (Applegate, comunicación personal, 1996). Los bericiformes florecieron en el Cretácico Tardío y son considerados como el primer grupo más primitivo de Perciformes (el grupo de vertebrados más grande con cerca de 7800 especies y 150 familias), que está ampliamente representado en los arrecifes actuales por la familia Holocentridae y que incluye a peces brillantemente coloreados conocidos como peces ardilla y peces soldado los cuales son activos depredadores de invertebrados móviles y peces (Sale, 1991).

Su distribución actual es en aguas marinas tropicales tanto del Atlántico como del Pacífico. Los peces ardilla son generalmente nocturnos, usualmente se esconden en grietas o debajo de los bordes de los arrecifes durante el día. La mayoría de las especies se distribuyen entre la línea de costa y los 100 metros, raramente a más de 200 metros y los adultos tienden a permanecer cerca del fondo. La familia comprende ocho géneros y cerca de 65 especies (Nelson, 1994).

Tomando en cuenta que en la época de depositación de los sedimentos de Tlayúa se comenzó a dar la gran radiación de los teleósteos, y con base en el comportamiento de las especies actuales habitantes de arrecifes, las cuales pueden ser ampliamente plásticas y pueden diferir de una localización general a otra dentro del arrecife, además de considerar que la estructura social de un arrecife puede cambiar a través del tiempo (Sale, 1991), se puede llegar a la conclusión de que poco a poco los teleósteos de Tlayúa fueron reemplazando a los neopterigios primitivos que habitaban el arrecife o sus cercanías (gracias a sus ventajas evolutivas), dando lugar paulatinamente a una sucesión ecológica que se puede observar en Tlayúa por la gran abundancia de teleósteos y la menor cantidad de "holósteos". De esta forma, los bericoides con sus cuerpos pequeños y flexibles, con gran capacidad de movimiento y hábitos similares a los de los

macrosémidos, pudieron comenzar a desplazarlos durante el Albiano en el arrecife de Tlayúa, y probablemente en el resto del mundo, ya que en el momento de la declinación de los macrosémidos, no existían otros grupos tan similares a ellos como el de los bericiformes.

Por el momento ya se han descubierto cinco bericiformes, lo que da un porcentaje muy bajo de teleósteos contra macrosémidos para el Albiano y por consiguiente no sería raro encontrar en localidades del Cretácico Tardío, macrosémidos en una proporción cada vez más baja en relación a los bericiformes.

Finalmente es necesario aclarar que este trabajo, así como el anterior (González-Rodríguez, 1989), marcan el inicio de una serie de investigaciones que se han comenzado a realizar sobre la familia Macrosemidae, de manera que gradual pero sistemáticamente, se contribuya al conocimiento de este importante grupo en México y en el mundo.

SUMARIO Y CONCLUSIONES

Este estudio representa la continuación de una investigación que se está llevando a cabo en México desde hace varios años y fué reportado por primera vez en la tesis de Licenciatura de la que suscribe en 1989. El trabajo en ese tiempo consistió en la descripción de un nuevo género de la familia Macrosemiidae, el cual se redescubre en este trabajo (género nuevo A), debido a que cuando se realizaron las primeras investigaciones, las técnicas de limpieza, así como la disponibilidad de ejemplares eran insuficientes. Recientemente se recolectaron cuatro ejemplares más de este género nuevo, que permitieron completar y ampliar su descripción.

Además de esta descripción previa, se describe otro género nuevo (género B) y una nueva especie de *Notagogus* (*Notagogus* sp. nov.), pertenecientes a la familia Macrosemiidae, recolectados en la Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, Puebla. La ocurrencia de estos peces en la localidad, significa el primer registro de este grupo en el Nuevo Mundo.

Las descripciones de los dos nuevos géneros y la nueva especie de *Notagogus* se basaron en 23 ejemplares depositados en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM, de los cuales algunos no se encontraban totalmente preservados. Sin embargo, la mayoría mostraban las características necesarias para su estudio como son: Los huesos de la cabeza, aletas y escamas.

Para establecer la posición taxonómica de los nuevos taxa y sus relaciones filogenéticas dentro del grupo, se realizó un análisis sistemático en donde se compararon las características diagnósticas más importantes de todos los géneros de la familia Macrosemiidae y su ocurrencia en el registro fósil.

Con base en los análisis fenético y cladista, se observa que el género nuevo A se encuentra estrechamente relacionado con *Macrosemius* y en menor proporción con *Legnonotus*, formando así estos tres taxa, junto con *Propterus* e *Histionotus*, un grupo monofilético, hermano de los macrosémidos restantes. Sin embargo, la posición taxonómica del género nuevo B, resultó más problemática, ya que no fue posible ubicarlo dentro del esquema general de la familia debido a ciertas deficiencias en cuanto al conocimiento general de los otros taxa emparentados (*Notagogus* y *Neonotagogus*). De acuerdo al enfoque fenético, el género nuevo B forma un grupo similar junto con *Notagogus* y *Neonotagogus*, el cual está relacionado con los otros dos grupos que incluyen por un lado a *Macrosemius*, *Legnonotus* y al género nuevo A y por otro lado a *Histionotus* y *Propterus*.

Sin embargo, de acuerdo al enfoque cladista, resuelto en la hipótesis del cladograma de la figura 39c, las relaciones son diferentes, ya que *Notagogus* y *Neonotagogus* aparecen como un grupo monofilético y el género nuevo B"se separa de ellos por el hecho de tener caracteres intermedios en la serie de transformación, además de presentar un hueso supratemporal que lo hace diferente de los dos anteriores y lo relaciona directamente con los otros macrosémidos. Por lo tanto, el nuevo taxón se ubica como un grupo hermano de todos los otros taxa.

En cuanto a la nueva especie del género *Notagogus*, los caracteres que presenta, la colocan sin lugar a duda dentro de este género, e indican que se encuentra estrechamente relacionada con *N. pentlandi* y *N. helenae*.

La preservación del tracto digestivo en algunos de los macrosémidos de Tlayúa llevó a realizar análisis de su contenido, el cual reveló la presencia de restos microscópicos de apéndices de artrópodos (probablemente insectos) y fragmentos de plantas. La presencia de estos restos microscópicos en el tracto digestivo de peces es un descubrimiento único, que solo se había registrado en los clupeomorfos de Tlayúa (González-Rodríguez y Vega-Vera, 1993).

La ocurrencia en el registro fósil de cada uno de los géneros del grupo y de los nuevos taxa descritos en este trabajo, reveló que el mayor número de macrosémidos hasta ahora, están reportados en depósitos jurásicos. Esto indica que los nuevos géneros y la nueva especie de *Notagogus*, provenientes del Albiano de Tlayúa, junto con *Propterus* y *Notagogus* de otras localidades cretácicas, son los más recientes. Sin embargo, las especies de Tlayúa (Albiano tardío) significan el registro más joven del grupo.

El registro fósil de los macrosémidos indica que probablemente se originaron en el Triásico Tardío, al oeste de lo que fue el mar de Tethys y que migraron a lo largo de esta gran región biogeográfica, conforme esta se fue extendiendo hacia el este, hasta llegar a las costas de nuestro país en el Cretácico Temprano. Las condiciones templadas y estables que prevalecieron en el Tethys durante el Mesozoico, así como la amplia distribución de arrecifes de rudistas y de coral, permitieron que los macrosémidos se establecieran y radiaran durante el Jurásico, antes de sucumbir ante la gran competencia por el hábitat y alimento, que representaron los teleósteos durante su aparición y radiación explosiva en el Cretácico.

De acuerdo a las características anatómicas del cuerpo de los macrosémidos se hacen algunas consideraciones en cuanto a su hábitat y hábitos, así como sobre su posible reemplazamiento dentro del arrecife cercano a Tlayúa, por los Bericiformes, un grupo de teleósteos que comenzó a surgir en este tiempo en todo el mundo y que empieza a ser reconocido en Tlayúa.

El hecho de encontrar organismos asociados a arrecifes dentro de la Cantera Tlayúa (como es el caso de la familia Macrosemiidae), apoya la idea de que el ambiente de depósito correspondía a una laguna costera que presentaba una barrera arrecifal no muy distante, como ha sido propuesto por Applegate (1987), Martini (1989) y más recientemente Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1995). La presencia de posibles restos de insectos acuáticos, así como de plantas vasculares dentro del tracto digestivo de los peces, favorece la concepción de tierra cercana al ambiente de depósito, al igual que una posible conexión con ríos, propuesta por Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1995).

Por último, es importante recalcar que aunque la familia Macrosemiidae fue establecida por Thiollière hace más de 130 años, la escasez de ejemplares disponibles en todo el mundo y su delicadeza, no han permitido conocer completamente su morfología y por lo tanto su posición taxonómica exacta; por ahora se consideran como neopterigios halecostomos (Bartram, 1977), que se originaron de un nivel primitivo de la evolución neopterigia.

Por esta razón este trabajo contribuye al conocimiento del grupo en particular, así como al conocimiento general de la ictiofauna de Tlayúa, que necesita ser estudiada y difundida a nivel internacional. Una vez que se logre el estudio de todos los macrosémidos representados en la localidad, tal vez se puedan resolver muchas de las incógnitas que existen acerca de la familia y así se podrán establecer las interrelaciones del grupo en general, sobre todo considerando que en las especies de Tlayúa estudiadas hasta ahora, se han encontrado varios caracteres únicos que muchas veces se presentan como estados intermedios de los antes descritos.

Finalmente, solo se espera que estos estudios sienten las bases para investigaciones posteriores y despierten el interés general por el conocimiento de la zona paleontológica de Tepexi de Rodríguez, ya que en todos sus aspectos representa un reto para la ciencia.

LITERATURA CITADA

- Agassiz, L., 1834, Abgerissene Bemerkungen über fossile Fische. Neues Jb. Miner. Geogn. Geol. Petrefakt., Stuttgart, p. 377-390.
- Agassiz, L., 1844, Recherches sur les poissons fossiles, con supplemento, Neuchatel.
- Alencáster, G., 1973, Una nueva especie de *Toucasia* en el Cretácico Medio de los estados de Oaxaca y Puebla: Univ. Nat. Autón. México, Inst. Geología, Paleontología Mexicana, Núm. 36, 20 pp.
- Alencáster, G., 1987, Moluscos bentónicos de la mitad meridional de México durante el Cretácico, Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, vol. 1, Núm. 1, p. 1-23.
- Alencáster, G. y Pantoja-Alor, J., 1996, The rudist *Amphitriscoelus* (Bivalvia-Hippuritacea) in the Lower Cretaceous of Southwestern Mexico: Journal of Paleontology, Vol. 70, Núm. 3, p. 399-407.
- Applegate, S. P., 1987, A preliminary study of the Tlayúa Quarry near Tepexi de Rodríguez, Puebla: Soc. Mex. de Paleontología, Vol. 1, p. 40-50.
- Applegate, S. P., 1988, A new genus and species of a holostean belonging to the family Ophiopsidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous, near Tepexi de Rodríguez, Puebla: Univ. Nat. Autón. México, ins. Geología, Revista, Vol. 7, Núm. 2, p. 200-205.
- Applegate, S. P., 1992, A new genus and species of pycnodont, *Tepexichthys aranguthyrorum* from the Cretaceous (Albian) of Central Mexico, Tepexi de Rodríguez, Puebla: Univ. Nat. Autón. México, Inst. Geología, Revista, Vol. 10, Núm. 2, p. 164-178.
- Applegate, S. P., 1995, An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, in: Arratia, G. and Viehl, G. (eds.), Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology: München, Alemania, p. 529-538.
- Applegate, S. P., Espinosa-Arrubarrena, L. y López-Neri, P., 1984, Las calizas litográficas de la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México: Soc. Geol. Mexicana, Conv. Geol. Nat., 7, Libroto Guía de la Excursión, 83 pp.

- Applegate, S. P. y González-Rodríguez, K. A., 1990, Tlayúa: Banco de fósiles, Información Científica y Tecnológica (ICyT), Vol. 12, Núm. 171, diciembre, p. 41-45.
- Applegate, S. P., Martínez-Hernández, E., Espinosa-Arrubarrera, L. y Cabral Perdomo, M.A., 1993, Aspectos Geológicos y Paleontológicos de la zona fosilífera de Tepexi de Rodríguez, Puebla, que incluye las canteras "Tlayúa", "CONACyT", la localidad "Pie de Vaca" y áreas circunvecinas. Reporte final del proyecto Clave 0626T9109, presentado al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, 104 pp.
- Bartram, A. W. H., 1977, The Macrosemiidae, a Mesozoic family of Holostean fishes: Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.), London, Vol. 29, Núm. 2, p. 137-234.
- Beardsley, T. M., 1988, A remarkable fossil draws paleontologists to Mexico, Scientific American, abril, p. 19-20.
- Bond, C. E., 1979, Biology of fishes, W. B. Saunders Company, Estados Unidos, 513 pp.
- Bravi, S., 1994, New observations on the Lower Cretaceous fish *Notogogus pentlandi* Agassiz (Actinopterygii, Halecostomi, Macrosemiidae), Bolletino della Società Paleontologica Italiana, Vol. 33, Núm. 1, p. 51-70.
- Buitrón, B. E., 1991, Los equinodermos del Cretácico Temprano, Información Científica y Tecnológica (ICyT), Vol. 13, Núm. 179-80, p. 15-18.
- Buitrón, B. E. y Malpica-Cruz, R., 1987, Tepexi de Rodríguez, una localidad fosilífera famosa de México. Sociedad Mexicana de Paleontología, Congreso Nacional de Paleontología, libreta guía de la excursión, 1, 24 pp.
- Buitrón, B. E., Velasco, L. P. y Pantoja-Alor, J., 1993, Un díptero tipulido del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Puebla, Soc. Mex. de Paleontología, IV Congreso Nacional de Paleontología, Libro de Resúmenes, p. 22-23.
- Centú-Chapa, A., 1987, Las amonitas del Albiano superior de Tepexi de Rodríguez, Puebla, Soc. Mex. de Paleontología, Vol. 1, p. 159-160.
- Carroll, R., 1988, Vertebrate Paleontology and Evolution: W. H. Freeman and Company, New York, p. 688.

- Coates, A. G., 1973, Cretaceous tethyan cora-rudist biogeography related to the evolution of the Atlantic Ocean, *Special papers in Paleontology*, Núm. 12, p. 169-174.
- Crisci, J. V. y López, A. M. F., 1983, *Introducción a la teoría y práctica de la Taxonomía Numérica*, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, 133 pp.
- Egerton, P. de M. G., 1854, On some new genera and species of fossil fishes, *Ann. Mag. nat. Hist.*, Londres, Vol. 2, Núm. 13, p. 433-436.
- Espinosa-Arrubarrena, L. y Applegate, S. P., 1995, A possible model for the paleoecology of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México; in Arratia, G. y Viohl, G. (eds.); *Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology*; München, Alemania, p. 539-550.
- Farris, J. S., 1970, Methods of computing Wagner trees. *Syst. Zool.*, Vol. 19, p. 83-92.
- Fernández-Becerra, S., 1985, Levantamiento a detalle de columnas estratigráficas en el área de Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Cantera Tlayúa*, Petróleos Mexicanos, Sup. Gral. Dist. Expl. Petrolera, Zona Centro-Poza Rica, 31 pp.
- Fregenal-Martínez, M. A. y Meléndez, N., 1995, Geology: Stratigraphy, Basin Evolution and Geochemistry; in Meléndez, N. (ed.); *Las Hoyas: A lacustrine Konservat-Lagerstätte*, Cuenca, Spain, II International Symposium on Lithographic Limestones, libreta guía, p. 1-10.
- Galguera-Rosas, G., Pantoja-Alor, J., y Malpica-Cruz, R., 1989, Análisis estructural en la Cantera Tlayúa, Estado de Puebla: México, Univ. Nat. Autón. México, Inst. Geología, *Simp. Geol. Reg. México*, 3, Memoria, p. 48-50.
- Gibert, J. M. de, 1995, Ichology of the Lower Cretaceous lithographic limestones of the Montsec (Lleida, Spain), II International Symposium on Lithographic Limestones, Lleida-Cuenca (España). Libro de resúmenes, p. 85-87.
- González-Rodríguez, K. A., 1989, Descripción preliminar de un nuevo holósteo (Macrosemidae) del Cretácico Temprano (Albiano) de la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla.

- Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 102 pp.
- González-Rodríguez, K. A. y Vega-Vera, F. J., 1993, Registro de Copépodos como parte de la dieta en peces fósiles (Clupeidos) de Tepexi de Rodríguez, Puebla, Soc. Mex. de Paleontología, IV Congreso Nacional de Paleontología, Libro de Resúmenes, p. 39-40.
- Hildebrand, 1995, *Analysis of vertebrate structure*, John Wiley & Sons, Inc. New York, 657 pp.
- Kauffman, E. G., 1973, Cretaceous Bivalvia. *In* Hallam, A. (ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*, Elsevier Scientific Publishing Company, p. 353-383.
- Lacasa, A. 1991, Els jaciments fòssilífers de les calcàries litogràfiques del Montsec, *In*: Martínez-Delclòs, X. (ed.): *Les calcàries Litogràfiques del Cretaci inferior del Montsec. Deu anys de campanyes paleontològiques*, Lleida, España, p. 15-19.
- Lagler, K., Bardack, J. R. y Passino, D., 1984, *Ictiología: Primera edición en español*, AGT Editor, S.A. México, 489 pp.
- Lambers, P. H., 1992, *On the ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany)*, University of Groningen, AWON. Dutch Organization of Research (NWO), Tesis Doctoral, 334 pp.
- Maisey, J. G., 1986, *Coelacanth from the Lower Cretaceous of Brazil*, *Amer. Mus. Novitates*, Núm. 2886, p. 1-30.
- Maisey, J. G. (ed.), 1991, *Santana fossils, an illustrated atlas*, T.F.H. Publications, Inc., Neptune City, New Jersey. 454 pp.
- Maisey, J. G., 1994, *Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community*, *Environmental Biology of Fishes*, Vol. 40, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, p. 1-22.
- Malpica-Cruz, R., Pantoja-Alor., y Galguera -Rosas, G., 1989, *Microfacies de la Cantera Tlayúa, Puebla, México: Univ. Nat. Autón. México, Inst. Geología, Simp. Geol. Reg. México, 3, Memoria, p. 53-56.*
- Martini, D., 1989, *A new Solnhofen in México: Geology Today*, Ene.-Feb., p. 25-28.

- McFerland, W., Pough, H., Cade, T. y Heiser, J., 1985, Vertebrate life: Segunda Edición. MacMillan Publishing Company, E.U.A., 636 pp.
- Montellano, M., 1993, Vertebrados fósiles, *in*: Flores, V. O. y Navarro, S. A. (eds.), Biología y problemática de los vertebrados en México, Revista Ciencias, Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Autón. México, Número especial 7, p. 95-102.
- Nelson, J. S., 1994, Fishes of the world, John Wiley and Sons, Inc., Estados Unidos, 514 pp.
- Olsen, P. E. y Mc Cune, A. R., 1991, Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark Supergroup of Eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopterygii), Journal of Vertebrate Paleontology, Vol. 11, Núm. 3, p. 269-292.
- Ortega-Gutiérrez, F., 1978, Estratigrafía del Complejo Acatlán en la Mixteca Baja, Estados de Puebla y Oaxaca, Univ. Nal. Autón. México, Instituto de Geología, Revista, Vol. 2, Núm. 2, p. 112-131.
- Pantoja-Alor, J., Malpica-Cruz, R., y Galguera-Rosas, G., 1989, Geología de los alrededores de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Símp. Geol. Reg. México, 3, Memoria, p. 61-67.
- Pantoja-Alor, J., 1992, Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, estado de Puebla: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Revista, Vol. 9, Núm. 2, p. 156-176.
- Patterson, C., 1973, Interrelationships of holosteans, *in*: Greenwood, P. H., Miles, R.S., y Patterson, C., (eds.). Interrelationships of fishes: Zool. Jour. Linn. Soc., London, Vol. 53, Suppl. 1, p. 233-305.
- Pollard, J. E., 1990, Evidence for diet, *in*: Briggs, D.E.G. y Crowther, P. R. (eds.): Palaeobiology A Synthesis, Blackwell Scientific Publications, Oxford, Londres, p. 362-367.
- Poyato-Ariza, F. J. y Wenz, S., 1995, Ichthyofauna, *in*: Meléndez, N. (ed.); Las Hoyas: A lacustrine Konservat-Lagerstätte, Cuenca, Spain, II International Symposium on Lithographic Limestones, p. 43-49.

- Radinsky, L. B., 1987, The evolution of vertebrate design, The University of Chicago Press, Chicago, 188 pp.
- Ride, W. D. L., Sabrosky, C. W., Bernardi, G., y Melville, R. V., 1985, International Code of Zoological Nomenclature: International Trust for Zoological Nomenclature, Londres, 298 pp.
- Rojo, A. L., 1991, Dictionary of Evolutionary fish osteology, C.R.C. Press, Inc. Estados Unidos, 273 pp.
- Romer, A. S., 1974, Vertebrate Paleontology: Third Edition. University of Chicago Press, U.S.A., 468 pp.
- Saint-Seine, P. de, 1949, Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain): Nouv. Archs. Mus. Hist. Nat. Lyon, Vol. 2, p. 183-211.
- Sale, P. F., 1991, Ecology of coral reef fishes. A very short history, *In*: Sale, P. F. (ed.), The ecology of fishes on coral reefs, Academic Press, Inc., Estados Unidos, 754 pp.
- Seibertz, E., y Bultrón, B. E., 1987, Paleontología y estratigrafía de los *Neohibolites* del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Cretácico Medio, México): Soc. Mex. de Paleontología, Vol. 1, p. 285-299.
- Schultze, H. P., 1966, Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid-zu Rundschuppen), Neues Jb. Geol. Paläont. Abh., Stuttgart, Vol. 126, Núm. 3, p. 232-314.
- Smith, A. G., Smith, D. G. y Funnell, B. M., 1994, Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines, Cambridge University Press, 99 pp.
- Sneath, P. H. A., 1978, Classification of microorganisms, essays, *In*: Microbiology, Norris, J. R. y Richmond, M. A. (eds.), Wiley, Nueva York, Cap 9.
- Thiollère, V., 1850, Seconde notice sur le gisement et les fossils d'origine organique des calcaires lithographiques, dans le Jura du Département de l'Ain. Annls Sci. Phys. nat. Lyon, Vol. 2, Núm. 3, p. 111-184.

- Thiollière, V., 1858, Note sur les poissons fossiles du Buguey, et sur l'application de la méthode de Cuvier à leur classement: Bull. Soc. géol. Fr., Paris, Ser. 2, Vol. 15, p. 782-793.
- Tintori, A., y Renesto, S., 1983, The Macrosemiidae (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Triassic of Lombardy (N. Italy), Riv. It. Paleont. Strat., Vol. 89, Núm. 2, p. 209-222.
- Toombs, H. A., y Rixon, A. E., 1959, The use of acids in the preparation of vertebrate fossils: Curator, New York, Vol. 2, p. 304-312.
- Traquair, R. H., 1911, Les poissons wealdiens de Bernissart, Mem. Mus. r. Hist. Nat. Belg., Bruxelles, Núm. 5, 65 pp.
- Turek, V., Marek, J., y Benes, J., 1988, Fossils of the world. A comprehensive, practical guide to collecting and studying fossils, Arch. Cape Press, New York, 495 pp.
- Van Weverén, I. M., 1993, Planktonic organic matter in surficial sediments of the Banda Sea (Indonesia). A palynological approach, Geologica Ultraiectina. Mededelingen van de Faculteit Aardwetenschappen Universiteit Utrecht, The Netherlands, Núm. 104, 237 pp.
- Vetter, B., 1881, Die Fische aus den lithographischen Schiefer im Dresdener Museum, Mitt. K. miner-geol. prähist. Mus. dresden, Cassel, Núm. 4, p. 1-118.
- Villaseñor, J. L. y Dávila, P., 1992, Breve introducción a la metodología cladista, Instituto de Biología, UNAM, Prensas de Ciencias, 48 pp.
- Wenz, S., 1964, Étude d'un nouveau *Notagodus* de la province de Lerida (Espagne), Bull. Soc. géol. Fr., Paris, Vol. 7, Núm. 6, p. 269-272.
- Wenz, S., 1991, Peixos del Cretaci Inferior de la Serra de Montsec (Espanya), In: Martínez-Delclòs, X. (ed.): Les calcaries Litografiques del Cretaci Inferior del Montsec. Dau anys de campanyes paleontologiques, Lleida, España, p. 111-132.
- Wilby, P. R. y Martill, D. M., 1992, Fossil fish stomachs: a microenvironment for exceptional preservation, Hist. Bio. Núm. 6, p. 25-36.

Wiley, E. O., Siegel-Causey, D., Brooks, D. R. y Funk, V. A., 1991, *The Compleat Cladist. A primer of Phylogenetic procedures*. The University of Kansas Museum of Natural History, special publication Núm. 19, 158 pp.

Woodward, A. S., 1895, *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History)*. Vol. 3, London, Brit Mus. Nat. Hist. 544 pp.

Woodward, A. S., 1918, *The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck Formations*, *Palaeontogr. Soc. (Monogr)*, Londres. Vol. 2, p. 49-104.

Wootton, R. J., 1991, *Ecology of teleost fishes*, Fish and Fisheries Series 1, Chapman and Hall, Londres, 404 pp.

ANEXO 1

Se consideró necesario mostrar en este anexo las características diagnósticas de cada uno de los géneros de la familia Macrosemiidae, ya que las descripciones de los taxa descritos en este trabajo se basaron en ellas, y sirvieron para elucidar las relaciones filogenéticas del grupo.

Los géneros que han sido incluidos en la familia son: *Macrosemius*, *Legnonotus*, *Enchelyolepis*, *Propterus*, *Histionotus*, *Notagogus* y *Neonotagogus*, todos ellos han sido encontrados en localidades europeas mesozoicas, generalmente asociados a arrecifes. El número de especies de cada género varía y no se han registrado más de cuatro géneros en una misma localidad. A continuación se enlistan cada uno de ellos con sus características diagnósticas, que se encuentran resumidas en la Tabla 11, junto con las de los dos nuevos géneros descritos en este trabajo. Así mismo, en la Tabla 12 se muestra la edad y localidad donde han sido encontrados.

Macrosemius (Agassiz, 1844).- Peces grandes y alargados. Bóveda y caja craneana: Supratemporales reducidos, división cefálica de la línea lateral y comisura supratemporal expuestas por grandes orificios; vómer páreado con una hilera de dientes robustos y puntiagudos. Serie infraorbital: parte ventral de los primeros tres infraorbitales expandida y sobrepuesta en la maxila; supraorbitales ausentes. Huesos hiopalatinos: dos dermopalatinos con dientes robustos y altos; borde anterodorsal del metapterigoide formando un ángulo obtuso. Mandíbula superior: premaxilia con una hilera de cuatro dientes; dientes maxilares escasos y pequeños. Mandíbula inferior: mandíbula con una hilera de dientes robustos y puntiagudos en el denterio; prearticular y coronoides con dientes robustos mamiliformes. Serie opercular: borde anterior del preopercular en forma de ángulo; opercular y subopercular ornamentados con pequeños tubérculos de ganoina. Aletas: aleta pectoral con 16 radios, el primero reducido a una espina, sin fulcra; aleta pélvica con seis radios precedidos de pequeñas espinas; aleta anal con seis radios birrameados, el primero más pequeño y no dividido; aleta caudal redondeada, borde superior e inferior con fulcras masivas, todos los radios, excepto los primeros dos o tres, con pequeños dentículos; aleta dorsal extendiéndose desde la parte posterior del cráneo hasta la base de la aleta caudal, con 32 a 39 radios, cada uno con dentículos, el primer radio precedido por dos fulcras basales. Escamas: región inmediata a cada lado de la aleta dorsal desprovista de escamas, escamas romboides, líneas transversas secundarias entre las hileras primarias, arriba de la línea lateral (Figuras. 1a, 1b, 3b y Tabla 11). Para este género se han registrado dos especies: *M. rostratus* y *M. fourneti*; la edad y localidad donde se han encontrado se pueden ver en la Tabla 12.

Legnonotus (Egerton, 1854).- Peces pequeños y alargados. Bóveda y caja craneana: parietales ornamentados con pequeños tubérculos de ganoína dispersos regularmente; parte posterior de los frontales ornamentada con tubérculos de ganoína dispuestos en hileras. Mandíbula superior: maxila con una larga hilera de dientes pequeños. Aletas: aleta pectoral con 15 radios precedidos por una espina; aleta pélvica con cinco radios precedidos de una o dos fulcras; aleta anal con siete radios; aleta caudal furcada, con fulcras en sus bordes superior e inferior, con 13 radios; aleta dorsal con 25 radios, los primeros más altos, los posteriores decrecen poco a poco hasta formar un borde ligeramente cóncavo, extensión de la aleta menor a la de *Macrosemius*, terminando antes de la base del pedúnculo caudal (Fig. 1c y Tabla 11).

Para este género se reportan tres especies: *L. krambergeri*, *L. cothamensis* y *L. obtusus* (Tintori y Renesto, 1983). Su distribución geográfica y alcance estratigráfico se pueden observar en la Tabla 12.

Enchelyolepis (Woodward, 1918).- Peces muy pequeños, tronco que se adelgaza gradualmente, cabeza grande. Mandíbula inferior: dientes del dentario puntiagudos y muy cercanos uno del otro. Esqueleto: centros abdominales anulares; arcos neurales y hemalec cortos y robustos. Aletas: aleta pélvica con cerca de cinco radios; aleta dorsal larga no dividida, con cerca de 25 radios que se articulan con fuertes radiales; aleta anal con siete radios; aleta caudal redondeada. Escamas: cicloides. El ejemplar no está ilustrado, pero sus principales características conocidas se pueden ver en la Tabla 11.

Existen dos especies registradas: *E. pectoralis* y *E. andrewsi* cuya distribución geográfica y alcance estratigráfico se pueden ver en la Tabla 12.

Propterus (Agassiz, 1834).- Peces pequeños a medianos, tronco profundo e irregularmente fusiforme, con el perfil dorsal ligeramente encorvado al nivel del primer radio de la aleta dorsal. Bóveda y caja craneana: comisura supratemporal rodeada por los parietales, cuyas superficies están aumentadas por grandes bordes con ganoína; sutura frontoparietal muy sinuosa y de forma serrada; división craneal de la línea lateral expuesta por grandes orificios en el dermopterótico; vómer con una hilera de dientes largos y puntiagudos. Mandíbula superior: dientes maxilares reducidos en talla y número. Mandíbula inferior: dentario con dientes muy cercanos uno del otro; pared media del canal sensorio a través del articular, perforada por pequeños poros. Serie opercular: borde anterior del preopercular ligeramente curvo; opercular ornamentado con pequeños tubérculos de ganoína; cleitrum con una hilera vertical de denticulos. Aletas: aleta pectoral con 16 radios; aleta pélvica con seis radios precedido de fulcra; aleta caudal profundamente furcada, con fulcra en ambos bordes; aleta anal compacta, precedida de

fulcra; aleta dorsal dividida con algunos radios de la parte anterior más altos que los de la posterior. Escamas: patrón regular, escamas laterales del tronco más largas que anchas, borde posterior ligeramente convexo, escamas ventrales anteriores cicloides (Figura 2a y Tabla 11). Se registran cuatro especies: *P. elongatus*, *P. microstomus*, *P. scacchi* y *P. vidali* y su distribución geográfica y edad se muestran en la Tabla 12.

Histionotus (Egerton, 1854).- Peces de medianos a grandes, con cuerpo profundo; perfil dorsal del tronco encorvado al nivel del primer radio de la aleta dorsal. Bóveda y caja craneana: parietales y frontales con ganoína; sutura frontoparietal recta. Serie orbital: supraorbitales grandes. Mandíbula superior: expansión dentaria de la maxila horadada por una pequeña abertura, dientes ausentes o muy reducidos. Mandíbula inferior: dentario con dientes estiliformes muy cercanos uno del otro. Serie opercular: borde anterior del preopercular formando una suave curva, canal sensorio en el brazo dorsal con numerosos poros; opercular, subopercular, interopercular y primer radio branquióstego con rugosidades de ganoína en forma radiada. Aletas: primer radio de la aleta pectoral con grandes bordes de ganoína, probablemente una fulcra fusionada; base de la aleta anal angosta, primer radio con fulcra; aleta caudal profundamente furcada; aleta dorsal dividida, radios birrameados, primer radio alargado, con fulcra masiva, radios restantes de la dorsal anterior decreciendo inmediatamente en altura para formar un perfil cóncavo, aleta dorsal posterior corta y convexa. Escamas: formando un patrón de hexágonos alargados, escamas adjuntas a la aleta dorsal extendiéndose posteriormente a lo largo de sus bordes dorsales y presentando orificios de la línea lateral dorsal; escamas del postcleitrum largas, con bordes de ganoína (Figura 2b y Tabla 11).

Existen tres especies de este género: *H. angularis*, *H. oberndorferi* e *H. falsani* cuya edad y distribución se observan en la Tabla 12.

Notagogus (Agassiz, 1835).- Peces pequeños fusiformes. Bóveda y caja craneana: huesos de la bóveda craneana cubiertos por una capa de ganoína; canales sensorios del cráneo de diámetro pequeño y totalmente encerrados en el hueso; dermopterótico grande, encerrado la parte lateral de la comisura supratemporal; supratemporales ausentes; dermoesfenótico incorporado a la bóveda craneana. Serie orbital: supraorbitales formando una o dos hileras. Mandíbula superior: dientes maxilares pequeños y robustos formando una larga hilera. Mandíbula inferior: dentario moderadamente curvo, con pequeños dientes robustos y con el canal sensorio encerrado en el hueso, abierto por poros; borde anterodorsal del metapterigoide formando un ángulo agudo. Serie opercular: borde anterior del preopercular formando una curva regular; superficie del opercular cubierta por una capa delgada de ganoína. Aletas: aleta pectoral con 16 radios; aleta pélvica con

seis radios y fulcra; base de la aleta anal moderadamente ancha, con fulcra; aleta caudal débilmente furcada; aleta dorsal dividida, cada lóbulo con un perfil convexo. Escamas completas formando un patrón de hexágonos profundos, borde posterior pectinado, escamas ventrales sin ganoina, las cuales tienden a ser cicloides (Figura 2c y Tabla 11).

Se registran seis especies para este género: *N. helenae*, *N. inimontis*, *N. pentlandi*, *N. parvus*, *N. decoratus* y *N. ferreri*. Su edad y distribución se encuentran en la Tabla 12, y dentro de este estudio se reporta una nueva especie para *Notagogus*, considerada para fines de esta tesis simplemente como *Notagogus* sp. nov.

Neonotagogus (Bravi, 1994).- Misma diagnosis que para *Notagogus* sensu Bartram 1977, pero incluyendo "supraorbitales arreglados en una sola hilera y canal sensorio mandibular que corre en un seno abierto (figuras. 3a y 3b y Tabla 11).

Este género recién propuesto por Bravi (1994) hasta ahora solo incluye a la especie *N. denticulatus* debido a que es necesario hacer una revisión detallada de las especies incluidas en *Notagogus* (ver Tabla 12.

CARACTER	<i>Macrosemius</i>	<i>Legnonotus</i>	<i>Enchelyolepis</i>	<i>Propterus</i>	<i>Histionotus</i>	<i>Notagogus</i>	<i>Neonotagogus</i>	gen. nov. A	gen. nov. B
Longitud patrón	220 mm	65 mm	pequeño	60 a 130 mm	150 a 200 mm	30 a 115 mm	70 mm	61 a 90 mm	92 a 139 mm
Forma del cuerpo	alargado y delgado	alargado y delgado	alargado y delgado	profundo	profundo	medianamente delgado	medianamente delgado	alargado y delgado	medianamente delgado
Superficie de los parietales	lisa	ornamentada	?	ornamentada	ornamentada	ornamentada	ornamentada?	ornamentada	ornamentada
Boveda craneana	sin ganoina	con ganoina	?	con ganoina	con ganoina	con ganoina	con ganoina	con ganoina	con ganoina
Cuadratoyugal	sin muesca	sin muesca	?	con muesca	con muesca	sin muesca	sin muesca	sin muesca	sin muesca
Dientes maxilares	reducidos	no reducidos	?	reducidos	ausentes o reducidos	no reducidos	reducidos	reducidos	reducidos
Dientes prearticulares y coronoideos	mamiliformes	?	?	mamiliformes ?	mamiliformes ?	mamiliformes ?	?	robustos y puntiagudos	robustos y puntiagudos
Escamas en todo el cuerpo	no	no	si	si	si	si	si	no	si
Ganoina en escamas	reducida	no reducida	reducida	reducida	no reducida	reducida	reducida	no reducida	no reducida
Escamas ornamentadas	no	no	no	no	no	no	no	si	no
Aleta dorsal	no dividida	no dividida	no dividida	dividida	dividida	dividida	dividida	dividida	dividida
Aleta caudal	redondeada	redondeada	redondeada	profundamente furcada	profundamente furcada	débilmente furcada	débilmente furcada	redondeada	débilmente furcada
Radios de la aleta caudal	reducidos	no reducidos	reducidos	reducidos	ligeramente reducidos	reducidos	reducidos	reducidos	reducidos
Aletas pectorales con fulcra	no	no	?	no	si	no	no	no	no
Aletas pélvicas con fulcra	si	si	?	si	si	si	si	si	si
Aleta anal con fulcra	no	no	no	si	si	si	si	no	si
Aleta dorsal con fulcra	reducida	si	no	si	si	si	si	no	no
Aleta caudal con fulcra	si	si	si	si	si	si	si	si	si

Tabla 11.- Comparación de algunas de las características morfológicas de los géneros de la familia Macrosemidae, incluyendo los dos nuevos géneros descritos en este trabajo.

GENERO Y ESPECIE	EDAD	LOCALIDAD
<i>Macrosemius rostratus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Bavaria, Alemania
<i>Macrosemius fourneti</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Cerin, Francia
<i>Legnonotus cothamensis</i>	Triásico Tardío	Aust Cliff, Gloucestershire, Inglaterra
<i>Legnonotus krambergeri</i>	Triásico Tardío (Nórico)	Lombardía, Italia y Hallein, Austria
<i>Legnonotus obtusus</i>	Triásico Tardío (Cárnico)	Varese, Lombardía, Italia
<i>Enchelyolepis pectoralis</i>	Jurásico Tardío (Portlandiano Superior)	Meuse, Francia
<i>Enchelyolepis andrewsi</i>	Jurásico Tardío (Puberckiano)	Teffont, Wiltshire, Inglaterra
<i>Propteris elongatus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Eichstätt, Bavaria, Alemania
<i>Propteris microstomus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Eichstätt y Kelheim, Bavaria, Alemania
<i>Propteris scacchi</i>	Cretácico Temprano (Barremiano ó Albiano)	Castellammare, Nápoles, Italia
<i>Propteris vidali</i>	Cretácico Temprano (Berresiano-Valanginiano)	Montsec, Lérida, España
<i>Histionotus angularis</i>	Jurásico Tardío (Puberckiano)	Dorsetshire y Wiltshire, Inglaterra
<i>Histionotus oberndorferi</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Kelheim, Bavaria, Alemania
<i>Histionotus falsani</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Cerin, Ain, Francia
<i>Notagogus helena</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Cerin, Ain, Francia
<i>Notagogus inimontis</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Cerin, Ain, Francia
<i>Notagogus pentlandi</i>	Cretácico Temprano (Barremiano- Albiano I.)	Castellammare, Nápoles y Pietraroia, Italia
<i>Notagogus parvus</i>	Cretácico Temprano (Wealden)	Bernissart, Bélgica
<i>Notagogus decoratus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Eichstätt, Bavaria, Alemania
<i>Notagogus ferreri</i>	Cretácico Temprano (Berresiano a Barremiano)	Montsec, Lérida y Las Hoyas, Cuenca, España
<i>Neonotagogus denticulatus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Eichstätt y Kelheim, Bavaria, Alemania

Tabla 12- Edad y localidad de los géneros y especies pertenecientes a la familia Macrosemiidae

ANEXO 2

Para comprender mejor la polarización que se hizo de cada uno de los caracteres utilizados en el Análisis Sistemático y que se encuentran resumidos en la Tabla 8, a continuación se describen brevemente cada uno de ellos:

1.- Cuerpo delgado.- En general en peces, la profundidad del cuerpo se considera tomando como referencia la longitud patrón o longitud estándar. En este caso particular se estimó el cuerpo delgado con un 24% de la longitud patrón y el cuerpo profundo con más del 39%.

2.- Superficie de los parietales lisa.- En los neopterigios primitivos, tanto los parietales como otros huesos del cráneo, en general presentan una cubierta de ganoína que llega a formar grandes ornamentaciones e incluso rugosidades. El carecer de esta ornamentación, se considera como un estado avanzado dentro de los neopterigios.

3.- Canales sensorios del cráneo.- En los grupos de peces por abajo del nivel de los teleósteos, los canales del cráneo están encerrados en tubos delgados y se comunican a la superficie por pequeños poros. En algunos de los macrosémidos y en peces batipelágicos esos canales son muy anchos y están expuestos por grandes orificios, por lo que este carácter se considera como derivado.

4.- Dermoesfenótico.- En paleonícidos, picnodontos y halecomorfos, el dermoesfenótico está totalmente incorporado a la bóveda craneana y encierra la unión entre los canales sensorios infra y supraorbital. En la mayoría de los teleósteos recientes el hueso no está incorporado, por lo que se considera que esta característica es avanzada.

5.- Cuadratoyugal.- Es un hueso alargado que descansa a lo largo del borde superior del brazo ventral del preopercular y puede estar separado o fusionado con el cuadrado. La presencia de una muesca en el cuadratoyugal, dentro de los macrosémidos, se considera como un carácter derivado.

6.- Canal sensorio mandibular.- El canal puede estar encerrado totalmente en un tubo de paredes delgadas, que se abre por pequeños poros, o puede estar colocado en un amplio seno abierto a lo largo del dentario y angular. Esta última condición se presenta en la mayoría de los macrosémidos y en muchos grupos de teleósteos, por lo que se considera como un carácter avanzado.

7.- Dientes maxilares.- Una hilera completa de dientes maxilares es un carácter primitivo en la familia. Los dientes pueden estar reducidos en número o tamaño y pueden estar restringidos a la parte posterior de la mandíbula. En este análisis se tomó en cuenta la reducción en número, estimando que un número menor de diez es el carácter derivado.

8.- Escamas.- Diferentes áreas del tronco pueden estar desprovistas de escamas en diversos grupos de peces fósiles. Ontogenéticamente las regiones a cada lado de la aleta dorsal son las últimas en las que se forman las escamas y la región desprovista de escamas en *Macrosemius* y *Legnonotus* es considerada por Bartram (1977) como una especialización dentro de la familia Macrosemilidae.

9.- Ganoína en escamas.- Las escamas de neopterigios primitivos, son típicamente romboides y tienen una gruesa cubierta de ganoína, sin embargo en peces avanzados la cubierta de ganoína desaparece, quedando la típica escama de bordes óseos en teleósteos.

10.- Aleta dorsal.- Una aleta dorsal alargada se presenta en muchos grupos de peces no teleósteos como ámidos, semionótidos y catúridos, asociada con un cuerpo profundo como en picnodontos, condrósteos y semionótidos. Bartram (1977) considera que en los primeros neopterigios que se presenta una aleta dorsal dividida es en los macrosémidos, por lo que se toma como una especialización.

11.- Radios de la aleta caudal.- La aleta caudal en macrosémidos es redoneada o furcada y el número de radios varía en los diferentes géneros. Sin embargo, un mayor número de radios en la aleta caudal se considera como un carácter primitivo, como en el caso de *Legnonotus*, que presenta de 18 a 19 radios Tintori y Renesto (1983).

12.- Fulcra en las aletas.- los neopterigios primitivos tienen fuertes fulcra en la parte anterior de todas o la mayoría de las aletas, sin embargo la tendencia en general es hacia la pérdida de estas estructuras, por lo que los teleósteos actuales no las presentan. En macrosémidos la ocurrencia de fulcra en todas las aletas es variable, a pesar de esto, la aleta caudal siempre exhibe una gran fulcra en ambos lóbulos.