



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Descripción preliminar de un Género Nuevo Ichthyodectiforme (Neopterygii: Teleostei) de la Cantera Tlayúa (Cretácico Temprano), en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

T E S I S

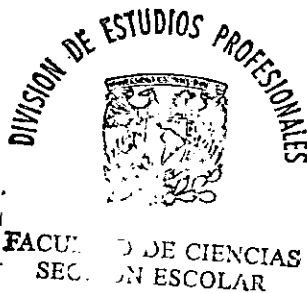
que para obtener el grado de Biólogo presenta:

JESUS ALVARADO ORTEGA

Director de Tesis: Dr. Shelton Pleasants Applegate.

MEXICO, D. F.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



1998

257499



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 está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

7 de Noviembre de 1997.

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
Descripción preliminar de un Género Nuevo Ichthyodectiforme
(Neopterygii: Teleostei) de la Cantera Tlayúa (Cretácico Temprano),
en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.
realizado por

Jesús Alvarado Ortega
con número de cuenta 8820542-5 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Shelton Pleasants Applegate

Shelton P. Applegate

Propietario Dr. Pedro García Barrera

Pedro García Barrera

Propietario Dra. Marisol Montellano Ballesteros

Marisol Montellano Ballesteros

Suplente M. en C. Luis Espinosa Arrubarrena

Luis Espinosa Arrubarrena

Suplente M. en C. Katia Adriana González Rodríguez

Katia Adriana González Rodríguez

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Alejandro Martínez Mena

Alejandro Martínez Mena



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

A mi hijo Alberto y mi esposa Maru

A mis padres.

INDICE

RESUMEN	v
Agradecimientos y créditos	vi
Acrónimos.	vii

INTRODUCCION	1
Trabajos previos	6

CAPITULO PRIMERO AREA DE ESTUDIO

Localización.	10
Marco histórico de la explotación de la Cantera Tlayúa	10
Localidades fosilíferas.	12
Bosquejo geológico	12

CAPITULO SEGUNDO MATERIAL Y METODOS

Colecta del material.	16
Selección del material en la colección paleontológica del IGLUNAM.	16
Técnicas de Preparación del material fósil	17
Técnica de limpieza con ácido acético	18
Técnica Waller	19
Técnica de transferencia.	20
Proceso general de limpieza de los vertebrados fósiles de Tlayúa.	22
Merística	25
Métodos numéricos	26
Terminología y abreviaturas	27

CAPITULO TERCERO
PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Género Nuevo	28
Descripción	
Características generales	29
Cráneo	29
Región etmoidea	33
Huesos orbitales	33
Huesos hiopalatinos.	34
Mandíbula superior	35
Mandíbula inferior	35
Serie opercular.	39
Aleta y cintura pectoral	39
Aleta y cintura pélvica	41
Aleta anal	41
Aleta dorsal	42
Aleta caudal	42
Columna vertebral	42
Escamas.	42
Discusión.	42

CAPITULO CUARTO
ANALISIS SISTEMATICO

Problemática Taxonómica del Orden Ichthyodectiformes.	46
Relaciones filogenéticas del Género Nuevo	47

CAPITULO QUINTO
ASPECTOS PALEOBIOLOGICOS DE LOS ICHTHYODECTIFORMES

Distribución geográfica y ocurrencia geológica	58
Hábitat	58
Hábitos alimenticios y locomoción	61

SUMARIO Y CONCLUSIONES.	68
REFERENCIAS.	70
Anexo 1 Diagnósis de familias y géneros ichthyodectiformes	75
Anexo 2 Polarización de caracteres	81

FIGURAS

	página
1.- Reconstrucciones de <i>Thrissops formosus</i> , <i>Allothrissops mesogaster</i> , <i>Chirocentrites vexillifer</i> , <i>Cladocyclus gardneri</i> y <i>Xiphactinus audax</i> .	4
2.- Reconstrucciones de la cabeza de <i>Allothrissops</i> , <i>Cladocyclus</i> y <i>Xiphactinus audax</i> .	5
3.- Sinapomorfías de los Ichthyodectiformes: el etmopalatino y disposición de los uroneurales.	8
4.- Localización de la Cantera Tlayúa.	11
5.- Ubicación de la localidades descritas en el texto.	13
6.- Sección transversal de las formaciones geológicas Pie de Vaca y Agua de Luna, medidas y columna estratigráfica de la Formación Tlayúa.	14
7.- Pasos a seguir en la técnica de transferencia.	21
8.- Secuencia del proceso general de limpieza de los vertebrados fósiles de Tlayúa.	26
9.- Esquema de las medidas tomadas en los ichthyodectiformes descritos.	
10.- Reconstrucción del Género Nuevo.	30
11.- Reconstrucción de la cabeza del Género Nuevo.	31
12.- Reconstrucción de cráneo del Género Nuevo.	32
13.- Cabeza del ejemplar CT 1651.	34
14.- Cabeza de ejemplar CT 2950.	36
15.- Detalles de la cabeza el ejemplar CT 343.	37
16.- Región etmoidea del ejemplar CT 3950.	38
17.- Ejemplar CT 1638, aparato mandibular.	40
18.- Aspecto de las escamas y del Opérculo del Género Nuevo.	41
19.- Hipótesis de la filogenia de los Ichthyodectiformes de Taverne (1986) y Maisey (1991).	48
20.- Hipótesis de las relaciones filogenéticas del Género Nuevo.	51
21.- Cráneo de <i>Occithrissops</i> , Género Nuevo, <i>Cladocyclus</i> e <i>Ichthyodectes</i> .	52
22.- Región etmoidea del creáneo de <i>Occithrissops</i> , <i>Allothrissops</i> y <i>Thrissops</i> .	53
23.- Articulación entre el maxilar y el premaxilar en <i>Allothrissops</i> y Género Nuevo.	53
24.- Mandíbula inferior de <i>Allothrissops</i> , Género Nuevo, <i>Gladocyclus</i> , <i>Saurodon</i> y <i>Xiphactinus</i> .	55
25.- Aspecto de la superficie externa de las escamas de <i>Thrissops</i> y <i>Xiphactinus</i> .	56
26.- Alcances estatigráficos de los géneros ichthyodectiformes.	59
27.- Distribución geográfica de los géneros ichthyodectiformes.	60
28.- Modelo paleoambiental de Tlayúa de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996).	62
29.- Comparación de las proporciones corporales y los hábitos alimenticios que los peces óseos.	63
30.- Peces actuales análogos de los ichthyodectiformes. <i>Chrocentrus</i> , <i>Exos reticulatus</i> , <i>Sphryaena borealis</i> y <i>Tarpon atlanticus</i> .	64

TABLAS

	página
1.- Características de las técnicas químicas y las técnicas mecánicas .	17
2.- Solubilidad del fosfato de calcio en mg/litro.	19
3.- Medidas tomadas a los ichthyodectiformes tlayuanos del Género Nuevo.	29
4.- Características de los géneros del Suborden Ichthyodectoidei y de los no-ichthyodectoidei	43
5.- Características de las familias agrupadas en el Suborden Ichthyodectoidei.	44
6.- Polarización de los caracteres anatómicos de los ichthyodectiformes.	49
7.- Matriz de datos generada en el presente trabajo.	50

RESUMEN

Los ichthyodectiformes son un orden nominal de teleósteos primitivos con posición taxonómica incierta, que habitaron en las aguas cálidas y poco profundas de las zonas costeras del mar de Tetis durante el Jurásico y el Cretácico.

En la Cantera Tlayúa (de edad albiana), localidad fosilífera ubicada en el Municipio de Tepexi de Rodríguez, Puebla, han sido colectados alrededor de 130 ejemplares ichthyodectiformes, los cuales están depositados en el Museo de Paleontología del Instituto de geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

En este trabajo se propone erigir un Género Nuevo (con una especie) con base en el estudio de seis ejemplares ichthyodectiformes tlayuanos. Este Género Nuevo se caracteriza por presentar una mezcla peculiar de caracteres primitivos y derivados que nunca había sido observada en ningún género.

El análisis filogenético llevado a cabo para ubicar la posición taxonómica del Género Nuevo dentro del Orden Ichthyodectiformes, revela que para incluir este género al seno del Suborden Ichthyodectoidei (colocado momentáneamente dentro en una familia incierta), es necesario modificar el número de caracteres considerados hasta ahora como diagnósticos de dicho suborden, y al mismo tiempo modifica la composición de la Familia Cladocyclidae.

AGRADECIMIENTOS Y CREDITOS

Deseo hacer patente que la presente tesis es el fruto del trabajo, interés y apoyo de cada una de las personas involucradas en el proyecto Tepexi, de su Director Dr. Shelton Pleasants Applegate, de los M. en C. Luis Espinosa Arrubarrena y Katia Adriana González Rodríguez, de la Dra. Marisol Montellano Ballesteros, del Biólogo Hugo E. Castro Azuara y de cada uno de los miembros de la familia Aranguthy y canteros de Tlayúa; a quienes expreso mi más profundo agradecimiento.

De igual manera, agradezco todas las facilidades brindadas por la Dra. María del Carmen Perrillat, coordinadora del Museo Paleontológico del Instituto de Geología de la UNAM, quien me permitió el acceso a los ejemplares fósiles tema de este trabajo.

También agradezco al Dr. Pedro García por haberme inculcado el gusto por la paleontología, así como por sus sugerencias y la revisión de este trabajo.

Agradezco a las autoridades del Instituto de Geología de la UNAM, a su director Dr. Dante Jaime Morán Zenteno y sus colaboradores Ing. Rodolfo del Arenal, Lic. René Alcalá y Dra. Socorro Lozano, jefa del Departamento de Paleontología, por apoyar e impulsar el desarrollo de esta tesis.

Los trabajos de rescate y de curación del material fósil que sirvió para realizar este trabajo fueron posibles gracias al apoyo financiero de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Proyectos con números de referencia EO 11 y JO 86) y de la Dirección General de Asuntos Académicos de la UNAM (proyecto No. IN210394).

Doy gracias al Dr. Rubens Da Silva Santos de la Academia Brasileña de Ciencias y al Dr. Louis Taverne de la Universidad Libre de Bruselas por el material bibliográfico que amablemente me hicieron llegar.

Agradezco las sugerencias y el apoyo del técnico laboratorista Carlos Nuñez Alfaro y del Dr. Enrique Martínez, quienes además de compartir su laboratorio conmigo, me sugirieron y alentaron en el desarrollo de las técnicas de limpieza del material fósil.

Hago participe al Dr. Victor Hugo Reynoso Rosales en el logro de esta tesis, ya que las asesorías que me brindó en el uso del programa PAUP hicieron posible el desarrollo del análisis cladístico presentado en estas páginas.

Agradezco al Sr. Gregorio Chávez por el material fotográfico presentado en este trabajo.

ACRONIMOS

Las siguientes siglas corresponden a las de todas aquellas instituciones involucradas en el rescate y conservación del material paleontológico de la Cantera Tlayúa, también corresponden a las siglas utilizadas en la Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM; todas ellas serán utilizadas a lo largo de este trabajo.

CONABIO	Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
CONACyT	Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología
CT	Cantera Tlayúa (número consecutivo dado a los ejemplares de la colección de fósiles colectados en la Cantera Tlayúa)
DGAPA	Dirección General de Asuntos Académicos
IGLUNAM	Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México
IGM	Instituto Geológico Mexicano, antiguo nombre del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México
INI	Instituto Nacional Indigenista
NGS	National Geographic Society
NSF	National Science Fundation
UNAM	Universidad Nacional Autónoma de México

INTRODUCCION

No quiero que estos fósiles terminen colgados
en las chimeneas de los ricos.

Don Miguel Aranguthy.

Las preguntas en torno al origen del hombre y de todos los seres vivos no tuvieron indicios lógicos para ser resueltas antes del estudio de los fósiles. Conocer los orígenes y evolución de los seres vivos, reconstruidos a partir de sus restos conservados en las rocas, ha permitido entender integralmente el fenómeno de la vida en el planeta (Vera, 1966).

A pesar de que entre los griegos Herodoto comprendió que los fósiles eran restos de seres vivos que ya no existían, las explicaciones místicas sobre el origen y naturaleza de los que entonces fueron considerados "caprichos divinos" perduraron la mayor parte de la historia. Todo intento racional por entender la naturaleza de los fósiles fue ignorado hasta fines del siglo XVIII, en ese entonces las explicaciones científicas de este fenómeno tomaron fuerza, originándose así la Paleontología como la ciencia encargada de estudiar a los fósiles (Dixon *et al.*, 1993).

Los fósiles son cualquier evidencia de la existencia de seres vivos prehistóricos. Estos pueden ser partes de sus cuerpos o las huellas de sus actividades, que conservados en los sedimentos, físicamente demuestran algún aspecto de como fueron aquellos seres vivos (Schopf, 1975).

La muerte de los organismos es el inicio de un proceso de transformación química, física y biológica que en algunos casos puede dar origen a los fósiles. No todos los organismos o las huellas de sus actividades tienen las mismas posibilidades de llegar a formar parte del registro fósil, para ello deben cumplirse una gran cantidad de condiciones, de tal suerte que la existencia de los fósiles debe ser considerada como una rareza (Dixon *et al.*, 1993).

Sólo muy pocas localidades en todo el mundo contienen fósiles extraordinariamente bien conservados, a partir de ellos los cuales los paleontólogos y estudiosos de la evolución pueden describir todos los aspectos de la vida en otros tiempos geológicos. Los fósiles de dichos lugares son tan abundantes y diversos que es posible conocer cuales fueron sus relaciones tróficas y frecuentemente muestran detalles anatómicos tan finos como la forma y disposición de los organelos celulares. Estos extraordinarios sitios o Lagerstätten¹ (e.g. Solnhofen en Alemania, Cerin en Francia, Santa en Brasil, etc.) son de suma importancia, pues abren verdaderas puertas para conocer a los seres vivos del pasado.

La Cantera Tlayúa, en Tepexi de Rodríguez, Puebla, es la más extraordinaria e importante localidad fosilífera mexicana del Cretácico Inferior (Albiano, hace aproximadamente 110 millones de años). En ella han sido

¹ Término alemán asignado a las localidades en donde el registro fósil es abundante y extraordinariamente bien conservado (Seilacher, 1970). Su traducción al español corresponde a "veneros fosilíferos" (Applegate *et al.*, 1991).

recolectados una gran cantidad de fósiles con un excelente estado de conservación que le han dado fama y han motivado que esta localidad sea considerada como la "Lagerstätten mexicana" por paleontólogos nacionales y extranjeros, ya que, además de ser abundantes, los fósiles tlayuanos representan una amplia diversidad biológica (Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996).

La paleobiota rescatada de la Cantera Tlayúa tiene, sin duda alguna, un importante valor científico. El Departamento de Paleontología del Instituto de Geología la UNAM, con conocimiento pleno de ello, ha mantenido como objetivo en cada uno de los proyectos vinculados con esta localidad, la difusión de los resultados obtenidos. Este trabajo representa la continuación de dicho empeño y la culminación de los esfuerzos de un grupo de investigadores que, desde el descubrimiento de esta extraordinaria localidad fosilífera, se ha dedicado a cumplir estas metas.

Los fósiles provenientes de la Cantera Tlayúa son albergados en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM (IGLUNAM), en donde hasta la fecha han sido registrados más de 5,000 ejemplares. De acuerdo con Applegate (1996) la paleofauna tlayuana está representada por más de 100 taxa, entre los que se cuenta con plantas terrestres (gimnospermas), algas marinas, foraminíferos, esponjas, belemnites, amonites, decápodos, bivalvos, poliquetos, gasterópodos, equinoideos, holoturoideos, asteroideos, ofiuroides, crinoideos, arácnidos, insectos, numerosas formas de peces, tortugas dulceacuicolas y marinas, lagartijas terrestres y marinas, cocodrilos, reptiles voladores, etc. (Applegate *et al.*, 1984; Buitrón y Malpica-Cruz, 1987; Martill, 1989; González-Rodríguez, 1996; Applegate y González-Rodríguez, 1990; Buitrón, 1991; Buitrón *et al.*, 1993 y Reynoso-Rosales, 1996).

Los peces actinoptergios son el grupo mejor representado en la paleofauna de la Cantera Tlayúa pues comprenden cerca del 70 % del total de fósiles colectados y excepto por un ejemplar sarcopterigio, ningún otro grupo de peces ha sido encontrado. De acuerdo con Applegate (com. pers. 1997), de ese porcentaje el 83% son teleósteos (con los siguientes taxa: Pholidophoriformes, Gonorynchiformes, Ichthyodectiformes, Elopidae, Clupeidae, Plethodontidae, Aspidorhynchidae, Ellimichthyidae y Salmoniformes) y 17 % son "neopterigos primitivos" (Pycnodontidae, Macrosemiidae, Ophiopsidae, Amiidae y Semionotidae). Recientemente fueron descubiertos un ejemplar de la Familia Caturidae, cinco representantes del Orden Bericiformes (González-Rodríguez, 1996) y un ejemplar perteneciente al género Axelrodichthys, el cual es hasta ahora el único celacántido (sarcopterigio) fósil mexicano (Espinosa-Arrubarrena *et al.*, 1996).

La Cantera Tlayúa, con una gran cantidad de especies de peces potencialmente nuevas para la ciencia, es una de las localidades de peces fósiles más importantes en el mundo (Applegate, 1996), ya que, estos fósiles muestran un mosaico de la diversidad de los peces que habitaron el oeste del mar de Tetis durante el Cretácico Inferior, en uno de los momentos más importantes de su evolución, cuando los teleósteos comenzaban a consolidarse como el grupo dominante al desplazar a otros taxa, de los cuales hay también representantes en esta localidad.

Los estudios paleoictiológicos de los fósiles tlayuanos a penas a comenzado y hasta el momento sólo se cuenta con la descripción de algunas especies nuevas, como son Teoichthys kallistos de la Familia Ophiopsidae (Applegate, 1988) y Tepeichthys aranguthyrorum de la Familia Pycnodontidae (Applegate, 1992); además se cuenta con la descripción preliminar de una especie de Notagogus y dos géneros nuevos de la Familia Macrosemiidae, los cuales representan el primer informe de este taxón en América (González-Rodríguez 1996); además, el Dr. Lance Grande está preparando un artículo donde describe a los amidos de Tlayúa (Dr. Lance Grande, com. pers. 1997). De cualquier manera, la cantidad, diversidad y calidad de los fósiles tlayuanos son, por si mismos, granatía de la importancia de la información que su estudio puede generar.

Según Applegate (1996), los ichthyodectiformes son el cuarto taxón más importante entre los peces de Tlayúa, ya que representan cerca de 4.3 % de la diversidad ictiológica registrada en esta localidad. Este mismo autor señaló la presencia de, al menos, dos formas ichthyodectiformes en Tlayúa, sin que hasta ahora ninguna de ellas haya sido estudiada.

Los más de 130 ichthyodectiformes depositados en el Museo de Paleontología del IGLUNAM y el exquisito grado de conservación de algunos ejemplares hacen de esta colección, única en el país, una de las más importantes de su tipo en el mundo. Cabe señalar que, en colecciones extranjeras los fósiles representantes de algunos géneros de ichthyodectiformes son abundantes, pero están incompletos y mal conservados, mientras que los ejemplares de los géneros restantes, aunque bien conservados, son extremadamente escasos (Patterson y Rosen, 1977).

Los Ichthyodectiformes (Figura 1) son un orden nominal de peces teleósteos primitivos, que durante el Mesozoico fueron depredadores activos en las aguas marinas cálidas y poco profundas. Los miembros de este taxón extinto se caracterizan por poseer cuerpos esbeltos y alargados, una amplia aleta caudal y las aletas dorsal y anal opuestas y atrasadas (Maisey, 1991). A partir de la segunda mitad de este siglo los ichthyodectiformes han sido objeto de numerosos estudios, sin embargo, continúan siendo poco conocidos y persisten los problemas relacionados en torno a su origen, diversidad e interrelaciones (Taverne, 1986).

De acuerdo con la revisión taxonómica más reciente realizada por Maisey (1991), los géneros pertenecientes al Orden Ichthyodectiformes se reúnen en tres familias: Ichthyodectidae, Cladocyclidae y Saurodontidae, mismas que conforman el Suborden Ichthyodectoidei (que al mismo tiempo agrupa los géneros más derivados); mientras que, fuera de este único suborden se colocan cuatro géneros primitivos con posición incierta (que a lo largo de este trabajo son llamados informalmente como géneros "no-ichthyodectoidei").

Según Maisey (1991), las características que definen al Suborden Ichthyodectoidei y lo separan de los géneros "no-ichthyodectoidei" (géneros *incertae sedis*) son numerosas, es decir, entre ambos grupos existen profundas y marcadas diferencias, sin que hasta el momento haya sido posible reconocer cuales fueron los patrones que dieron lugar al surgimiento de cada una de las familias del Suborden Ichthyodectoidei a partir de las formas más primitivas. En este sentido, este trabajo que comprende el estudio de una pequeña muestra de ichthyodectiformes tlayuanos, no solamente incrementa el conocimiento de la diversidad alcanzada por este orden de peces durante el Cretácico Inferior, ya que además, permite proponer algunos cambios sustanciales en la concepción de las interrelaciones del grupo.

La idea surgida durante la primera revisión de la colección de ichthyodectiformes de la Cantera Tlayúa, cuando fueron seleccionados los ejemplares descritos en este trabajo, fue que estos peces podrían pertenecer a la Familia Cladocyclidae, dado que, el número de vértebras, las proporciones corporales y el aspecto de la cabeza y las aletas, corresponden a los de dicha familia. Sin embargo, un análisis más detallado reveló una mezcla singular de caracteres primitivos y derivados que permiten proponer la creación de un género nuevo, llamado Género Nuevo, el cual representa una forma intermedia entre los géneros "no-ichthyodectoidei" y los géneros del Suborden Ichthyodectoidei de Maisey (1991).

Bajo el contexto anterior, al comenzar este trabajo se establecieron los objetivos de describir al Género Nuevo y determinar su posible posición taxonómica dentro del Orden Ichthyodectiformes. Para ello fueron analizados seis ejemplares ichthyodectiformes, algunos de los cuales fueron preparados con técnicas químicas de limpieza descritas en estas páginas y cuya aplicación en los fósiles tlayuanos permite obtener más información de cada uno de los ejemplares procesados.

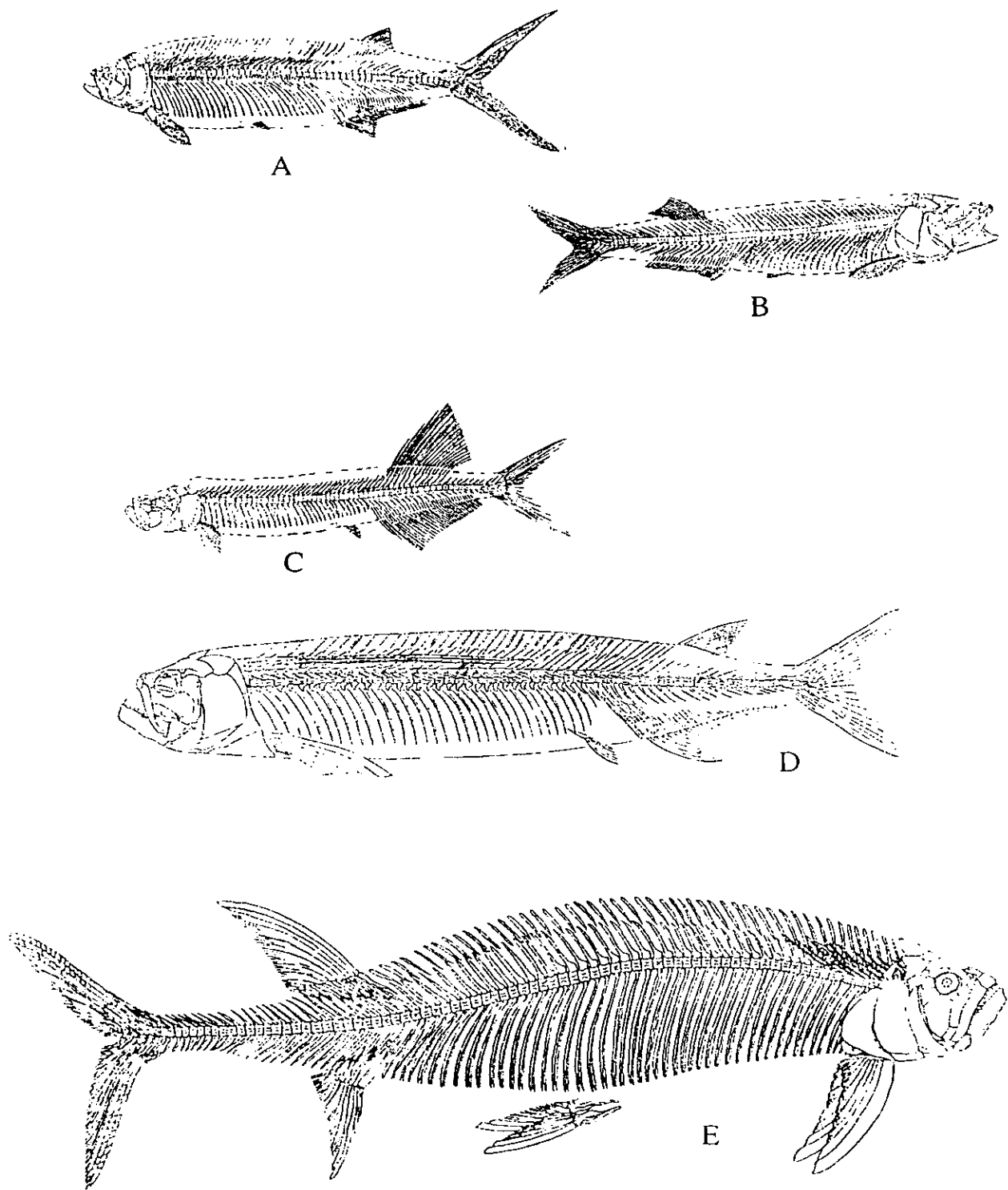


Figura 1.- Reconstrucción de algunos miembros del Orden Ichthyodectiformes, A) Thrissops formosus (tomado de Taverner 1977); B) Allothrissops mesogaster (tomado de Taverner, 1975-a); C) Chirocentrites vexillifer (tomado de Taverner, 1986); D) Cladocyclus gardneri (tomado de Maisey, 1991) y E) Xiphactinus audax (tomado de Taverner, 1973).

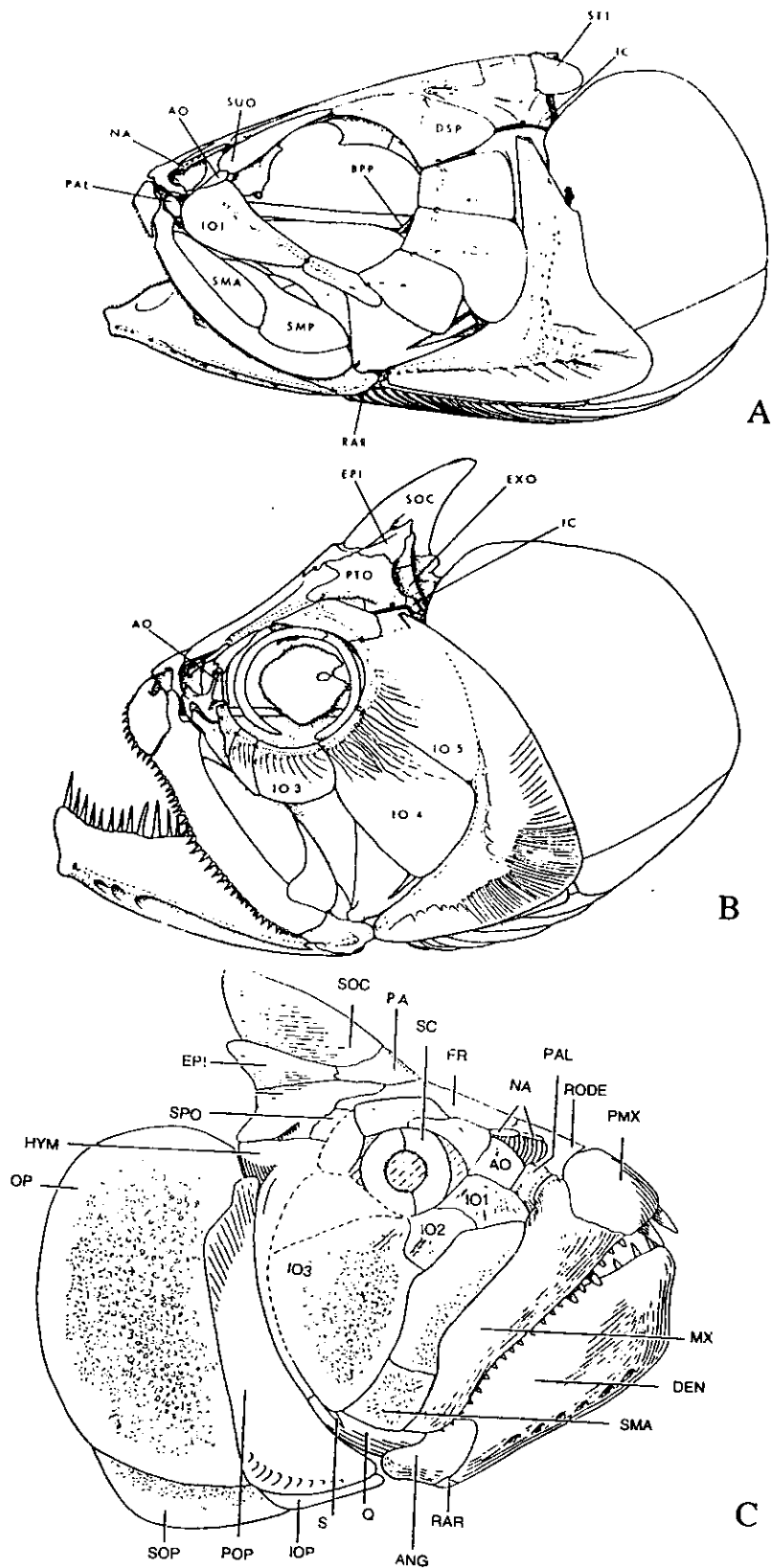


Figura 2.- Reconstrucción de la cabeza de A) *Allothrissops* (tomado de Patterson y Rosen, 1977); B) *Cladocycclus* (tomado de Patterson y Rosen, 1977) y C) *Xiphactinus audax* (tomado de Bardack, 1965).

La propuesta para incluir al Género Nuevo dentro del Suborden Ichthyodectoidei, se sustenta en la presencia de algunos caracteres que de acuerdo con Maisey (1991) son diagnósticos de dicho taxón. Sin embargo, la presencia de dos caracteres primitivos (parietales no fusionados y la formación de la articulación mandibular en la que no participa el angular) en este género tlayuano, no sólo permite excluirlo de cualquiera de las familias (y géneros) establecidas, pues además, modifican la concepción de dicho suborden y revelan la posibilidad de que la familia Cladocyclidae sea un grupo parafilético.

Cabe señalar que quedan aún sin resolver muchas cuestiones respecto a los Ichthyodectiformes, no obstante, el estudio de los fósiles tlayuanos de este grupo a penas ha comenzado y seguramente en un futuro próximo su contribución al entendimiento de este orden será mucho mayor.

Trabajos previos

No obstante que, los géneros formalmente establecidos dentro del Orden Ichthyodectiformes fueron descritos casi en su totalidad durante el siglo XIX y principios del XX, la conformación del grupo, su origen y posición taxonómica, continúan siendo una controversia (Taverne, 1986).

En un principio, la distribución y forma de las aletas, la forma del cuerpo y la presencia de poderosas mandíbulas portadoras de una hilera de dientes, motivaron la sospecha de que existía una relación estrecha entre este taxón y los esferinóides o barracudas actuales (Bardack, 1965).

La primera propuesta formal para ubicar taxonómicamente a los ichthyodectiformes fue elaborada por Woodward (1901), quien retomó las ideas de Heckel (1849) y reunió en la Familia Chirocentridae a Chirocentrus dorab con algunos "ichthyodectiformes". Medio siglo después Saint Seine (1949) y Bardack (1965) aún intentaban demostrar la conexión filogenética entre los chirocéntridos de Woodward (1901). Sin embargo, años después Cavender (1966) descubrió las marcadas diferencias entre ambos grupos.

El mismo año en que Cavender (1966) describió las diferencias entre la aleta caudal de Chirocentrus respecto a las de Gillicus, Ichthyodectes y Xiphactinus, Greenwood y colaboradores (1966) incluyeron a los "ichthyodectiformes" como una familia entre los Osteoglossomorfos. Sin embargo, a Patterson y Rosen (1977) demostraron la inconsistencia de dicha propuesta.

Bardack y Sprinkle (1969) establecieron el Orden Ichthyodectiformes, considerándolo como un grupo *incertae sedis* entre los teleósteos, criterio que ha sido respetado por otros autores desde entonces. Por otro lado, Taverne (1973, 1975-a, 1975-b, 1979, 1986) sostiene el Superorden Osteoglossomorfos esta formado por los Ichthyodectiformes y Osteoglossiformes, y además, afirma que Allothrissops es en realidad un leptolépido, no un ichthyodectiforme.

Nelson (1973-a) propuso que existía una relación estrecha entre los Ichthyodectiformes y los Elopomorfos. Sin embargo, tal hipótesis se sustenta sólo en la comparación de la mandíbula inferior, por lo que no ha sido apoyada por otros paleoictiólogos.

Patterson y Rosen (1977) consideran que el Orden Ichthyodectiformes es un grupo monofilético emergido en un estadio anterior a los osteoglossomorfos y que ambos grupos están separados por una forma intermedia, Tharsis dubius. Además, señalan que los Ichthyodectiformes no comparten sinapomorfias con ningún otro grupo de teleósteos y que aclaren sus relaciones; de tal modo, consideran que las ideas de Taverne (1973, 1975-a, 1975-b) son "el resultado de la búsqueda de ancestros basada en simpleiomorfias".

Patterson y Rosen (1977) reconocieron dos subórdenes (monofiléticos) dentro del Orden Ichthyodectiformes. Establecieron el Suborden "Allothrissopodei" con una familia, en donde Allothrissops fue el único género incluido; mientras que, en el Suborden Ichthyodectoidei reunieron en las dos familias (Ichthyodectidae y Saurodontidae) al resto de los ichthyodectiformes conocidos entonces. Sin embargo, los caracteres diagnósticos del Suborden "Allothrissopodei" fueron encontrados más tarde en otros ichthyodectiformes (Maisey, 1991), lo cual motivó su desaparición.

Taverne (1986) demostró que Thrissops presenta caracteres tan primitivos que permiten excluirlo de cualquiera de las familias establecidas en el Suborden Ichthyodectoidei y colocarlo en el origen de los ichthyodectiformes más derivados.

Finalmente Maisey (1991) llevó a cabo un análisis en el cual estableció una nueva clasificación para el Orden Ichthyodectiformes. Encontró que los géneros más derivados están reunidos en tres grupos monofiléticos que constituyen cada una de las familias agrupadas en el Suborden Ichthyodectoidei (Cladocyclidae, Ichthyodectidae y Saurodontidae), y fuera de este único suborden colocó cuatro géneros con posición incierta (Occithrissops, Allothrissops, Thrissops y Eubiodectes).

Los peces del Orden Ichthyodectiformes se caracterizan por presentar cuerpos esbeltos y alargados, su cabeza es pequeña y triangular (Figura 2); el piso de la cápsula nasal está ocupado por una osificación altamente especializada: el etmopalatino, el cual se articula con la cabeza del palatino; los dientes forman una hilera en el premaxilar, el maxilar y el dentario; a cada lado de las vértebras hay un par de huecos, las costillas casi encierran la cavidad abdominal, los coracoides ventralmente se alargan y se encuentran, las aletas anal y dorsal son opuestas, las aletas pareadas están colocadas en el borde inferior del cuerpo y la enorme aleta caudal es ampliamente bifurcada (Bardack y Sprinkle, 1969; Taverne, 1986; Patterson y Rosen, 1977 y Maisey, 1991).

Respecto a la naturaleza monofilética del Orden Ichthyodectiformes, Patterson y Rosen (1977, p. 162) señalaron la existencia de las siguientes sinapomorfias (caracteres derivados compartidos):

- 1.- El etmopalatino: hueso endoesquelético pareado en el piso de la cápsula nasal y que se articula con el palatino (Figura 3-A).
- 2.- Seis o siete uroneurales, los primeros tres o cuatro se extienden y cubren la cara lateral de los preurales primero, segundo e incluso algunas veces el tercero (Figura 3-B).

Información generada más recientemente demuestra cierta inconsistencia en el valor diagnóstico de estos caracteres sinapomórficos propuestos por Patterson y Rosen (1977), arriba citados.

Respecto al primero de ellos, Taverne (1986) ha reportado la ausencia de etmopalatino en todos los ejemplares de Allothrissops por él analizados (razón por la cual ha propuesto reiteradamente la exclusión de este género como miembro del Orden Ichthyodectiformes). Mientras que, Schaeffer y Patterson (1984) consideraron a Occithrissops como un ichthyodectiforme sin que este hueso haya sido observado en ninguno de los ejemplares de este género.

Respecto al segundo carácter, Taverne (1986) ha señalado que los uroneurales se redujeron a cinco pares en los géneros más derivados (miembros de las familias Ichthyodectidae y Saurodontidae) y en Eubiodectes, mientras que por otro lado, Schaeffer y Patterson (1984) encontraron una disposición diferente de los uroneurales de Occithrissops y algunas especies de Thrissops. De esta manera, Schaeffer y Patterson (1984) suspendieron formalmente el valor diagnóstico de este carácter en los Ichthyodectiformes, ya que anteriormente se encontró un arreglo similar de los uroneurales fue encontrado en los crossognathidos (Patterson y Rosen, 1977, Fig. 21).

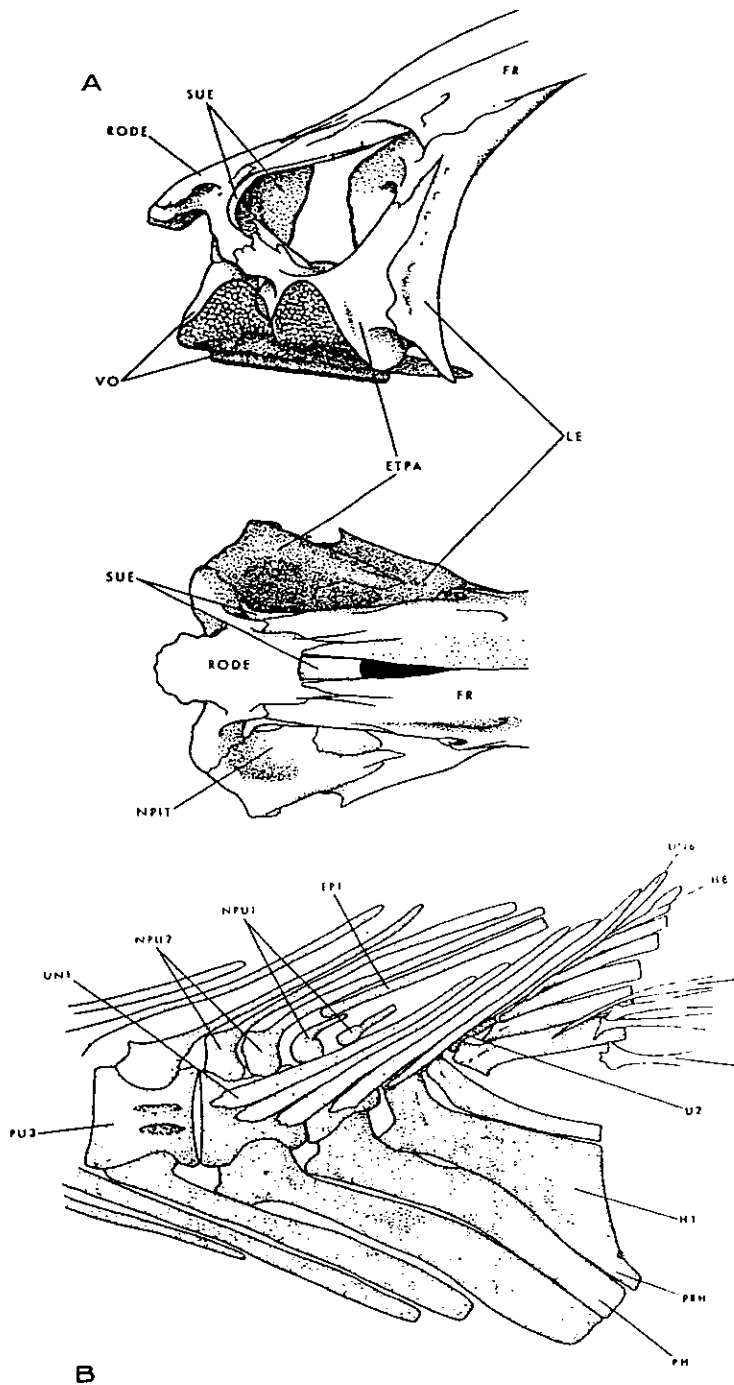


Figura 3.- Características derivadas compartidas por los Ichthyodectiformes. A) Vistas dorsal y lateral de la región etmoidea que muestra la presencia del etmopalatino (ETPA, en *Cladocycclus*) y B) Disposición de los uroneurales (UN 1-6) en la aleta caudal en *Cladocycclus* (tomado de Patterson y Rosen, 1977, Figs. 6 y 19).

De acuerdo con Maisey (1991) el Orden Ichthyodectiformes está formado por los siguientes taxa:

El Suborden Ichthyodectoidei agrupa a tres familias que representan cada grupos monofiléticos. La Familia Cladocyclidae, agrupa a los géneros más primitivos del suborden: Cladocyclus (Figura 1 D y 2 B), Chiomystus y Chirocentrites (Figura 1 C), que comparten como sinapomorfía el aspecto de la cresta supraoccipital, la cual posteriormente rebasa el margen posterior del cráneo.

La Familia Saurodontidae (Saurodon y Saurocephalus) es la más peculiar dentro del suborden, debido a dos caracteres de la mandíbula altamente especializados (Bardack y Sprinkle, 1969): presentan un predentario (no pareado y edentado) y mellas o forámenes en la base de los dientes (que son pequeños orificios que se abren en la superficie lingual del premaxilar, maxilar y dentario).

Los géneros Xiphactinus (Figuras 1 E y 2 C), Gillicus e Ichthyodectes forman la Familia Ichthyodectidae (grupo más derivado dentro del Suborden Ichthyodectoidei), y presentan las siguientes características: epioccipitales cuya extensión anterior rebasa la mitad de la cresta supraoccipital, el hueso nasal subdividido y el número de vértebras es mayor de 70 (Maisey, 1991).

Finalmente, Maisey (1991) colocó en posición incierta fuera del Suborden Ichthyodectoidei a Occithrissops, Allothrissops (Figura 1 B y 2 A), Thrissops (Figura 1 A) y Eubiodectes.

De acuerdo con los resultados de este trabajo, la inclusión del Género Nuevo de la Cantera Tlayúa dentro del Suborden Ichthyodectoidei, modifica el esquema establecido por Maisey (1991), ya que, este nuevo taxón presenta una mezcla peculiar de características que sugieren, por un lado, la exclusión de dos de los caracteres considerados diagnósticos del Suborden Ichthyodectoidei, y por otra parte, es posible que la Familia Cladocyclidae no sea un grupo monofilético. Respecto a los géneros *incerta sedis* de Maisey (1991), en este trabajo se propone colocar a Thrissops como el grupo hermano del Suborden Ichthyodectoidei.

Antes del descubrimiento de ichthyodectiformes en la Cantera Tlayúa, el registro fósil de este grupo de peces fósiles en México se limitaba a cuatro ejemplares provenientes de distintas localidades (Barrios-Rivera, 1985). El mal estado de conservación de estos primeros ichthyodectiformes mexicanos impidió que tuvieran importancia en las investigaciones sobre del grupo (Bardack, 1965). Un ejemplar de Ichthyodectes y otro de Xiphactinus del Turoniano Superior provienen de la Formación Agua Nueva en San Luis Potosí (Maldonado Koerdell, 1949, 1956), fragmentos de Thrissops fueron colectados en sedimentos jurásicos de Tlaxiaco, Oaxaca (Felix, 1891); mientras que, el único ejemplar de la especie Prymnetes longiventer provienen de una localidad desconocida de Chiapas (Bardack, 1965).

AREA DE ESTUDIO

Localización

Tepexi de Rodríguez es una cabecera municipal de la región Alta Mixteca del sudeste del Estado de Puebla, situada a 92 km de la ciudad capital, Puebla de Zaragoza. En esta región afloran sedimentos de diferentes formaciones geológicas que han motivado estudios paleontológicos y geológicos recientes.

La Cantera Tlayúa (Figura 4), sitio de origen de los peces fósiles descritos en este trabajo, se localiza en las coordenadas 18° 35' latitud norte y 97° 55' longitud oeste, a tres kilómetros al noreste del centro de la población de Tepexi de Rodríguez y a dos kilómetros al sudeste del Museo Paleontológico "Pie de Vaca", ubicado en la Colonia Morelos de este municipio (Applegate, 1992).

Marco histórico de la explotación de la Cantera Tlayúa

El territorio que ocupa actualmente el Municipio de Tepexi de Rodríguez, Puebla, fue dominado por tres corrientes culturales prehispánicas: popolocas, mixtecos y náhuas. Estos últimos dieron a la región el nombre de "Tepexi", palabra compuesta por los vocablos "tetl" (roca) y "pexic" (partir), y que en náhuatl significa "roca partida" o "lugar barrancoso" (Applegate *et al.*, 1984).

Una de las actividades económicas más importantes en Tepexi de Rodríguez es la extracción de roca. Pioneros en esta actividad fueron Don Miguel Aranguthy y su familia, quienes explotan un afloramiento de rocas peculiares en toda la región: la Cantera Tlayúa.

La familia Aranguthy, propietaria de la Cantera Tlayúa, comenzó a explotarla a finales de la década de 1950, las lajas de caliza obtenidas son utilizadas en la industria de la construcción, dados su buen aspecto (con tonalidades rojizas) y alta resistencia.

Tlayúa es una palabra náhuatl que significa "lugar de la oscuridad" o "lugar del crepúsculo". Esta palabra es el nombre original de la barranca donde afloran los sedimentos que han sido empleados para describir la formación geológica, la cual también recibe ese nombre (Applegate, 1992).

Los Señores Aranguthy pronto comenzaron a encontrar "mojarritas" entre las rocas (hermanos Félix y Ranulfo Aranguthy, com. pers., 1997), es así como debe acreditarse a la familia el descubrimiento de esta localidad paleontológica. Los esfuerzos de Don Miguel y sus hijos por dar a conocer sus hermosos fósiles, se vieron coronados cuando Harry Möller (1980) publicó a nivel nacional la existencia de la Cantera Tlayúa y su contenido fósil. El impacto de tal noticia dio pauta a la pronta intervención de un grupo de paleontólogos del Instituto de Geología de la UNAM que hasta la fecha es liderado por el Dr. Applegate.

Desde 1981, el Instituto de Geología de la UNAM ha desarrollado un amplio programa en el que están contemplados el rescate y conservación de los fósiles de Tlayúa y otras localidades en Tepexi de Rodríguez, en dicha labor se ha contando con la colaboración de diversas instituciones nacionales y extranjeras.

De 1981 a 1997 personal del Departamento de Paleontología del IGLUNAM ha sido protagonista en el desarrollo de los proyectos de investigación sobre la Cantera Tlayúa. En 1989 fue inaugurado el Museo Paleontológico Pie de Vaca, cuya construcción fue posible gracias al apoyo del INI, la UNAM, la familia

Aranguthy y la comunidad de Tepexi de Rodríguez. En el período 1985-1986 la NGS subvencionó el proyecto N° 2580-82, en el que se desarrollaron estudios paleontológicos de la región y se amplió la zona de extracción en la Cantera Tlayúa. De 1986 a 1988 la NSF subvencionó las investigaciones paleontológicas en la Cantera Tlayúa, período en el que se amplió el área de extracción en la cantera. El CONACyT apoyó dos proyectos (0626T9109 y P221CCON 892313) con los que fue posible la apertura de nuevos espacios de explotación en la Cantera Tlayúa y se llevaron a cabo estudios geológicos y paleontológicos en áreas vecinas durante el período 1991-1993. Por su parte la CONABIO (proyectos EO-11 y JO-86) durante 1994-1997 subvencionó la extracción de fósiles y la sistematización de la colección paleontológica del IGLUNAM y la "limpieza con técnicas químicas" de fósiles, incluyendo los descritos en este trabajo. Finalmente, la DGAPA con el Proyecto N° IN210394 (período 1994-1997) hizo posible la continuación del rescate y limpieza de fósiles tlayuanos.

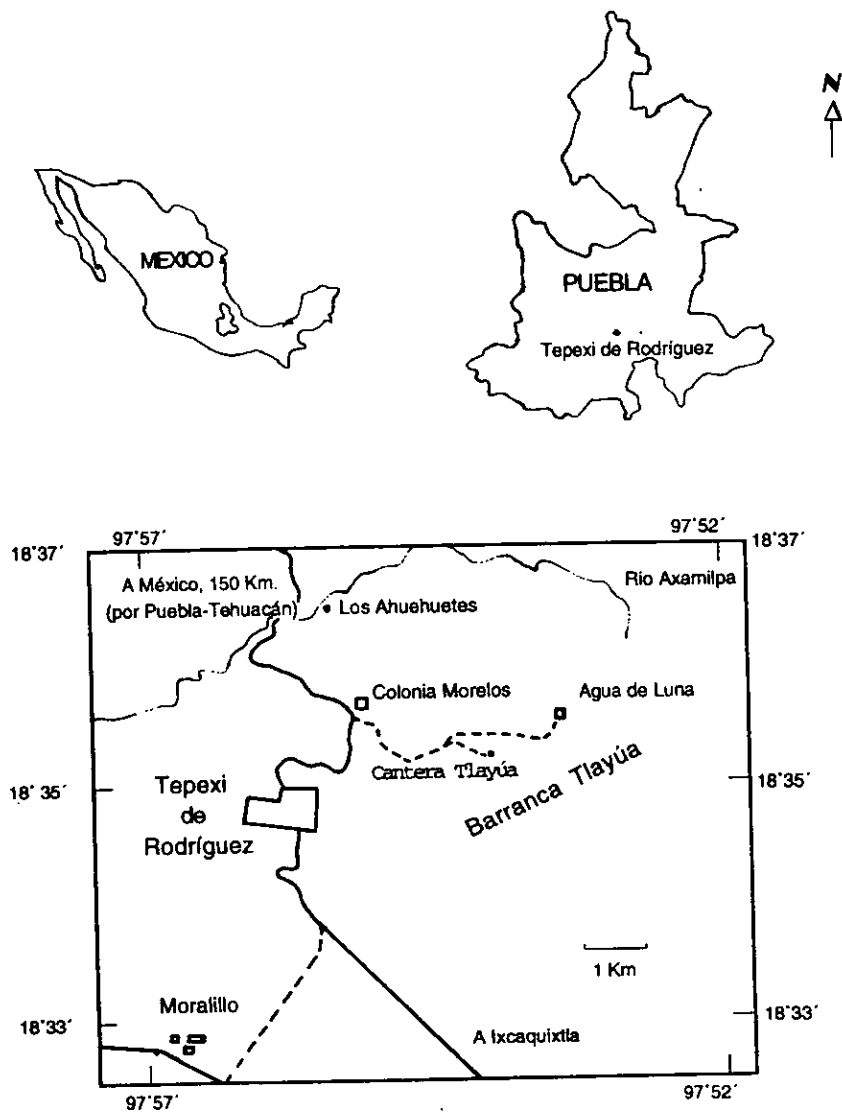


Figura 4.- Localización de la Cantera Tlayúa dentro de la zona paleontológica de Tepexi de Rodríguez, Puebla (tomado de Applegate, 1992).

El IGLUNAM alberga todos los fósiles recolectados en la Cantera Tlayúa a partir de 1981 por la familia Aranguthy y sus trabajadores, quienes desde un principio fueron capaces de reconocer la variedad de los fósiles tlayuanos, a los cuales, en un intento por reconocer su naturaleza, asignaron nombres según su semejanza con animales actuales por ellos conocidos. La asesoría brindada a los canteros por el Dr. Applegate y otros especialistas ha permitido que el número y diversidad de los fósiles rescatados se incremente constantemente. Actualmente la familia Aranguthy continúa explotando la cantera con fines comerciales y todos los fósiles recolectados son donados a la UNAM, pasando éstos a ser patrimonio de la nación.

Localidades fosilíferas

La Cantera Tlayúa ha sido dividida en "localidades" debido a que ha sido explotada bajo la supervisión de varias instituciones nacionales y extranjeras. Cada "localidad" tiene asignado un nombre y número distintivos, además, en todas se ha establecido un control vertical de los estratos fosilíferos, llamando "zona" a un grupo de estratos cuya profundidad y ubicación exacta en la cantera es conocida y cuya numeración comprende desde los estratos más superficiales (zona I) hasta los más profundos (zona XXXIV). Las localidades y zonas están marcadas físicamente sobre la paredes de la cantera y su registro en los ejemplares fósiles es riguroso.

Los ichthyodectiformes estudiados provienen de varias "localidades y zonas" dentro de la Cantera Tlayúa, las cuales son descritas a continuación y se observan en la Figura 5.

La localidad-IGM 1970, llamada "Cantera Alacranes", fue explotada durante 1984-1986 con recursos proporcionados por la NGS. En esta localidad fue registrada la ubicación exacta de cada uno de los fósiles recolectados, para ello en el espacio de extracción fue establecido un cuadrante horizontal de 10 x 10 metros, el cual fue dividido en m²; entonces fueron explotados siete niveles que fueron designados con las letras A-G (Applegate *et al.*, 1993).

La localidad-IGM 2432, llamada "Cantera Tlayúa-IGM", ocupó el espacio general de la cantera de 1988 a 1991, período en el que la extracción de material fósil no contó con el apoyo de subvención alguna, por esta razón, esta localidad no está representada en el mapa de la Figura 5 (Applegate *et al.*, 1993).

Bosquejo geológico

A partir de 1981, el Instituto de Geología de la UNAM comenzó diversos proyectos geológicos con el objetivo de describir la geología de la región de Tepexi de Rodríguez. Entre dichos estudios destacan: un estudio geológico desarrollado por Petróleos Mexicanos (Fernández-Becerra, 1985), un estudio general de la geología y paleoambiente de Tlayúa (Martill, 1989), cuatro estudios acerca de la geología, facies y tectónica (Pantoja-Alor *et al.*, 1989; Malpica-Cruz *et al.*, 1989; Galguera-Rosas *et al.*, 1989 y Pantoja-Alor, 1992) y varios reportes inéditos (Applegate *et al.*, 1991, 1993, 1995).

Afloramientos del Complejo Acatlán, constituidos por estratos de esquistos y filitas de edad cámbrica-devónica, son los más antiguos de toda la región (Pantoja-Alor *et al.*, 1989).

Una secuencia de calizas cretácicas cubren los sedimentos paleozoicos del Complejo Acatlán. La Formación Tlayúa, descrita parcialmente a partir de los afloramientos de la Cantera Tlayúa, pertenece a este conjunto que alcanza un espesor de al menos 300 m (Pantoja-Alor *et al.*, 1989). Esta formación está dividida en tres miembros (Figuras 5 y 6):

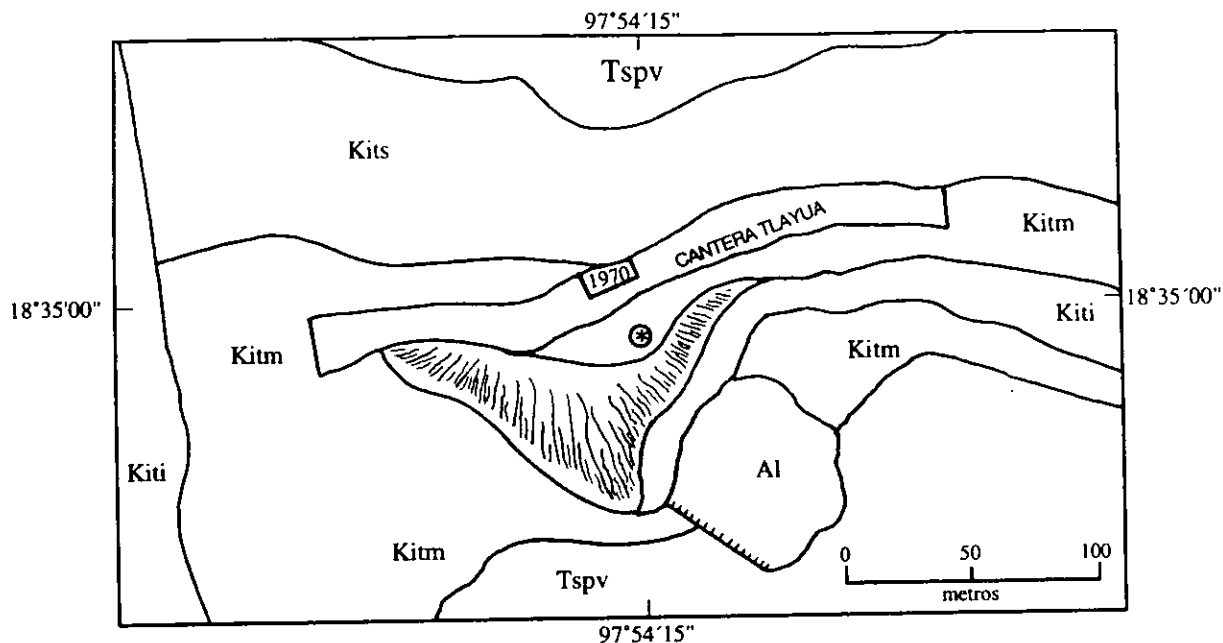


Figura 5.- Ubicación de la Localidad-IGM 1970 en la Cantera Tlayúa, donde fueron colectados los ejemplares ichthyodectiformes descritos en este trabajo. La localidad-IGM 2432 no aparece en el mapa debido a que esta localidad comprendió toda el área de explotación durante 1988 a 1991 (Kiti, Miembro Inferior de la Formación Tlayúa; Kitm, Miembro Medio de la Formación Tlayúa; Kits Miembro Superior de la Formación Tlayúa; Tppv, Formación Pie de Vaca; tomado de González-Rodríguez, 1996).

Miembro Inferior.- Consta de estratos de calizas micríticas (mudstone y wackestone) de gruesas a masivas y de color gris-cremoso, que contienen concreciones de sílice blanco y negro, interclastos y pedernal obscuro, además de bioestromas de rudistas de la especie *Toucasia polygira* (Alencaster, 1973), ostreoides (del género *Chondrodonta*) y miliólidos. El límite inferior de este Miembro es desconocido (Pantoja-Alor *et al.*, 1989).

Miembro Medio.- Comprende una secuencia de 30 a 35 m de estratos de calizas micríticas (mudstone), cuyos grosores van desde pocos milímetros hasta 15 centímetros. Las rocas de este miembro se caracterizan debido a que, entre los estratos de caliza hay planos de estratificación constituidos por capas de hematita que les brindan una tonalidad rojiza (Pantoja-Alor *et al.*, 1989). En las calizas hay intercalaciones de lentes de pedernal de 15 a 70 cm de longitud y bioestromas de miliólidos, mientras que en los planos de estratificación hay una amplia y numerosa variedad de fósiles de vertebrados, invertebrados y plantas, entre los cuales sólo los belemnites (*Neohibolites*) y amonites (*Mortoniceras*, *Hysterocheras* y *Anisoceras*) permiten determinar la edad de este miembro como Albiano medio-tardío (Seibertz y Buitrón, 1987 y Cantú-Chapa, 1987).

Miembro Superior.- Es una secuencia incompleta de estratos de dolomía (cambia progresivamente a calizas de grano fino, micríticas (mudstone) de color crema-rosado y de estratificación delgada a media) y caliza dolomítica de tonalidades grisáceas, de grosor mediano y grueso (Pantoja-Alor *et al.*, 1989). Miliólidos de la especie *Dicyclina schlumbergeri* provenientes de este miembro indican una edad cenomaniense (Fernández-Becerra, 1985), sin embargo, Pantoja-Alor (1992) considera que la edad Albiano tardía es más adecuada.

Se ha propuesto la correlación estratigráfica entre la Formación Tlayúa y las Calizas Orizaba de la Sierra del Tenzo, la Formación Morelos, parte de las Calizas Teposcolula en la Mixteca Alta y las Calizas Cipiapa de la región de Tehuacán, Puebla (Pantoja-Alor, 1992).

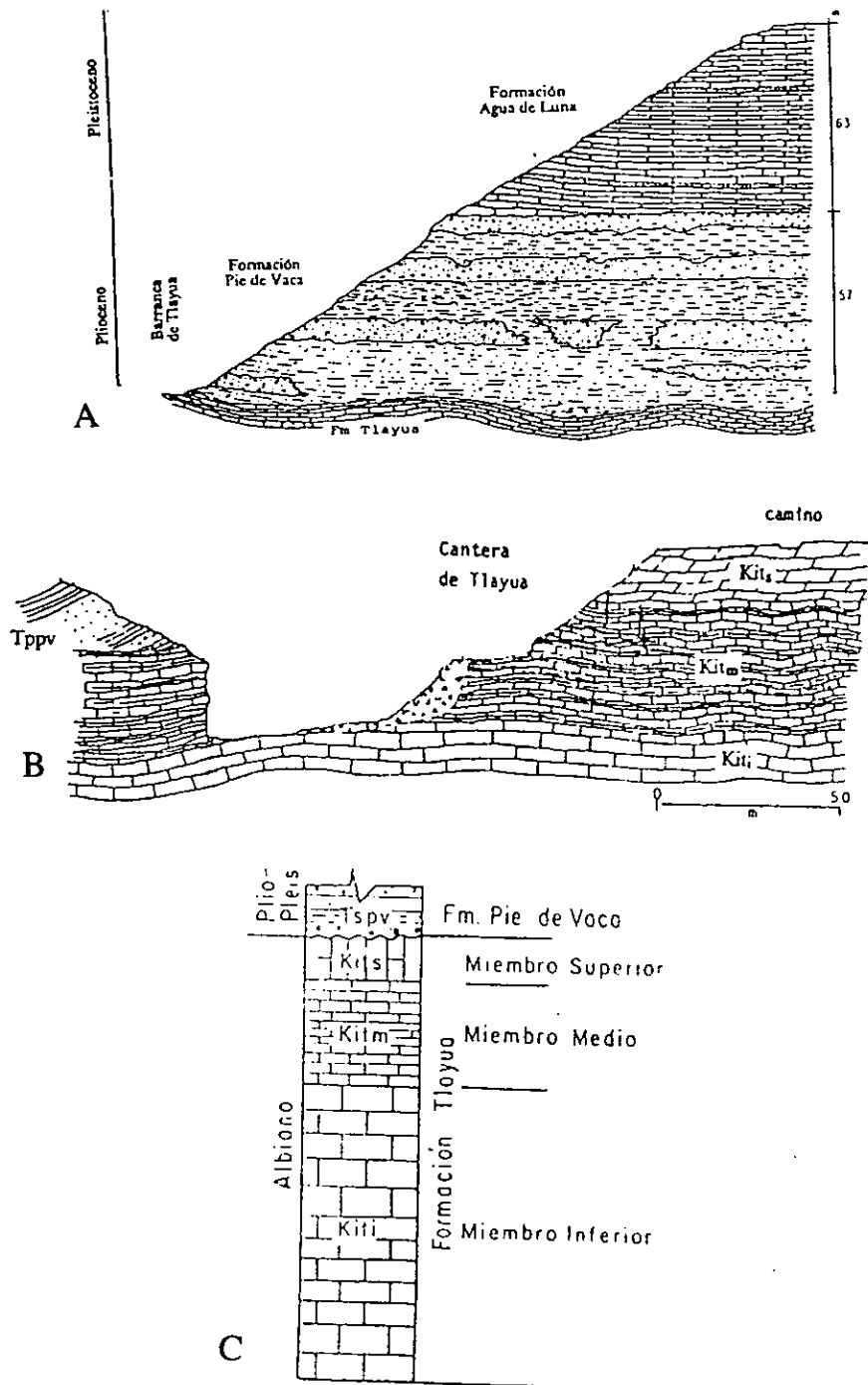


Figura 6.- A) Sección transversal de las formaciones geológicas Pie de Vaca y Agua de Luna, medidas desde la Barranca Tlayúa y la Cantera Sordo Noriega (tomado de Pantoja-Alor, *et al.*, 1989). B) Sección transversal de la Cantera Tlayúa, que muestra los tres miembros de la Formación (Kiti, miembro inferior; Kitm, miembro medio; Kits, miembro superior) y el contacto tectónico con la Formación Pie de Vaca (Tppv). (tomado de Pantoja-Alor *et al.*, 1989). C) Columna estratigráfica de la Formación Tlayúa y de los estratos inferiores de la Formación Pie de Vaca (tomado de González-Rodríguez, 1996, Fig. 5).

La Formación Tlayúa está cubierta en una discordancia angular por conglomerados continentales terciarios (Eoceno-Oligoceno) de la Formación Tepexi el Viejo y de la Formación Balsas, los que a su vez están cubiertos por sedimentos continentales fluviolacustres y aluviales de la Formación Pie de Vaca y de la Formación Agua de Luna (Figura 6), a las cuales se les asigna una edad del Plioceno y Pleistoceno respectivamente (Pantoja-Alor *et al.*, 1989 y Pantoja-Alor, 1992).

En la Formación Pie de Vaca han sido descubiertas el tafoglifo de un flamenco y huellas fósiles de camélidos, probóscidos, aves y felinos (Cabral-Perdomo, 1995). Mientras que, en otras localidades terciarias existen fósiles compuestos por impresiones carbonosas de tallos, hojas, flores y frutos de una amplia variedad vegetal, un hongo (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1993), madera (silificada), una pluma, dos pequeños peces y restos óseos de caballos, mamuts, jabalíes, antilocápidos y gliptodontes (Castro-Azura, 1997).

MATERIAL Y METODOS

Colecta del material

Hasta este momento la Cantera Tlayúa ha sido explotada sólo de manera artesanal. Los sedimentos son extraídos en forma de bloques, empleando para ello únicamente herramientas tan simples como barretas, picos, cinceles y mazos. Cada bloque llega a tener un grosor cercano a 20 cm y una superficie de hasta 3.5 m², cuando éstos han sido separados de la cantera, se procede a obtener bloques más delgados o lajas, este proceso es posible ya que, al golpear (con cincel y martillo) los planos de interestratificación (capas rojas) los estratos de caliza pueden ser separados fácilmente.

Los fósiles tlayuanos están depositados en los planos de interestratificación caracterizados por la abundancia de hematita, la cual brinda un color rojo característico a las calizas de esta localidad. Esta disposición de los fósiles permite que, la mayor parte de los ejemplares sean descubiertos al separar los estratos de caliza. Aquellas lajas que no tienen registro fósil son cortadas en el taller familiar de los Señores Aranguthy para ser comercializadas, en dicho proceso también han sido encontrados algunos fósiles. Los fragmentos de las lajas con fósiles son cortados, marcados con los datos de campo y apropiadamente empaquetados para su traslado al IGLUNAM.

El registro de campo comprende la siguiente información: la localidad (número y nombre), la zona y número consecutivo de los fósiles colectados en cada localidad.

En el IGLUNAM, en una base de datos son capturados los datos de campo y los ejemplares son catalogados de acuerdo al grupo taxonómico al que pertenecen (lo más preciso posible). Además, cada ejemplar es "pecado" con el número de localidad, para finalmente ser incorporados a la colección del Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM, en donde se depositan junto a especímenes del mismo taxón y la misma localidad. Cabe mencionar que, para los fósiles de Tlayúa se ha establecido un número consecutivo de control (CT) que es marcado en cada ejemplar una vez que han sido incorporados a la colección del IGLUNAM.

Selección del material en la Colección Paleontológica del IGLUNAM

Los ejemplares fósiles que han sido empleados para caracterizar al Género Nuevo, motivo central de este trabajo, fueron seleccionados después de revisar la colección de ichthyodectiformes del de la Cantera Tlayúa depositada en el IGLUNAM. En dicho proceso fueron adoptados como criterios de selección la presencia de las siguientes características:

- Aspecto de los dientes mandibulares (en el dentario los primeros dientes y tres o cuatro dientes de la región media alveolar son mayores que la 1/2 de la altura sinfisial mandibular).
- Los márgenes posteriores del preopérculo y el tercer infraorbital, y el margen supero-posterior del opérculos presentan numerosas franjas.

El total de ejemplares seleccionados fueron seis, todos ellos fueron parcial o totalmente procesados con las técnicas de limpieza descritas en este capítulo.

Técnicas de preparación del material fósil

El vertiginoso desarrollo científico y tecnológico del siglo XIX ha legado a la paleontología algunas técnicas que permiten obtener mayor cantidad de información de los fósiles. Considerando el tipo de herramientas empleados para limpiar los fósiles, estas técnicas pueden ser reunidas en dos grupos: mecánicas y químicas.

La imagen pública de lo que son y hacen los paleontólogos está relacionada al rescate de fósiles empleando cincel y martillo, e incluso algunas veces pequeñas cargas explosivas, procedimientos que en algunos casos los deterioran seriamente. Actualmente se cuenta con sofisticados aparatos que hacen más sencilla, precisa y fina dicha labor. La aplicación de todos estos procedimientos y aparatos comparten la misma finalidad: erosionar la matriz rocosa hasta liberar el registro fósil que contiene. Es así como todas las técnicas y procedimientos para limpiar fósiles que comparten este principio funcional son llamados "técnicas mecánicas".

El segundo grupo, el de técnicas químicas, es más complejo en cuanto a su principio funcional, ya que estas técnicas liberan a los fósiles atacando "químicamente" a las rocas que los contienen. Los reactivos empleados alteran selectivamente la composición química de las rocas y permiten extraer los fósiles sin apenas dañarlos.

El uso de las técnicas químicas está limitado por el tipo de sedimento que requiere ser removido y por el grado de conservación y el tipo de fósil que ha de extraerse (e.g. impresión carbonosa, duripátricos, moldes, permineralizaciones etc.), por esta razón existe una amplia variedad de técnicas químicas.

El conocimiento de las ventajas y desventajas de las técnicas (químicas o mecánicas) permite hacer una elección más adecuada al momento de procesar algún fósil en particular (Tabla 1). Sea cual sea la elección, siempre deben realizarse ensayos previos con fósiles de poca importancia, ya que debe recordarse que, la pérdida de detalles en los fósiles es generalmente irreversible.

Por otro lado, el uso de cualquier técnica debe adecuarse a la litología, las características y grado de conservación que presentan los fósiles provenientes de diferentes localidades. Factores de carácter económico² también influyen en la particular implementación de estas técnicas; tal es el caso de los materiales empleados en este trabajo para limpiar los vertebrados fósiles de Tlayúa.

	Técnicas químicas	Técnicas mecánicas.
Costo	Alto.	Bajo.
Efectividad	Eliminan con delicadeza toda la matriz rocosa con lo que se obtienen detalles a nivel microscópico. Existe la posibilidad de alterar la composición química del fósil. Aplicables en ejemplares de todos tamaños e incluso microscópicos	Durante la eliminación de la matriz rocosa los detalles finos del fósil se ven alterados. No hay alteración química del fósil. Aplicable en ejemplares regulares y grandes.
Aplicación	Se aplican en el laboratorio y las técnicas son específicas para cada tipo de roca	Se aplican en todo tipo de roca, tanto en el laboratorio como en el campo.
Tiempo	Los técnicos disponen de tiempo libre mientras los reactivos químicos actúan.	Consumen muchas horas/hombre de trabajo.

Tabla 1.- Características de las técnicas químicas y las técnicas mecánicas que determinan las ventajas que cada una de éstas ofrece en la preparación de fósiles. Elaborada a partir de la información contenida en Rixon (1976) y Collins (1995).

² En el caso particular de este trabajo, el factor que determinó el uso de ácido acético fue su costo, ya que en la ciudad de México es cinco veces menor que el del ácido fórmico que es recomendado por varios investigadores dado que evita estar expuesto al mal olor del ácido acético (Rixon, 1976).

Una característica peculiar de los fósiles tlayuanos es que están muy comprimidos. En ellos los huesos que originalmente eran delgados llegan a adquirir un grosor semejante al de una hoja de papel, por lo cual son muy frágiles e inconsistentes fuera de la matriz que los contiene. En los peces, caracterizados por la delicadeza de sus estructuras óseas, el problema se multiplica.

Por otro lado, los fósiles tlayuanos (excepto los foraminíferos y un belemnite) están depositados en los planos de interestratificación, formados en un alto porcentaje por óxidos de hierro (40-60 %) en forma de hematita, este material que está íntimamente ligado a los fósiles, en donde ocupa todos los pequeños espacios y huecos existentes en sus estructuras (Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996). El grosor de la capa de hematita es variable, cuando es delgada que permite que los estratos de caliza participen dando soporte a los fósiles; sin embargo, cuando es gruesa ésta separa a los fósiles de las capas de caliza y cumple por sí sola dicha función.

La aplicación de técnicas mecánicas para limpiar los fósiles tlayuanos, implica la posibilidad de que parte de los detalles osteológicos necesarios para cualquier descripción detallada, sean parcial o totalmente destruidos. Dos de las técnicas químicas (técnica de limpieza con ácido acético y técnica Waller) seleccionadas para procesar los fósiles aquí descritos, permiten eliminar selectivamente cada uno de los sedimentos asociados a los fósiles; y la otra técnica (técnica de transferencia) les brinda un soporte físico resistente y transparente.

Las calizas del Miembro Medio de la Formación Tlayúa son de carbonato de calcio en casi el 98 % (Applegate *et al*, 1993), lo que hace ideal el uso de las técnicas ácidas de limpieza para liberar los fósiles óseos (constituidos de fosfato de calcio). Aunque cualquier ácido es efectivo para destruir el carbonato de calcio, sólo unos cuantos ácidos débiles, tales como el ácido acético y el ácido fórmico, son adecuados para este fin, ya que su reacción con el fosfato de calcio es prácticamente nula en contraste con a su rápida reacción ante carbonato de calcio. El empleo de ambos ácidos permite obtener resultados similares (Rixon, 1976), por lo que en el presente trabajo fue seleccionado el uso de la técnica de limpieza con ácido acético por razones meramente económicas, pues el costo local de esta sustancia es menor que el del ácido fórmico.

La Waller permite eliminar la hematita que cubre a los fósiles de Tlayúa, la cual no se puede eliminar con la técnica de limpieza con ácido acético. Los ejemplares tratados adecuadamente con la técnica Waller pierden todo rastro de hematita sin alterar la composición química de los fósiles y de las calizas, de manera que es posible obtener fósiles e impresiones (en el carbonato de calcio) finamente detallados.

El uso de la técnica de transferencia en los fósiles de Tlayúa, obedece a la posibilidad de obtener la mayor cantidad de información de cada ejemplar. Algunas veces para lograr esto se requiere observar hasta los más finos detalles, incluyendo aquellos que están ocultos por debajo de la superficie originalmente expuesta de cada fósil; es decir, la superficie del fósil que está unida a la matriz rocosa que lo soporta. De esta manera, al sustituir la matriz rocosa (la cual es destruida empleando las técnicas descritas), es posible brindar a los frágiles fósiles tlayuanos un soporte sólido y transparente. A continuación se describen las tres técnicas utilizadas en el procesamiento de los fósiles tlayuanos descritos en este trabajo, las cuales fueron implementadas dentro de un proceso general de limpieza (descrito al final).

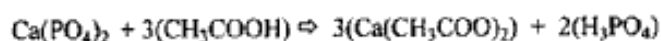
Técnica de limpieza con ácido acético

El funcionamiento de las técnicas de limpieza con ácido se basa en la gran diferencia entre las velocidades de reacción que presenta un ácido ante los materiales que constituyen la matriz rocosa y el fósil. La destrucción de los fósiles ó de la roca permite obtener fósiles inmejorablemente detallados.

En los fósiles tlayuanos el ácido acético reacciona rápidamente con el carbonato de calcio de la matriz rocosa,



mientras que su reacción en presencia del fosfato de calcio es significativamente más lenta,



de esta manera al destruir la matriz rocosa, es posible extraer los vertebrados fósiles. Los siguientes pasos descritos para esta técnica son los recomendados por Maisey (1991):

- 1.- Se prepara una solución de ácido acético o fórmico en concentraciones que pueden alcanzar hasta el 15 % de acuerdo con la delicadeza del fósil que será tratado (con ambos ácidos es posible obtener resultados similares, aunque para ello sea necesario modificar las concentraciones ⁷/₁₀ el tiempo de reacción, ver Tabla 2). Se recomienda hacer pruebas con ejemplares semejantes poco importantes y con fragmentos de roca para determinar la velocidad con que ésta es destruida en diferentes soluciones. Para impedir la pérdida de fosfato de calcio de las estructuras óseas del fósil, se agregan 2.7 gr de esta sustancia en cada litro de solución ácida antes de sumergir los fósiles en ella. De esta manera, después de cierto tiempo de reacción el fosfato de calcio destruido, será tanto del fósil (en una proporción mínima) como del adicionado.
- 2.- La muestra se sumerge completamente en la solución preparada, no más de 4 horas. La superficie de la matriz rocosa, en donde el fósil está expuesto, se coloca hacia arriba e inclinada ligeramente.
- 3.- Los residuos ácidos del baño son neutralizados al sumergir completamente el ejemplar en una solución de amonía durante al menos 5 minutos, a continuación se lava durante 12 horas dentro de un recipiente donde fluya lentamente agua destilada.
- 4.- Secar los ejemplares al aire y a temperatura ambiente (no se recomienda emplear papel absorbente en el fósil para agilizar el proceso, ya que las estructuras óseas recién liberadas podrían fracturarse).
- 5.- Al concluir el secado se aplican con finos pinceles (limpios) sustancias endurecedoras como Butvar o Glyptol³ sobre los huesos, dejándolos secar al aire y a temperatura ambiente.
- 6.- Repetir el proceso las veces que se requiera hasta eliminar la totalidad de la matriz rocosa o hasta descubrir las estructuras óseas deseadas.

Solución	2 horas	4 horas	24 horas
ácido fórmico 5 %	1810	2740	5140
ácido acético 10 %	1580	2060	2700
ácido acético 15 %	580	1240	1700

Tabla 2.- Solubilidad del fosfato de calcio en mg/litro (tomado de Lindsay, 1995).

Técnica Waller

La técnica Waller (Waller, 1980) es un proceso que aplica los mismos principios y reactivos que la "Técnica de Mhera y Jackson", la cual permite determinar hierro en suelos. El pH ligeramente alcalino de la solución Waller permite eliminar cristales de hierro de cristales y fósiles sin alterar su aspecto y composición química.

³ El butiral polivinil o Butvar es un derivado de las resinas sintéticas, el Butvar76 o B76 es soluble en acetona y es el más ampliamente usado como endurecedor (consolidante) en los laboratorios paleontológicos (Rixon, 1976). El nitrato de celulosa o Glyptol es un endurecedor soluble en acetona y resistente al ataque de ácidos (Collins, 1995).

La Técnica Waller permite transformar las formas cristalinas e insolubles del hierro [entre las que se incluye la Hematita (Fe_2O_3)] a formas solubles que no forman precipitados o cristales (Maisey, 1991).

Esta técnica comprende los siguientes pasos (Maisey, 1991):

- 1.- Se prepara una solución Stock con 71 gr de citrato de sodio ($\text{Na}_3\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7$), que actúa como secuestrador de metales, y 8.5 gr de bicarbonato de sodio (NaHCO_3), que mantiene el pH neutro, por litro de agua destilada. Esta solución puede ser almacenada indefinidamente.
- 2.- La solución Waller se obtiene al agregar 1 gr de ditionita de sodio [también llamada hiposulfito de sodio ó hidrosulfito de sodio ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$)] a cada 50 ml de solución stock. Esta solución debe prepararse justo antes de ser utilizada, ya que en un medio oxigenado (al aire libre) pierde sus propiedades en un tiempo no mayor de 12 horas.
- 3.- Los ejemplares fósiles deben ser cubiertos totalmente por la solución Waller, es adecuado emplear agitadores magnéticos para remover los residuos y agilizar la reacción. Los fósiles pueden estar sumergidos en esta solución durante 12 horas, sin embargo, este proceso puede ser repetido las veces que sea necesario hasta eliminar la totalidad de los óxidos de hierro. Los contenedores no deben ser metálicos y deben contar con tapas herméticas (para evitar que la solución Waller se oxide y pierda sus propiedades).
- 4.- Después de la aplicación de la solución Waller, los fósiles se sumergen en agua destilada durante 12-24 horas, se secan al aire y son endurecidos con Glyptol u otra sustancia similar.

Técnica de transferencia

Hasta el momento no existe ningún producto específico para realizar la técnica de transferencia. En el caso de los de Tlayúa tratados con esta técnica se utilizaron los materiales disponibles en México. De esta manera, a continuación describe la técnica de transferencia retomado las recomendaciones de Rixon (1976) e incluyendo los materiales disponibles en México:

- 1.- Cualquier residuo de grasa o polvo se limpia de la superficie del fósil, para ello es recomendable aplicar con pinceles algún solvente como alcohol o acetona. Se construye un contenedor de cartón cubierto de aluminio pulido (Figura 7), cuya altura sobrepase uno o dos centímetros la altura del ejemplar, y cuyo perímetro esté separado al menos $\frac{1}{2}$ cm de la muestra (lo cual se logra fácilmente cuando el la matriz rocosa tiene una forma geométrica regular, aunque Maisey (1991) recomienda eliminar la mayor cantidad de matriz con el fin de ahorrar espacio y material). La muestra se pega con silicón dentro del contenedor.
- 2.- En un recipiente limpio se mezcla la resina poliéster con el catalizador con las proporciones recomendadas por el fabricante, se mezclan durante 1 minuto y la resina así preparada se vierte en el contenedor y con una barra de cristal se extraen las burbujas que suelen formarse en las partes porosas del fósil. Con los fósiles de Tlayúa se empleó la resina Poliéster MC-40 Preparada (la viscosidad se disminuye al agregar el 15 % en volumen de monómero de estireno y para prolongar el tiempo de quelado y evitar que la temperatura máxima de reacción sea alcanzada se agrega el 0.6 % de catalizador)⁴ y para evitar la formación de burbujas se aplicaron varias capas de resina con intervalos de dos horas.

⁴ Poliformas Plásticas S.A. de C.V. es el proveedor de todos estos productos. La resina MC-40 es exotérmica, es decir, en el proceso de endurecimiento o quelado se genera calor. Al agregar el 1% de catalizador recomendado por el fabricante de esta resina, la temperatura de reacción puede alcanzar hasta los 115° C provocando que la matriz rocosa se fracture ó que el fósil se desprenda de la roca o de la resina.

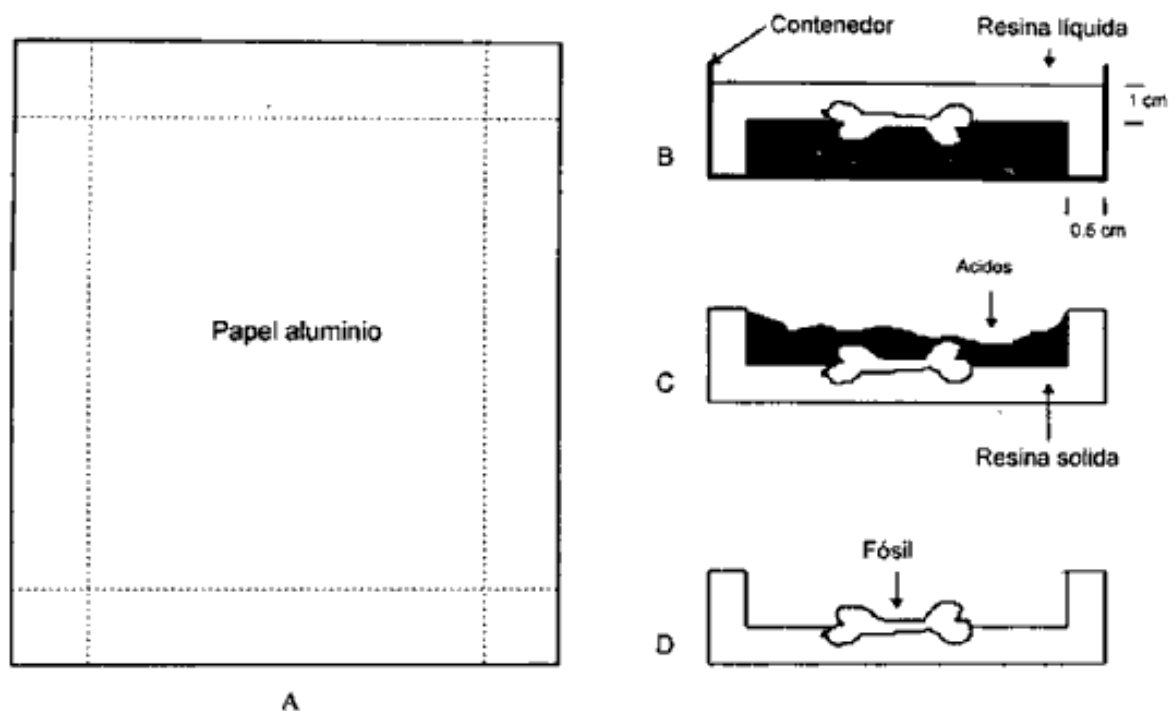


Figura 7.- Pasos a seguir en la técnica de transferencia. (A) La hoja de papel aluminio es marcada para formar el contenedor. (B) Se vierte la resina en estado líquido dentro del contenedor, en cuyo interior el fósil se fija previamente. (C) Cuando la resina ha endurecido el contenedor es desechado y la matriz rocosa se coloca hacia arriba para el ácido la destruya. (D) Al concluir este proceso el fósil es visible completamente y la resina es su nuevo soporte (modificado a partir de Rixon, 1976, p. 86, Fig. 7).

- 3.- Tras 48 horas de haber aplicado la resina la superficie que está expuesta suele presentar una consistencia viscosa, con una estopa saturada de acetona pueden ser eliminados estos residuos para después separar las paredes del contenedor (Figura 7 C).
- 4.- Es posible someter la superficie rocosa del fósil, no cubierta por resina, a limpieza química antes de transparentar la resina, lo que es recomendable pues durante el proceso químico la resina puede sufrir ralladuras y al pulirla pelagra la integridad del fósil (el cual a partir de este momento debe tratarse con sumo cuidado, dada su fragilidad extrema).
- 5.- Para lograr la transparencia máxima de la superficie de resina, ésta se limpia con una estopa saturada en acetona, se construye un contenedor de dimensiones un poco mayores a las de la superficie (en la que se desea obtener mayor transparencia) de la resina que soporta el fósil, el fondo del contenedor debe estar cubierto con mica autoadherible, mientras que las paredes pueden ser de papel aluminio. Se prepara una cantidad prudente de resina y se vierte en el contenedor, cuidando que su espesor no rebase $\frac{1}{2}$ cm (la idea es formar simplemente una superficie lo más delgada posible pero que no forme burbujas), sobre esta capa de resina líquida se coloca la superficie de resina que se va a transparentar; se apoya la pieza de resina sólida se apoya en uno de los extremos del contenedor (que contiene resina en estado líquido) y lentamente se va colocando en posición horizontal, procurando que no queden burbujas de aire atrapadas entre ambas resinas. Después de 24 horas el contenedor es separado, obteniendo así un soporte sólido y totalmente transparente de resina. Todos los excesos de resina pueden ser eliminados empleando navajas.

Proceso general para la limpieza de los vertebrados fósiles de Tlayúa

Las técnicas descritas antes, fueron seleccionadas por ser específicas para eliminar cada uno de los dos materiales (calizas y hematita) involucrados con los fósiles de Tlayúa y porque permiten brindar un soporte sólido y transparente a los ejemplares procesados. Sin embargo, como ya se discutió los fósiles de Tlayúa presentan ciertas dificultades al momento de ser procesados con las técnicas antes mencionadas, por ello es necesario evaluar las condiciones presentes en cada uno de los ejemplares, antes y durante su procesamiento, de esta manera fue necesario crear el proceso general para la limpieza de los vertebrados fósiles de Tlayúa, diseñado en los proyectos apoyados por la CONABIO (1995-1997). La secuencia de pasos del proceso general de limpieza para los vertebrados fósiles de Tlayúa se muestran en la Figura 8 y consisten en:

- 1.- **Registro.**- Los datos (Nº de ejemplar, localidad y zona, taxón, grado de conservación) de los fósiles que serán procesados se anotan en una bitácora, donde también se apuntan las técnicas aplicadas (técnica, tiempo, reactivos, etc.), así como las fechas de registro y entrega.
- 2.- **Evaluación.**- Las características de cada uno de los ejemplares recibidos o que están siendo procesados determinan cual será la secuencia de limpieza a seguir. A continuación se describen las características más frecuentes en los fósiles tlayuanos y la secuencia inicial de limpieza más adecuada para cada caso.
 - 2.1.- **Fósiles totalmente cubiertos con uno o más estratos de caliza.**- En los ejemplares donde los restos óseos están cubiertos totalmente por sedimentos, es decir, donde no hay estructuras óseas descubiertas, es posible aplicar invariablemente la técnica de limpieza ácida (paso 3) hasta que el fósil comience a aparecer. En ese momento se procede al lavado, secado y endurecimiento.
 - 2.2.- **Huesos incluidos en hematita.**- Cuando hematita envuelve completamente al fósil, ambos forman un conjunto que está sólo "adherido" a la caliza, la cual actúa como soporte físico de dicho conjunto. La reacción en los baños ácidos destruye sólo la caliza y deja sin soporte físico tanto a la hematita como al fósil. La hematita es incapaz de sostenerse y de soportar a los fósiles, los cuales cuando son muy frágiles se desprenden junto con la hematita de manera desorganizada. La aplicación de la Técnica Waller, tal como ha sido antes descrita provoca un efecto similar. En estos casos se recomienda eliminar la hematita que cubre al fósil, aplicando para ello, gotas de solución Waller sólo en la superficie de las estructuras óseas (paso 4.1). Este procedimiento se repite hasta eliminar la hematita que cubre la superficie del fósil.
 - 2.3.- **Huesos cubiertos por hematita y caliza.**- En estos fósiles, los más frecuentes en Tlayúa, la hematita y la caliza tienen contacto directo y envuelven completamente a las estructuras óseas. Con la aplicación de la técnica de limpieza ácida no siempre es posible eliminar por completo la hematita que está en contacto con los huesos. Con la técnica Waller las uniones entre los estratos de caliza no se debilitan lo suficiente para separarlas empleando agujas de disección. Lo ideal es aplicar la técnica Waller (paso 4.2), lo que permite eliminar la hematita que cubre los huesos e incluso algunos trozos de caliza adheridos a los huesos por una capa intermedia de hematita, y después aplicar la técnica de limpieza con ácido (paso 3).
 - 2.4.- **Ejemplares con huesos fracturados y/o sueltos.**- Por lo general superficie de los fósiles de Tlayúa resulta parcialmente destruida (algunos huesos se desprenden o se fracturan) al ser descubiertos. Los huesos rotos ó fracturados deben ser pegados inmediatamente aplicando pegamentos fabricados a base de cianocrilato, eliminando siempre el exceso de pegamento con "rollito" de papel absorbente (tratando de evitar que éste se pegue). Este procedimiento es recomendable aún en el campo, pues se ha comprobado que el empleo de algún otro pegamento resulta contraproducente, ya que, la correcta aplicación de las técnicas de limpieza química en el laboratorio requieren la eliminación total o parcial de pegamentos tales como los de la marca resistol (5000 y 850) e incluso el exceso de Glyptol y Butvar (empleados en el campo para

reparar los fósiles); además, al aplicar la técnica de Transferencia estos pegamentos reaccionan con la resina, provocando que no endurezca correctamente, opacándola ó formando burbujas.

2.5.- Superficie de la matriz mucho mayor que la del fósil.- Las dimensiones de la matriz rocosa deben ser un poco mayores que la del registro fósil que contiene, lo que permite ahorrar reactivos durante su preparación y espacio durante su almacenamiento. Generalmente todos los ejemplares son cortados de esta manera en el taller de los Señores Aranguthy (ver colecta de material). Sin embargo, en aquellos ejemplares cubiertos por uno o más estratos de caliza (paso 2.1) o en ejemplares parcialmente descubiertos y en donde las dimensiones reales del fósil son descubiertas hasta después de haberles aplicado alguna técnica de limpieza (química o mecánica), es recomendable eliminar los excesos de matriz rocosa antes de concluir el proceso de limpieza, ya que el fósil es menos vulnerable a posibles alteraciones físicas provocadas por la vibración generada al cortar el exceso de matriz rocosa con discos de diamantes. En ciertos ejemplares de este tipo, la adhesión de los estratos de caliza suele debilitarse después haber aplicado los baños ácidos, en ese momento es posible eliminar los estratos de caliza que pudieran engrosar excesivamente las muestras, esto se hace golpeando con cincel y martillo los planos de interestratificación debilitados o incluso forzándolos con simples agujas de disección o espátulas. Es importante tomar en cuenta que, cuando la eliminación del exceso de roca ponga en peligro la integridad del registro fósil (el cual puede fracturarse junto con la matriz rocosa) es preferible evitar dicho proceso y aplicar algún pegamento en las regiones debilitadas. Si se emplea pegamento "Blanco" (como el de la marca 850) debe evitarse el contacto con las estructuras óseas, ya que, al secarse éste no es totalmente transparente y su eliminación posterior es difícil; esto no ocurre si se emplean pegamentos fabricados a base de cianocrilato (marcas Kola Loca, Pega Fácil, Super Glue, etc.). Además cabe mencionar que, ninguno de los procesos mecánicos mencionados (el corte con discos de diamante y la separación de lajas completas o pequeños fragmentos de caliza empleando cincel y martillo, agujas de disección, excavadores odontológicos y espátulas), debe ser empleado con la intención de descubrir directamente las estructuras fósiles, ya que éstas suelen ser tan frágiles que podrían ser alteradas de manera irreversible.

2.6.- Huesos totalmente limpios.- La superficie expuesta de los fósiles suele estar completamente libre de cualquier sedimento bajo dos condiciones: A) Cuando los fósiles se desgajan en dos lajas las estructuras óseas carecen de algún recubrimiento, en tales casos es recomendable aplicar inmediatamente algún endurecedor (Glyptol, Butvar, etc.), utilizando finos pinceles. B) Cuando la aplicación de las técnicas químicas de limpieza han descubierto completamente la superficie de los fósiles. En ambos casos el proceso de limpieza concluye (paso 8) y de acuerdo con los objetivos establecidos en cada caso, es posible aplicar la técnica de transferencia (paso 9) y una nueva secuencia de limpieza química (paso 2) para poder observar las estructuras que generalmente están mejor conservadas dentro de la roca.

3.- Baño en solución ácida. - Se siguen los pasos descritos en la técnica de limpieza con ácido acético. El baño en la solución ácida puede prolongarse hasta 24 horas, siempre bajo vigilancia, pues las superficies óseas no protegidas con algún endurecedor no deben estar en contacto con el ácido más de 4 horas.

4.- Aplicación de solución Waller. - La solución Waller puede ser aplicada de dos formas:

4.1.- En gotas.- La solución se aplica con goteros ó pinceles sólo en las zonas donde se eliminará la hematita, la solución Waller en estas condiciones se oxida rápidamente por lo que se recomienda renovar las gotas de solución cada 2 horas, después de absorber las primeras con papel absorbente ó en ejemplares secos previamente lavados.

4.2.- En baños.- Cuando el fósil que se desea limpiar está cubierto totalmente por hematita, se recomienda sumergir toda la roca en solución Waller, siguiendo las indicaciones ya descritas para esta técnica.

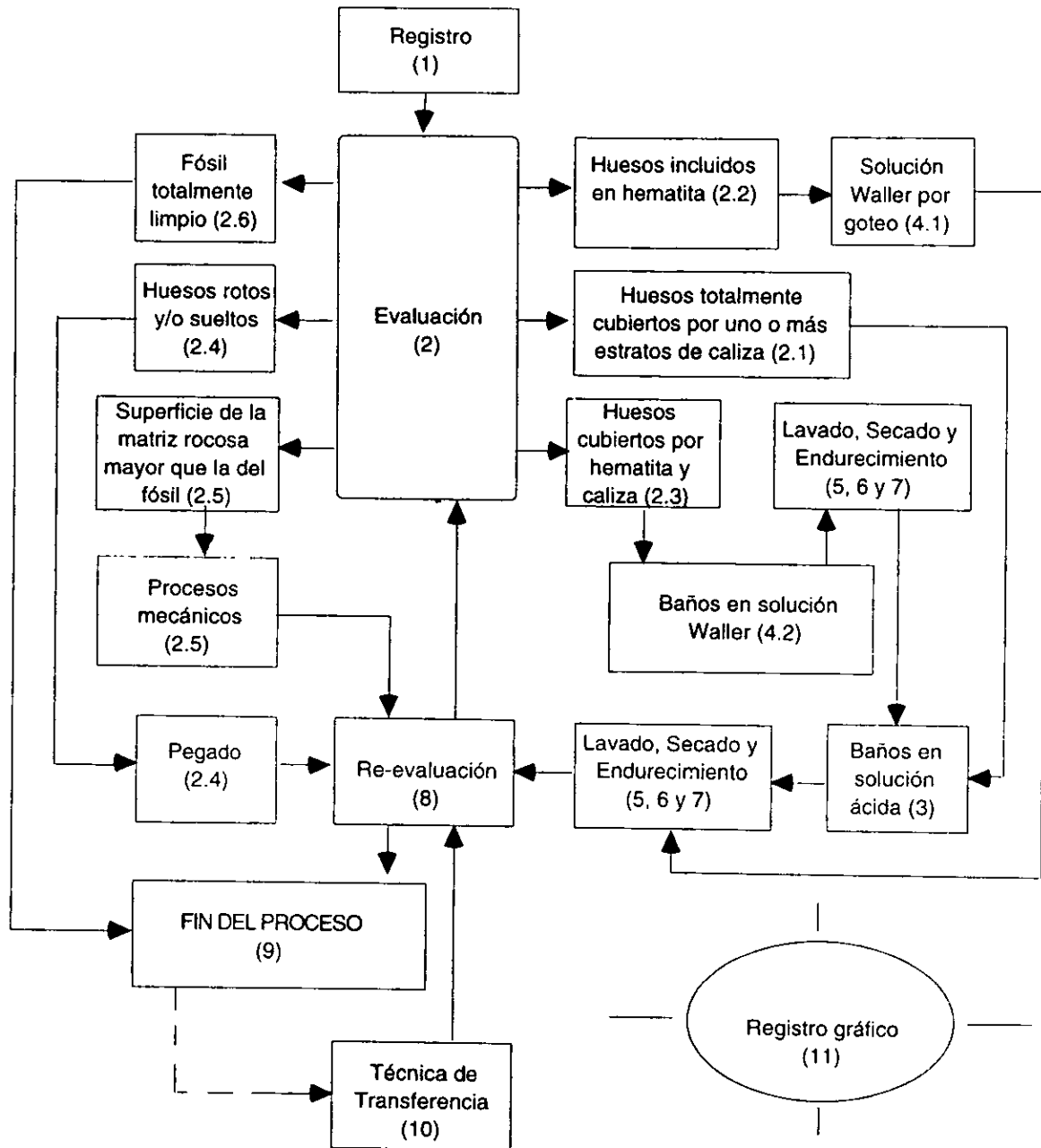


Figura 8.- Secuencia del proceso general de limpieza de los vertebrados fósiles de Tlayúa. El número marcado en cada recuadro corresponde al asignado a cada paso en la descripción de este proceso (ver texto). El registro gráfico no presenta ninguna conexión debido a que puede ser tomado en cualquier paso del proceso y la aplicación de la técnica de transferencia es opcional.

- 5.- Lavado.- Después de la aplicación de cualquier técnica de limpieza química es preciso lavar los ejemplares con agua limpia durante un período que al menos iguale la duración del tratamiento químico (es mejor respetar los tiempos descritos para cada técnica), si no es posible mantener la corriente de agua, ésta debe cambiarse de los contenedores de lavado al menos tres veces. Tras la limpieza ácida, se recomienda sumergir los fósiles algunos minutos en una solución de amoníaco, para que de esta manera los residuos de ácido sean neutralizados.
- 6.- Secado.- Los ejemplares se secan al aire y a temperaturas ambiente, el uso de papel absorbente agiliza este paso, los huesos fracturados ó rotos no deben tocarse.
- 7.- Endurecimiento.- Cuando la limpieza química no ha concluido, los fragmentos óseos descubiertos deben ser protegidos con endurecedores para evitar su deterioro químico ó físico durante los pasos de limpieza siguientes. En caso de que la limpieza haya concluido, deben aplicarse endurecedores para evitar el deterioro posterior. Una gran variedad de endurecedores existen en el mercado (Rixon, 1976 y Collins, 1995), sin embargo, la mejor manera de aplicarlos no está descrita para cada tipo de fósil, es así que, su correcto uso requiere de cierta experiencia en cuanto a la cantidad de endurecedor necesario para obtener los mejores resultados. En algunos casos el exceso de endurecedor puede impedir que los fósiles sean tratados con alguna otra técnica en particular, o al no aplicar suficiente endurecedor los fósiles son más vulnerables y pueden ser destruidos con mayor facilidad. En este proyecto en los ichthyodectiformes de Tlayúa se utilizó Glyptol (1 gr de Glyptol por 300 ml de acetona), el cual con ayuda de finos pinceles ha sido aplicado en forma de capas finas y uniformes. Antes de aplicar cualquier otra solución química a los ejemplares, el Glyptol tuvo tiempos de secado de al menos 12 horas.
- 8.- Fin del proceso.- Los fósiles se vuelven a etiquetar con todos los datos con que fueron registrados (paso 1), registrando en la bitácora los datos del proceso de limpieza seguido.
- 9.- Técnica de transferencia.- Se siguen los pasos descritos para esta técnica.
- 10.- Registro gráfico.- Se compone de dibujos, fotografías y descripciones escritas de los fósiles, obtenidos en cualquiera de los pasos de limpieza. Este registro permite complementar las observaciones de los ejemplares procesados, y de esta manera, su descripción es más completa.

Merística

Los criterios de Lagler y colaboradores (1984) han sido seguidos para obtener las medidas empleadas en la descripción de los ejemplares analizados, siendo imposible precisarlas en todos los ejemplares dado el grado de conservación que presentan. Las medidas consideradas se observan en la Figura 9.

Todas las medidas fueron tomadas bajo el microscopio estereoscópico con ayuda de un calibrador vernier, excepto aquellas que rebasan los 12 cm (límite del calibrador), con el objeto de tener mayor exactitud. Sin embargo, debe tomarse en cuenta que los organismos no conservan su forma y volumen originales debido a los procesos de compresión y deformación a que son sometidos en el proceso de fosilización. Todas las medidas se expresan en milímetros.

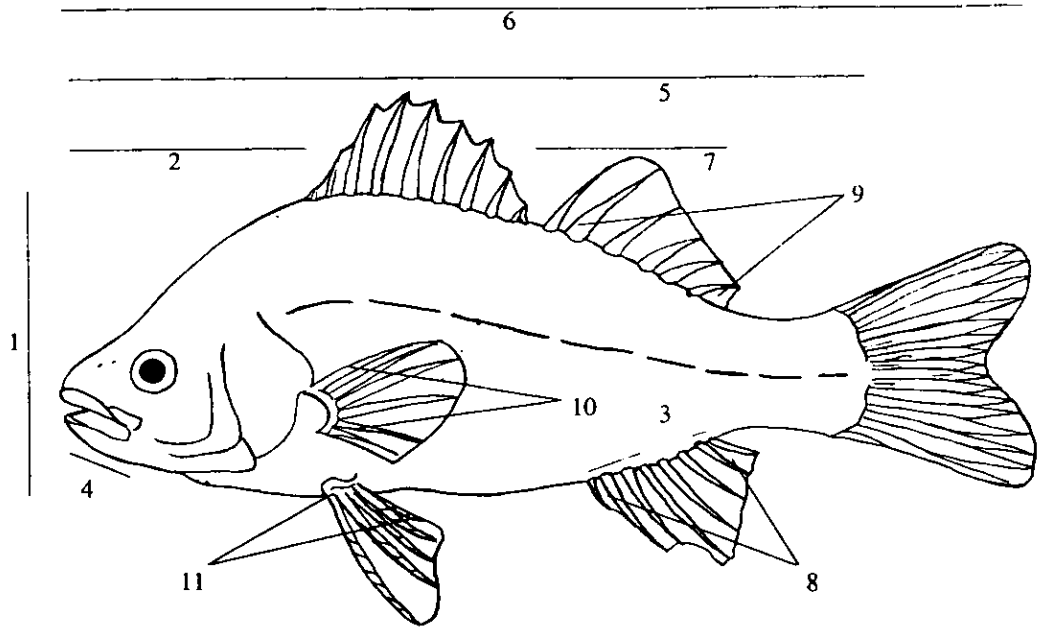


Figura 9.- Esquema de las medidas tomadas a los ichthyodectiformes tlayuanos descritos, Altura máxima del cuerpo (1), Longitud cefálica (2), Longitud de la base de la aleta anal (3), Longitud del hocico (4), Longitud estándar o patrón (5), Longitud total (6), Longitud de la aleta dorsal (7) y Número de radios de la aleta anal (8), dorsal (9), pectoral (10) y pélvica (11). Modificado a partir de Lagler y colaboradores (1984, fig. 13.1).

Métodos numéricos

Para determinar la posición taxonómica del Género Nuevo de Tlayúa dentro del Orden Ichthyodectiformes, se realizó un análisis numérico aplicando métodos cladistas, los cuales permiten generar hipótesis de relaciones filogenéticas basados en la ancestría común entre los taxa analizados.

Ante la imposibilidad de revisar ejemplares de los otros ichthyodectiformes, ya que todos éstos forman parte de colecciones extranjeras, fueron revisadas las hipótesis filogenéticas existentes de este grupo (Taverne, 1986 y Maisey, 1991), las cuales constituyeron la fuente principal de los datos empleados en el presente análisis. Complementariamente se realizó una búsqueda bibliográfica de las características de cada uno de los géneros incluidos en el análisis.

El análisis se realizó con el programa de computadora PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) Versión 3.1.1 del año 1993. Se implementó la búsqueda con el algoritmo "Branch and Bound" que permite obtener las hipótesis de relación más parsimoniosas y más cortas.

Para evaluar la polarización de los estados de los caracteres analizados fue elegido a *Leptolepis caryphaenoides* como grupo externo (out group), ya que presenta el mayor número de características primitivas (plesiomórficas) en el análisis. Además, *Eubiodectes* y *Prymnetes* fueron excluidos del análisis debido a la escasa información disponible acerca de su anatomía. A diferencia de los análisis filogenéticos previos de los ichthyodectiformes (Taverne, 1986; Maisey, 1991), en el presente trabajo se incluye un carácter adicional: El aspecto de las escamas.

Tras aplicar el programa PAUP bajo las condiciones descritas fue obtenido un solo árbol, es decir una hipótesis de las relaciones filogenéticas de los ichthyodectiformes, la cual es discutida en el capítulo cuatro.

Terminología y abreviaturas

Para ser congruentes con el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Ride *et al.*, 1985: Apéndice E, Recomendaciones generales No. 22 y 23) no ha sido propuesto un nombre para el Género (y especie) Nuevo de Tlayúa, ya que éste será propuesto hasta haber publicado formalmente su hallazgo y su descripción.

Las siguientes abreviaturas fueron en su mayor parte retomadas de Patterson y Rosen (1977):

ANG	Angular	PA	Parietal
AO	Anterorbital	PAL	Palatino
ART	Articular	PCL	Postcleitro
BPP	Proceso basipterigoideo	PD	Predentario
BSC	Esclerótico basal	PH	Parhipural
CL	Cleitro	PMX	Premaxilar
COR	Coracoides	POP	Preopérculo
CRM	Coronomeckeliano	PRH	Proceso postventral del primer hipural
CSC	Escudo caudal	PRP	Proceso postarticular del angular
DSP	Dermoesfenótico	PSP	Paraesfenoideo
DEN	Dentario	PTO	Pterótico
E	Endopterigoideo	PTT	Supraescapular o hueso posttemporal
EP 1-3	Epurales	PU 1-6	Centros vertebrales preurales
EPI	Epioccipital	Q	Cuadrado
ETPA	Etmopalatino	RAR	Retroarticular
EXO	Exoccipital	RODE	Rostrodermetmoideo
FAQ	Foseta articular para el cuadrado	S	Simpléctico
F	Foramen en la base de los dientes	SC	Esclerótico
FR	Frontal	SCA	Escápula
H 1-8	Hipurales	SCL	Supracleitro
HYM	Hiomandibular	SCO	Abertura del canal sensitivo mandibular en el angular
IC	Intercalar	SMA	Supramaxilar anterior
IO 1 - 4	Infraorbital	SMP	Supramaxilar posterior
IOP	Interopérculo	SOC	Supraoccipital
LE	Lateroetmoideo (etmoideo lateral)	SOP	Subopérculo
MCF	Fosa meckeliana en el dentario	SPO	Esfenótico
MES	Mesetmoideo (rostrometmoideo y supraetmoideo fusionados)	STM	Supratemporal (ó extraescapular) medio
MX	Maxilar	STT	Supratemporal o extraescapular
NA	Nasal	SUE	Supraetmoideo
NPIT	Cápsula nasal	SUO	Supraorbital
NPU 1-2	Arco neural del pleural 1-2	U 1-2	Urales
NU 1	Arco neural del Ural 1	UN 1-8	Uroneurales
OP	Opérculo	VO	Vómer
		⇨	Rayos principales de la aleta caudal

PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

La siguiente clasificación del Orden Ichthyodectiformes se basa en aquella propuesta por Maisey (1991), la cual se presenta de manera más amplia en el Anexo 1.

Infracase: NEOPTERYGII (*sensu* Patterson, 1973)

División: HALECOSTOMI (*sensu* Patterson, 1973)

Subdivisión: TELEOSTEI (*sensu* Patterson, 1973)

Superorden: *INCERTAE SEDIS*

Orden: ICHTHYODECTIFORMES (Bardack y Sprinkle, 1969)

Suborden: ICHTHYODECTOIDEI (Romer, 1966)

Diagnosis: Los miembros del Suborden Ichthyodectoidei presentan cresta supraoccipital grande; parietales fusionados y desplazados anteriormente; esclerótico basal serrado; sínfisis dentaria profunda; articulación maxilar-premaxilar amplia; etmopalatino con crecimientos membranosos separando y suturando con el rostrodermetmoideo y el etmoideo lateral; cabeza del palatino modificada en forma de maleólo (martillo); margen posterior del preopérculo mellado, el intercalar forma parte de la fosa hiomandibular y porta un canal por donde pasa la vena yugular; un sólo epural; primer centro ural con orificios donde se articulan los procesos articulares de los hipurales 1 y 2 (Maisey, 1991).

Familia: *INCERTAE SEDIS*

GENERO NUEVO

Diagnosis: Parietales no fusionados; cresta supraoccipital grande cuyo margen posterior se proyecta más allá del margen posterior occipital, sínfisis dentaria profunda; articulación mandibular formada por el articular y el retroarticular.

GÉNERO NUEVO ESPECIE NUEVA

(Figuras 10 - 18, Tabla 3)

Diagnosis: La misma que para el género.

Ejemplares referidos:

Holotipo: CT 2950. Pez casi completo que carece de la parte del cuerpo posterior a la aleta anal, conservado en parte y contraparte (a y b). Este ejemplar fue colectado en la localidad IGM 2432. Preparado con la técnica de limpieza con ácido acético y técnica de transferencia.

Paratipos: CT 3590, ejemplar sin aleta caudal y con la parte anterior del cuerpo fuertemente distorsionada, proviene de la localidad-IGM 2432. CT 1551, consta de cabeza y las aletas pectorales, fue colectado en la localidad-IGM 1970. CT 343, consta de la porción anterior del cuerpo hasta las aletas pectorales expuestos en posición lateral, proviene de la localidad-IGM 1970. CT 1538, aparato mandibular de desarticulado que expone la superficie lingual de ambas ramas mandibulares inferiores y el maxilar y premaxilar derechos, proviene de la localidad-IGM 1970. CT 829, opérculo aislado, proviene de la localidad-IGM 1970.

Descripción

Características generales

No hay ejemplares completos entre aquellos ejemplares referidos al Género Nuevo, de modo que no es posible establecer el valor de las proporciones corporales que involucran la longitud total y longitud patrón. La altura de la cabeza cabe cerca de 1.1 veces en la longitud de la cabeza y cerca de 1.3 veces en la altura máxima del cuerpo, a su vez, la longitud de la cabeza cabe cerca de 1.13 veces en la altura máxima del cuerpo. La distancia entre las aletas pélvicas y las pectorales es cerca de 2 veces la distancia entre las aletas pélvicas y origen de la aleta anal (observado en el ejemplar CT 2950). La base de la aleta dorsal comienza por detrás del origen de la aleta anal. Estas proporciones han sido obtenidas a partir de los datos que conforman la Tabla 3 y han sido empleados para elaborar la Figura 10.

	CT 3590	CT 2950	CT 1551	CT 343
Longitud total	aprox. 380	-	-	-
Longitud de la cabeza (Longitud cefálica).	-	67	95	64
Longitud de la cabeza sin opérculo	-	45	60	45
Longitud del hocico	32	35	50	35
Altura de la cabeza.	-	60	aprox. 80	62
Altura máxima del cuerpo.	62	75	110	-
Longitud de la aleta anal (de la base).	94	-	-	-
Longitud de la aleta dorsal.	17	15	-	-
Longitud entre las aletas anal y pélvica.	-	56	-	-
Longitud entre las aletas anal y dorsal.	38	32	-	-
Longitud entre las aletas pélvica y pectoral	-	120	-	-
Cantidad de radios pectorales	-	10	-	9
Cantidad de radios de la aleta anal	35	-	-	-
Cantidad de radios de la aleta dorsal	17	16	-	-

Tabla 3.- Medidas (en milímetros) tomados de los ejemplares ichthyodectiformes descritos en este trabajo como Género Nuevo.

Cráneo

Los frontales presentan un perfil recto, aunque lateralmente presenta un reborde sobre la región ocular. La extensión posterior de estos huesos se extiende hasta el nivel del margen posterior orbital donde se unen con los parietales y el pterótico (Figuras 11, 12, 14 y 15).

Los parietales son pequeños, no están fusionados, no participan en la formación de la cresta supraoccipital y están desplazados anteriormente hasta el nivel del margen posterior de la órbita ocular (Figuras 14 y 15). Además, en cada uno de ellos están presentes un par del canal sensitivo cercanas a la línea de contacto de estos huesos (Figuras 11, 12, 14 y 15).

El techo del cráneo presenta una cresta supraoccipital bien desarrollada, cuyo margen posterior es cóncavo y su extensión posterior rebasa el occipital (Figura 13). Lateralmente a la cresta supraoccipital los epioccipitales están desarrollados en forma de crestas robustas, cada epioccipital tiene un amplio contacto ventralmente con el pterótico y anteriormente tiene una estrecha unión con los parietales que se localiza atrás del origen de la cresta supraoccipital (Figuras 12 y 15).

El supratemporal medio cubre lateralmente a la cresta supraoccipital (Figura 11). El supratemporal cubre parte de la región epioccipital y porta un canal sensitivo que se ramifica y se abre en tres canales. La forma de ambos huesos es triangular, siendo algo mayor el supratemporal, y sus bordes posteriores son intensamente franjados (Figuras 11, 12, y 14).

Los pteróticos son los huesos de mayor tamaño en la región occipital del cráneo, dorsalmente cada uno de ellos tienen contacto con los parietales y los epioccipitales, mientras que su porción anterior se une con los frontales. En la parte basal de este hueso el canal sensitivo temporal se abre en forma de abundantes poros y en la porción anterosuperior por un sólo poro justo en su unión con el frontal. La región anteroventral de los esfenóticos se une a los pteróticos y forman la fosa temporal. El esfenótico porta un proceso lateral de aspecto triangular (Figuras 11, 12, 14 y 15).

El paraesfenoides es edentado y tiene la forma de una barra recta y en la base de su porción posterior, este hueso presenta un proceso basipterigoideo de aspecto triangular que se proyecta hacia adelante y abajo (Figuras 12, 14 y 15).

En los ejemplares analizados la región basal y posterior del cráneo no son visibles y el arreglo de los huesos de esta región se desconoce.

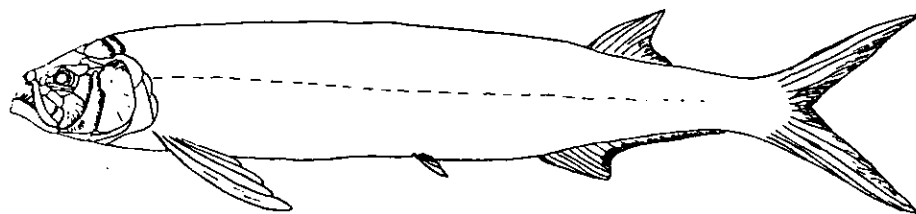


Figura 10.- Reconstrucción del Género Nuevo, ichthyodectiforme colectado en la Cantera Tlayúa y descrito en este trabajo. En este género la aleta caudal es desconocida hasta el momento, por esta razón el tamaño de esta parte del cuerpo es hipotético (aproximadamente 1/8 de su tamaño real).

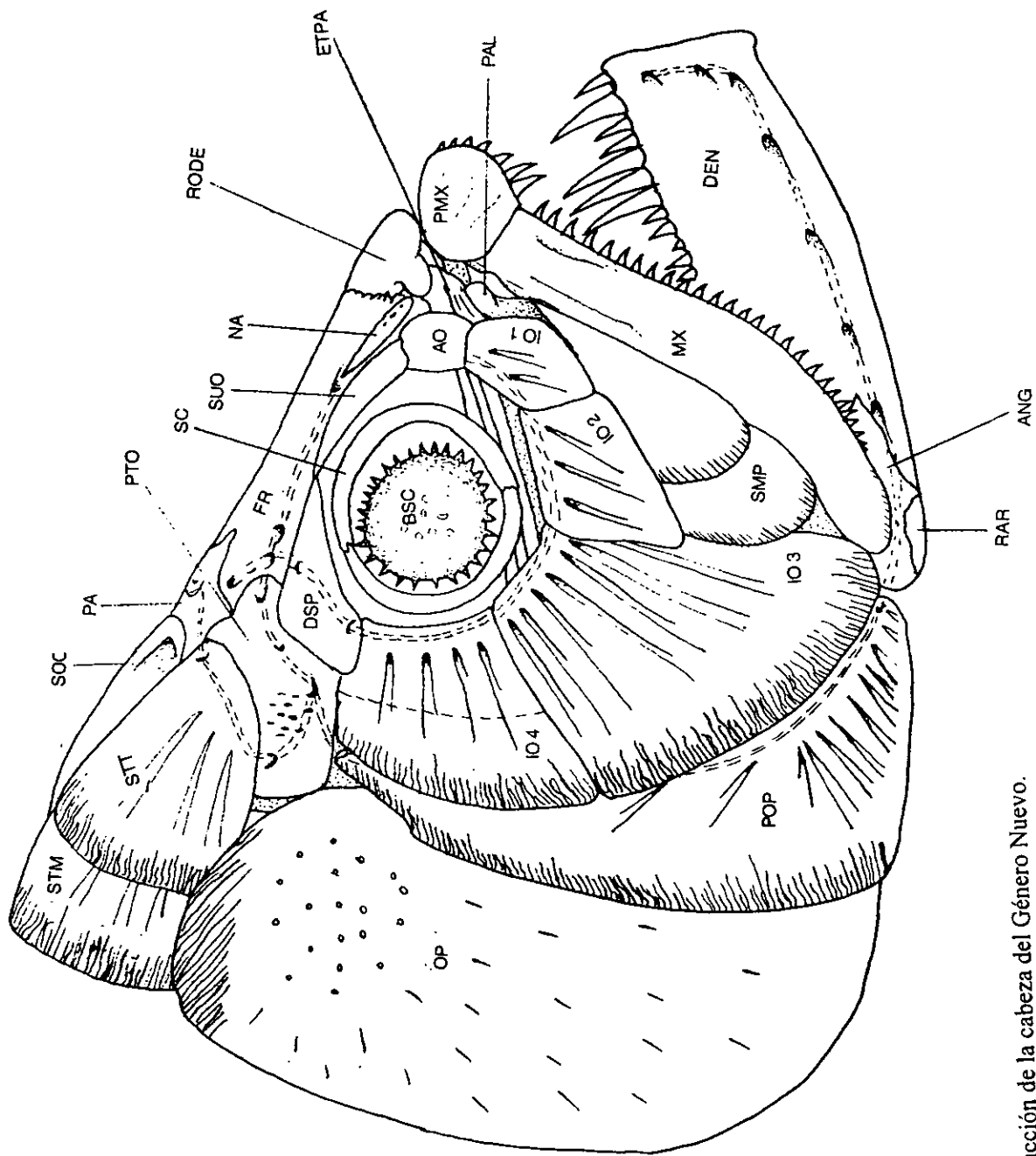


Figura 11.- Reconstrucción de la cabeza del Género Nuevo.

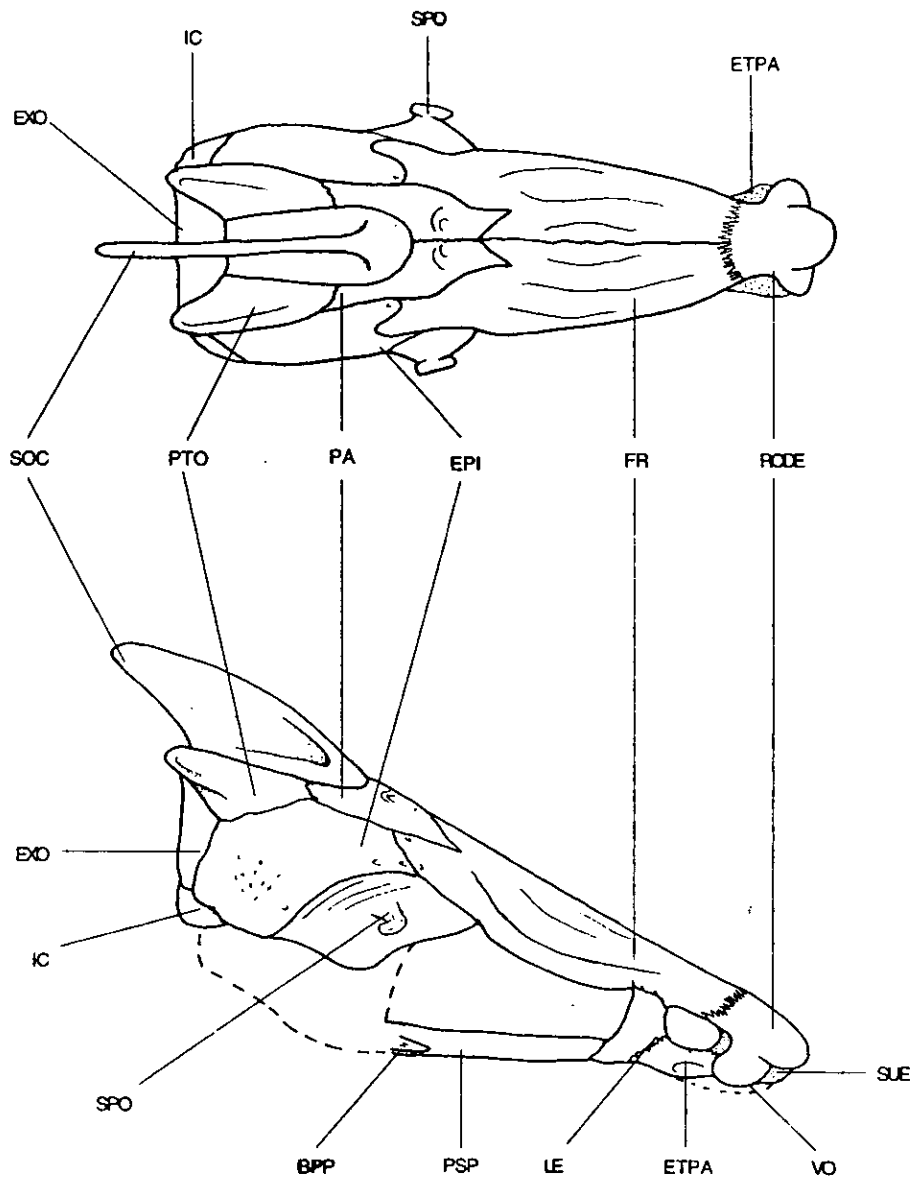


Figura 12.- Reconstrucción de cráneo del Género Nuevo basada en los ejemplares referidos a este género.

Región etmoidea.

La estructura y composición de esta región de la cabeza es similar a la descrita por otros autores (Bardack, 1965; Patterson y Rosen, 1977, Figs. 1-3 y 6; y Maisey, 1991) para los otros géneros agrupados en el Suborden Ichthyodectoidei.

El rostrodermetmoideo cubre anteriormente la región etmoidea y su unión dorsal y lateral con los frontales es sinuosa, presenta además un par de procesos laterales que se extienden ventralmente hasta unirse con el etmopalatino (Figuras 12, 14, 15 y 16).

Los lateroetmoideos se unen a cada uno de los frontales y constituyen el límite anterior de la órbita ocular (Figura 16). El lateroetmoideo y el rostrodermetmoideo están separados por un crecimiento con márgenes membranosos del etmopalatino, este hueso ocupa la base de la región etmoidea donde presenta una superficie cóncava que se articula con la cabeza del palatino (Figuras 12, 14, 15 y 16).

Los nasales son huesos tubulares completos, dispuestos oblicuamente a partir de cada la fosa olfatoria, hay varias aberturas del canal sensitivo dispuestas en su terminación anterior (Figuras 11, 14, 15 y 16).

El supraetmoideo y el vómer se observan sólo parcialmente en la región etmoidea, por lo que no es posible definirlos con claridad hasta el momento (Figura 16).

Huesos orbitales

El anillo circunorbital es cerrado y está formado por siete huesos: el anterorbital, cuatro infraorbitales, el dermoesfenótico y el supraorbital (Figura 14).

El anterorbital cubre lateralmente toda la región posterior etmoidea, su forma es aproximadamente rectangular, es un poco más alto que ancho, aunque sus contornos no están totalmente conservados en los ejemplares referidos (Figuras 12, 14, 15 y 16).

Los infraorbitales 1 y 2 son los más pequeños, su forma es rectangular, cubren lateralmente al palatino y se unen ventralmente a ambos supramaxilares (Figuras 12, 14, 15 y 16).

El tercer infraorbital es el mayor de todos los huesos circunorbitales, cubre toda la mejilla hasta unirse con el preopérculo, anteriormente se une al borde posterior de los supramaxilares y el segundo infraorbital, y dorsalmente se une al cuarto infraorbital. El borde posterior de este hueso es intensamente franjado (Figuras 11, 12, 14 y 15).

En los ejemplares analizados no es posible establecer la extensión y los límites del cuarto infraorbital y tampoco es clara la existencia del suborbital, debido a que los huesos externos de esta región del cráneo están seriamente distorsionados por el efecto de la compresión. Sin embargo, el borde posterior del último de los huesos infraorbitales es franjado al igual que el tercer infraorbital (Figuras 11 y 14).

El canal sensitivo circunorbital no se aprecia en todos los huesos infraorbitales, sin embargo, en los infraorbitales 3 y 4 se disponen aproximadamente 10-13 y 3-4 ramas respectivamente, dispuestas de manera radiante a partir del borde ocular donde el canal sensitivo es claramente visible como una brecha que corre cerca y a lo largo del borde ocular de estos huesos (Figura 14).

La presencia invariable de un dermoesfenótico muy fracturado en los ejemplares estudiados sugiere que este hueso es muy delgado y delicado, cuya forma es triangular (más ancha y que alta), su extremo anteroposterior es más alto que el anterior (Figura 11).

El hueso esclerótico basal es esférico y es serrado en toda su circunferencia (Figuras 11, 14 y 15), está circundado por un par de escleróticos, uno anterior y otro posterior, que se encuentran entre sí sobre y por debajo del esclerótico basal.

Huesos hiopalatinos

En todos los ejemplares los huesos hiopalatinos están casi totalmente cubiertos por los huesos infraorbitales, sin embargo, la finura de estos últimos permite definir sus contornos.

El palatino anteriormente tiene desarrollada la cabeza en forma de maléolo (martillo), el cual se articula dorsalmente con el etmopalatino y ventralmente con el proceso articular posterior del maxilar (Figuras 14 y 16), además, el palatino (no ilustrado) penetra entre el endopterigoideo y ectopterigoideo hasta el nivel medio de la órbita ocular.

El ectopterigoideo y el endopterigoideo son huesos largos y estrechos. El endopterigoideo presenta pequeños alvéolos, lo que indica la presencia de dientes (Figura 15), su forma es semejante a la descrita para *Xiphactinus* (Bardack, 1965, Fig. 11).

No es posible definir el metapterigoideo, pues sus contornos están ocultos en todos los ejemplares analizados. En CT 2950 se puede observar en este hueso algunas impresiones muy rugosas, similares a las descritas en *Xiphactinus* por Bardack (1965, p.47, Fig. 11) como impresiones producidas por la compresión de este hueso contra las agallas y dentición palatal (no ilustrado).



Figura 13.- Ejemplar CT 1551 que muestra los parietales no fusionados y el patrón franjado del preopérculo (x 0.97 % de su tamaño natural).

El cuadrado presenta una forma triangular, su cabeza articular está dirigida hacia adelante y presenta una inclinación cercana a los 45°. La región dorsal de este hueso tiene contacto con el metapterigoideo y con el hiomandibular, y anterodorsalmente se une al ectopterigoideo (Figuras 14 y 15).

El simpléctico tiene la forma típica de clavo, se inserta en la ranura posterior entre el cuerpo del cuadrado y el proceso cuadratoyugal del cuadrado (Figura 15).

La cabeza articular del hiomandibular (que se articula con la fosa hiomandibular en el cráneo) es de aspecto rectangular, más ancho que alto. A partir de esta zona el hiomandibular se estrecha progresivamente en dirección ventral formando una proyección o brazo ventral, el cual en su porción anterior se une al metapterigoideo y presenta una estría o ranura en donde se articula con el preopérculo (no ilustrado).

Mandíbula superior

Los premaxilares presentan bordes redondeados y son más largos que anchos. La talla de los dientes premaxilares es irregular y es mayor progresivamente, es decir, los dientes posteriores son los más anchos y largos, mientras que, los dientes anteriores son los más pequeños (Figura 14).

Los maxilares (Figuras 16 y 17) son largos y uniformemente delgados, su forma es delicadamente curva, en especial en la parte terminal de este hueso, el cual se extiende hasta cerca del nivel del margen posterior orbital. Los dientes maxilares son más pequeños que los mayores del premaxilar y a diferencia de aquellos, su talla es regular.

La articulación entre el maxilar y el premaxilar es amplia, abarca toda la altura de ambos huesos (Figuras 11, 13, 14, 15 y 16).

Un par de supramaxilares que están colocados encima y a lo largo de cada maxilar, cubren parte de la mejilla. En el ejemplar CT 2950 ambos supramaxilares presentan bordes posteriores franjados (Figura 14).

Mandíbula inferior

La mandíbula inferior es de forma casi rectangular, la profundidad en la región del proceso coronoideo es ligeramente mayor que la sínfisis dentaria (Figura 17).

El dentario es más largo que alto, su borde alveolar es ligeramente sinuoso y cóncavo, mientras que, el borde ventral es un poco convexo; el proceso coronoideo es reducido y de aspecto redondeado (Figura 17). Externamente el dentario presenta siete u ocho aberturas para las ramas del canal sensitivo, cinco de ellas se disponen ventralmente y el resto cerca del borde anterior (Figuras 11, 14 y 15).

En la superficie lingual, la fosa meckeliana se abre cerca del vértice anterior del angular; en la base de la sínfisis dentaria hay una serie de pliegues longitudinales (Figuras 15 y 17).

El angular es de forma triangular, en su superficie lingual se articula entre las dos ramas posteriores del dentario, penetrando anteriormente hasta cerca de la mitad de la longitud total de la mandíbula, tiene un engrosamiento ventral (dermangular según Bardack, 1965, Fig. 10) que corre a todo lo largo de este hueso; no hay participación del angular en la formación de la articulación mandibular (Figura 17). Hay tres perforaciones visibles de las ramas del canal sensitivo mandibular en el angular, la primera en el margen posterior muy cerca de la unión de este hueso con el angular, otra cercana al borde ventral en la región en donde se une al retroarticular, mientras que la abertura del canal sensitivo del canal postarticular se dispone lateralmente en esta estructura colocándose en la cavidad formada entre el proceso postarticular y el retroarticular (Figura 17).

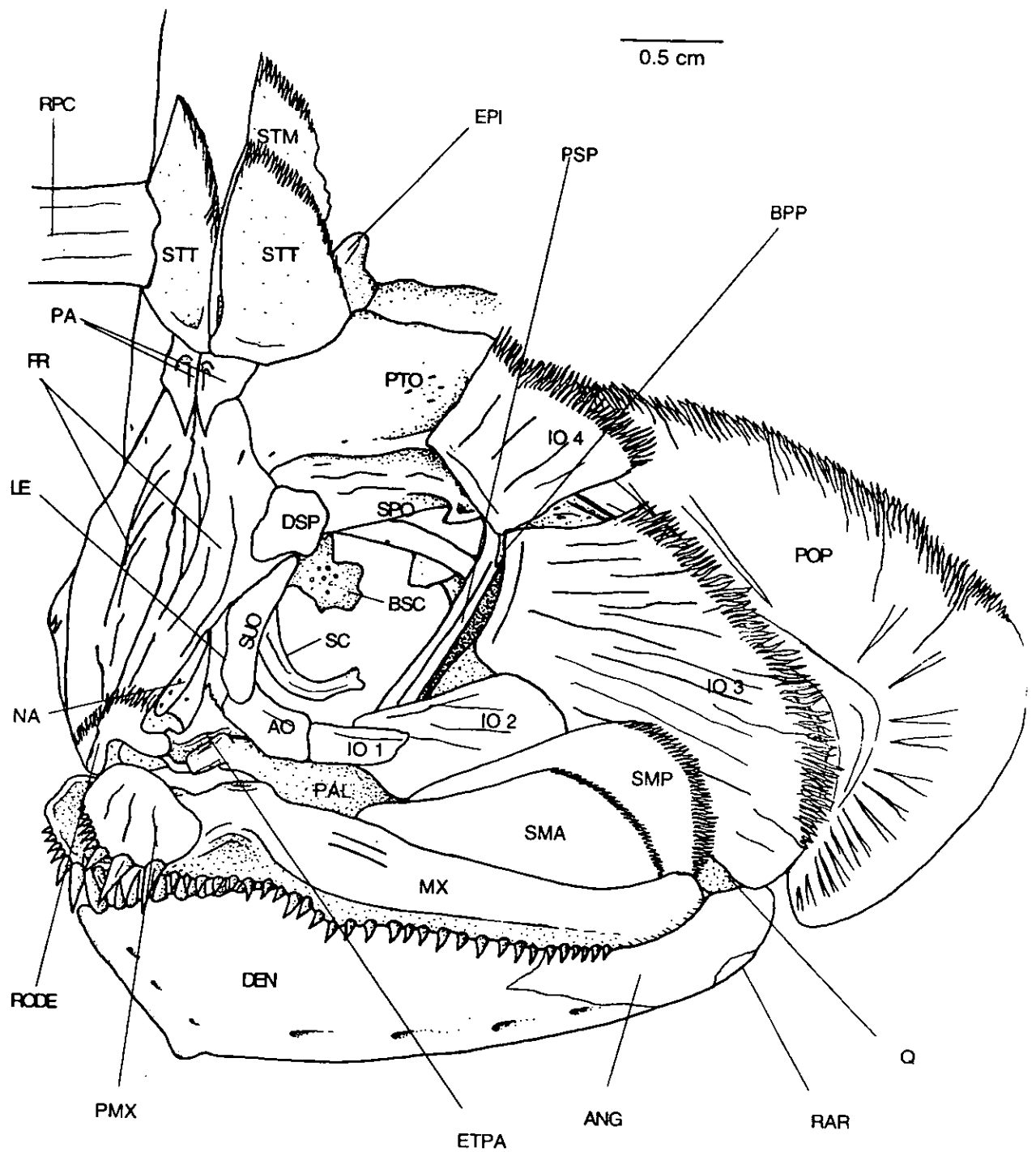


Figura 14.- Cabeza de ejemplar CT 2950, este ejemplar fue transferido a resina después de aplicar las técnicas de limpieza descritas en el capítulo dos de este trabajo.

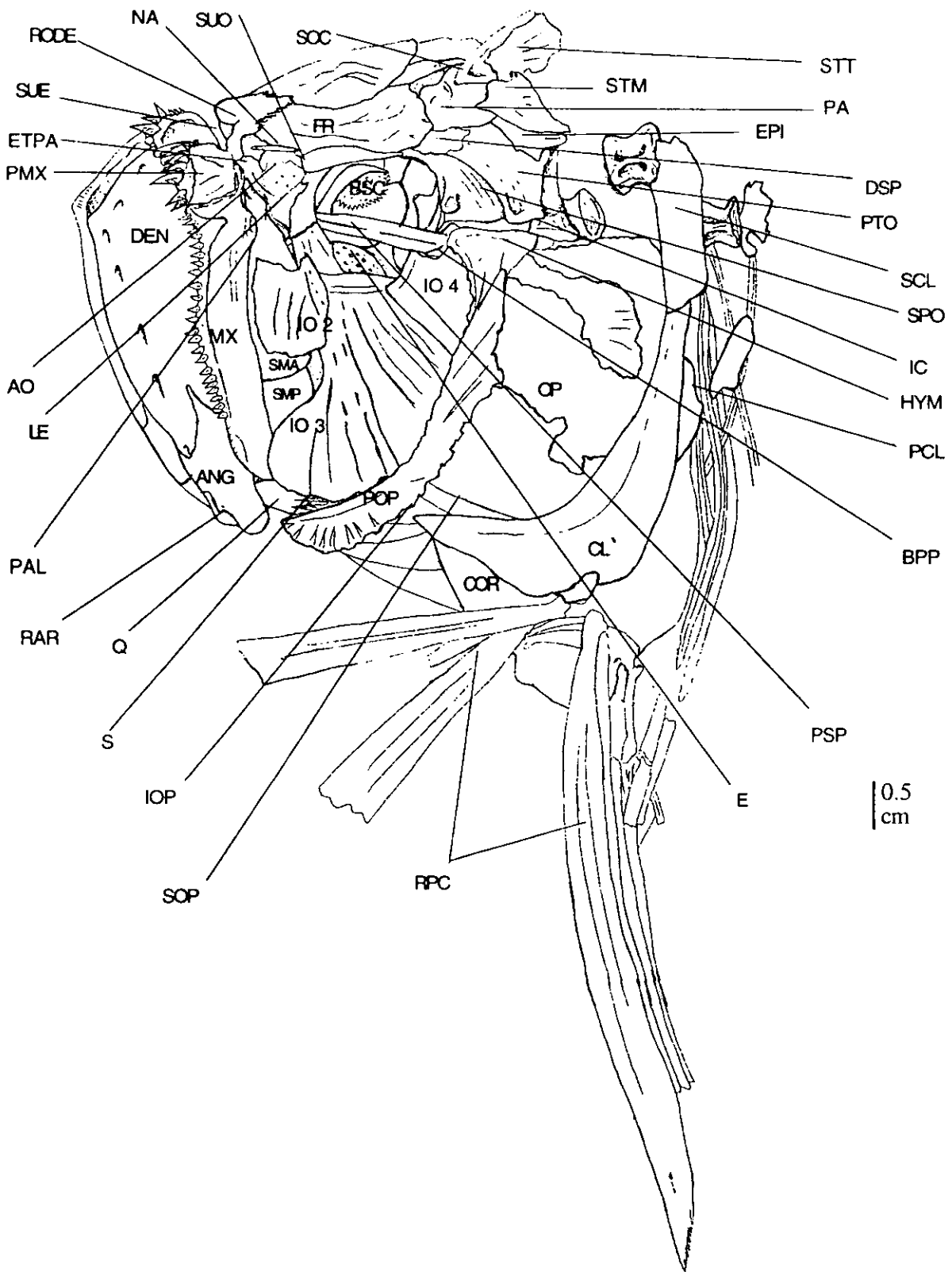


Figura 15.- Detalles de la cabeza del ejemplar CT 343.

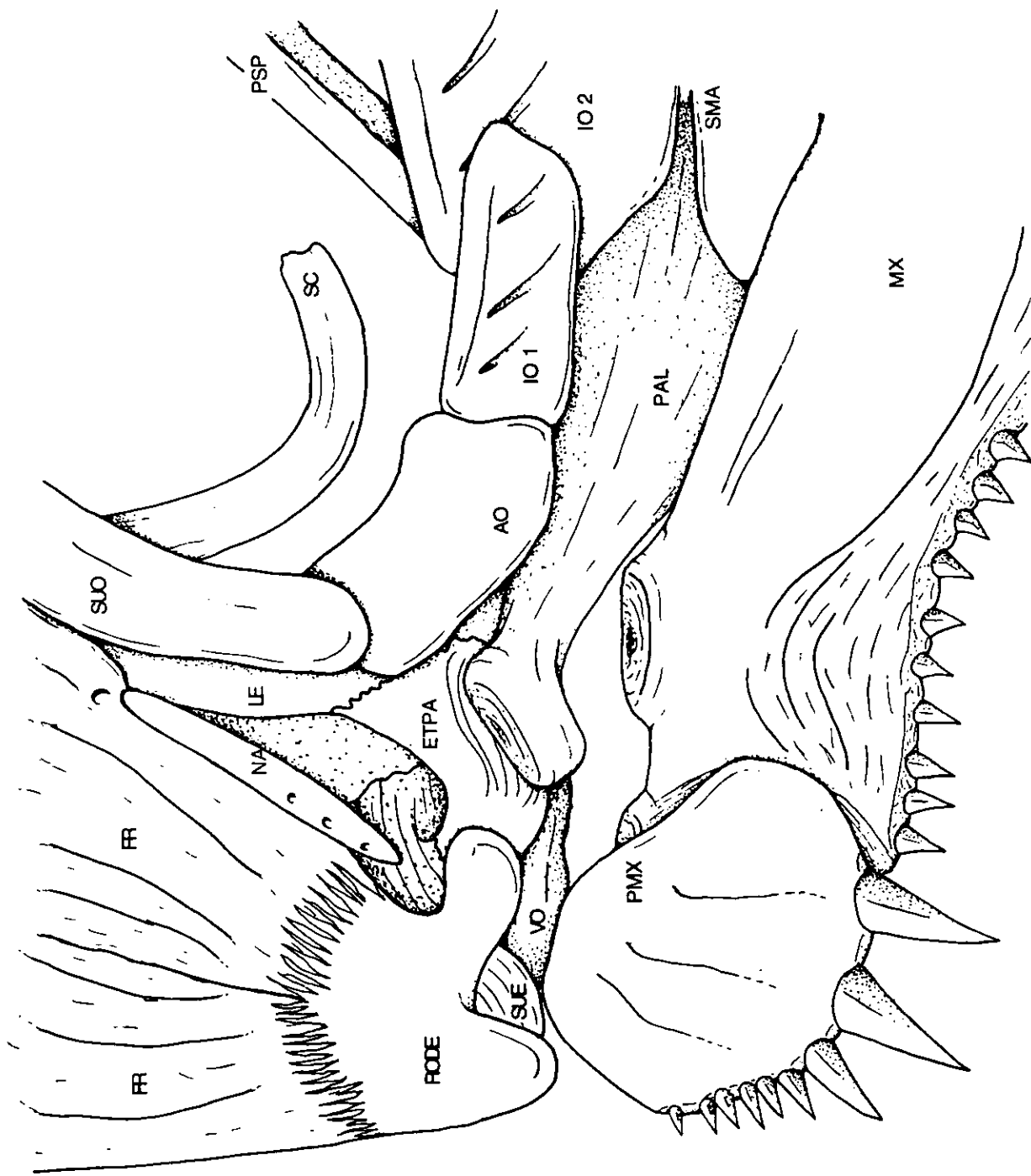


Figura 16.- Detalles de la región etmoidea del Género Nuevo, basado en el ejemplar CT 2950.

El proceso postarticular del dentario es una barra más ancha que alta y de márgenes redondeados que se proyecta en el extremo terminal posterior de la mandíbula (Figura 17).

El articular presenta una forma triangular que en su base está unida al dentario, posteriormente forma parte de la articulación mandibular para el cuadrado y anteriormente se une al coronomeckeliano, el cual es delgado y de aspecto rugoso (Figura 17).

La superficie lingual del retroarticular es de forma irregular y si participa en la formación de la región ventroposterior de la articulación para el cuadrado, este hueso se une al articular y excluyendo así la participación del angular en la formación de esta articulación (Figura 17). La superficie externa de este hueso ocupa un pequeño espacio en el extremo inferior posterior de la mandíbula inferior (Figuras 14 y 15).

Los dientes de la mandíbula inferior son, al igual que los dientes de la mandíbula superior, redondos, huecos y ligeramente curvos hacia atrás. Sin embargo, los dientes del dentario del dentario son peculiares por la irregularidad en sus tallas y por su distribución, características que permiten reconocer un patrón claramente discernible: en la primera mitad del borde alveolar el primer o segundo diente es muy desarrollado, uno o dos dientes más pequeños lo siguen y a continuación se encuentran tres o cuatro dientes ligeramente más desarrollados que el primero, cuyas coronas alcanzan alturas mayores que $\frac{2}{3}$ la altura máxima del dentario; mientras que, la segunda mitad del borde alveolar está ocupada por dientes más pequeños.

Serie opercular

La serie opercular completa consta de un preopérculo, un opérculo, un subopérculo, un interopérculo y de radios branquiostegos.

En el preopérculo la rama dorsal es alta, casi alcanza el borde superior opercular, y su rama ventral es corta. El margen posterior del preopérculo es franjado, se ensancha en dirección dorsoventral y su ángulo ventral es redondeado. Entre 11 y 13 aberturas del canal sensitivo se extienden por toda la rama ventral y sólo dos ó tres de estas aberturas se aprecian en la rama dorsal (Figura 14).

El opérculo tiene forma ariñonada y es más alto que ancho y presenta una serie de perforaciones y estrías radiadas, sus márgenes son enteros excepto en la región superoposterior que es franjada (Figura 18 B). El subopérculo y el interopérculo tienen forma espatulada, el primero es tan largo como el opérculo y el segundo se aloja por debajo de la rama ventral del preopérculo (Figura 15).

Aunque la cantidad de radios branquiostegos no ha sido determinada con exactitud en ninguno de los ejemplares analizados, se ha comprobado que los primeros, al menos 3 o 4 en CT 2950, son espatulados y los últimos tienen forma de flagelo, al menos cuatro contados en el mismo ejemplar (no ilustrados).

Aleta y cintura pectoral

A pesar de que en los especímenes analizados el coracoides está parcialmente cubierto por los radios pectorales, es posible observar que es un hueso largo de forma triangular que se une a un escapular pequeño. El cleitro, con forma de hoz, es el hueso más grande de la cintura pectoral (Figura 15).

El supracleitro es alto y poco ancho se articula dorsalmente con el posttemporal que cubre con su parte anterior parte de la región terminal del cráneo. Existen un postcleitro, colocado justo detrás de la región media del cleitro, presenta la forma de las escamas, es decir, es ovoide y más largo que ancho (Figura 15).

Las aletas pectorales presentan 10 radios, los primeros 5 son anchos, planos y estriados longitudinalmente. El primer radio es el más largo, su longitud es ligeramente mayor que la máxima profundidad del cuerpo (Figura 15), mientras que, los últimos radios son los más delgados y cortos.

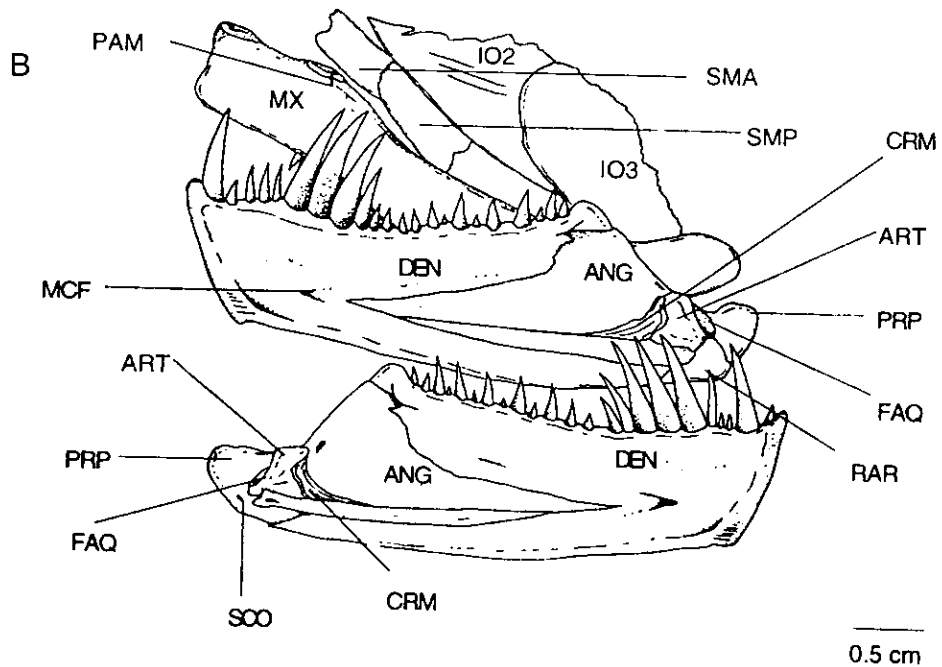


Figura 17.- A) Fotografía del ejemplar CT 1538 que muestra la superficie lingual de las siguientes estructuras: maxilar derecho, supramaxilares e infraorbitales 2 y 3 (arriba); la mandíbula inferior derecha (al centro) que muestra los huesos que participan en la formación de la articulación retroarticular y es posible observar la abertura del canal sensitivo (SCO) y mandíbula inferior izquierda (abajo), en donde falta el ejemplar. B) esquema del mismo ejemplar.

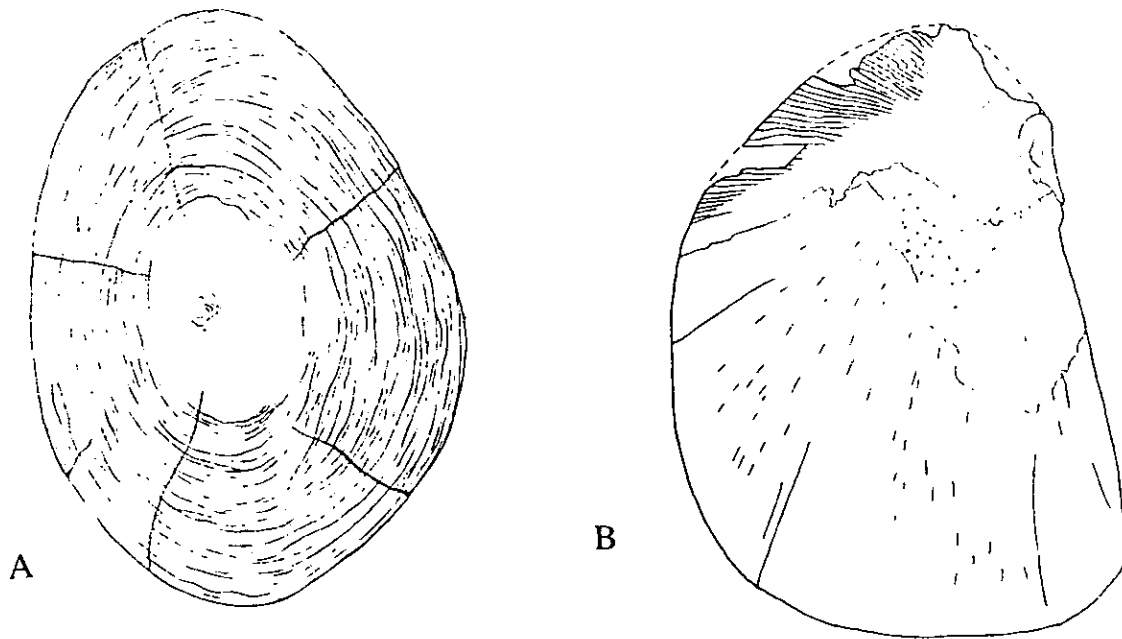


Figura 18.- A) Aspecto de las escamas del Género Nuevo, a partir del ejemplar 2950. B) Ejemplar CT 829, opérculo aislado y desarticulado que presenta el borde posterosuperior franjado presente en los otros ejemplares referidos al Género Nuevo.

Aleta y cintura pélvicos

Las aleta pélvicas son pequeñas y están dos veces más lejos de las aletas pectorales que del origen de la aleta anal (Figura 10). La cintura pélvica está compuesta por dos pequeños huesos pélvicos que están colocados por debajo de las vértebras 28-31. En CT 2950 es posible observar al menos 7 radios, en donde la anchura y longitud decrecen progresivamente, de tal modo que el primer radio es el más ancho y (aparentemente) el más largo. Todos los radios de esta aleta son enteros, es decir no muestran estrías o segmentos (no ilustrado).

Aleta anal

La aleta anal es larga y presenta un lóbulo acuminado anterior. El primer pterigióforo que es el más largo de todos, está colocado entre las espinas hemales de las vértebras 37 y 38, sin embargo, los radios de esta aleta aparecen por debajo de las vértebras 41-42. El número de radios observados en CT 3590 (Tabla 3) es de 35, los primeros dos son cortos y no segmentados; los siguientes cinco radios son los más largos (forman el lóbulo acuminado) y están segmentados y ramificados distalmente. El resto de los radios de esta aleta son relativamente pequeños y están segmentados distalmente (no ilustrado).

Los pterigióforos se tornan más cortos y delicados hacia la parte terminal de la aleta anal por lo que los últimos no pueden cuantificarse, es así que, su número total de estos huesos es incierto hasta el momento, existiendo al menos 33 (no ilustrado).

Aleta dorsal

La aleta dorsal es corta y está colocada atrás del origen de la anal. El primer pterigióforo de esta aleta está colocado entre las neuroespinas de las vértebras 42 y 43, sin embargo, sus radios están colocados a la altura de las vértebras 47-50. El primer radio dorsal es corto y no está segmentado o ramificado, mientras que los siguientes tres radios que son los más largos están ramificados distalmente, al igual que el resto de los radios cuyo tamaño disminuye progresivamente (no ilustrado).

Aleta caudal

La aleta caudal se desconoce, excepto por una vaga impresión en CT 3590, la cual no permite precisar la forma, tamaño y disposición de las estructuras óseas que la componen.

Columna vertebral

Las vértebras son un poco más anchas que altas, sus costados presentan un par de huecos doblemente más anchos que el reborde longitudinal en el centro del cuerpo vertebral (Figura 15). El número total de vértebras es desconocido, sin embargo, en CT 2950 y CT 3590 las abdominales son 37, mientras que las caudales son al menos 26 (en CT 3590).

Las costillas son largas y encierran casi totalmente la cavidad abdominal, son robustas y presentan una estría que corre por toda su longitud (Figura 15). Las espinas hemales y neurales están inclinados hacia atrás y todos los arcos hemales y neurales son autógenos.

Los epineurales son alargados, por lo que su disposición y conteo es difícil, dado que forman una intrincada red. Ocupan desde el espacio postcraneal y toda la región abdominal, un arreglo semejante se presenta en Cladocycclus (Patterson y Rosen, 1977, p. 105).

Escamas

El cuerpo está cubierto totalmente por delgadas escamas cicloides más altas que anchas, semejantes a las descritas para Thrissops (Taverne, 1977, fig. 17) y Chirocentrites vexillifer (Taverne, 1986, p. 42). Las escamas presentan finos *circulii* dispuestos concéntricamente, las *radii* son escasos y hay algunos poros (*puntae*) en la región central (Figura 18 A). La línea media esta muy cerca de la columna vertebral, al menos en la región abdominal posterior y en la región caudal (Figura 10).

Discusión

Al comparar las características diagnósticas de los taxa ichthyodectiformes con los del Género Nuevo (Tablas 4 y 5, Anexo 1) es posible observar que el Género Nuevo presenta una mezcla peculiar de características, no observada antes en género ichthyodectiforme alguno. Proponer la creación del Género Nuevo a partir de los ejemplares ichthyodectiformes tlayuanos descritos, es la consecuencia inmediata de dicha observación.

Por un lado, la creación de un género (llamado por el momento Género Nuevo) es posible, ya que, la comparación del Género Nuevo con otros géneros ichthyodectiformes demuestra la singularidad de este género tlayuano. La profunda sínfisis dentaria y la presencia de huesos escleróticos basales en el Género Nuevo lo separan de Thrissops, Allothrissops y Occithrissops, los cuales presentan sínfisis dentaria poco profunda y carecen de escleróticos basales. El Género Nuevo carece de predentario y de forámenes en la base de los dientes, por lo que es fácilmente discernible de Saurodon y Saurocephalus (miembros de la Familia Saurodontidae) quienes presentan dichas estructuras. Gillicus presenta una mandíbula inferior hipertrofiada y

todos sus dientes son de talla uniforme y muy pequeños (Bardack, 1965, fig. 20), caracteres que permiten distinguir a este género del Género Nuevo y otros géneros ichthyodectiformes. Por otro lado, el Género Nuevo presenta parietales que no participan en la formación de la cresta supraoccipital, lo que lo hace diferente de Ichthyodectes en donde los parietales participan en la formación de dicha estructura. Finalmente, el Género Nuevo es presenta una aleta anal larga (con al menos 35 radios) y su premaxilar o está hipertrofiado a diferencia de *Xiphactinus* que presenta un premaxilar hipertrofiado (con dos dientes muy alargados) y una aleta anal corta (con cerca de 14 radios).

Característica	Géneros No-Ichthyodectoidei (según Maisey, 1991)			Género Nuevo de Tlayúa	Suborden Ichthyodectoidei (según Maisey, 1991)
	<i>Occithrissops</i>	<i>Allothrissops</i>	<i>Thrissops</i>		
1) Cresta supraoccipital	Pequeña			Grande	
2) Articulación mandibular	El angular no participa en la formación de la articulación mandibular para el cuadrado				El angular es incluido
3) Parietales fusionados	No				Si
4) Posición de parietales y epioccipitales	No desplazados (ocupan el margen posterior del cráneo)		Desplazados anteriormente (llegan cerca del borde posterior de la órbita ocular)		
5) Etmopalatino	No separa al lateroetmoideo y al rostrodermetmoideo		Separa al lateroetmoideo y al rostrodermetmoideo		
6) Hueso esclerótico basal	Ausente			Presente	
7) Intercalar, forma parte de la fosa hiomandibular	No			Si	
8) Cabeza del palatino	No modificada (los bordes superior e inferior de la cabeza del palatino forman un ángulo anterior)			Modificada (la cabeza del palatino tiene forma rectangular)	
9) Margen posterior del preopérculo	No mellado			Mellado	
11) Articulación maxilar-premaxilar	Reducida			Amplia	
12) Mandíbula inferior	La sínfisis mandibular es poco profunda (el proceso coronoideo es claramente más profundo), la mandíbula tiene un borde alveolar convexo			La sínfisis es alta (poco menos que el proceso coronoideo), la mandíbula presenta una forma rectangular	
13) Número de epurales	3			?	1
14) Articulación ural 1 - hipurales 1 y 2	El ural 1 no presenta cavidades y los hipurales 1 y 2 tampoco presentan procesos articulares			?	El ural 1 presenta un par de cavidades que se articulan con los procesos articulares de los hipurales 1 y 2
15) Aspecto de las escamas	La superficie externa de las escamas presenta numerosos <i>circulii</i> concéntricos y <i>puntae</i> centrales (esto también está presente en <i>Chirocentrites</i> , género perteneciente al a Familia Cladocyclidae colocada dentro del Suborden Ichthyodectoidei)				Las escamas presentan <i>radii</i> posteriores y <i>puntae</i> anteriores

Tabla 4.- Características distintivas de los géneros del Suborden Ichthyodectoidei y de aquellos otros que fueron colocados por Maisey (1991) fuera de éste (no-ichthyodectoidei). Elaborada a partir de la información contenida en Patterson y Rosen (1977), Schaeffer y Patterson (1984) y Maisey (1991).

Característica	Familia <i>incertae sedis</i>	Cladocyclidae	Ichthyodectidae	Saurodontidae
1) Parietales	No fusionados	Fusionados		
2) extensión de la cresta supraoccipital	Rebasa el margen posterior del cráneo		No rebasa el margen posterior del cráneo (desconocido en <i>Saurocephalus</i>)	
3) Número de uroneurales	?	6	5	5 (en <i>Saurocephalus</i> es desconocido)
4) Articulación mandibular	Formada por el articular y el retroarticular	Formada por el retroarticular, articular y angular	Formada por el angular y articular (desconocido en <i>Saurocephalus</i>)	
5) Proceso coronoideo	Presente, redondeado		Presente, angulado	
6) Proceso articular de los hipurales 1 y 2	?	Abultado	Alargados	?
7) Número total de vértebras	Al menos 63	Entre 40 y 64	De 68 a 90, con al menos 40 abdominales	De 70 a cerca de 100
8) Predentario	Ausente			Presente
9) Forámenes dentales	Ausentes			Presentes
10) Extensión anterior del epioccipital	Hasta la mitad del supraoccipital		Más de la mitad del supraoccipital	Hasta la mitad del Supraoccipital
11) Hueso nasal	No dividido		Dividido en 2	?
12) Formación de la cresta supraoccipital	Formada sólo por el supraoccipital		Formada por el supraoccipital y los parietales (excepto en <i>Gillicus</i>).	Formada sólo por el supraoccipital (desconocido en <i>Saurocephalus</i>)
13) Angulo del paraesenoideo	?	Reducido	Amplio (excepto en <i>Gillicus</i>)	Reducido
14) Eje de la fosa hiomandibular	Angulado (forma un ángulo con la región orbital del paraesenoideo)		Angulado sólo en <i>Gillicus</i>	Angulado
15) Dientes	Redondos			Subcilíndricos
16) Aleta anal	Larga		Corta (? en <i>Gillicus</i>)	Larga

Tabla 5.- Características de las familias del Suborden Ichthyodectoidei. Las características diagnósticas de cada una de las familias han sido remarcadas. La Familia *incertae sedis* creada en este trabajo para Género Nuevo no presenta caracteres marcados, ya que, esta familia ha sido definida por una mezcla características, ninguna de los cuales le es exclusiva. Elaborada a partir de la información contenida en Maisey (1991).

El Género Nuevo no muestra las características diagnósticas de la Familia Ichthyodectidae (características 10, 11 y 16 de la Tabla 5) o de la Familia Saurodontidae (características 8 y 9 Tabla 5). A pesar de que el Género Nuevo presenta el carácter diagnóstico de la Familia Cladocyclidae (la cresta supraoccipital rebasa el margen posterior del cráneo, característica 2, Tabla 5), la descripción de este género tlayuano no se ajusta con precisión a aquellas de los miembros de esta familia e incluso tampoco coincide con los caracteres diagnósticos del suborden Ichthyodectoidei, al cual pertenece esta familia, por ello, el Género Nuevo es colocado tentativamente en una familia *incertae sedis* (ver capítulo siguiente). Las diferencias (características 1 y 4 Tabla 5) existentes entre el Género Nuevo y los miembros de esta familia Cladocyclidae apoyan esta propuesta. Además, al comparar al Género Nuevo con cada uno de los géneros de esta familia es posible señalar algunas diferencias adicionales, a saber, en el Género Nuevo el número de vértebras (al menos 63) es notablemente mayor que en *Chiromystus*, con

menos de 50 vértebras totales (Maisey, 1991). Chirocentrites es claramente discernible de otros géneros ichthyodectiformes y del Género Nuevo, ya que en Chirocentrites el extremo anterior del etmopalatino se proyecta anteriormente y es techado por el proceso lateral del rostrodermetmoideo (Taverne, 1986, Fig. 2), mientras que en los otros ichthyodectiformes el proceso lateral del rostrodermetmoideo se une lateralmente al extremo anterior del etmopalatino. El Género Nuevo es diferente a Cladocyclus en tres características fundamentales, el primero presenta parietales no fusionados, el angular no participa en la formación de la articulación mandibular y las escamas presentan abundantes *circulii* concéntricos; en cambio, el segundo Cladocyclus presenta parietales fusionados, el angular participa en la formación de la articulación mandibular y las escamas presentan *radii* posteriores y *puntae* anteriores.

La inclusión del Género nuevo al seno del suborden Ichthyodectoidei se justifica por la presencia en este género tlayuano de ocho de los caracteres (características 4-11, Tabla 4) diagnósticos con que Maisey (1991) caracterizó a este suborden. Sin embargo, el Género Nuevo presenta dos características que lo acercan a Thrissops y Allothrissops, géneros primitivos que fueron colocados por Maisey (1991) fuera del suborden Ichthyodectoidei; estos son:

- 1.- Parietales no fusionados. Esta carácter es compartido por Occithrissops, Allothrissops Thrissops y el Género Nuevo, sin embargo, existe cierta afinidad entre los dos últimos géneros y los géneros del Suborden Ichthyodectoidei pues en todos ellos los parietales están desplazados anteriormente (característica 4, Tabla 4).
- 2.- El angular no participa en la formación de la articulación mandibular. Esta condición es compartida por el Género Nuevo, Allothrissops (Patterson y Rosen, 1977) y muy probablemente Occithrissops y Thrissops (Maisey, 1991).

Lo anterior permite reconocer la cercanía del Género Nuevo con los géneros no-Ichthyodectoidei de Maisey (1991), especialmente con Thrissops, con el que comparte al menos 5 características (1-4, Tabla 4), de las cuales tres también están presentes en los géneros del Suborden Ichthyodectoidei de Maisey (1991).

Como conclusión de esta discusión señalaremos que es necesario eliminar el valor diagnóstico para el Suborden Ichthyodectoidei de dos caracteres empleados por Maisey (1991): parietales fusionados y de la participación del angular en la articulación de la mandibular.

ANALISIS SISTEMATICO

Problemática Taxonómica del Orden Ichthyodectiformes

Los Ichthyodectiformes presentan algunos rasgos en la aleta caudal y la mandíbula inferior (e.g. número elevado de uroneurales y los hueso de la mandíbula inferior no están fusionados entre sí) que indican que son un orden de teleósteos primitivos, el cual debió surgir de entre los peces considerados como leptolépidos, poco antes que los grupos de teleósteos modernos (Carroll, 1988). Su estatus, *incertae sedis*, se debe a que hasta el momento no se ha reconocido algún carácter derivado compartido que permita incluirlos en algún superorden establecido (Patterson y Rosen, 1977).

La presencia de una osificación etmopalatina en el piso de la cápsula nasal, formando una superficie que articula con la cabeza del palatino, es una especialización única entre los actinopterigios que indica que los Ichthyodectiformes forman un grupo monofilético (Patterson y Rosen, 1977).

La escasez de fósiles bien conservados en varios de los géneros ichthyodectiformes, no ha permitido que se conozca a fondo su anatomía y por lo tanto su filogenia es aún incierta. Este problema es más grave entre los géneros más primitivos, los cuales podrían dar indicios de las interrelaciones de este grupo con otros teleósteos. La continuación de los estudios emprendidos en torno a los de ichthyodectiformes de la Cantera Tlayúa, los cuales son continuamente encontrados completos y bien preservados, sin duda alguna, incrementará el acervo de información acerca de la anatomía de este orden de peces mesozoicos, con lo cual sus interrelaciones filogenéticas se irán aclarando.

Desde que Bardack y Sprinkle (1969) crearon el Orden Ichthyodectiformes, desvinculándolos de los clupeidos o algún otro grupo de teleósteos, sólo tres trabajos han intentado resolver las relaciones filogenéticas dentro del grupo (Patterson y Rosen, 1977; Taverne, 1986 y Maisey, 1991).

Patterson y Rosen (1977, p. 115) incluyeron dos subórdenes dentro del Orden Ichthyodectiformes. Erigieron el Suborden Allothrissopodei para una familia (Allothrissopidea) con un sólo género incluido, Allothrissops; mientras que, en el Suborden Ichthyodectoidei reunieron al resto de los géneros ichthyodectiformes distribuidos en dos familias (Ichthyodectidae y Saurodontidae). Sin embargo, la inconsistencia de la familia y el suborden creados para Allothrissops quedó demostrada cuando se descubrió que sus características diagnósticas estaban presentes en otros taxa ichthyodectiformes (Maisey, 1991).

Taverne (1986) intentó aclarar las relaciones filogenéticas de los ichthyodectoides de Patterson y Rosen (1977) (Figura 19 A) y propuso a Thrissops como el ichthyodectiforme más primitivo. Cabe recordar que, para este autor Allothrissops no pertenece al orden, ya que reiteradamente ha señalado (Taverne, 1975-a, 1977 y 1986) que en este género no está presente el etmopalatino (característica diagnóstica del Orden), contrariamente a lo afirmado por otros autores (e.g. Patterson y Rosen, 1977). En el esquema creado por este autor, surgen al menos dos ramas a partir de Thrissops, las cuales conducen a los géneros cretácicos derivados, una de estas ramas conduce a Eubiodectes, el cual presenta dos características exclusivas dentro del orden (33 y 34 en la Figura 19 A), mientras que, la otra rama agrupa a Xiphactinus, Ichthyodectes y Gillicus como las formas más derivadas dentro de un grupo en donde también aparecen Chirocentrites y Cladocyclus. En esta hipótesis, los saurodóntidos pudieron haberse originado en un estadio posterior a Thrissops.

En la hipótesis de la filogenia de los Ichthyodectiformes propuesta por Maisey (1991), mostrada en la Figura 19, se creó la Familia Cladocyclidae (Cladocyclus, Chiomystus y Chirocentrites) dentro del Suborden Ichthyodectoidei, a su vez que los saurodóntidos (Saurodon y Saurocephalus) fueron incluidos como un grupo intermedio entre los cladocíclicos e ichthyodéctidos (Xiphactinus, Ichthyodectes y Gillicus), siendo esta última familia la más derivada del Suborden Ichthyodectoidei. Fuera del suborden Maisey (1991) colocó en posición incierta a Thrissops, Allothrissops, Eubiodectes y Occithrissops.

Una breve revisión de la información bibliográfica disponible sugiere que es posible hacer ciertos cambios en el árbol filogenético de Maisey (1991), pues la politomía creada por este autor con Thrissops, Allothrissops y Eubiodectes (Figura 19), podría resolverse de la siguiente manera:

Patterson y Rosen (1977, p. 96) reportan la presencia del esclerótico basal con bordes serrados en Eubiodectes, lo que abre la posibilidad de que este género pertenezca al Suborden Ichthyodectoidei (esta característica fue incluida por Maisey (1991) como diagnóstica de este taxón); además, Eubiodectes presenta cinco uroneurales y dos epurales, que lo colocarían como una forma cercana a los cladocíclicos (en donde hay seis uroneurales y un epural) y los saurodóntidos e ichthyodéctidos (donde hay cinco uroneurales y un epural). Sin embargo, dada la escasa información disponible de este género, no fue incluido en el análisis filogenético desarrollado en este trabajo.

Respecto a Thrissops, la presencia de una cresta supraoccipital grande, el desplazamiento anterior de sus parietales (de manera semejante a la de los ichthyodectoides de la Figura 2 B y C) y la disposición de los huesos de la región etmoidea semejante a la de Cladocyclus (Schaeffer y Patterson, 1984, Fig. 26) lo colocan más cerca del Suborden Ichthyodectoidei que Allothrissops, cuyos parietales y epioccipitales están colocados cerca del borde posterior del cráneo y su supraoccipital no está desarrollado en forma de cresta (Figura 2 A). De esta manera, la politomía establecida en la hipótesis de Maisey (1991) puede ser resuelta de manera directa, aunque debe señalarse que, los términos bajo los cuales ésta fue establecida, no están incluidos en su trabajo y por consiguiente pueden existir algunos argumentos no considerados en esta discusión.

Relaciones filogenéticas del Género Nuevo de Tlayúa

En la elaboración del análisis de las relaciones filogenéticas del Género Nuevo se utilizó el programa PAUP versión 3.1 (véase Métodos Numéricos, en el capítulo anterior). Fue obtenido un cladograma que constituye la hipótesis discutida a continuación.

En este análisis fueron considerados los caracteres utilizados anteriormente por Taverne (1986) y por Maisey (1991), los cuales ya han sido numerados en la Figura 19 y enlistados en la Tabla 6. Además, se incluyó un carácter extra: el aspecto de las escamas (carácter 18, Tabla 6), el cual hasta el momento no había sido utilizado y dada su distribución entre los géneros ichthyodectiformes es utilizado para desentrañar sus interrelaciones.

Otro aspecto considerado para llevar acabo el presente análisis, es el criterio adoptado por varios autores (Patterson y Rosen, 1977; Taverne, 1986 y Maisey, 1991), quienes separan a Cladocyclus y Chiomystus tan sólo en el número de vértebras, después de que Silva-Santos (1950) los consideró sinónimos.

Los análisis filogenéticos llevados acabo por Patterson y Rosen (1977) y por Arratia (1991) indican que Leptolepis caryphaenoides es un teleósteo más primitivo que cualquier representante de los ichthyodectiformes, razón por la cual esta especie ha sido seleccionada como el grupo externo (out group) en el presente análisis.

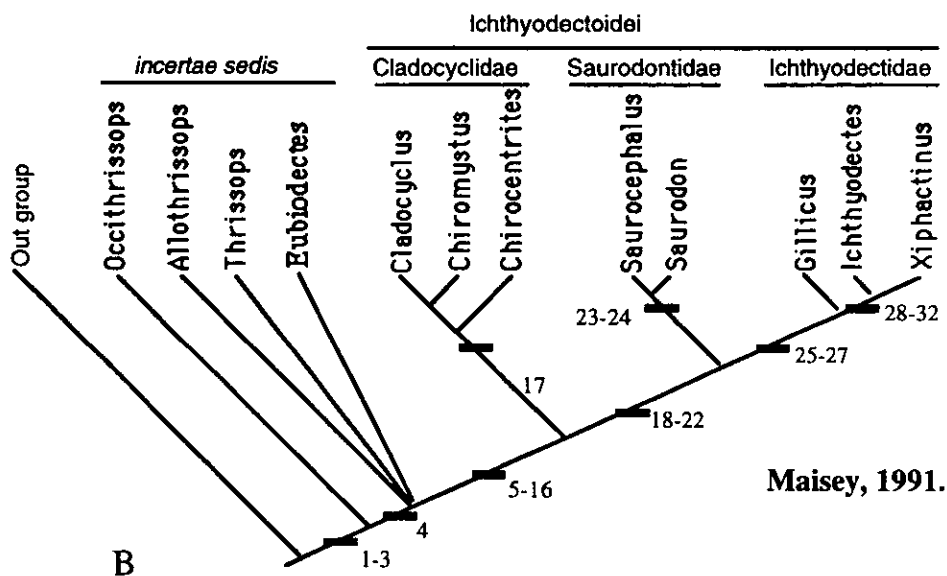
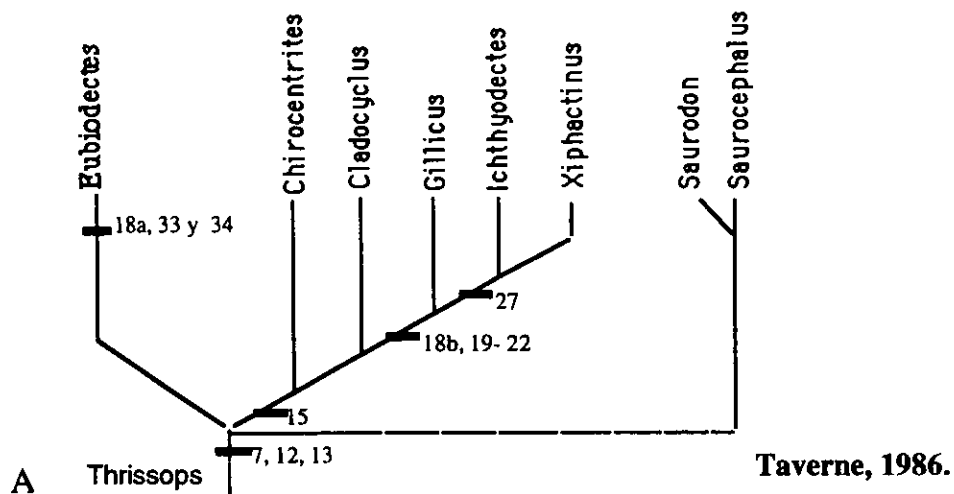


Figura 19.- Interrelaciones dentro del Orden de los Ichthyodectiformes propuestas por Taverne (1986) y Maisey (1991). Las características han sido marcadas con los mismos números en ambos árboles. 1) Dientes en una serie sobre las mandíbulas; 2) coracoides alargados, unidos en una sínfisis central media; 3) aletas dorsal y anal atrasadas y opuestas; 4) primeros urales extendidos anteriormente y cubriendo la cara lateral de los últimos preurales 5) ural 1 con cavidades (sockets) para articular con los hipurales 1 y 2; 6) cresta supraoccipital grande; 7) parietales fusionados y desplazados anteriormente; 8) hueso esclerótico basal; 9) intercalar formando parte de la fosa hiomandibular; 10) etmopalatino con crecimientos membranosos que separando y suturando con el lateroetmoideo y el rostrodermetmoideo; 11) cabeza del palatino modificada en forma de maléolo; 12) articulación maxilar-premaxilar amplia; 13) Sínfisis dentaria alta; 14) participación del angular en la formación de la articulación mandibular 15) reducción de los epurales a uno; 16) margen posterior del preopérculo mellado 17) la cresta supraoccipital rebasa el margen posterior del cráneo; 18) 5 uroneurales (en la hipótesis de Taverne (1986) este carácter es considerado convergente en *Eubiodectes* (18a) y en *Gillicus*, *Ichthyodectes* y *Xiphactinus* (18b) ; 19) exclusión de retroarticular de la articulación mandibular; 20) proceso coronoideo alargado; 21) articulación "ball and socket" del hipural 1 y 2; 22) número total de vértebras se eleva a 70 -100; 23) predentario; 24) forámenes en la base de los dientes; 25) epioccipitales se extienden anteriormente más allá de la mitad del supraoccipital; 26) hueso nasal subdividido; 27) la aleta anal se vuelve corta; 28) la cresta supraoccipital esta formada parcialmente por los parietales fusionados; 29) epioccipitales y supraoccipital igualmente extendidos anteriormente; 30) ángulo paraesfenoideo amplio; 31) eje de la fosa hiomandibular paralelo a la región orbital del paraesfenoideo; 32) dientes premaxilares hipertrofiados; 33) espinas hemales del pedúnculo caudal no ensanchadas; 34) dos epurales.

Carácter	Primitivo (0)	Derivados	
1) Disposición de los dientes de los huesos mandibulares	Agrupados en más de una hilera	Agrupados una sola hilera (1)	
2) Forma del coracoides	Poco profundo y pequeño	Alto y ancho, unidos en una sínfisis midventral (1)	
3) Aleta dorsal	No opuesta a la anal	Atrasada y opuesta a la anal (1)	
4) Disposición de los uroneurales	Colocados por arriba de los primeros centros preurales	Cubriendo la cara lateral de los primeros preurales (1)	
5) Posición de los parietales	Atrasados, cerca del margen posterior del cráneo.	Por detrás del margen posterior de la órbita ocular (1)	
6) Tamaño de la cresta supraoccipital	Ausente o pequeña	Grande (1)	
7) Etmopalatino	Ausente	No separa al lateroetmoideo y al rostrodermetmoideo (1)	Separa al lateroetmoideo y al rostrodermetmoideo (2)
8) Articulación entre hipurales 1 y 2 con el ural 1	No hay procesos ni fosas desarrollados	Los procesos articulares de los hipurales 1 y 2 son abultados y en el ural 1 hay cavidades poco profundas (1)	Los procesos articulares de los dos primeros hipurales son largos y las cavidades en el ural 1 son profundas (2)
9) Hueso esclerótico basal	Ausente	Presente (1)	
10) Participación del intercalar en la formación de la fosa hiomandibular	No participa	Si participa (1)	
11) Articulación maxilar-premaxilar	Pequeña	Amplia (1)	
12) Sínfisis dentaria	Poco profunda	Profunda (1)	
13) Margen posterior del preopérculo	No mellado	Mellado	
14) Cabeza del palatino	No modificada	Modificada en forma de maléolo (1)	
15) Extensión posterior de la cresta supraoccipital	No rebasa el margen posterior del cráneo	Rebasa el margen posterior del cráneo (1)	
16) Número de epurales	Tres o más	Uno (1)	
17) Aspecto de los parietales	Parietales no fusionados	Fusionados (forman el Mesoparietal) (1)	
18) Aspecto de las escamas	Con numerosos <i>circulii</i> concéntricos	Con <i>radii</i> posteriores y <i>puntae</i> anteriores (1)	
19) Participación del angular en la formación de la articulación mandibular	Angular no involucrado en la formación de la articulación mandibular	La articulación está formada cuenta con la participación del angular	
20) Número de vértebras	Número de vértebras menor o igual a 65	Número de vértebras mayor que 65 (1)	
21) Número de uroneurales	Seis o siete uroneurales	Cinco uroneurales (1)	
22) Retroarticular forma parte de la articulación mandibular	Sí	No, el retroarticular es excluido de la articulación mandibular (1)	
23) Forámenes dentales	Ausentes	Presentes (1)	
24) Predentario	Ausente	Presente (1)	
25) Extensión anterior de los epioccipitales	Colocada cerca del margen posterior del cráneo	Hasta la mitad del supraoccipital (1)	Anteriormente rebasa la mitad del supraoccipital (2)
26) Hueso nasal	Único (no dividido)	Subdividido en dos unidades (1)	
27) Aleta anal	Larga (más de 24 radios).	Corta (no más de 15 radios) (1)	
28) Cresta supraoccipital	En parte formada por el supraoccipital	Formada por el supraoccipital y los parietales (1)	
29) Eje de la fosa hiomandibular	Angulado	Paralelo a la región orbital del paraesfenoideo (1)	
30) Dientes maxilares	Cortos	Hipertrofiados (1)	

Tabla 6.- Polarización de los caracteres anatómicos de los ichthyodectiformes considerados en este trabajo. El 0 representa el estado primitivo (plesiomorfía) y el 1 y 2 representan los estados derivados.

caracteres	5	10	15	20	25	30
Out group	00000	00000	00000	00000	0?000	00000
<i>Occithrissops</i>	11100	0?00?	000?0	000?0	0?000	?0000
<i>Allothrissops</i>	11110	01000	00000	00000	00000	00000
<i>Thrissops</i>	11111	12000	0000?	000?0	0?00?	00000
<i>Cladocyclus</i>	11111	12111	11111	11110	00001	00000
<i>Chiromystus</i>	11111	12111	11111	11111	00001	00000
<i>Chirocentrites</i>	11111	12111	11111	110?0	0?00?	?0000
<i>Saurodon</i>	11111	12211	11110	11102	11111	??000
<i>Saurocephalus</i>	111??	???1?	11???	?????	??11?	????0
<i>Gillicus</i>	11111	12211	11110	11021	10012	10000
<i>Ichthyodectes</i>	11111	12211	11110	11102	11002	1?111
<i>Xiphactinus</i>	11111	12211	11110	11102	11002	11111
Género Nuevo	111?1	12?11	11111	?0000	?0000	00000

Tabla 7.- Matriz de datos generada en el presente trabajo (el número de los caracteres corresponde con los mostrados en la Tabla 6, los estados de carácter son discutidos en el Anexo 2). Los estados de caracteres definidos son: 0= primitivo, 1 y 2= derivado, ?= estado de carácter desconocido o cuya definición no es consistente en la bibliografía consultada.

Todos los caracteres considerados se muestran en la Tabla 6 y las consideraciones hechas para polarizar sus estados se exponen en el Anexo 2 y la Tabla 7 presenta la matriz de datos generada.

A continuación se presentan los resultados obtenidos que serán discutidos a partir del cladograma de la Figura 20, el cual fue el único cladograma obtenido en el análisis (el número de los caracteres referidos en los siguientes incisos corresponden a los mostrados en las Tablas 6 y 7 y en el Anexo 2):

- En este nodo están reunidas las características que permiten unificar al Orden Ichthyodectiformes, éstas están definidas por los estados derivados siguientes: Dientes en una sola hilera en las mandíbulas (carácter 1); coracoides alargados, unidos en una sínfisis midventral (carácter 2); aleta dorsal atrasada y opuesta a la aleta anal (carácter 3) y etmopalatino presente (carácter 7).
- Los primeros tres o cuatro urales extendidos, cubriendo la superficie lateral de los primeros centros preurales (carácter 4).
- Las sinapomorfías que definen este nodo son las siguientes: parietales desplazados y extendidos anteriormente (carácter 5); cresta supraoccipital grande (carácter 6); el etmopalatino separa al lateroetmoideo y al rostrodermetmoideo (carácter 7).

Las primeras modificaciones en el arreglo de los huesos del techo del cráneo que ocurren a lo largo de la filogenia de los ichthyodectiformes están definidas en el nodo "c" (Figura 20). Estas consisten en el cambio de posición y aspecto del supraoccipital, los parietales y los epioccipitales (Figura 21). Por un lado, en *Occithrissops* y *Allothrissops*, géneros que anteceden a este nodo, no hay crestas desarrolladas en los epioccipitales, la cresta supraoccipital es muy pequeña y los parietales al igual que los epioccipitales y el supraoccipital están colocados cerca del borde posterior del cráneo (Figura 21 A). En cambio en *Thrissops*, cladocíclidos, ichthyodéctidos, saurodóntidos y el Género Nuevo los parietales y epioccipitales se extienden anteriormente, es decir, los extremos anteriores de estos huesos se alejan del margen posterior del cráneo; además, el supraoccipital presenta una enorme cresta y lateralmente a ésta los epioccipitales

también presentan crestas desarrolladas⁵ (Figuras 21 B y C). Otros dos episodios de la evolución del techo del cráneo en los ichthyodectiformes se describen en los nodos "e", "j" y "k".

Finalmente, los géneros colocados a partir de este nodo presentan en la región etmoidea una serie de modificaciones características de los ichthyodectiformes más derivados (Figura 22). En *Thrissops*, el Género Nuevo, cladocíclicos, ichthyodéctidos y saurodóntidos el etmopalatino separa la proyección laterobasal del rostrodermetmoideo y el borde anterior del lateroetmoideo (Figura 22 C). En cambio, el etmopalatino presenta una arreglo disposición diferente en los géneros que preceden a este nodo, en *Occithrissops* (Figura 22 A) el etmopalatino es aún desconocido (Shaeffer y Patterson, 1986); en *Allothrissops* (Figura 22 B) el etmopalatino es relativamente más pequeño y no separa al rostrodermetmoideo y al lateroetmoideo, y en cambio, se observa que la unión de estos dos huesos cubre o techa dorsalmente al etmopalatino.

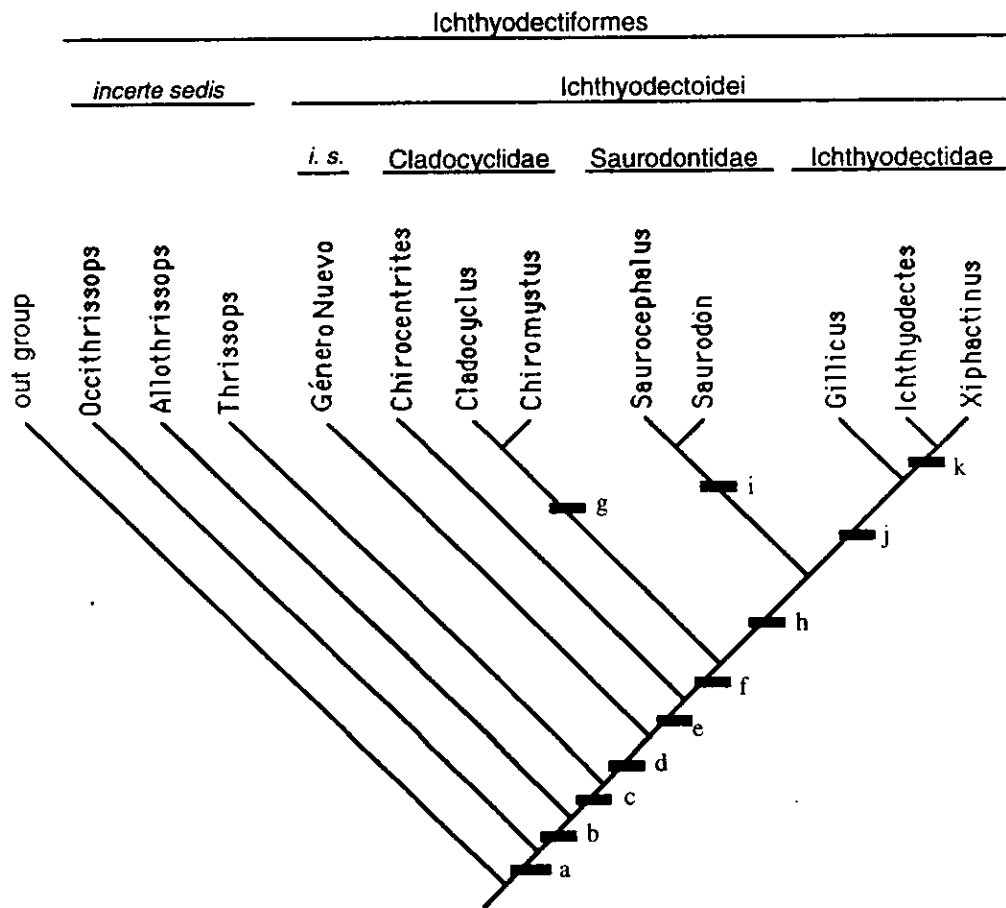


Figura 20.- Hipótesis de las relaciones filogenéticas del Género Nuevo y los otros géneros que conforman el Orden Ichthyodectiformes obtenida en este trabajo a partir de la matriz de datos de la Tabla 7. (*i.s.* Familia *incertae sedis* propuesta en este trabajo, en donde se incluye al Género Nuevo como único miembro).

⁵ La condición de *Cladocyclus gardneri* (en donde no hay crestas epioccipitales desarrolladas) podría representar una regresión.

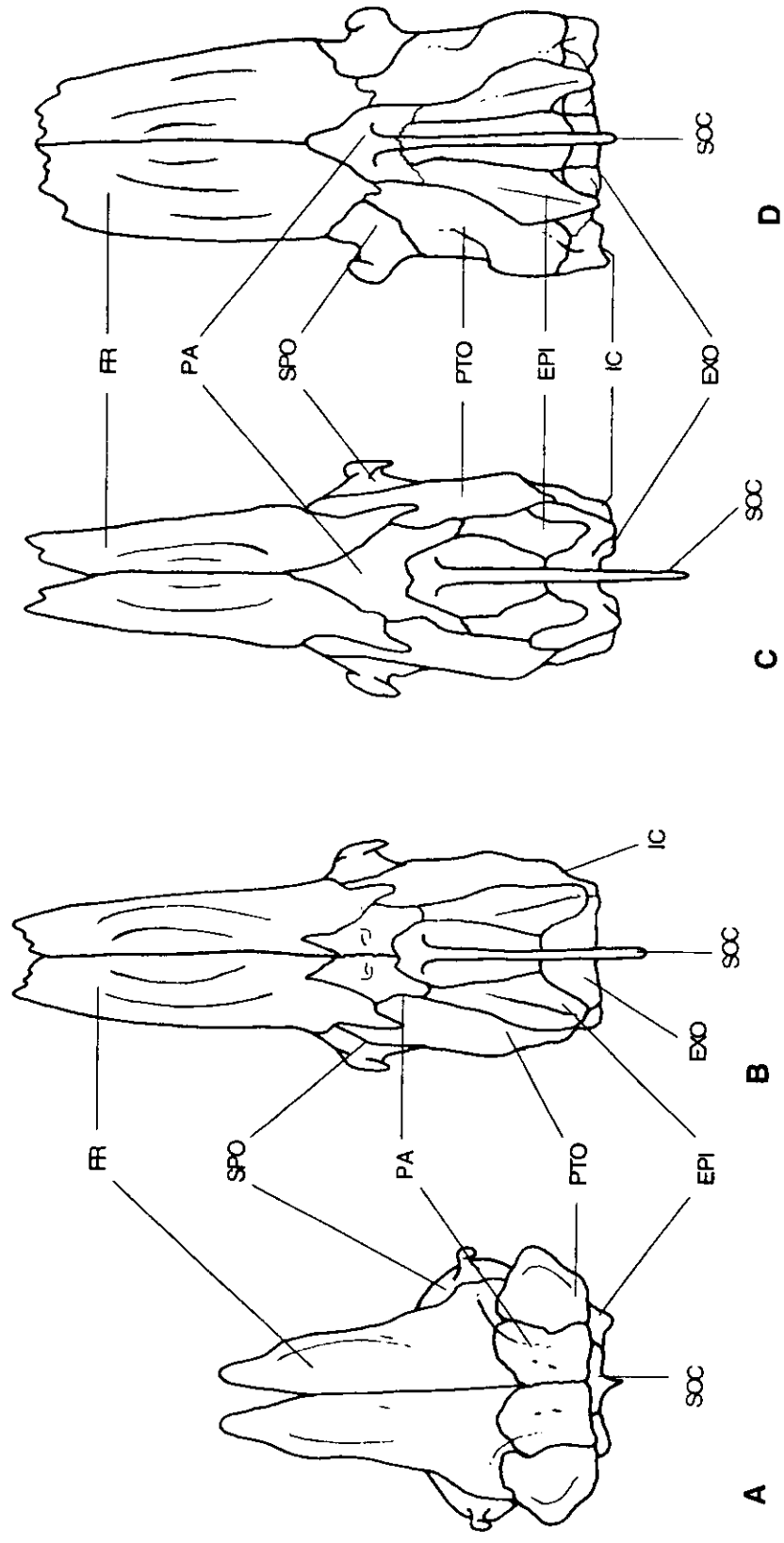


Figura 21.- Vista dorsal del techo del cráneo de A) *Cladocyclus* (tomado de Schaeffer y Patterson, 1984, Fig. 25); B) Género Nuevo (basado en CT 2950); C) *Ichthyodesctes* (tomado de Patterson y Rosen, 1977, Fig. 4); D) *Ichthyodesctes* (tomado de Bardack, 1965, Fig. 15). Notease los cambios sufridos en la posición y aspecto de los parietales, epioccipitales y supraoccipital.

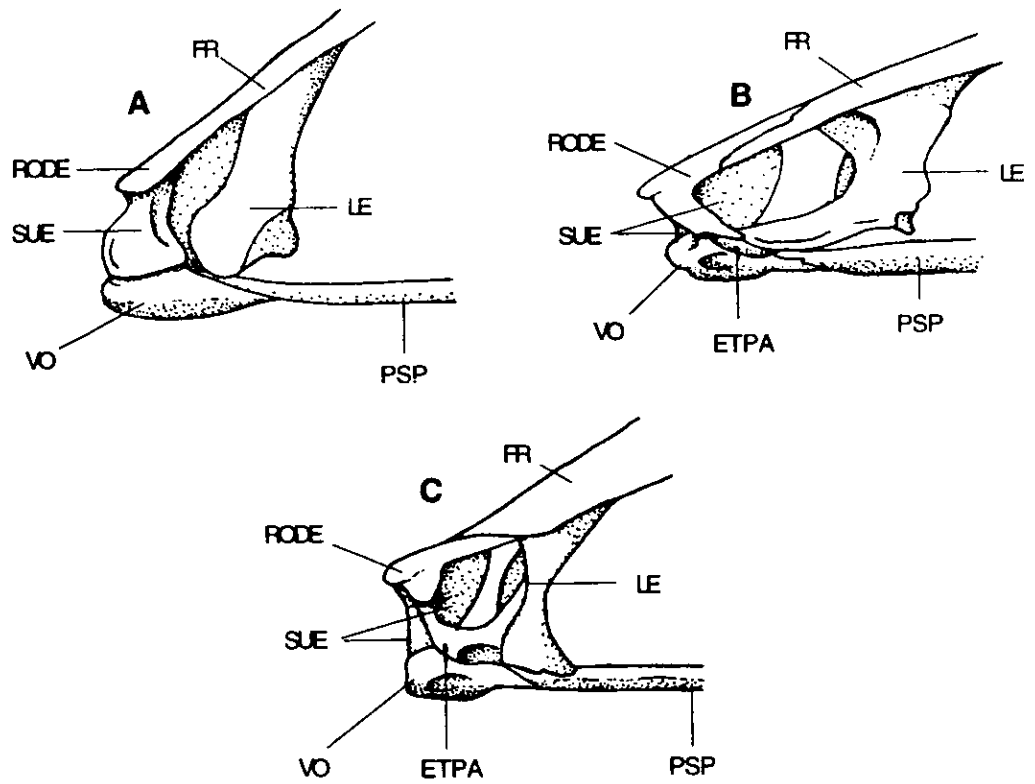


Figura 22.- Región etmoidea del cráneo de *Occithrissops* (A), *Allothrissops* (B) y *Thrissops* (C). La condición en *Thrissops* es semejante a la del Género Nuevo y los otros miembros del Suborden Ichthyodectoidei (tomado de Schaeffer y Patterson, 1984, Fig. 26).

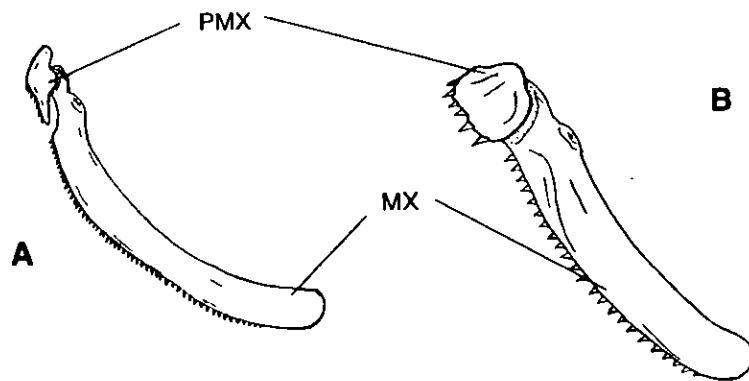


Figura 23.- Aspecto de la articulación entre el maxilar y el premaxilar en los Ichthyodectiformes. la condición en *Allothrissops* (A) también está presente en *Occithrissops* y *Thrissops*, y que en conjunto son los ichthyodectiformes más primitivos (tomado de Patterson y Rosen, 1977, Fig. 5). La condición derivada aparece a partir del Género Nuevo (B) y es compartida por todos los miembros del Suborden Ichthyodectoidei (basado en CT 2950).

d) Este nodo está definido por los siguientes caracteres derivados compartidos por el Suborden Ichthyodectoidei (con el Género Nuevo incluido): en los hipurales 1 y 2 se presentan procesos que se articulan con un par de cavidades del ural 1 (carácter 8); hueso esclerótico basal presente (carácter 9); el intercalar forma parte de la fosa hiomandibular (carácter 10); la superficie articular entre el maxilar y el premaxilar es amplia (carácter 11), profunda sínfisis dentaria (carácter 12); el margen posterior del preopérculo presenta una mella (carácter 13) y la cabeza articular del palatino adquiere forma de maléolo o martillo (carácter 14).

En contraste con las características arriba numeradas, Occithrissops, Allothrissops y Thrissops presentan: no hay una articulación especializada entre los hipurales 1 y 2 y el ural 1; no hay hueso esclerótico basal (Figura 2 A); el intercalar no forma parte de la fosa hiomandibular; la superficie articular entre el maxilar y el premaxilar es estrecha (Figura 23); la sínfisis dentaria no es profunda (Figura 24); el preopérculo no es mellado (Maisey, 1991) y la cabeza articular del palatino no tiene forma de maléolo.

En este nodo la cresta supraoccipital rebasa el margen posterior del cráneo (carácter 15), condición que fue considerada por Maisey (1991) como el estado derivado compartido (sinapomorfía) unificador de la Familia Cladocyclidae. Sin embargo, la presencia de esta condición en el Género Nuevo podría interpretarse de otra manera, es decir, probablemente éste sea el estado primitivo que presentaban incluso los ichthyodectiformes con cresta supraoccipital pequeña (e.g. Occithrissops, Figura 21 A), y que una cresta supraoccipital posteriormente más corta, sea una sinapomorfía que unifique a los saurodóntidos e ichthyodéctidos. Debe señalarse que para aclarar esta situación debe contarse con mayor información al respecto, ya que ambas propuestas se enfrentan al problema de que en Thrissops y Allothrissops (géneros intermedios entre Occithrissops y la Familia Cladocyclidae) la extensión posterior de la cresta supraoccipital no está suficientemente bien documentada.

e) El número de epurales se reduce a uno (carácter 16) y los parietales se fusionan formando el mesoparietal como se muestra en la Figura 21 C (carácter 17).

f) En las escamas aparecen numerosos *radii* y *puntae* (carácter 18).

En Occithrissops, Allothrissops, Thrissops, Chirocentrites y el Género Nuevo está presente el estado primitivo de este carácter, es decir, la superficie externa de las escamas está cubierta por numerosos *circulii* concéntricos y *puntae* en el centro (Figura 25 A). En cambio en Chromystus, Cladocyclus, saurodóntidos e ichthyodéctidos los *circulii* de las escamas desaparecen y presentan en cambio, *radii* posteriores y *puntae* anteriores (Figura 25 B).

g) El angular participa en la formación de la articulación mandibular para el cuadrado (carácter 19).

Esta condición ha sido observada sólo en Cladocyclus (Figura 24 C), y de acuerdo con otros análisis (Patterson y Rosen, 1977,; Maisey, 1991), ésta es una condición derivada respecto a la presente en el Género Nuevo (Figura 24 B) y los ichthyodectiformes más primitivos (e.g. Allothrissops, Figura 24 A).

h) En este nodo están presentes las sinapomorfías que definen a las familias más derivadas (saurodóntidos e ichthyodéctidos): más de 65 vértebras totales (carácter 20); cinco uroneurales (carácter 21) y el retroarticular es excluido de la articulación mandibular (carácter 22).

i) Este nodo está definido por las sinapomorfías que unifican a la Familia Saurodontidae (Figura 24 D), es decir, aparecen forámenes en la base de los dientes del maxilar, premaxilar y dentario (carácter 23) y aparece el predentario en la mandíbula inferior (carácter 24).

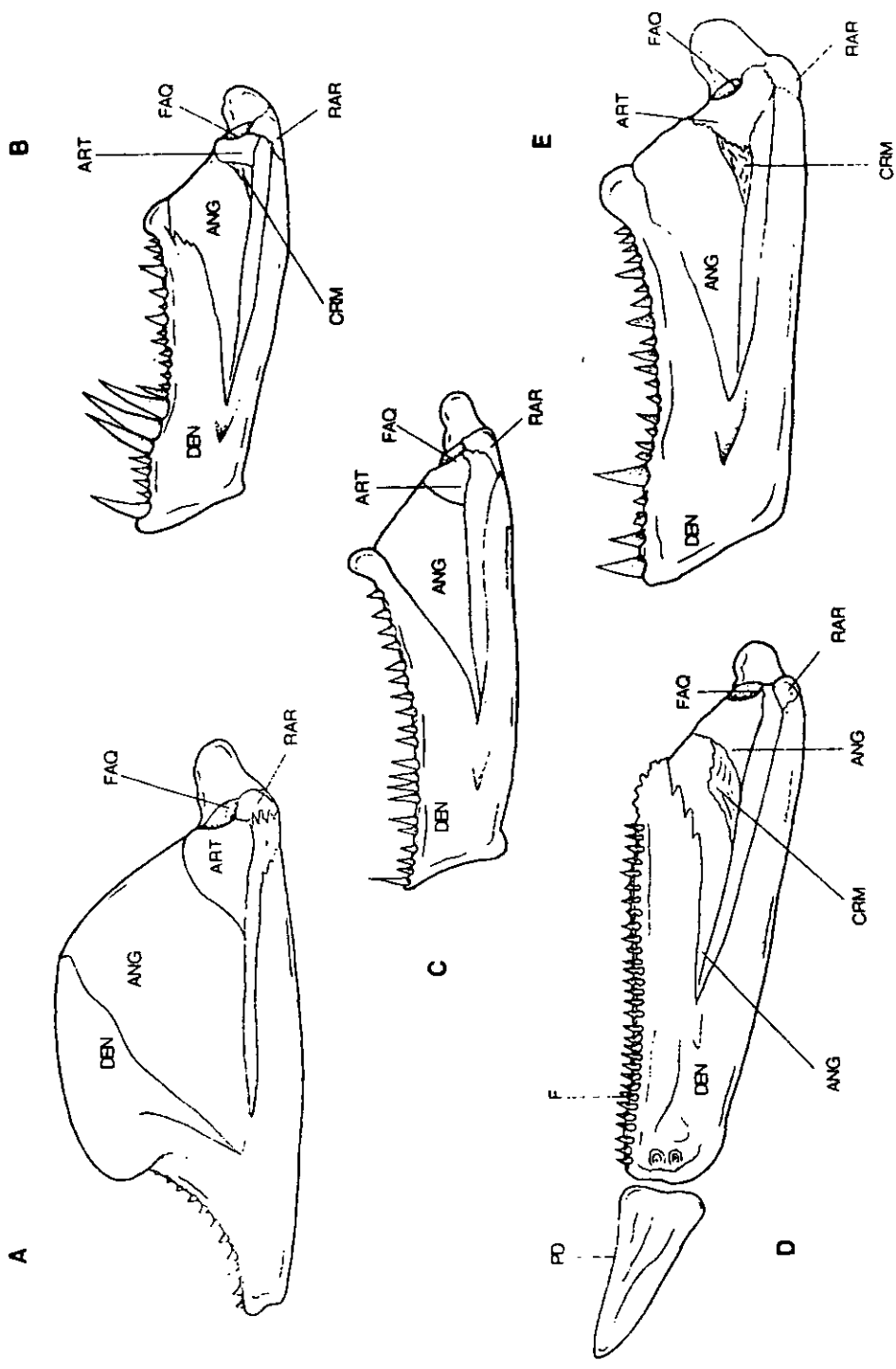


Figura 24.- Aspectos de la cara interna de la mandíbula inferior en los Ichthyodectiformes. La condición en *Allothrissops* (A) podría estar presente en *Occithrissops* y *Thrissops*. La elevación de la sinfisis dentaria y el acortamiento del proceso coronóide aparece a partir del Género Nuevo (B) (basado en CT 1538), el cual conserva aún la participación del articular y retroarticular en la formación de la articulación mandibular para el cuadrado. En *Cladocycclus* (C) (tomado de Patterson y Rosen, 1977, Fig. 8 C) el angular también participa en la formación de la articulación mandibular. En los géneros de las Familias Saurodontidae Ichthyodectidae, representados respectivamente por *Saurodon* (D) (tomado de Bardack y Sprinckle, 1969, Figs. 5 y 6) y *Xiphactinus* (E) (tomado de Stewart, 1900, Pl. xxxv), el retroarticular deja de participar en la formación de la articulación mandibular. La presencia de predentario y de forámenes en la base de los dientes de *Saurodon* (D) son diagnósticos de la Familia Saurodontidae.

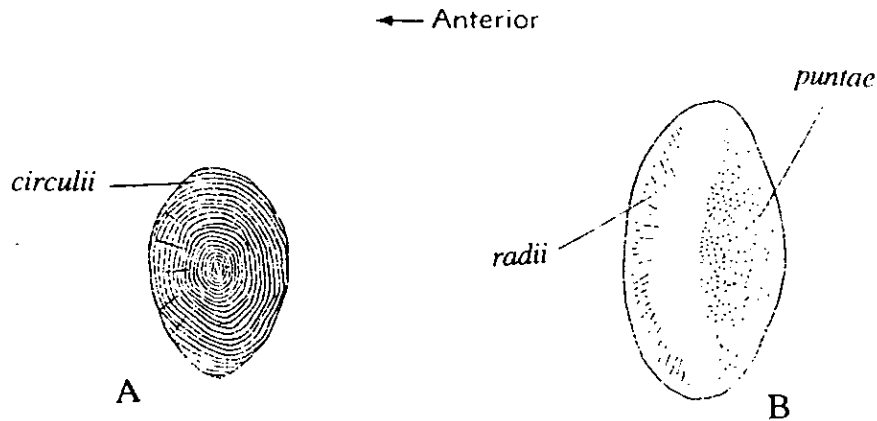


Figura 25.- Aspecto de la superficie externa de las escamas en los ichthyodectiformes. El estado primitivo presente en Thrissops (A) (Bardack, 1965, Fig. 13 F), se presenta también en Allothrissops, (Taverne, 1975-a), Género Nuevo y Chirocentrites (Taverne, 1986); mientras que el estado derivado, aquí ilustrado a partir de Ichthyodectes (Bardack, 1965, Fig. 13 E) se presenta en Cladocyclus (Jordan y Branner, 1908, Fig. 19), saurodóntidos (Bardack y Sprinkle, 1969, p. 323) e ichthyodéctidos (Bardack, 1965, Fig. 13 A-E).

- j) Este nodo reúne las sinapomorfias que definen a la Familia Ichthyodectoidei: el epioccipital se extiende anteriormente más allá de la mitad del supraoccipital como se muestra en la Figura 21 C (carácter 25); el hueso nasal se subdivide en dos unidades como se muestra en la Figura 2 C (carácter 26); y la aleta anal se acorta al disminuir el número de radios hasta cerca de 14 como se observa en la Figura 1 E (carácter 27). El estado de este último carácter aún se desconoce en Gillicus.
- k) Los parietales participan en la formación de la cresta supraoccipital (Figura 21 C) (carácter 28), el eje de la fosa hiomandibular y la región orbital del paraesfenideo se disponen de forma paralela (carácter 29) y los dientes premaxilares se hipertrofian (carácter 30).

A la luz del presente análisis filogenético, se propone que es necesario establecer una nueva diagnosis para el Suborden Ichthyodectoidei, la cual deberá reunir las características agrupadas en el nodo "d" del cladograma obtenido (Figura 20). Esta nueva concepción del Suborden Ichthyodectoidei es, en esencia, semejante a aquella obtenida por Maisey (1991), ya que en ambas propuestas (compara Figuras 19 A y 20) dicho suborden reúne a los géneros más derivados en dos grupos hermanos, uno formados por la Familia Ichthyodectidae (Xiphactinus, Gillicus e Ichthyodectes) y el otro grupo por la Familia Saurodontidae (Saurodon y Saurocephalus). Las diferencias entre el Suborden Ichthyodectoidei aquí propuesto y el de Maisey (1991) son las siguientes :

- a.- En la hipótesis de Maisey (1991) la Familia Cladocyclidae (Cladocyclus Chiomystus y Chirocentrites) es un grupo monofilético. En este trabajo, al incluir al Género Nuevo y el aspecto de las escamas, surge una nueva hipótesis de las relaciones filogenéticas de los Ichthyodectiformes y una clasificación un tanto

diferente; por un lado, es probable que la los cladocíclicos de Maisey (1991) sean un grupo parafilético (donde Chirocentrites es el grupo hermano de Cladocycclus + Chiromystus). Por otro lado, se plantea la necesidad de reducir el número de caracteres diagnósticos para el Suborden Ichthyodectoidei, que de acuerdo con Maisey (1991) son doce (nodo 5-16 de la Figura 19), y según los resultados discutidos del análisis filogenético desarrollado en este trabajo estos caracteres se reducen a ocho (nodo "d", Figura 20).

b.- Respecto a la politomía formada por Eubiodectes, Thrissops y Allothrissops en el cladograma de la Figura 19 B propuesto por Maisey (1991), parecen existir razones suficientes (los huesos del techo del cráneo y de la región etmoidea son relativamente más parecidos en Thrissops y los géneros del Suborden Ichthyodectoidei) para considerar que Allothrissops es más primitivo que Thrissops y que este último es el grupo hermano del Suborden Ichthyodectoidei (Figura 20); por otro lado, de acuerdo con los datos bibliográficos recabados (Patterson y Rosen, 1977; Taverne, 1986), Eubiodectes presenta características que lo colocarían como un miembro del Suborden Ichthyodectoidei, aunque para precisar su posición es necesarios tener más información de este género.

Si el aspecto de las escamas es eliminado del análisis mencionado, se obtienen siete cladogramas. En todos ellos la composición y arreglo de los géneros más primitivos (Occithrissops, Allothrissops y Thrissops) y de los que componen las familias Saurodontidae e Ichthyodectidae, no es alterado. Los cambios de estos siete cladogramas, respecto al ilustrado en la Figura 20, representan diversas relaciones entre Cladocycclus, Chiromystus, Chirocentrites y el Género Nuevo. Sin embargo, su consenso genera una politomía entre estos cuatro géneros. Lo anterior demuestra la importancia del aspecto de las escamas, ya que su inclusión en el análisis filogenético genera una visión más clara de las interrelaciones de los ichthyodectiformes, al dar solución a dicha politomía.

Finalmente, la unión de Cladocycclus y Chiromystus en una de las ramas del cladograma obtenido en este trabajo (Figura 20) es, al parecer, resultado de una consideración retomada de Maisey (1991), quien diferencia a estos géneros sólo en el número de vértebras. Sin embargo, la participación del angular en la formación de la articulación mandibular para el cuadrado (carácter unificados de la rama que contiene a estos dos géneros), no ha sido confirmada en Chiromystus (carácter 19, Tablas 6 y 7).

ASPECTOS PALEOBIOLOGICOS DE LOS ICHTHYODECTIFORMES

Distribución geográfica y ocurrencia geológica

La distribución de *Thrissops*, *Allothrissops* y los géneros del Suborden Ichthyodectoidei estuvo limitada casi exclusivamente a Norteamérica, Europa y norte de Sudamérica y Africa, en lo que durante el Jurásico Superior y el Cretácico, fueron las zonas costeras del Mar de Tetis (Figuras 26 y 27). Sin embargo, la presencia de *Occithrissops* en sedimentos del Bathoniano de Norteamérica (Schaeffer y Patterson, 1984) y de *Xiphactinus australis* al norte de Australia (Woodward, 1984), permite suponer que la distribución geográfica de este orden fue más amplia a lo largo de su historia.

Los Ichthyodectiformes fueron peces teleósteos que vivieron durante gran parte del Jurásico y todo el Cretácico (Figura 26). De acuerdo con el registro fósil, los géneros ichthyodectiformes más primitivos aparecieron a partir del Jurásico Medio y de entre ellos sólo *Thrissops* logró permanecer hasta principios del Cretácico Superior. En cambio, los géneros más derivados y que fueron agrupados por Maisey (1991) en el Suborden Ichthyodectoidei, aparecieron a principios del Cretácico, a partir del Neocomiano hace cerca 140 millones de años y desaparecieron durante el Maastrichtiano hace aproximadamente 70 millones de años.

Al comparar los alcances estratigráficos de los ichthyodectiformes, resalta el hecho de que durante el Cretácico Inferior los géneros del Suborden Ichthyodectoidei (Género Nuevo, cladocíclidos, ichthyodéctidos y saurodóntidos) estaban ya establecidos. Esto concuerda con las hipótesis de Taverne (1986) y la presentada en este trabajo, que señalan a *Thrissops* como el grupo hermano del suborden.

El hallazgo de los ichthyodectiformes en la Cantera Tlayúa no modifica la idea prevaleciente acerca de la distribución del orden (Figura 27). Sin embargo, la mezcla peculiar de características presentes en el Género Nuevo, el cual es puntualmente más antiguo que otros miembros del suborden, abre nuevas perspectivas para entender la distribución del grupo durante el Cretácico. A este hecho, se suma la ubicación de la Cantera Tlayúa, pues su posición llena un hueco que hasta ahora existía entre la ubicación geográfica de otras localidades donde se han encontrado estos peces, los saurodóntidos e ichthyodéctidos se han encontrado al norte de Tlayúa (casi exclusivamente en Norteamérica y Europa), mientras que, los cladocíclidos están presentes al sur de esta cantera (Norte de Sudamérica y Africa).

Hábitat

La información que brindan los fósiles se limita casi exclusivamente a aspectos puramente osteológicos y sólo en raras ocasiones muestran evidencias acerca del comportamiento que tuvieron en vida. Estas evidencias representan casos aislados, en donde los contenidos estomacales y muestras de depredación se conservan en el registro fósil (Maisey, 1994). Ante tales limitaciones, la comparación anatómica entre los fósiles y los organismos vivos que se les parecen y que actualmente ocupan nichos comparables a los que aquellos ocuparon, brinda información acerca de su comportamiento y de la manera de como los organismos fósiles debieron relacionarse como con su entorno.

Los fósiles asociados a los sitios en donde los ichthyodectiformes han sido colectados, incluyen foraminíferos, corales, braquiópodos, moluscos, tiburones, rayas y una gran variedad de peces óseos. y son prueba de que los peces de este orden habitaron en aguas cálidas y poco profundas cercanas a las costas. en lagunas arrecifales y estuarios (Bardack, 1965, p.11).

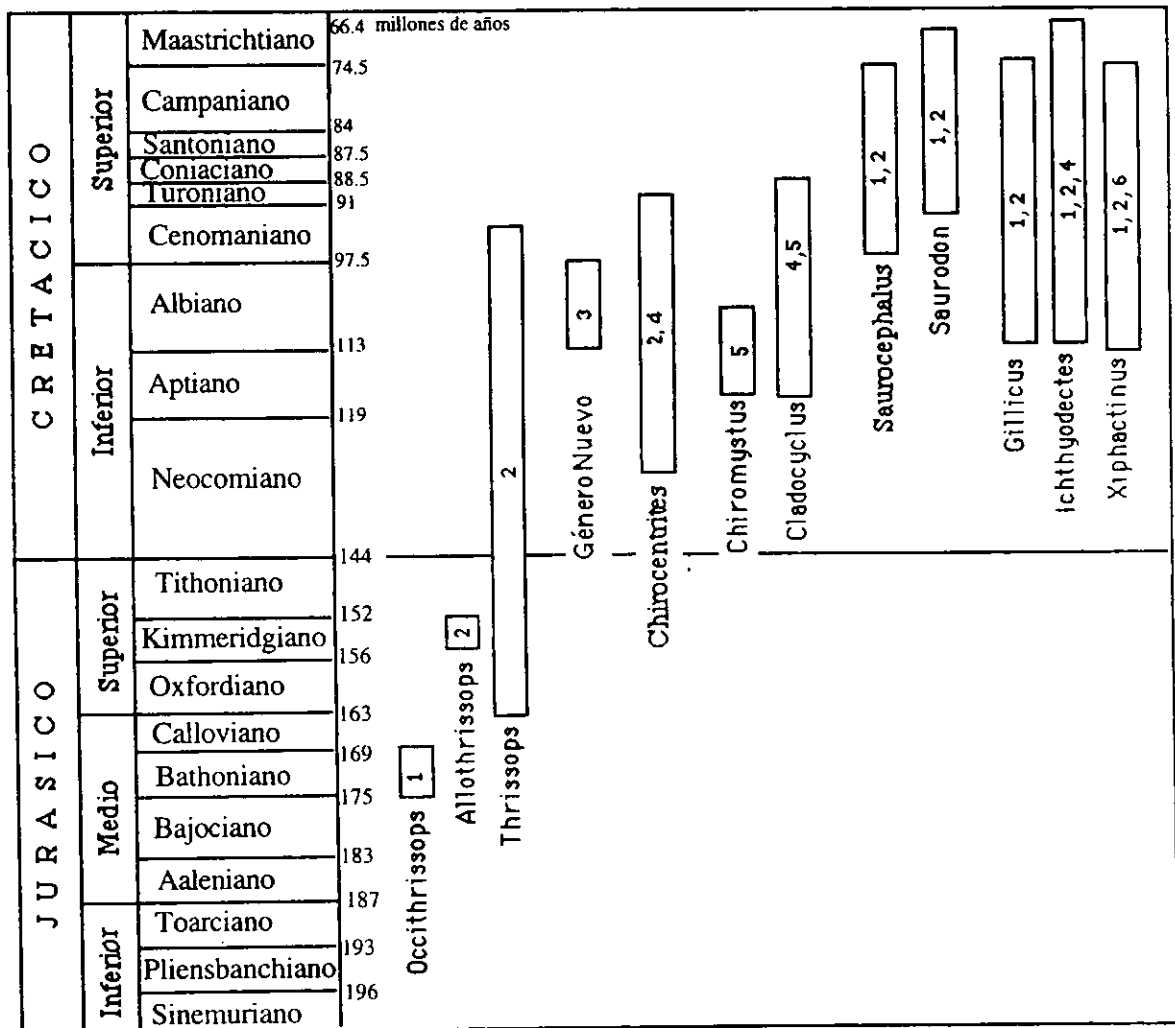
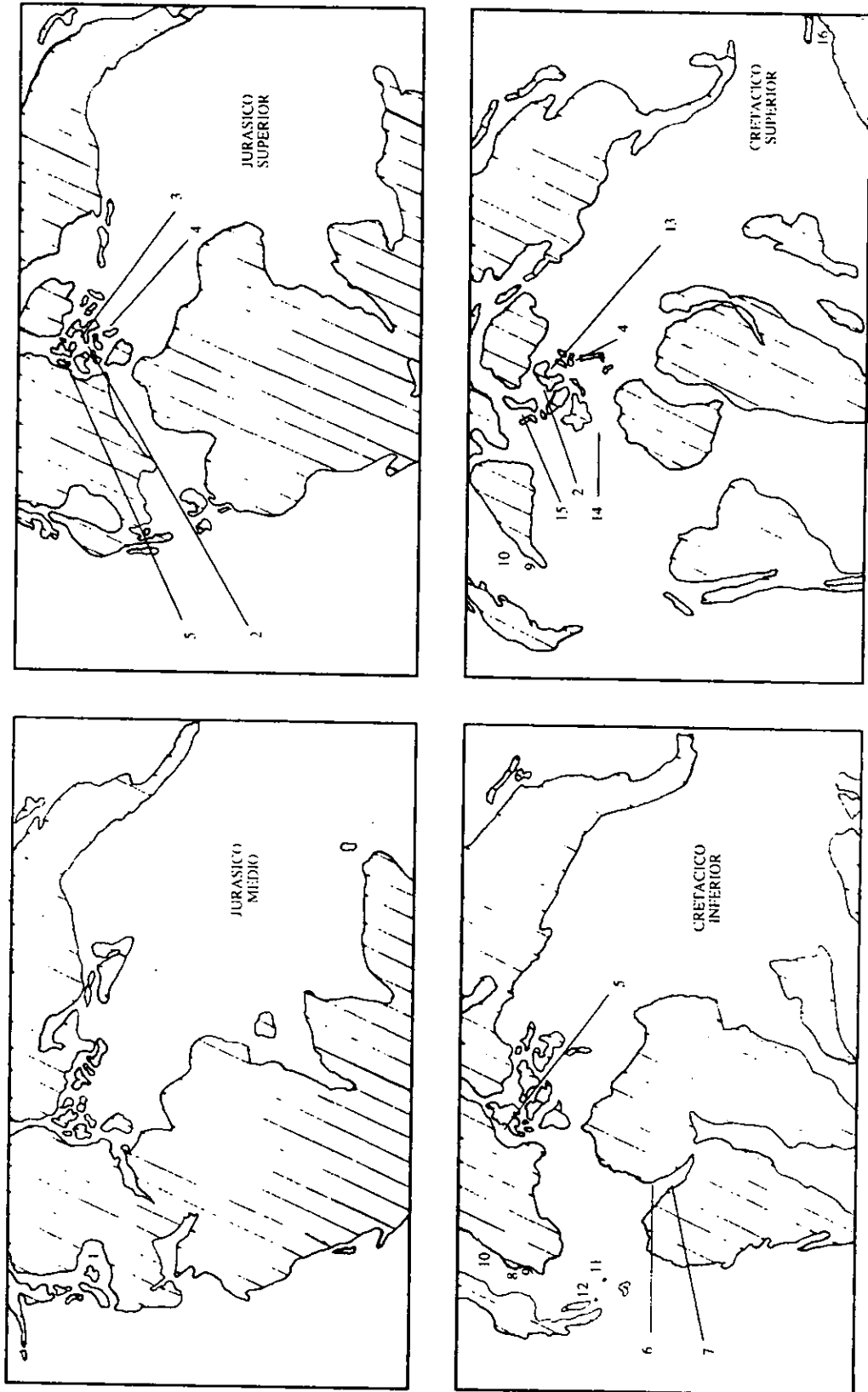


Figura 26.- Alcances estratigráficos de los géneros ichthyodectiformes incluidos en el análisis filogenético elaborado en este trabajo (basado en Bardack, 1965, Fig. 1 y Taverne, 1986, Fig. 6). 1) Norteamérica Estados Unidos de Norteamérica y Canadá; 2) Europa; 3) México (Cantera Tlayúa); 4) Norte de África; 5) Norte de Sudamérica; 6) Norte de Australia.



1) Wyoming, U.S.A. 2) Francia. 3) Alemania. 4) Italia. 5) Inglaterra. 6) Camerún. 7) Brasil. 8) Texas, U.S.A. 9) Kansas, U.S.A. 10) Canadá. 11) Chiapas, México. 12) Cantera Tlayúa, Puebla, México. 13) Polonia, Yugoslavia, Suiza y ex-Checoslovaquia. 14) Marruecos. 15) Holanda y Bélgica. 16) Australia.

Figura 27.- Distribución geográfica de los géneros ichthyodectiformes durante el Jurásico y el Cretácico (mapas tomados de Smith *et al.*, 1994).

Lo anterior concuerda con los modelos paleoambientales que explican las condiciones de depósito de los sedimentos fosilíferos tlayuanos. Por un lado, para Malpica-Cruz y colaboradores (1989) y para Pantoja-Alor (1992), el sitio de depósito debió ser un medio lagunar marino, amplio, no restringido, influenciado por las mareas y cercano a una barrera arrecifal, en donde, durante las mareas bajas los organismos quedaban atrapados en pozas y oquedades, en donde la rápida evaporación alteró significativamente los niveles de oxígeno, pH y salinidad en el agua, generando así un medio letal, que permitió el depósito y conservación de dichos organismos en condiciones prácticamente inalteradas. Por otro lado, para Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996), el sitio de depósito fue una laguna a la que nombraron Laguna Tlayúa (Figura 28), la cual fue un cuerpo de agua poco profundo y de circulación restringida, que en ciertos periodos se conectaba con el mar y con algunas corrientes de agua dulce (permitiendo que organismos marinos y dulceacuícolas entraran a la laguna); en el fondo de la laguna la falta de circulación generaba condiciones anóxicas que impedían la colonización de organismos bentónicos, y además, las altas tasas de evaporación impusieron condiciones de hipersalinidad que provocaron la muerte masiva de los organismos acuáticos que se depositaron en el fondo anóxico, en donde su conservación en condiciones inalteradas era posible.

Cladocyclus ha sido colectado en Africa en sedimentos que corresponden a un ambiente lagunar salino y en Sudamérica en sedimentos formados en un ambiente marino fuertemente influenciado por cuerpos de agua dulce (Bardack, 1965). Ambos sitios de depósito son parcialmente semejantes al propuesto por Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996). Por otra parte, Cressey y Patterson (1973) encontraron copépodos (de un grupo que actualmente es exclusivamente marino) en las agallas de algunos ejemplares de Cladocyclus asociados con ostrácodos (que pertenecen a un grupo que actualmente sólo habita en agua dulce), esto sugiere la posibilidad de que este pez fuera capaz de habitar en agua dulce y en agua salada.

La fauna asociada con el Género Nuevo comprende una gran variedad de organismos marinos habitantes de ambientes arrecifales (como son: picnodontes, macrosémidos, esponjas, decápodos, bivalvos, equinodermos, gasterópodos, etc.), al igual que en los otros géneros ichthyodectiformes; a partir de esto es posible afirmar que el Género Nuevo fue un organismo marino. Sin embargo, las semejanzas entre el Género Nuevo y Cladocyclus rebasan los aspectos puramente anatómicos, pues ambos han sido colectados en sedimentos influenciados por agua dulce y agua salada; esto abre la posibilidad (confirmada en Cladocyclus según Cressey y Patterson (*op. cit.*)) de que el Género Nuevo fuera capaz de habitar en un ambiente marino asociado con arrecifes, en un ambiente dulceacuícola o que incluso lo hiciera en condiciones salobres e hipersalinas que, según el modelo paleoambiental de Tlayúa de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996), imperaban temporalmente en la Laguna Tlayúa. De cualquier manera, al igual que en el resto de los ichthyodectiformes, en el género Nuevo no existen estructuras anatómicas que indiquen por sí mismas el nicho ecológico que ocuparon, por lo que es necesario esperar a obtener más pruebas (como las reportadas por Cressey y Patterson (*op. cit.*) para conocer este aspecto del Género Nuevo de la Cantera Tlayúa.

Hábitos alimenticios y locomoción

Actualmente entendemos como es posible que los peces nadan y la influencia que tienen en esta actividad la forma del cuerpo y la distribución de las aletas. De esta manera y de acuerdo con Choat y Bellwood (1991), quienes estudian comunidades de peces arrecifales, ha sido posible establecer correlaciones entre algunas proporciones corporales y los hábitos alimenticios de los peces, y aun más, ha sido posible extrapolar estas correlaciones a las comunidades fósiles (Figura 29).

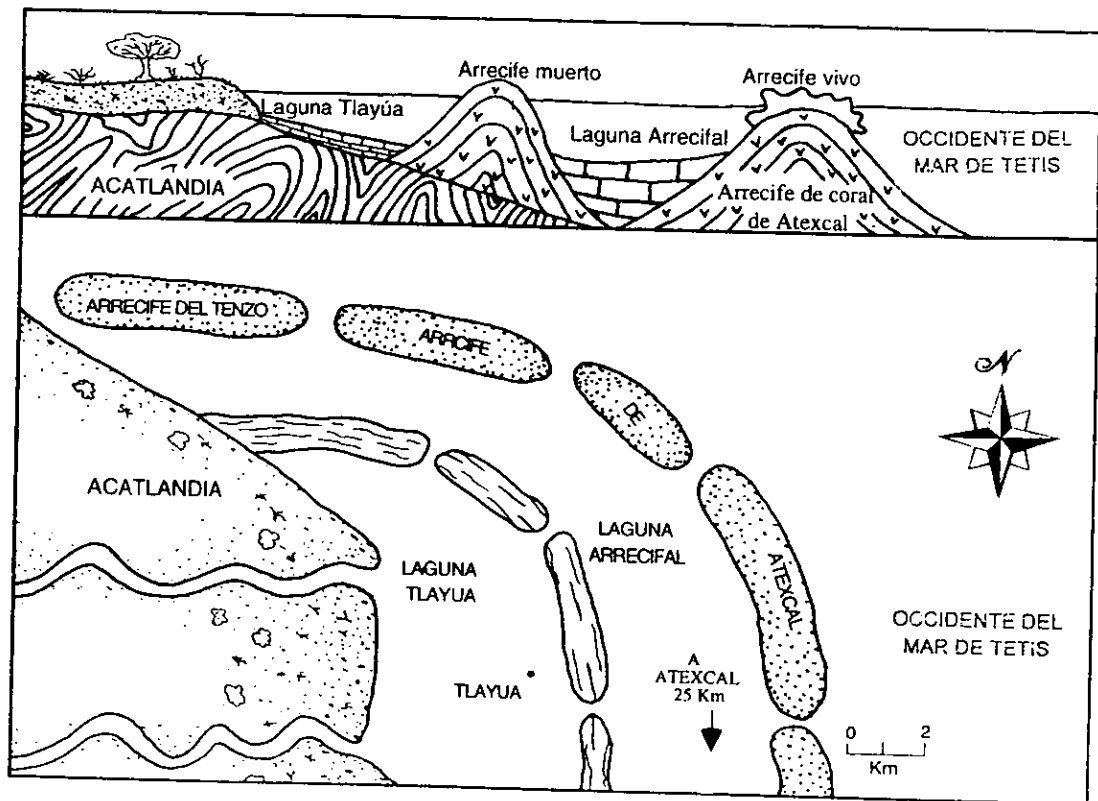


Figura 28.- Modelo paleoambiental de Tlayúa según Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996). La parte superior muestra una sección transversal de los diferentes ambientes involucrados con la Laguna Tlayúa que fue el medio de depósito del Miembro Medio de la Formación Tlayúa.

Considerando las observaciones de Webb (1984), quien describió tres tipos de locomoción altamente especializada en los peces, e incluimos sus resultados dentro del esquema de Choat y Bellwood (1991), es posible establecer un marco de referencia que nos permita entender cuales fueron los hábitos alimenticios de los ichthyodectiformes.

Xiphactinus (Figura 1 E) es un modelo ideal para entender los rasgos anatómicos especializados con los que Webb (1984) describe a los peces "aceleradores", los cuales se caracterizan por tener cuerpos muy largos y uniformemente profundos; las aletas pareadas están alejadas entre si y colocadas sobre el margen ventral del cuerpo; las aletas anal y dorsal son pequeñas y están ubicadas muy atrás; la aleta caudal es grande y está unida al cuerpo por un pedúnculo caudal estrecho. En estos peces el impulso necesario para nadar es generado por el movimiento ondulatorio del cuerpo. Los peces "aceleradores" son los que desarrollan las más altas velocidades al nadar (e.g. lucios), sin embargo, estos rápidos movimientos son de corta duración y siempre se dirigen hacia el frente.

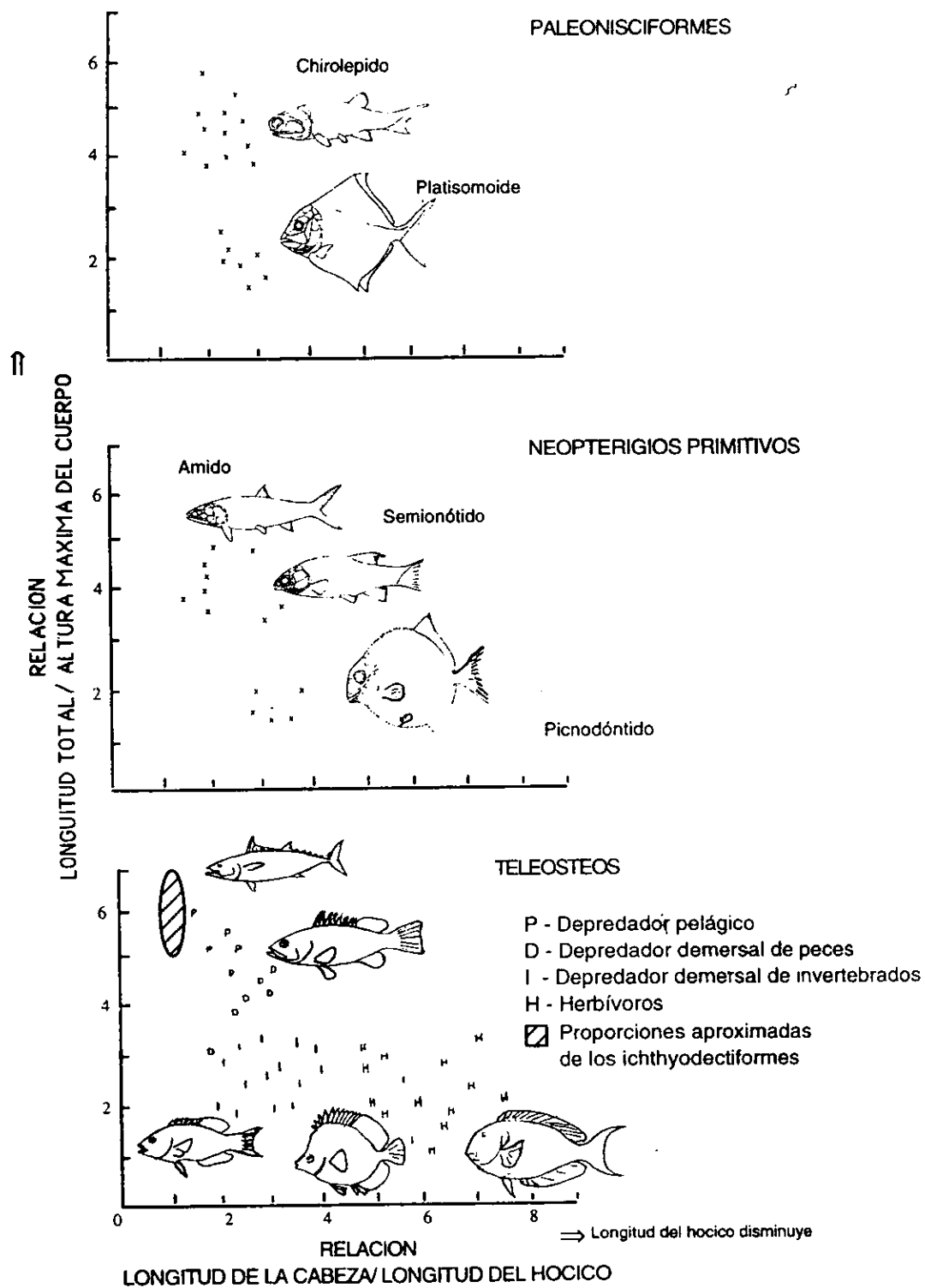


Figura 29.- Comparación de las proporciones corporales y los hábitos alimenticios en diferentes grupos de peces óseos, las proporciones presentes en los ichthyodectiformes corresponden a las de los peces depredadores pelágicos (basado en Choat y Bellwood, 1991, Fig. 3).

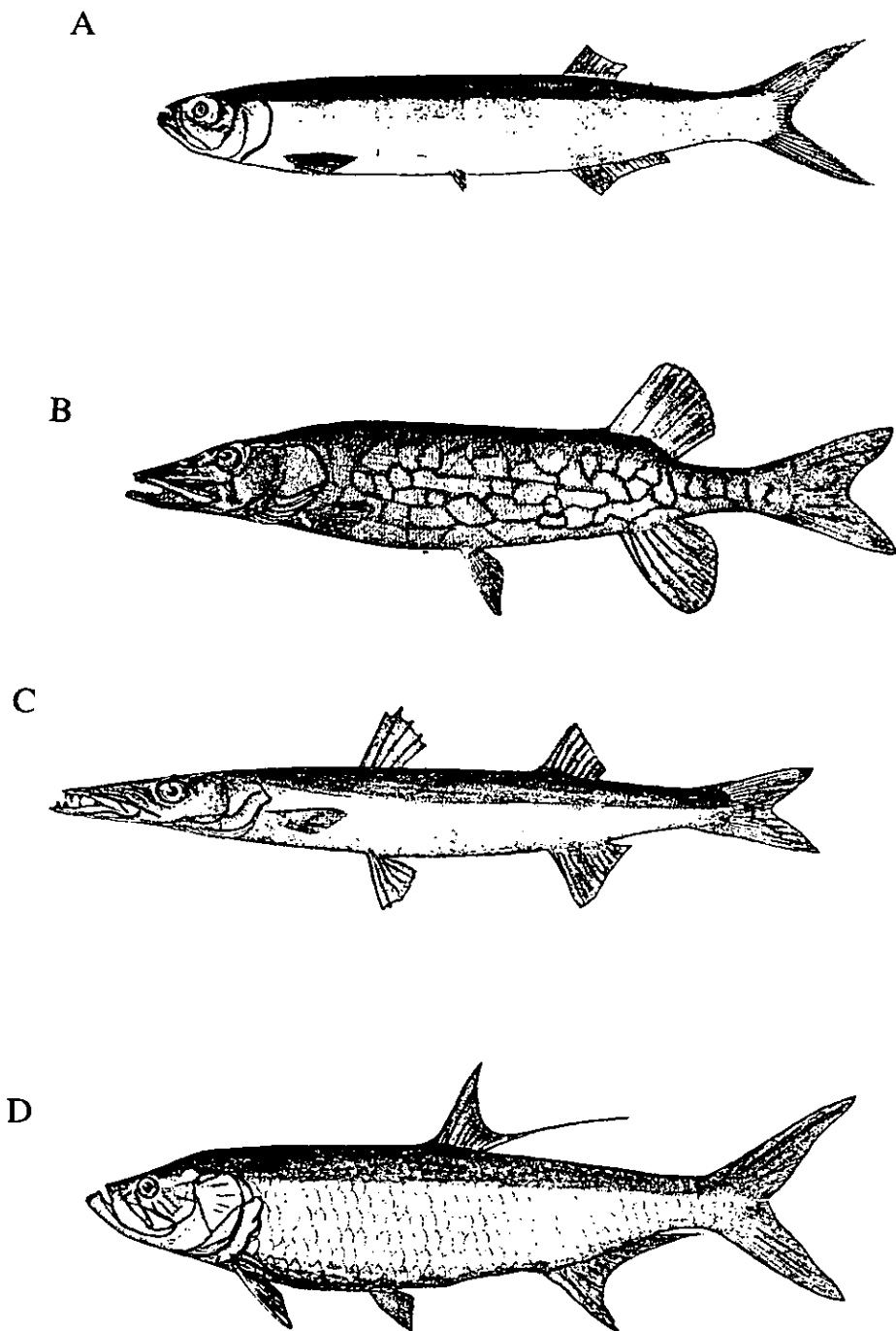


Figura 30.- Peces actuales análogos a los ichthyodectiformes. A) *Chirocentrus* sp. (tomado de Maisey, 1991); B) *Exos reticulatus* o lucio; C) *Sphryaena borealis* o barracuda; y D) *Tarpon atlanticus* (tomados de Smith, 1907, Figs. 49, 73 y 36 respectivamente).

Los peces "maniobradores" de Webb (1984) presentan cuerpos cortos y altos, sus aletas están distribuidas de manera regular alrededor del centro de la masa corporal (las aletas pareadas presentan forma de remo y están colocadas cerca unas de otras) y las aletas pectorales están alejadas del borde ventral del cuerpo, mientras que la aleta anal y dorsal son largas. En estos peces el impulso para nadar es generado principalmente por los movimientos oscilatorios de sus aletas, lo que les permite desplazarse con agilidad en todas las direcciones y en espacios pequeños, aunque, dichos desplazamientos son lentos.

El último grupo de peces especialistas de Webb (1984) son los "navegadores" que presentan cuerpos fusiformes (la altura máxima del cuerpo se localiza en la región central del cuerpo, mientras que el hocico y el pedúnculo caudal son agudos) y son los más musculosos entre los peces (e.g. el atún). Estos, a diferencia de los peces especialistas anteriores, son capaces de nadar a altas velocidades (menores que las alcanzadas por los peces "aceleradores") durante largos períodos de tiempo impulsándose con movimientos ondulatorios.

Finalmente Webb (1984) señala que la mayoría de los peces son "generalistas", es decir, que no presentan las modificaciones corporales que les permitan tener la capacidad de moverse con gran agilidad en todas direcciones como los peces "maniobradores", impulsarse a altas velocidades como los "aceleradores" o nadar con la mayor eficiencia durante largos períodos de tiempo como los "navegadores". Sin embargo, las capacidades de los "generalistas" son intermedias entre todas aquellas de los peces altamente especializados.

Los peces "maniobradores" de Webb (1984) corresponden a los descritos por Choat y Bellwood (1991) como herbívoros, mientras que los "aceleradores" y los "navegadores" corresponden a los depredadores pelágicos (Figura 29).

A pesar de que no existen datos precisos, es posible afirmar que las proporciones corporales en todos los ichthyodectiformes (la longitud de su cabeza no contiene más de dos veces la longitud del hocico y que la longitud total del cuerpo contiene entre 5 y 7 veces la altura máxima del cuerpo (ver diagnosis genéricas en el Anexo 1), proporciones utilizadas en el esquema de la Figura 29), corresponden a las de los depredadores pelágicos de Choat y Bellwood (1991) y a las de los "aceleradores" de Webb (1984); es decir, los ichthyodectiformes fueron peces pelágicos depredadores que capturaban a sus presas con rápidos movimientos.

Los hábitos alimenticios de los ichthyodectiformes son conocidos gracias a evidencias directas, las cuales demuestran que fueron depredadores, por ejemplo, en el tracto digestivo de un ejemplar de Xiphactinus de más de cuatro metros de largo fue encontrado un ejemplar de Gillicus casi completo de más de metro y medio de largo (Bardack, 1965, Lámina 1 A), en la cavidad estomacal de Cladocycclus es frecuente encontrar peces completos de gran tamaño que fueron capturados por la cola o por el hocico (Patterson y Rosen, 1977 y Maisey, 1994) y en Thrissops y Allothrissops se han encontrado claras evidencias de que fueron depredadores de pequeños peces (Nybelin, 1958 y Viohl, 1990).

Los dientes son otro rasgo anatómico que permite conocer los hábitos alimenticios en los peces y otros vertebrados, ya que su forma está relacionada con su función y al tipo de alimento que debe prepararse para ser digerido. En términos generales, los dientes desgarradores son agudos y en forma de cono; los dientes cortadores son largos y en forma de hoja; los dientes trituradores son cortos, planos y en forma de botón; y los dientes moledores tienen complejos patrones de cúspides y un mecanismo continuo de crecimiento y reemplazamiento (Pollard, 1990).

En el Género Nuevo de Tlayúa, al igual que en el resto de los ichthyodectiformes, los dientes mandibulares tienen forma de cono, es decir, son redondos y agudos, lo cual sugiere que fueron ictiófagos. Se ha encontrado en este orden de peces una amplia variedad en el arreglo de los dientes, por ejemplo, los dientes pequeños y

regulares que presentan Occithrissops, Allothrissops y Thrissops, al parecer están asociados a una dieta variada, en donde la captura de pequeños peces se combinaba con hábitos micrófagos; mientras que, la presencia de dientes irregulares y de gran tamaño en géneros como Xiphactinus, Cladocycclus, Chiromystus y el Género Nuevo, están asociados a hábitos alimenticios carnívoros, según lo demuestran las presas encontradas en las cavidades estomacales en los dos primeros géneros. Sin embargo, nada se ha mencionado acerca de los hábitos alimenticios de otros géneros ichthyodectiformes con ciertas modificaciones en los dientes y el aparato mandibular, como en el caso de los saurodóntidos (caracterizados por la presencia del predentario y de forámenes en la base de los dientes (Bardack y Sprinkle, 1969)), Chirocentrites vexillifer (con mandíbulas completamente edentadas (Taverne, 1986)), o Gillicus (cuya mandíbula inferior presenta una marcada hipertrofia (Bardack, 1965)).

Al comparar la forma de los dientes y el aparato mandibular del Género Nuevo con los de Xiphactinus y Cladocycclus (véase la Figura 24 B y C), género desde los hábitos ictiófagos están ampliamente documentados (Bardack, 1965; Maisey, 1991, 1994), es posible señalar que este ichthyodectiforme tlayuano tuvo dichos hábitos alimenticios.

La forma del aparato digestivo también permite reconocer los hábitos alimenticios de los peces, de esta manera, los peces ictiófagos suelen presentar un estómago corto, un intestino largo (Bond, 1979) y el esófago suele tener una amplia capacidad de dilatación para sostener y permitir el paso de presas de gran tamaño (Lagler *et al.*, 1984).

En un gran número de los peces fósiles de Tlayúa, el intestino está perfectamente delineado (González-Rodríguez, 1996) y contiene una masa amorfa, en donde no es posible reconocer a simple vista la naturaleza de los alimentos ingeridos. Esto también ocurre con algunos ejemplares del Género Nuevo, cuyos contenidos estomacales revelan la existencia de intestinos muy largos, al igual que en todos los ichthyodectiformes donde esta estructura se conoce. El intestino del género Nuevo es comparable al mostrado por Thrissops (Nybelin, 1958) y se ajustan a las características de los peces ictiófagos según Lagler y colaboradores (1984).

Contenidos estomacales que probablemente sean semejantes a los encontrados en los peces de Tlayúa, han sido descritos como masas amorfas fosfatadas en Occithrissops, Thrissops y Allothrissops, lo cual fue interpretado por algunos autores como prueba de que estos peces fueron micrófagos (Patterson y Rosen, 1977; Schaeffer y Patterson, 1984). Sin embargo, se ha demostrado que al menos los dos últimos géneros fueron también ictiófagos (Nybelin, 1958; Viohl, 1990).

Hasta el momento, las evidencias acumuladas (forma del cuerpo y distribución de las aletas, intestino largo, dientes cónicos y hábitos alimenticios predominantes en los otros géneros ichthyodectiformes) permiten suponer que el Género nuevo debió ser un pez pelágico, ictiófago, depredador de algunos de los otros peces encontrados en la Cantera Tlayúa, como los clupeidos que son los más abundantes en la ictiofauna tlayuana.

González-Rodríguez y Vera (1993) en un estudio de los contenidos estomacales de los peces de Tlayúa obtuvieron resultados intrigantes, ya que, en diferentes grupos de peces (macrosémidos, clupeidos, elópidos y belenostómidos) encontraron el mismo contenido estomacal, compuesto por restos de los que posiblemente fueron copépodos e insectos. González-Rodríguez (1996) propuso al menos dos hipótesis para explicar dichos resultados, es así como, estos pequeños organismos pudieron ser ingeridos accidentalmente al mismo tiempo que otros alimentos, o bien, son la prueba de que los peces encontrados en Tlayúa experimentaron cambios alimenticios forzosos y consumían el plancton como única alternativa.

Para sostener la idea de los cambios alimenticios forzosos de los peces en Tlayúa propuesta por González-Rodríguez (1996), es necesario que en dicha localidad hayan existido condiciones que propiciaran el

confinamiento temporal de los organismos acuáticos dentro de un medio donde su fuente alimenticia normal era escasa. Tales condiciones se ajustan al modelo paleoambiental de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996), quienes además, proponen que los organismos al morir, bajo las duras condiciones imperantes en Tlayúa, se depositaron al mismo tiempo que los sedimentos arcillosos ricos en hierro provenientes de Acatlandia (Figura 28) que más tarde dieron origen a la hematita que caracteriza los planos de interestratificación del Miembro Medio de la Formación Tlayúa.

Partiendo de las ideas arriba discutidas, es probable que los contenidos estomacales del Género Nuevo sean semejantes a los encontrados en otros taxa por González-Rodríguez (1993), esto nos llevaría a asumir la idea de que estos peces murieron en condiciones de confinamiento dentro de la Laguna Tlayúa. Durante la preparación de los ejemplares ichthyodectiformes descritos en este trabajo, se observó que invariablemente los fósiles tlayuanos se encuentran depositados en los planos de interestratificación formados por hematita y que éste material ocupa espacios tan pequeños como las cavidades presentes entre las escamas y otras finas estructuras. Ambos hechos son explicados en el modelo paleoambiental de Tlayúa propuesto por Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996); en cambio, a pesar de que también el modelo paleoambiental de Malpica-Cruz y colaboradores (1989) considera que los peces murieron en condiciones de confinamiento, este otro modelo considera que la hematita es de origen diagenético, lo cual no explica satisfactoriamente la conservación de los finos detalles osteológicos observados en los fósiles tlayuanos, ya que, es difícil explicar la sustitución de la caliza (que originalmente debió estar incluyendo a los fósiles) por hematita sin que las finas estructuras anatómicas mencionadas fueran destruidas.

A punto de finalizar este manuscrito, encontré dos ichthyodectiformes (que están siendo aún determinados) que forman parte de la colección peces fósiles de Tlayúa, cuyos contenidos estomacales permiten confirmar que los ichthyodectiformes tlayuanos fueron ictiófagos. En el primero de estos ejemplares (CT 3550) aparecen al menos siete peces pequeños (al parecer clupeidos) completos, y en el segundo (CT 4397) aparecen dos columnas vertebrales posiblemente de pequeños ichthyodectidos.

Actualmente hay peces que podrían considerarse análogos a los Ichthyodectiformes (Figura 30), ya que presentan la misma forma del cuerpo, distribución de las aletas, forma de los dientes y del tracto digestivo; y que además, ocupan nichos ecológicos comparables a los que debieron ocupar los ichthyodectiformes (de acuerdo a la paleofauna encontrada en las localidades donde ejemplares de este orden han sido colectados). Los esferinóideos o barracudas están ampliamente distribuidos en mares tropicales y subtropicales y habitan en zonas cercanas a arrecifes coralinos, Chirocentrus dorab está presente en aguas poco profundas y cálidas cercanas a las costas de la India, los lucios habitan en lagos y ríos de Norteamérica y Europa y los tarpones en las costas americanas del Océano Atlántico (Burton y Burton, 1974). Entre estos peces, los lucios y barracudas se tragan completas a sus presas, de manera semejante a como lo hicieron Thrissops, Xiphactinus y Cladocyclus, cuyas cavidades estomacales suelen estar ocupadas por peces completos (Nybelin, 1958; Bardack, 1965; Maisey, 1991, 1994). Los tarpones son peces capaces de habitar en los ríos y en el mar, tal y como posiblemente ocurrió con Cladocyclus, de acuerdo con Cressey y Patterson (1973). Lucios, barracudas y tarpones en las etapas juveniles incluyen plancton en su dieta, tal y como ocurrió con Thrissops, Allothrissops, y probablemente en Género Nuevo (bajo condiciones de confinamiento o accidentalmente, siguiendo las hipótesis de González-Rodríguez (1996), antes expuestas).

Finalmente, nada ha sido escrito en torno a las de la extinción de los ichthyodectiformes, la cual puede estar estrechamente ligada al surgimiento de otros peces capaces de competir exitosamente con estos teleosteo primitivos a partir del Jurásico Inferior.

SUMARIO Y CONCLUSIONES

En este trabajo se describe el Género Nuevo con 6 ejemplares ichthyodectiformes que forman parte de la colección del Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, los cuales fueron colectados en la Cantera Tlayúa (Albiano), Municipio de Tepexi de Rodríguez, al sur del Estado de Puebla, la cual ha demostrado ser la localidad cretácica de peces más importante en México.

Se describe el proceso de curación empleado en la limpieza de los fósiles descritos en este y otros trabajos (González Rodríguez, 1986), en el cual se combinan dos técnicas químicas de limpieza (técnica Waller y técnica de limpieza con ácido acético) y la técnica de transferencia.

El Género Nuevo de Tlayúa se caracteriza por presentar una mezcla única y peculiar de caracteres primitivos y avanzados, que permiten definir este género y especie, estas características son:

Pez ichthyodectiforme con parietales no fusionados y con cresta supraoccipital grande cuyo margen posterior se proyecta más allá del margen posterior occipital, en la mandíbula inferior la sínfisis es alta y la articulación para el cuadrado está formada por el articular y el retroarticular.

La posición taxonómica y las interrelaciones filogenéticas del Género Nuevo de Tlayúa, fueron establecidos a partir de un análisis numérico cladista, en el cual fueron consideradas las características genéricas empleadas previamente por otros autores en análisis semejantes (Taverne, 1986; Maisey, 1991). Lo anterior permite erigir al Género Nuevo de Tlayúa como el miembro más primitivo del Suborden Ichthyodectoidei y colocarlo momentáneamente como único miembro de una Familia *incertae sedis*.

A la luz de los resultados obtenidos de dicho análisis, surge una nueva hipótesis de las interrelaciones de los Ichthyodectiformes y se propone la necesidad de modificar la diagnosis del Suborden Ichthyodectoidei, para dar cabida en él al Género Nuevo, ya que, las características mostradas por este género tlayuano son una mezcla de caracteres nunca antes vista, en donde se combinan algunos caracteres diagnósticos del suborden (cresta supraoccipital grande, parietales desplazados anteriormente, hueso esclerótico basal presente, sínfisis dentaria profunda, cabeza del palatino modificada en forma de maleólo, amplia articulación maxilar-premaxilar e intercalar formando parte de la fosa hiomandibular) y caracteres no derivados o primitivos (parietales no fusionados, superficie externa de las escamas cubierta por *circulli* abundantes y articulación mandibular formada exclusivamente por el articular y el retroarticular) que hasta ahora solamente habían sido observados en los géneros más primitivos del Orden Ichthyodectiformes.

Por un lado, la presencia de parietales no fusionados y la exclusión del angular de la articulación de la mandíbula inferior, son características que el Género Nuevo de Tlayúa comparte con géneros ichthyodectiformes primitivos (*Occithrissops*, *Thrissops*, *Allothrissops*) que Maisey (1991) agrupó fuera del Suborden Ichthyodectoidei, único dentro del Orden Ichthyodectiformes; es decir, la presencia de estas características excluirían a este género tlayuano de dicho suborden. Sin embargo, por otro lado, la inclusión del Género Nuevo en el seno del Suborden Ichthyodectoidei, se fundamenta por la presencia en este género tlayuano de seis características (6 a 12 Tabla 4) que coinciden con las propuestas por Maisey (1991) como diagnósticas de dicho suborden. De esta manera, surge la necesidad de establecer una nueva diagnosis para el Suborden Ichthyodectoidei, la cual se propone reúna las características del nodo "d" del cladograma (Figura 20) obtenido en el análisis filogenético llevado a cabo en el presente trabajo, en donde se agrupan las siguientes características:

Peces ichthyodectiformes con profunda sínfisis dentaria, huesos esclerótico basal con márgenes serrados, amplia articulación maxilar-premaxilar, margen posterior del preopérculo mellado, intercalar

alargado formando parte de la fosa hiomandibular, primer centro ural con cavidades (sockets) para los primeros dos hipurales y el etmopalatino presenta crecimientos externos membranosos separando y suturando con el rostrodermetmoideo y el lateroetmoideo.

El Suborden de los Ichthyodectoidei (tal como es descrito aquí) agrupa 4 familias, Cladocyclidae con Cladocyclus, Chiomystus y Chirocentrites; Saurodontidae con Saurodon y Saurocephalus; Ichthyodectidae con Ichthyodectes, Gillicus y Xiphactinus; mientras que el Género Nuevo de Tlayúa está colocado en una familia con posición incierta.

En el análisis filogenético llevado a cabo en este trabajo fue considerado el aspecto de las escamas, el cual no había sido valorado en los análisis de otros autores (Taverne, 1986, Maisey, 1991). El resultado obtenido revela que, la familia Cladocyclidae, originalmente concebida por Maisey (1991) como un grupo monofilético, podría ser parafilética, es decir, que agrupa al menos dos ramas (Figura 20), en donde Chirocentrites presenta un patrón primitivo en las escamas (cuya superficie exterior presenta numerosos *circulii* concéntricos) compartido con el Género Nuevo, Occithrissops, Allothrissops y Thrissops, mientras que, en Cladocyclus y Chiomystus las escamas presentan el mismo aspecto que en ichthyodéctidos y saurodóntidos (los *circulii* desaparecen y aparecen *radii* posteriores y *puntae* anteriores).

Por otro lado, el Género Nuevo de Tlayúa presenta la característica diagnóstica de la Familia Cladocyclidae de Maisey (1991), es decir, el margen posterior de la cresta supraoccipital rebasa el margen posterior del cráneo. Sin embargo, la exclusión del género tlayuano de dicha familia, esta apoyada por la mezcla de características arriba mencionada. Lo anterior, plantea la necesidad de estudiar con mayor profundidad las características presentes en los géneros ichthyodectiformes más primitivos, incluyendo aquellos de la Familia Cladocyclidae y el Género Nuevo, para establecer con mayor precisión cuales son sus interrelaciones.

En cuanto a la posición de los géneros no-ichthyodectoidei (géneros colocados por Maisey (1991) fuera del Suborden Ichthyodectoidei), cabe destacar que, el análisis numérico revela que Thrissops es una forma más derivada que Allothrissops, y que Occithrissops permanece como el Ichthyodectiforme más primitivo. En cuanto a Eubiodectes, que no fue incluido en el análisis, podría representar una forma intermedia más derivada que los cladocíclidos, ya que, de acuerdo con Patterson y Rosen (1977) este género presenta cinco epurales, característica presente sólo en ichthyodéctidos y saurodóntidos.

La fauna representada por fósiles asociados a los sitios de colecta, forma del cuerpo, los dientes y la cavidad estomacal, así como la distribución y forma de las aletas, revelan que el Género Nuevo de Tlayúa, al igual que otros ichthyodectiformes, fueron organismos pelágicos ictiófagos que habitaban en ambientes ricos en vida animal, tales como las lagunas arrecifales y estuarios; especialistas en capturar a sus presas con precisión y con movimientos rápidos.

Este trabajo es producto del interés por conocer y difundir las investigaciones paleontológicas de la Cantera Tlayúa, la cual representa una fuente potencialmente importante de información de la paleoictiofauna del Cretácico Inferior.

REFERENCIAS

- Alencaster, G., 1973, Una nueva especie de *Toucasia* en el Cretácico Medio de los estados de Oaxaca y Puebla, Univ. Nac. Autón. México, Inst. Geología, Paleontología Mexicana, No. 36, 4-20 p.
- Applegate, S. P., 1987, A preliminary study of the Tlayúa quarry near Tepexi de Rodríguez, Puebla., Soc. Mex. Paleontología, V. 1, 40-50 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. Nac. Autón. México, Inst. Geología, Revista, No. 72, 200-205 p.
- _____, 1992. A new genus and species of pycnodont from Cretaceous (Albian) of Central Mexico, Tepexi de Rodríguez, Puebla., Univ. Nac. Autón. México, Inst. Geología, Revista, V. 10, No. 2, 164-178 p.
- _____, 1996, An overview of the cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico, in: Arratia, G. and Vieh G. (eds.), Systematics and Paleontology: München, Germany, 529-538 p.
- Applegate, S. P., Espinosa-Arrubarrena, L., y López-Neri, P., 1984, Las calizas litográficas de la cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla., Soc. Geol. Mexicana, Libroto guía de la excursión de la VII Conv. Geol. Nac., p. 83.
- Applegate, S. P. y González-Rodríguez, K. A., 1990, Tlayúa: Banco de Fósiles, Información Científica y Tecnológica (ICyT), V. 12, No. 171, diciembre, 41-45 p.
- Applegate, S. P., Martínez-Hernández, E., 1995, Primer informe a la CONABIO del proyecto: Propuesta para rescatar y conservar la paleobiota de la cantera Tlayúa, en Tepexi de Rodríguez, Puebla (inédito), Referencia B- 034, 25 p.
- Applegate, S. P., Martínez-Hernández, E., Espinosa-Arrubarrena, L., y Cabral-Perdomo, M. A., 1991, Aspectos geológicos y paleontológicos de la Cantera Tlayúa, Cretácico Inferior de Tepexi de Rodríguez, Puebla: Preservación de un patrimonio único en cuanto a su valor científico y cultural, Reporte final del proyecto Clave P221CCON 892313 presentado al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. 73 p.
- _____, 1993, Aspectos geológicos y paleontológicos de la zona fosilífera de Tepexi de Rodríguez, Puebla, que incluye la cantera "Tlayúa", "CONACyT", la localidad "Pie de Vaca" y áreas circunvecinas, Reporte final del proyecto Clave 0626 T 9109 presentado al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, 104 p.
- Arratia, G., 1991, The caudal skeleton of jurassic teleosts, a phylogenetics analisis, 249-322 p., in: Chang, M. H; Lin, Y. H; Zhang, G. R., Eds, Early vertebrates and related problems in evolutionary biology, Beijing, Science Press.
- Bardack, D., 1965. Anatomy and evolution of chirocentrid fishes., Univ. Kansas Paleont. Contrib., Vertebrata, Art. 10, 1-88 p.
- Bardack, D. y Sprinkle, G., 1969. Morphology and relationships of saurocephalid fishes., Fieldiana Geology, V. 16, No 12, 297-340 p.
- Barrios-Rivera, H., 1985, Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 470 p.
- Bond, C. E. , 1979, Biology of fishes, W. B. Saunders Company, Estados Unidos, 513 p.
- Buitrón, B. E., 1991, Los equinodermos del Cretácico Temprano, Información Científica y Tecnológica (ICyT), V. 3, No. 179-80, 15-18 p.
- _____, y Malpica-Cruz R., 1987, Tepexi de Rodríguez, Puebla, una localidad fosilífera famosa de México, Soc. Mex. Paleontología, Libroto guía de la excursión, 1-24 p.
- _____, Velasco, L. P., y Pantoja-Alor, J., 1993, Un díptero tipulido del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Puebla, Soc. Mex. Paleontología, IV Cong. Nac. de Paleontología, Libro de Resúmenes, p. 22.

- Burton, M, y Burton, R., 1974, Enciclopedia de la vida animal, Editorial Brugera S.A., Barcelona, España, V. I-VII, 2784 p.
- Cabral-Perdomo, M. A., 1995, Los icnofósiles de vertebrados terrestres del Terciario Tardío del área de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 107 p.
- Cantú-Chapa, A., 1987, Las amonitas del Albiano Superior de Tepexi de Rodríguez, Puebla, Soc. Mex. Paleontología, V. 1, 159-160 p.
- Carroll, R., 1988, Vertebrate Paleontology y Evolution., W. H. Freeman Company, New York, U.S.A., 430 p.
- Castro-Azuara, H. E., 1997, Descripción de un Gliptodonte (Xenarthra: Mammalia) del Pleistoceno de la Mixteca Alta Poblana, México. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología., Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Cavender, C., 1966. The skeleton of the Cretaceous teleosts *Xiphactinus*, *Ichthyodectes*, and *Gillicus*, Hay, 1898 and its bearing on their relationships with *Chirocentrus*, Occ. Pap. Mus. Zool., Univ. Michigan, No. 650, 14 p.
- Collins, C. (Ed.). The care and conservation of palaeontological material, Butterworth-Heinemann LTD., 149 p.
- Cressey, R. F. y Patterson, C., 1973, Fossil parasitic copepods from lower Cretaceous fish, Science, New York, V. 180, 1283-1285 p.
- Choat, J. H. y Bellwood, D. R., 1991, Reef fishes: Their history and evolution, in: Sale, P. F., editor, The ecology of fishes on coral reefs, Academic Press, Inc., 39-61 p.
- Dixon, D., Cox., Savage, R. J. G. and Gardiner, B., 1993, Enciclopedia de dinosaurios y animales prehistóricos, Quest Ed, Nueva York, U.S.A., 365 p.
- Espinosa-Arribarrena, L., y Applegate, S. P., 1996, A paleocological model of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa Quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, in: Arratia, G. y Viohl G. (Eds), Systematics and paleontology. München, Germany, 249-322 p.
- Espinosa-Arribarrena, L., Applegate, S. P. y González-Rodríguez, K. A., 1996, The first Mexican record of a Coelacanth (Osteichthyes: Sarcopterygii) from the Tlayua quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, with a discussion on the importance of this fossil. Sixth North American Paleontological Convention Abstracts of papers, Smithsonian Institution, Washington D. C., U.S.A., The Paleontological Society Special Publication No. 8, 116 p.
- Felix, J. P., 1891, Versteinerungen aus der mexicanischen Jura-und Kreide-Formation, Palaeontographica, V. 37, No. 30, 140-194 p.
- 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 p.
- Galguera-Rosas, G; Pantoja-Alor, J; y Malpica-Cruz, R., 1989, Análisis estructural en la cantera Tlayúa, Estado de Puebla, México, Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Simp. Geol. Reg. México, 3, Memoria, 48-50 p.
- González-Rodríguez, K. A., 1989, Descripción preliminar de un nuevo holósteo (Macrosemiidae) del Cretácico Temprano (Albiano) de la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 102 p.
- _____, 1996, Taxonomía de la familia Macrosemiidae (Osteichthyes: Holostei-Neopterygii) de la cantera Tlayúa (Cretácico Temprano), Tepexi de Rodríguez, Puebla, Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 150 p.

- González-Rodríguez, K. A. y Vega-Vera, F. J., 1993, Registro de copépodos como parte de la dieta de peces fósiles (Clupeidos) de Tepexi de Rodríguez, Puebla, Soc. Mex. Paleontología, IV Cong. Nac. Paleontología, Libro de Resúmenes, 39-40 p.
- Greenwood, P. H.; Rosen D. E; Weitzman S. H. y Myers G. S., 1966, Phyletic studies of teleostean fishes with a provisional clasificación of living forms, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., V. 131, No. 4, 339-455 p.
- Heckel, J. J., 1849, Abhandlung Über eine neue fossile Fishgattung, Chirocentrites, und die ersten Über-reste eines Siluroiden aus der Vorwelt: Akad. Wiss. Wien, Math. Naturwiss. Kl., Sitzungsber., V. 2, No. 1, 16-19 p.
- _____, 1856, Neue beistrage zur Kenntniss der fossilen fische osterreich., Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Denkschr., V. 11, 187-174 p.
- Jordan, D. S. y Branner, J. C., 1908, The Cretaceous Fishes of Caerá, Brazil., Smithsonian Miscellaneous Collection, V. 52, Part 1, 1-29 p.
- Lagler, K; Bardack, D; Miller J. E, y Passino, D., 1984, Ictiología, AGT editor, S.A., México, 489 p.
- Lindsay, C., 1995, A review of the acid technique, in: Collins, C. (ed.), The care and conservation of palaeontological material, Butterworth-Heinemann LTD, 95-101 p.
- Magallón- Puebla, S. y Cevallos-Ferriz, S. R. S., 1993, A fossil earthstar (Gaesteraceae: Gasteromycetes) from the late Cenozoic of Puebla, México, American Journal Botany, V. 80, No. 10, 116-167 p.
- Maisey, J. G., 1991., Santana Fossils , an illustrated atlas, T.F.H. Publications Inc., Neptune City, New Jersey. 459 p.
- _____, 1994., Predator-prey relationships y trophic level reconstruction in a fossil fish community, Environmental Biology of fishes, No. 40, 1-22 p.
- Maldonado-Koerdell, M., 1949. Peces Fósiles de México. II. Dipnoos, Ganoides y teleósteos: Soc. Mexicana Hist. Nat., Rev., V. 10, No. 1-4, 241-246 p.
- _____, 1956, Peces fósiles de México. III. Nota preliminar sobre los peces del Turoniano Superior de Xilitla, San Luis Potosí, México, Ciencia (México), V. 16, No. 13, 31-35 p.
- Malpica-Cruz, R., Pantoja-Alor, J., y Galguera-Rosas, G., 1989, Microfacies de la Cantera Tlayúa, Puebla, México, Univ. Nac. Autón. México, Inst. Geología, Simp. Geol. Reg. México, 3, Memoria, 53-56 p.
- Martill, D., 1989, A new Solnhofen in Mexico, Geology Today, Ene-Feb., 25-28 p.
- Möller, H., 1980, Bellezas y Misterios por la Alta Mixteca poblana., Las huellas del misterio. México desconocido, No. 39, 15-24 p.
- Nelson, G. J., 1973-a, Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of lower jaw in fishes, in: Greenwood, P: H., R. S. Miles, y C. Patterson, (eds.), Interrelationships of fishes, Zool. f. Linn. Soc., 53, Suppl. 1, 333 - 349 p.
- _____, 1973-b, Notes on structure y relationships of certain Cretaceous y Eocene telostean fishes, Amer. Mus. Novitates. No. 2524, 1-31 p.
- Nybelin, Orvar, 1958. Über die angebliche viviparität bei *Thrissops formosus* Agassiz, Arkiv. Zoologi, ser. 2, V 11, No. 28, 447-455 p.
- Pantoja-Alor, J., 1990, Playa exhumada, Información Científica y Tecnológica, V. 12, No. 171, 33- 39 p.
- _____, 1992, Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla, Univ. Nac. Autón. México, Inst. Geología, Revista, V. 9, No. 2, 156-176 p.
- Pantoja-Alor, J., Malpica-Cruz, R. y Galguera-Rosas, G., 1989, Geología de los alrededores de la cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Univ. Nac. Autón. México, Inst. de Geología, Tercer Simp. Geol. Reg. México, Memorias, 61-69 p.

- 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, V. 53, Suppl. 1, 233-305 p.
- Patterson, C. y Rosen, D. E., 1977, Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory of classifying fossils. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., V. 158. No. 2, 81-172 p.
- Pollard, J. E., 1990, Evidence for diet, in: Briggs D. E. G. y Crowther, P. R. (eds.), Paleobiology a synthesis, Blakwell Scientific Publications, Oxford, London, 362 -357 p.
- Reynoso Rosales, V. H., 1996, Early Cretaceous Lepidosauurs (Reptilia: Diapsida) from Central Mexico and the phylogeny of Lepidosauromorphs. Thesis submitted to the faculty of Graduate Studies for the degree of Doctor of Phylosophy, McGill University, Quebec, Canadá. 297 p.
- Ride, W. D. L., Sabrosky, C. W., Bernardi, G., y Melville, R. V., 1985, International code of zoological nomenclature: International trust for zoological nomenclature. London, 468 p.
- Rixon, A. E., 1976, Fossil animal remains: their preparation y conservation, The Atholone Press of University of London. 303 p.
- Romer, A. S., 1966, Vertebrate paleontology. Third ed. Chicago and London, The Chicago Univ. Press, viii + 468 p.
- Rojo, A. L., 1991, Dictionary of evolutionary fish osteology, C.R.C. Press, Inc. Estados Unidos, 273 p.
- Saint-Seine, P. De., 1949. Les Poissons del calcaires lithographiques de Cerin, Ain. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, Fasc. 2, 1-357 p.
- Schaeffer, B., 1947. Cretaceous and Tertiary Actinopterygian fishes from Brazil. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., V. 89, No. 1. 1-40 p.
- Schaeffer, B. y Patterson, C., 1984, Jurassic fishes from the Western States, with comments on Jurassic fish distribution., Am. Mus. Novitates, No, 2796, 1-86 p.
- Schopf, J. M., 1975, Modes of fossil preservation., Rev. Paleobot. Palynol., No. 20, 27-53 p.
- Seibertz, E., y Buitrón, B. E., 1987, Paleontología y estratigrafía de los Neohibolites del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Cretácico Medio, México), Soc. Mex. Paleontología, V. 1, 285-299 p.
- Seilacher, A., 1970, Begreiff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten, N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1970, No. 1, 34-39 p.
- Silva Santos, R., 1949. Sobre alguns pixes fósseis du gênero *Chiromystus* da Ilha de Itaparica, Bahia. D.G.M./D.N.P.M., Notas prelim. Estudos, No. 50: 1-12 p.
- _____, 1950. *Anaedopogon*, *Chiromystus* e *Enelichthys*, como sinónimos de *Cladocyclus*, da familia Chirocentridae, Acad. Brasil, Ciênc., An., V. 22, No. 1, 123-134 p.
- _____, 1986. Posicion taxnomica do *Cladocyclus woodwardi*, Silva Santos, do Cretáceo do Brasil. Acad. Brasil., Ciênc., An., V 58, No. 2, 229-231 p.
- Smith, A. G., Smith, D. G., y Funnell, B. M., 1994, Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines, Cambridges University Press, 99 p.
- Smith, H. M., 1907, North Carolina Geological and Economic Survey, Volume II The fishes of North Carolina., E. M. & Co., USA., 453 p.
- Stewart, A., 1900, Telosts of Upper Cretaceous., Kansas Univer., Geol. Surv., V. 6, Pt. 2, 257-403 p.
- Taverne, L., 1973, Les affinites systematiques des teleosteens fossiles de l'ordre des Ichthyodectiformes. Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., V. 49, No. 6 , 1-11 p.
- _____, 1975-a, Considérations sur le position des genres *Leptolepis* et *Allothrissops* au sein des Téléostéens primitifs et sur l'origine et le polyphylétisme des Poissons Téléostéens. Acad. Roy. Belg., Bull. Cl. Sci., 5e sér., T. LXI, F. 3, 336-371 p.

- _____, 1975-b, Deuxième note sur la position systématique des téléostéens de l'ordre des Ichthyodectiformes. Bull. Soc. Belg. Géologie. V. 83, No. 1, 49-53 p.
- _____, 1977, Ostéologie et position systématique du genre *Thrissops* Agassiz, 1833, *sensu strictu*, Jurassique Supérieur de l'Europe occidentale au sein des Téléostéens primitifs. Geobios, No. 10, F. 1, 5-33 p.
- _____, 1979, Ostéologie, phylogenèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossimorphes. Troisième partie. Evolution des structures ostéologiques et conclusions générales et conclusions générales relative à la phylogenèse et à la systématique du super-ordre. Addendum. Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sci., Coll. In-8°, 2^e sér.- T. XLIII, F. 3, 168 p.
- _____, 1986, Ostéologie et affinités systématiques de *Chirocentrites vexillifer* de la Mésogée Eurafrique. Considerations sur la phylogénie des Ichthyodectiformes, poissons Téléostéens du Jurassique et du Crétacé. Ann. Roy. Soc. Zool. Belg., V. 116, No. 1, 33-54 p.
- Toombs, H. A. y Rixon, A. E., 1959, The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. Curator, New York, V. 2, 304 - 312 p.
- Vera, T. R., 1966. Historia de la civilización. Editorial Ramón Sopena S.A. Barcelona, España, 706 p.
- Viohl, G., 1990, Piscivorous fishes of the Solenhofen lithographic limestone, in: Bocout, A. J. (ed.) Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution, Elsevier, Amsterdam, 287- 303 p.
- Waller, R. R., 1980. A rust removal method for mineral specimens. Mineralogical Record, No. 11, 109-110 p.
- Webb, P. W., 1984, Forma y función en la locomoción de los peces, Investigación y ciencia, No. 235, 46-57 p.
- Woodward, A. S., 1901. Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Natural History): V. 4, p. xxxix +544 p., 18 pl., 45 fig., British Museum (Nat. History). London.

DIAGNOSIS DE FAMILIAS Y GENEROS ICHTHYODECTIFORMES

Géneros incertae sedis (según Maisey, 1991)

Occithrissops

Especie tipo: Occithrissops willsoni

Diagnosis: Ichthyodectiforme en donde la altura de la cabeza, longitud del hocico y tamaño de la boca son intermedios entre Allothrissops y Thrissops. Cordocentros sin osificación pericondral en individuos mayores de 80 mm de longitud estándar; los uroneurales no cubren la superficie lateral de los centros preurales, las terminaciones anteriores de los uroneurales 1-4 regularmente espaciadas; supraneurales confinados a las vértebras abdominales; aleta anal fuertemente acuminada, con 18-20 radios (Schaeffer y Patterson, 1984).

Género monoespecífico del Bathoniano Superior, Formación Sundance en Wyoming, USA.

Allothrissops

Especie tipo: Allothrissops salmonelus

Diagnosis: Pez alargado y esbelto de 30 cm de longitud standard; cabeza más larga que alta que cabe 4.5-6.25 veces en la longitud standard; cresta supraoccipital desarrollada. Parietales parcialmente separados por el supraoccipital. Unión cuadrado-mandibular debajo de la mitad de la órbita. Los dientes son más débiles que en Thrissops. Proceso coronoideo alargado pero menos elevado que en leptolépidos. Area postventral del preopérculo anteroposteriormente expandida. Número vertebral 58-63, 31-35 abdominales, 26-29 caudales. Aleta dorsal con 13-15 radios y aleta anal poco acuminada con 25-32 radios (Bardack, 1965).

Patterson y Rosen (1977) erigieron el Suborden "Allothrissopoidei", para Allothrissops, caracterizándolo por carecer de suborbital, los arcos hemales caudales fusionados con los centros vertebrales, canal sensorial infraorbital poco ramificado con terminación ciega en el hueso lacrimonasal, sin alcanzar el anterorbital.

Todas especies del género provienen de sedimentos del Kimmeridgiano y son las siguientes:

Allothrissops mesogaster. Solnhofen, Kelheim y Eichstätt, Alemania.

A. salmonelus. Solnhofen y Eichstätt, Alemania; Cerin, Francia.

A. regleyi. Cerin, Francia.

Thrissops

Especie tipo: Thrissops formosus

Diagnosis: Pez alargado, esbelto o fusiforme, probablemente alcanzando 0.5 m de longitud estándar. Cabeza contenida 4-6.5 veces en la longitud standard. Cresta supraoccipital desarrollada, parietales no separados por el supraoccipital. Articulación mandibular debajo de la mitad del margen anterior de la órbita. Abertura bucal dirigida hacia arriba. Premaxilar con dientes más largos que los del maxilar, firmes y cónicos; borde dental del maxilar recto. Mandíbula sin proceso coronoideo alargado. Dientes dentarios de talla irregular, el mayor igual a los premaxilares. Las ramas vertical y horizontal del preopérculo forman un ángulo en el extremo ventroposterior. El canal sensitivo preopercular con aberturas sólo en la rama horizontal. 56-63 vértebras. Aleta dorsal con 12-18 radios, aleta anal con 30-35 radios. Escamas circulares, verticalmente alargadas con finos *circulii*. Sin ganoina en las escamas o huesos de la cabeza (Bardack, 1965).

Las especies del género, su distribución geográfica y ocurrencia geológica son las siguientes. Bardack (1965) elaboró la siguiente lista, en la que incluyó algunos ejemplares de afinidad incierta :

Thrissops formosus. Kelheim y Solnhofen en Alemania. Kimmeridgiano.

T. subovatus. Kelheim y Eichstätt, Alemania. Kimmeridgiano.

T. costalis. Christian Malford en Wiltshire, Inglaterra. Oxfordiano.

T. microdon. Barremiano de Tolfa, Albiano de Pietraraja y Crespano de Gorizia, localidades del Cenomaniano de Italia. (Lesina) y Yugoslavia, .

T. gracilis. Comen, Italia, Cenomaniano.

T. exiguus. Cenomaniano de Lesina, Yugoslavia y de Comen, Italia.

T. rochei. Orbaugnoux, Francia. Kimmeridgiano.

T. portlandicus. Dorsetshire, Inglaterra. Portlandiano.

T. curtus. Dorsetshire, Inglaterra. Portlandiano.

T. volganensis. Cerca de Gorodische, ex-URSS. Portlandiano.

T. subovatus. Cerin, Francia. Kimmeridgiano.

Eubiodectes

Especie tipo: Eubiodectes libanicus, (sinónimo: Chirocentrites libanicus)

Diagnosis: Pez Ichthyodectiforme. Premaxilar con firmes dientes cónicos, los dientes maxilares y dentarios de aproximadamente la misma talla, esbeltos y cercanamente espaciados. Aleta dorsal con 12-15 radios elevándose en la mitad o el último tercio de la aleta anal, la cual tiene aproximadamente 35 radios y es acuminada. Radios pectorales expandidos distalmente y divididos longitudinalmente (Bardack, 1965).

Género monoespecífico Cenomaniano colectado en Mt. Hakel y Mt. Hajula, Líbano.

Prymnetes

Especie tipo: Prymnetes longiventer

Diagnosis: Pez alargado y esbelto. Longitud total entre 40-45 cm. Longitud de la cabeza contenida cerca de 5 veces en la longitud estándar y excediendo un poco la altura máxima del cuerpo. Maxilar parecido al de Gillicus. Boca dirigida directamente hacia arriba. Mandíbula con largo y amplio canal ventrolateral como en Cladocyclus. Aproximadamente 75 vértebras, 50 abdominales y 25 caudales. Centros vertebrales con un fuerte borde centrolateral, las abdominales tan altas como largas, las caudales más largas que altas. Aleta dorsal con al menos 12 radios. Aleta pectoral robusta, el primer radio ancho y plano. Aleta pélvica colocada cerca de la aleta anal. Aleta anal con al menos 20 pterigióforos. Escamas dorsoventralmente alargadas, con numerosos circulii y algunos radii anteriores. La cabeza del único ejemplar conocido está distorsionada (Bardack, 1965).

Prymnetes longiventer. Cretácico Superior. Chiapas (probablemente cerca de Tuxtla Gutiérrez), México.

Suborden Ichthyodectoidei

Familia Cladocyclidae

Genotipo: Cladocyclus

Diagnosis: Ichthyodectoide con cresta supraoccipital cuya extensión posterior sobrepasa el occipital, vértebras entre 40 y 64, con grandes variaciones en el número de las abdominales.

Cladocyclus

Especie tipo: Cladocyclus gardneri

Diagnosis: Ichthyodectiforme con longitud standard máxima cercana a un metro, altura máxima del tronco un poco más alto que la cabeza, cresta supraoccipital prominente. Huesos circunorbitales grandes que cubren toda la cara. Dientes redondos, huecos y en alvéolos rasos en el maxilar, premaxilar y dentarios. En el maxilar los dientes son pequeños y uniformes en talla, los de la serie premaxilar son mayores que los maxilares, los dentarios son de talla irregular siendo los sinfisiales y los de la región media de la mandíbula los mayores. La aleta pectoral es grande y sus radios están franjados distalmente. La aleta dorsal es corta, alta y opuesta a la anal que es larga y acuminada. Las vértebras más largas que altas, con dos surcos longitudinales a cada lado y están perforados por un pasaje para el notocordo. Costillas sulcadas longitudinalmente (Silva Santos, 1950).

Dientes maxilares y premaxilares de talla uniforme, los dientes mandibulares un poco más largos y ensanchados formando colmillos anteriores, con cerca de 64 vértebras (Maisey, 1991).

Las especies del género, su distribución geográfica y ocurrencia geológica son las siguientes:

Cladocyclus gardneri. Barra do Jardim, Crato member, Formación Santana. Caerá Brasil. Albiano.

C. kameruni. Mamfe, Camerún y en Río San Benito, Guinea Ecuatorial. Turoniano o Cenomaniano.

C. ferus. Formación Santana, Caerá Brasil. Albiano.

Chiromystus

Especie tipo: Chiromystus mawsoni

Diagnosis: Boca grande y oblicua. Dientes redondos, huecos, en alvéolos rasos en el maxilar, premaxilar y dentario. Dientes del maxilar y premaxilar pequeños y de talla uniformes, de los cuales los premaxilares son los mayores. El estrecho maxilar se alarga más allá del borde posterior del ojo (Schaeffer, 1947).

Los dientes del dentario son de talla irregular, uno o dos sinfisiales y los de la región media de la mandíbula son mayores. Aleta pectoral es grande, de radios anteriores largos, lisos y franjados distalmente. Aleta pélvica pequeña. Dorsal corta, alta y opuesta a la anal que es larga y se eleva anteriormente en un lóbulo acuminado. Vértebras más largas que altas. Costillas con un sulco longitudinal (Silva Santos, 1949).

Las especies comprendidas en el género son:

Chiromystus mawsoni. Serie bahía, al Oeste de la orilla de la Bahía de Todos los Santos, cerca de la bahía Agua Comprimida, Brasil. Neocomiano.

Ch. alagoensis. Serie Alagoas, cerca de Riacho Doce, Alagoas, Brasil. Cretácico Superior.

Ch. woodwardi. Formación Isla de Itaparica, Estado de Bahía, Brasil. Cretácico Superior.

Chirocentrites

Especie tipo: Chirocentrites coroninii

Diagnosis: Tronco alargado lateralmente comprimido, cabeza contenida cerca de 6 veces en la longitud total y es menos alta que la máxima altura del tronco. Dientes no afilados y de forma es cónica. Articulación mandibular por debajo del borde anterior orbital. El preopérculo tiene la rama vertical corto y la horizontal largo. El número vertebral próximo a 60 (cerca de 35 abdominales). Las aletas pareadas con pocos rayos muy expandidos, el largo de la aleta pectoral no excede el de la cabeza y aparato opercular, aleta dorsal corta y opuesta a la anal, la cual es muy extendida y elevada en un lóbulo anterior acuminado. 15 radios dorsales, al menos 34 radios anales y 5 pectorales (Bardack, 1965).

Las especies del género, su distribución geográfica y ocurrencia geológica son las siguientes:

Chirocentrites coroninii. Albiano de Pietraraja, Italia; Cenomaniano de Lesina, Yugoslavia.
Ch. vexillifer. Neocomiano, Djebel Tselfat, Marruecos.
Ch. neocomiensis. (sinónimo: Spathodactylus neocomiensis). Voiron, Suiza. Neocomiano.
Ch. calvolini. No se conoce nada de esta especie de Pietraraja, (Bardack, 1965).

Familia Ichthyodectidae

Genotipo: Ichthyodectes

Diagnosis: Ichthyodectiformes con la extensión anterior del epioccipital rebasando la mitad de la cresta supraoccipital y hueso nasal subdividido (Maisey, 1991).

Ichthyodectes

Especie tipo: Ichthyodectes ctenodon

Diagnosis: Ichthyodectiforme con casi 2 m de longitud standard. Longitud de la cabeza contenida 6.5-7 veces en la longitud standard. Altura máxima del cuerpo cabe 6 veces en longitud standard. Cresta supraoccipital de $\frac{1}{3}$ de la altura del neurocráneo. Prominente proceso basipterigoideo. Angulo promedio entre la sección ótica y orbital del paraesfenoideo de 140° . Superficie ventral del paraesfenoideo plana. El intercalar forma sólo la cara posterior de la fosa hiomandibular. Fosa subtemporal como en Xiphactinus. El canal para la vena yugular pasa por la parte trasera del neurocráneo dentro de la fosa subtemporal. Número promedio de alvéolos premaxilares 7 (rango 3-12), los dientes premaxilares no exceden de 1 cm en la altura de su corona. Longitud del borde alveolar maxilar promedio 11.2 cm. Dientes maxilares cónicos, con la altura de sus coronas uniforme. Número alveolar maxilar promedio 48 (rango 40-58). Sínfisis mandibular contenida 2.0-2.9 veces en la longitud del borde alveolar. Número promedio de alvéolos dentarios 31 (rango 22-28). Vértebras 68-72, 41-44 abdominales y 26-27 caudales. Aleta dorsal con 10 radios. Aleta anal con ?10-11 radios. Aleta pectoral con 8-11 radios. Todos los radios pectorales divididos longitudinalmente. La aleta pélvica se origina en el último tercio de la distancia entre la base de las pectorales y el origen de la anal. Escamas ovadas con numerosos *radii* y *puntae* posteriores (Bardack, 1965).

Las especies agrupadas en este género son:

Ichthyodectes ctenodon. Del Albiano - Campaniano, en Cirlile Shale, Eagle Ford Shale, Formación Niobrara, Selma Chalk, Pierre Shale en USA y Manitoba, Canadá.
I. minor. Desde Albiano - Santoniano, en Inglaterra y Francia (Kent, Surrey, Maidstone, Sussex y Lezennes) hasta el Maastrichtiano en Marruecos.

Xiphactinus

Especie tipo: Xiphactinus audax

Diagnosis: Longitud standard que rebasa algunas veces los 4 m. La longitud estándar contiene 5.5 veces la altura máxima del cuerpo contenida 5.5 y es casi igual a la máxima altura del cuerpo. La cresta supraoccipital ocupa $\frac{1}{3}$ de la altura del neurocráneo. Parietales fusionados, con un racimo de protuberancias en la línea media. 160° en promedio entre la región ótica y ocular del paraesfenoideo. Superficie ventral del paraesfenoideo convexa. Intercalar forma parte lateral y posterior de la fosa hiomandibular. Número promedio de alvéolos premaxilares 2.6 (2-5). Dientes premaxilares dirigidos ventralmente, un diente puede alcanzar 6 cm de altitud en su corona. Longitud promedio del borde alveolar maxilar 20 cm. Número promedio de

alvéolos maxilares 33 (22-39). Dientes maxilares fuertes, cónicos y de talla irregular. Símfisis mandibular incluida 2.0-2.9 veces en la longitud del borde alveolar del dentario. 22 (16-25) alvéolos dentarios en promedio. Dientes dentarios de talla irregular. 85-89 vértebras, con 52-57 abdominales, 29-33 caudales. Centros vertebrales con un borde central longitudinal fuerte en medio de dos canales longitudinales profundos, la altura dorsoventral de este borde iguala el doble de la anchura de cada uno de estos canales. Aleta dorsal con 15 radios, la longitud de la aleta dorsal está contenida 2 veces en su altura máxima. Aleta anal con 12-14 radios localizada enfrente de la aleta dorsal, su base es contenida dos veces en su altura máxima. Aleta pectoral con 8-9 radios, el primero no está dividido y tiene forma de sable. Aleta pélvica colocada en el último cuarto de la distancia entre la base de la aleta pectoral y el origen de la anal. Escamas con *radii* cortos y pequeños e irregularmente espaciados, y *puntae* en la mitad posterior de las escamas (Bardack, 1965).

Las especies del género, distribución geográfica y ocurrencia geológica son las siguientes:

Xiphactinus audax. Cenomaniano - Campaniano, en USA y Canadá, Formaciones Vermilion River, Selma Chalk, Niobrara, Austin Chalk, Carlile Shale y Greenhorn Limestone.

X. mantelli. Cenomaniano de Burham, Halling y Dover en Kent. Turoniano de Burham, Kent. Cenomaniano-Turoniano en Warmister, Wiltshire; Gulfore, Surrey; Maidstone y Gravesend, Kent (Todas localidades Inglesas). Cenomaniano-Turoniano de Strhelin, Polonia, cerca de Praga, Checoslovaquia. Santoniano en Lonzé, Bélgica. Coniciano en Lezennes, Francia. Turoniano-Senoniano en Cangrey, Francia.

X. gaultinus. (sinónimo: Portheus gaultinus).- Albiano de Folkstone y Cenomaniano de Halling, ambos en Kent, Inglaterra.

X. australis. (sinónimo: Portheus australis). Cretácico superior, Gidgery Creeck y Stewarts Creeck cerca de Hughenden, Queensland, Australia.

Gillicus

Especie tipo: Gillicus arcuatus

Diagnosis: Su longitud standard no mayor de 2 m. La longitud de la cabeza cabe aproximadamente 6.5 veces en la longitud standard y la profundidad máxima del cuerpo sólo 6 veces. Cresta supraoccipital ocupa $\frac{1}{2}$ de la altura del neurocráneo. Parietales fusionados formando una joroba en medio. Paraesfenoideo en la región orbital cuadrilateral en sección transversal. Angulo de 130° en promedio entre las partes ótica y ocular del paraesfenoideo. Intercalar formando parte de la fosa hiomandibular. Fosa subtemporal como en Xiphactinus. Premaxilar con 10-17 alvéolos. Las coronas de los dientes premaxilares menores de 3 mm de altura. Maxilar en forma de sable terminando debajo de la zona media orbital. Maxilar con dientes pequeños y cerca de 150 alvéolos. Símfisis mandibular casi vertical, contenida 1.4-1.7 veces en la longitud del borde alveolar, el dentario contiene cerca de 65 alvéolos en un borde alveolar ligeramente cóncavo. Aproximadamente 70 vértebras, la altura de su borde central igual a la anchura de los canales por debajo y encima de éste. Todos los radios de la aleta pectoral divididos longitudinalmente. Aleta pélvica originada en el último tercio de la distancia entre la base de la aleta pectoral y origen de la anal. Escamas circulares y ovoides, con densos puntos en la mitad posterior y *radii* cortos en la anterior (Bardack, 1965).

Las especies agrupadas en este género son:

Gillicus arcuatus. Formaciones Carlile Shale, Austin Chalk, Niobrara, Pierre Shale, en USA. Albiano-Campaniano.

G. serridens. Folkstone, en Kent Inglaterra, Albiano.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Familia Saurodontidae

Genotipo: Saurodon

Diagnosis: Cabeza contenida cerca de 6 veces en la longitud estándar. Región neurocraneal más larga que la orbital. Crestas epioccipitales desarrolladas. Etmopalatino anteroposteriormente alargado con una faceta larga y plana para articular con el palatino. Palatino con cabeza articular en forma de martillo. Articulación de la mandíbula inferior colocada debajo del borde anterior orbital. Margen anterior de la mandíbula inferior se proyecta más allá de la mandíbula superior. Predentario único, triangular y edentado. Dientes lateralmente comprimidos formando una sola hilera. Más de cien vértebras bien osificadas. En las bases dentales hay forámenes o mellas en la superficie lingual de las mandíbulas. (Bardack y Sprinkle, 1969).

Saurocephalus

Especie tipo: Saurocephalus lanciformis

Diagnosis: Predentario con forma de un triángulo equilátero. Cara posterior del predentario y anterior de los dentarios con dos pares de articulaciones elevadas dispuestas uno sobre otro. Series irregulares de canales poco profundas y salientes poco pronunciadas que se entrelazan (de manera interdigital) en la superficie sinfisial de los dentarios. Cabeza articular del palatino no tan delgada como en Saurodon; superficie lateral de la cabeza del palatino cóncava. Faceta maxilar de la cabeza del palatino cóncava, y la faceta para articular con el etmopalatino es plana y con cerca de la mitad de longitud que la faceta maxilar (Bardack y Sprinkle, 1969).

Las especies reconocidas por Bardack y Sprinkle (1969) como Saurocephalus son:

Saurocephalus lanciformis. Formaciones Niobrara, Selma Chalk, Pierre Shale y Nevesink, en USA. Turoniano.

S. woodwardi. Maastricht, Holanda. Maastrichtiano.

Saurodon

Especie tipo: Saurodon leanus

Diagnosis: Predentario con forma de triángulo isósceles y su cara posterior es romboide. Facetas articulares en la cara opuesta del predentario no bien definidas, las facetas son un par lateral y un par borroso dorsoventral. La superficie sinfisial de los dentarios rugosa pero sin salientes y canales definidos (Bardack y Sprinkle, 1969).

Las especies de este género reconocidas por Bardack y Sprinkle (1969) son:

Saurodon leanus. Cenomaniano - Campaniano. Formaciones Niobrara, Selma Chalk, Pierre Shale, Austin Chalk y Nevesink, en USA, y en Canadá, Vermilion River.

S. intermedius. English Chalk, Inglaterra. Cenomaniano.

POLARIZACION DE CARACTERES

En esta sección se presentarán los argumentos empleados para polarizar y definir los estados de los caracteres considerados en el análisis filogenético de los Ichthyodectiformes elaborado en este trabajo. Estos caracteres han sido retomados de los análisis correspondientes de Taverne (1986) y Maisey (1991), excepto por el carácter número 18.

Los estados de carácter han sido definidos con números, donde 0 representa el estado primitivo y los números mayores representan el ó los estados derivados.

1.- Disposición de los dientes.

En los Ichthyodectiformes la dentición mandibular forma invariablemente una hilera simple de dientes en el maxilar, premaxilar dentario; esta condición es diferente a la presente en los leptolepídidos, en donde la hilera de dientes mandibulares está interrumpida en la parte media del dentario. La condición presente en los Ichthyodectiformes fue considerada por Patterson y Rosen (1977, p. 115) como un carácter derivado compartido.

0- Dientes agrupados en más de una hilera de dientes.

1- Dientes formando una sola hilera en todas las mandíbulas (maxilar, premaxilar y dentario).

2.- Aspecto de los coracoides.

En todos los ichthyodectiformes la parte ventral del coracoides es muy larga y con forma de plato, ambos coracoides se encuentra en la línea mid-ventral (Patterson y Rosen, 1977; Bardack, 1965; Bardack y Sprinkle, 1969, Maisey, 1991), en contraste, en los leptolepídidos la rama ventral del coracoides es de dimensiones pequeñas o regulares.

0- Coracoides poco profundos, pequeños o regulares.

1- Coracoides grandes, tan altos que se encuentran se unen en el margen midventral.

3.- Disposición de la aleta dorsal.

La ubicación de la aleta dorsal en los Ichthyodectiformes, es el rasgo externo más fácilmente reconocible, empleado para diferenciarlos de otros peces teleosteos primitivos. Entre los leptolepídidos esta aleta está colocada adelante de la aleta caudal, de manera que la longitud predorsal es siempre menor que la preanal, en cambio en los Ichthyodectiformes la aleta dorsal está colocada por detrás del origen de la aleta anal y la proporción mencionada entre las longitudes predorsal y preanal son similares. Aunque esta característica no es exclusiva de los Ichthyodectiformes, ha sido incluida como un carácter diagnóstico del Orden (Bardack, 1965; Patterson y Rosen, 1977 y Maisey, 1991).

0- Colocada adelante del origen de la aleta anal.

1- Aleta dorsal opuesta a la aleta anal, colocada detrás de su origen.

4.- Disposición de los uroneurales.

La disposición de los uroneurales en los Ichthyodectiformes fue considerada una característica diagnóstica del orden hasta antes de la descripción e inclusión de Occithrissops en el grupo. Los primeros tres o cuatro uroneurales extendidos anteriormente y cubriendo la superficie lateral de los primeras centros preurales, están presentes en todos los ichthyodectiformes (excepto en Occithrissops y algunas especies de Thrissops (Schaeffer y Patterson, 1984)) y en Crosognathus sabaudianus (Patterson y Rosen, 1977), lo cual es ahora

considerado como una convergencia entre dicha especie y los Ichthyodectiformes. De esta manera los estados de este carácter se definen como:

0- Uroneurales colocados arriba de los primeros centros preurales.

1- Primeros uroneurales extendidos anteriormente cubriendo la superficie lateral de los primeros centros preurales.

5.- Posición de los parietales.

En los leptolépidos, teleósteos primitivos y aún en Occithrissops y Allothrissops, en donde no hay una cresta supraoccipital grande, los parietales están confinados cerca del margen posterior del cráneo; en tanto que, entre los ichthyodectiformes con una cresta supraoccipital grande, los parietales son desplazados anteriormente, de manera que el extremo anterior de los parietales está colocado por arriba y cerca del margen posterior de la órbita ocular y su extremo posterior está alejado del margen posterior del cráneo. Este arreglo de los parietales es semejante al que presenta los hiodóntidos, mientras que en otros teleósteos con cresta supraoccipital grande los parietales no están desplazados como se describe arriba, por el contrario estos son separados por la cresta supraoccipital (Patterson y Rosen, 1977). En este sentido, los estados de este carácter son:

0- Parietales colocados cerca del margen posterior del cráneo.

1- Parietales desplazados anteriormente.

6.- Tamaño de la cresta supraoccipital.

La cresta supraoccipital grande no es una característica exclusiva de algunos ichthyodectiformes, sin embargo, la presencia de esta estructura en otros grupos de teleósteos, ha sido ampliamente considerada como una convergencia de grupos apenas emparentados (Patterson y Rosen, 1977). Dentro del orden de los Ichthyodectiformes, es posible definir la presencia de cresta supraoccipital grande como un carácter derivado, ya que las primeras formas ichthyodectiformes (Allothrissops, y Occithrissops) presentan una distribución de los huesos del cráneo semejante a la de los teleósteos primitivos (e. g. leptolépidos), en donde incluso no hay una cresta supraoccipital desarrollada. En este sentido, los estados de este carácter pueden ser definidos como:

0- Cresta supraoccipital pequeña o inexistente.

1- Cresta supraoccipital grande.

7.- Aspecto de la unión del etmopalatino con el lateroetmoideo y el rostrodermetmoideo.

Este carácter es diagnóstico para el Orden de los Ichthyodectiformes, recientemente Maisey (1991) reconoció dos estados, el primero y más primitivo (1) está presente en Allothrissops, Thrissops y posiblemente el Occithrissops, mientras que el estado más avanzado es característico de los géneros cretácicos. Los estados de este carácter fueron definidos como:

0- Etmopalatino ausente.

1- El etmopalatino es pequeño y no presenta crecimientos membranosos separando al lateroetmoideo y el rostrodermetmoideo (cuya unión cubre dorsalmente al etmopalatino).

2- El etmopalatino presenta crecimientos membranosos que separan al lateroetmoideo y el rostrodermetmoideo.

8.- Aspecto de la articulación de los dos primeros hipurales y el primer centro ural.

La articulación de los primeros hipurales con el centro ural uno en los teleósteos primitivos no presenta ninguna particularidad. En cambio en algunos ichthyodéctidos se presenta un proceso en la base del primer hipural, colocado dentro de una fosa dentro del centro ural (el 2º hipural también puede desarrollar una articulación de este tipo con el primer centro ural). Este carácter está bien desarrollado en Ichthyodéctidos especializados (e.g., Gillicus, Ichthyodectes, y Xiphactinus; Cavender, 1966), en donde la articulación ha sido descrita como "Ball and Socket" por la prominencia de la cabeza articular de los hipurales (Maisey, 1991), en

Saurodon hay posiblemente una articulación "Ball and Socket" desarrollada (Bardack y Sprinkle, 1969, fig. 7), aunque el detalle de su estructura no ha sido suficientemente documentado. En cambio, los dos primeros hipurales de Cladocycclus y Chirocentrites vexillifer (Taverne, 1986) están colocados dentro de fosas en el primer centro ural, pero el proceso hipural no está bien desarrollado y presenta un aspecto masivo muy poco alargado. Los teleósteos primitivos (e.g. leptolépidos) presentan una articulación no especializada entre los primeros hipurales con el primer centro ural, condición que comparten con Thrissops, Allothrissops (Patterson y Rosen, 1977) y Occithrissops (Schaeffer y Patterson, 1984). Taverne (1986) propuso que la elongación de la cabeza articular en los hipurales es un carácter derivado, mostrado de Gillicus, Ichthyodectes y Xiphactinus, en este sentido el aspecto de la cabeza articular de los hipurales en Cladocycclus y Chirocentrites podría representar un estado derivado intermedio entre la condición primitiva presente en teleósteos primitivos y la mostrada por ichthyodéctidos y probablemente por los saurodóntidos. De esta manera los estados de este carácter se definen como:

- 0- La articulación de los dos primeros hipurales con el primer centro ural, carece de procesos y/o fosas.
- 1- Los dos primeros hipurales presentan un proceso abultado y poco alargado, que penetran en dos fosas poco profundas del primer centro ural (Patterson y Rosen, 1977; Maisey, 1991).
- 2.- Los procesos articulares de los dos primeros hipurales se alargan, forman un ángulo respecto al resto del cuerpo de ambos hipurales, a la vez que la cavidad (Socket) del primer centro ural se tornan más profundas (Cavender, 1966; Bardack, 1965; Taverne, 1986; Maisey, 1991).

9.- Presencia de hueso esclerótico basal.

Aunque la presencia del hueso esclerótico basal puede ser considerada como una característica primitiva, ya que se presenta en peces actinoptéridos primitivos (e.g. pholidophoridos, caturidos, y lepidotes), en donde esta estructura suele ser cartilaginosa de bordes lisos; en cambio en los Ichthyodectiformes, el hueso esclerótico basal presenta bordes serrados, lo que ha sido considerado por Patterson y Rosen (1977) como una especialización única de estos peces. Por otro lado esta estructura está ausente en Thrissops, Allothrissops y Occithrissops, tal como ocurre en teleósteos primitivos como Tharsis dubius y Leptolepides sprattiformis (Patterson y Rosen, 1977, Figs. 34 y 49), con lo que al parecer, dentro de los Ichthyodectiformes queda establecido que esta estructura fue adquirida a partir de los ichthyodectoides. Así los estados de este carácter se definen como:

- 0- Ausencia de hueso esclerótico basal con márgenes serrados.
- 1- Presencia de hueso esclerótico basal con márgenes serrados.

10.- Participación del intercalar en la formación de la fosa hiomandibular.

El intercalar es un hueso sólido, que suele actuar como soporte de la fosa subtemporal anterior (como en los pholidophoridos, leptolépidos, elópidos y osteoglosidos) o de la parte dorsal posterior de la fosa hiomandibular (como en Hiodon y notoptéridos), y que encierra el pasaje para la vena yugular (como en osteoglosines, notoptéridos y megalópidos actuales, en los megalópidos fósiles este pasaje no está desarrollado). El intercalar de los ichthyodectiformes cretácicos, forma parte de la fosa hiomandibular y encierra un pasaje para la vena yugular, condición que Patterson y Rosen (1977), consideraron única, al señalar que las semejanzas existentes en los otros grupos de peces actinoptéridos mencionados son superficiales y producto de procesos diferentes. De esta manera los estados considerados de este carácter en los ichthyodectiformes pueden ser definidos como:

- 0- Intercalar no participa en la formación de la fosa hiomandibular.
- 1- Intercalar participa en la formación de la fosa hiomandibular.

11.- Aspecto de la articulación maxilar-premaxilar.

Taverne (1986) estableció que un carácter derivado compartido por los ichthyodectiformes cretácicos es el aspecto de la articulación maxilar-premaxilar, la cual resulta significativamente diferentes en los otros grupos de teleósteos (Taverne, 1986, Fig. 3). En estos géneros ichthyodectiformes el premaxilar es un pequeño hueso corto y alto y el maxilar es grande y alargado; ambos huesos están unidos estrechamente de borde a borde. Por lo tanto los estados de este carácter se definen como:

0- Articulación maxilar-premaxilar pequeña.

1- Articulación maxilar-premaxilar amplia, abarca toda la altura del ambos huesos.

12.- Aspecto de la sínfisis dentaria.

Taverne (1986) encontró algunos caracteres que revelan una estrecha conexión filogenética entre los Ichthyodectiformes cretácicos. Una de ellas, la alta sínfisis dentaria, provoca que el aspecto de la mandíbula inferior sea rectangular y que el borde alveolar se torne recto y se disponga horizontalmente; en cambio en los leptolépidos, la sínfisis dentaria es baja y el borde alveolar sinuoso e inclinado. De esta manera los estados considerados de este carácter son:

0- Sínfisis dentaria baja.

1- Profunda sínfisis dentaria.

13.- Aspecto del margen posterior del preopérculo.

Maisey (1991) observó que el margen posterior del preopérculo está mellado en los géneros ichthyodectiformes cretácicos, condición que interpretó como derivada. La morfología de la rama vertical del preopérculo se reduce significativamente y la mella desaparece en Chirocentrites vexillifer (Taverne, 1986), tal condición fue interpretada por Maisey (1991) como una modificación secundaria a partir del patrón mellado. Aparentemente en Allothrissops y Occithrissops y probablemente Thrissops (cladograma aportado por Maisey, 1991, carácter 16) el borde posterior del preopérculo es semejante al de los leptolépidos en donde no hay mella.

0- Margen posterior del preopérculo no mellado.

1- Mella en el borde posterior del preopérculo.

14.- Aspecto de la cabeza del palatino.

La presencia del etmpalatino en los Ichthyodectiformes modifica sustancialmente el aspecto de la región etmoidea, la cual ha sido definida como "una región altamente especializada" entre los teleósteos (Patterson y Rosen, 1977; Taverne, 1986 y Maisey, 1991). En todos los miembros de este orden el cuerpo del palatino incorpora el dermpalatino, la corta cabeza articular de este hueso se acomoda entre el cóndilo del palatino del maxilar y el hueso etmpalatino, en los géneros cretácicos, esta estructura está modificada en forma de maleólo o disco (Patterson y Rosen, 1977), mientras que en Occithrissops, Allothrissops y Thrissops, las superficies de la cabeza del palatino que articulan con el maxilar y el etmpalatino, forman anteriormente un ángulo agudo entre si. Maisey (1991) interpretó esta última condición como primitiva dentro del Orden:

0- Cabeza del palatino con las superficie que articulan con el maxilar y el etmpalatino formando un ángulo agudo anterior.

1- Cabeza del palatino modificada en forma de maleólo o disco (las superficie que articulan con el maxilar y el etmpalatino son paralelas).

15.- Extensión posterior de la cresta supraoccipital.

Maisey (1991) consideró que una cresta supraoccipital con su borde posterior extendido más allá del margen posterior del cráneo era un carácter derivado compartido por los miembros de la Familia Cladocyclidae, consideró que un margen posterior de la cresta supraoccipital corto (no extendido más allá del margen

posterior del cráneo) era una condición primitiva entre aquellos ichthyodectiformes con cresta supraoccipital grande.

0- Extensión posterior de la cresta supraoccipital no rebasa el margen posterior del cráneo.

1- Extensión posterior de la cresta supraoccipital rebasa el margen posterior del cráneo.

16.- Número de epurales.

Arratia (1991) demostró que en la evolución de los teleósteos existe la tendencia hacia la reducción de los epurales. Entre los Ichthyodectiformes el número de epurales está dentro del rango de tres y uno, de hecho esta variación fue empleada por Taverne (1986) para diferenciar los géneros primitivos y derivados. Eubiodectes, género no incluido en el análisis filogenético de este trabajo, es el único Ichthyodectiforme que presenta una condición intermedia, es decir sólo posee dos epurales.

0- Tres o más epurales.

1- Epural único.

17.- Aspecto de los parietales.

Los parietales fusionados (formando el mesoparietal) y desplazados anteriormente por encima y atrás del borde posterior de la órbita ocular es una condición presente en cladocíclidos, ichthyodéctidos y saurodóntidos que Patterson y Rosen (1977) definieron como única entre los teleósteos, de esta manera los estados de este carácter son:

0- Parietales no fusionados (desplazados anteriormente o no).

1- Parietales desplazados anteriormente y fusionados (formando el Mesoparietal).

18.- Aspecto de las escamas.

Las escamas de Allothrissops, Thrissops y Chirocentrites presentan el mismo aspecto que Leptolepis caryphaenoides y otros teleósteos primitivos (Taverne, 1975-a, Figs. 5- 8), en donde la superficie externa está ornamentada por numerosos *circulii* concéntricos, lo cual podría representar una condición primitiva; en cambio, el aspecto semejante de las escamas de Ichthyodéctidos (Bardack, 1965, Fig. 13) y de Cladocyclus (Jordan y Branner, Fig. 19), podría ser un carácter derivado compartido, indicador de una relación más estrecha entre estos taxa.

0- Numerosos *circulii* concéntricos en la superficie externa de las escamas.

1- Superficie externa de las escamas ornamentado con *radii* posteriores y numerosos *puntae* (poros) anteriores.

19.- Participación del angular en la formación de la articulación mandibular para el cuadrado.

Nelson (1973-b) propuso la teoría del patrón de osificación de la mandíbula inferior de los peces, y a partir de ella es posible definir los estados de caracteres de los huesos mandibulares de los Ichthyodectiformes, en donde todos los huesos que conforman esta estructura no están fusionados, lo cual representa un patrón teleósteo primitivo.

Nelson (1973-a) describió la mandíbula inferior de Ichthyodectes, Xiphactinus, Gillicus y Saurodon, en donde encontró que la apertura del canal sensitivo se abre en la región media de la cara lateral de un largo proceso postarticular del angular, escudada por la faceta articular formada por el angular y el articular. Una apertura del canal sensitivo medio fue encontrado en Elops y Megalops, lo que fue interpretado por este autor como un carácter derivado único entre los actinoptergios recientes, indicador de una relación estrecha entre Ichthyodectiformes y Elopomorfos. Sin embargo, Patterson y Rosen (1977) consideran este carácter como una sinapomorfia de los teleósteos posteriores a Leptolepis, ya que encontraron que este carácter está ampliamente difundido entre algunos teleósteos primitivos.

La condición de la faceta articular en los géneros examinados por Nelson (1973-a), en donde hay una participación del angular, es única. Posiblemente en otros peces un componente angular de la faceta es posible que este presente entre los teleósteos con un angular y retroarticular fusionados (Elopomorfos) o con el angular y articular fusionados (Clupeomorfos, Euteleosteos). Patterson y Rosen (1977, Fig. 8) encontraron que en la faceta articular de Cladocycclus, el articular también está involucrado:

0- Angular no involucrado en la formación de la faceta articular para el cuadrado.

1- La faceta articular para el cuadrado está formada cuenta con la participación del angular.

20.- Número de vértebras.

Maisey (1991) encontró que en los ichthyodectiformes más antiguos el número de vértebras es comparable, 56-65 en Thrissops, Allothrissops, Occithrissops, Eubiodectes y cladocíclicos (excepto en Chiromystus donde el número de vértebras es entre 40 y 50, lo cual es interpretado como un carácter derivado único de este género) lo que consideró como un carácter primitivo. El estado derivado compartido por ichthyodéctidos y saurodóntidos es la presencia de entre un número mayor de vértebras. De esta manera los estados de este carácter en los ichthyodectiformes es definido como:

0- Menos de 65 vértebras.

1- Más de 65 vértebras.

21.- Número de uroneurales.

Arratia (1991) reconoció que entre los teleósteo hay una tendencia a la reducción en el número de uroneurales, aunque los procesos (pérdida y/o fusión) que conducen a ello no son claramente reconocibles en todos los casos. En Leptolepis caryphaenoides existen ocho uroneurales, mientras que en todos los ichthyodectiformes, estos no son más de siete o menos de cinco; tales condiciones presentan un patrón de distribución reconocible entre los ichthyodectiformes, ya que la cantidad más pequeña está presente sólo en Saurodon e Ichthyodéctidos (Taverne, 1986):

0- Seis o siete uroneurales.

1- Cinco uroneurales.

22.- Participación del retroarticular en la formación de la articulación mandibular para el cuadrado.

En Allothrissops (Patterson y Rosen, Fig. 8; Taverne, 1975-a, Fig. 12) la faceta articular para el cuadrado, está formada por el articular y el retroarticular. En Cladocycclus hay una participación extra del articular en la formación de esa estructura. De cualquier modo en la teoría evolutiva de la mandíbula inferior de los peces de Nelson (1973-b) ambas condiciones resultan primitivas en relación a la exclusión del retroarticular presente en Ichthyodectes, Xiphactinus, Gillicus y Saurodon:

0- El retroarticular forma parte de la faceta articular para el cuadrado.

1- El retroarticular es excluido de la formación de la faceta articular para el cuadrado.

23.- Forámenes en la base de los dientes.

La presencia de un forámen o mella en la base de los dientes que se abren en la superficie lingual de los huesos mandibulares de Saurodon y Saurocephalus, es una característica que permitió erigir la familia Saurodontidae. Bardack y Sprinkle (1969) interpretaron estas mellas como puntos de entrada de los reemplazos dentales:

0- Carencia de forámenes dentales.

1- Forámenes dentales presentes.

24.- Predentario.

Saurodon y Saurocephalus se diferencian del resto de los teleósteos por presentar un predentario edentado (Bardack y Sprinkle, 1969). Fierstine y Applegate (1968) encontraron en familia Istiophoridae (euteleosteo) un predentario de aspecto diferente y dentado, también, Bardack y Sprinkle (1969) hacen mención de varios peces con estructuras comparables a un predentario, sin embargo, coinciden en definir que el aspecto del predentario de estos géneros ichthyodectiformes es único. De esta manera los estados de carácter quedan definidos:

- 0- Predentario ausente.
- 1- Predentario presente.

25.- Extensión anterior de los epioccipitales.

Maisey (1991) observó que en Saurodon, Cladocycclus y Chirocentrites los epioccipitales se extienden anteriormente hasta la mitad de la extensión de del supraoccipital, en donde se unen con los parietales, tal condición diferente a la presente en Gillicus y Xiphactinus, cuyos epioccipitales se extienden anteriormente más allá (el supraoccipital continúa siendo más largo) aunque la condición más extrema se presenta en Ichthyodectes, donde los epioccipitales son casi de la misma longitud que el supraoccipital. Maisey (op. cit.) consideró a esta condición como derivada para los tres géneros mencionados, sin embargo, en este trabajo se asume una condición desconocida (ver Tabla 7) para Thrissops, ya que de acuerdo con Taverne (1977, Figs. 1-8) este géneros presenta epioccipitales extendidos anteriormente hasta el borde del supraoccipital (como en Ichthyodectes) y Maisey (op. cit.) no hace ninguna referencia al respecto.

En este trabajo asumiremos que los epioccipitales colocados cerca del borde posterior del cráneo (presente en leptolépidos, Patterson y Rosen, 1977, Fig. 49) es la condición primitiva, la cual está presente en Occithrissops (Schaeffer y Patterson, 1984, Fig. 25) y Allothrissops (Patterson y Rosen, 1977, Fig. 5):

- 0- Epioccipitales confinados al margen superoposterior del cráneo.
- 1- Extensión anterior de los epioccipitales llegan a la mitad del supraoccipital.
- 2- Los epioccipitales se proyecta anteriormente más allá de la mitad del supraoccipital.

26.- Aspecto del hueso nasal.

El nasal en todos los ichthyodectiformes, excepto el de Gillicus, Xiphactinus e Ichthyodectes (Bardack, 1965), es un hueso reducido y tubular parecido al nasal de los leptolépidos, condición reconocida por Patterson y Rosen (1977) y por Maisey (1991) como primitiva (el hueso nasal en saurodóntidos se desconoce hasta el momento):

- 0- Hueso nasal único.
- 1- Hueso nasal subdividido en dos unidades.

27.- Longitud de la aleta anal.

Taverne (1986) estableció que la presencia de la aleta anal larga es una característica primitiva, ya que se presenta en los géneros más antiguos. En cambio, sólo en Gillicus y Xiphactinus, la aleta anal es corta, lo cual fue considerado por este autor como un estado derivado de este carácter (en Ichthyodectes la longitud del aleta anal se desconoce):

- 0- Aleta anal larga (más de 24 y hasta 36 radios).
- 1- Aleta anal corta (no más de 15 radios).

28.- Participación de los parietales en la formación de la cresta supraoccipital.

El aspecto y posición de los parietales fusionados (formando el mesoparietal) es una característica exclusiva de los ichthyodectiformes cretácicos (Patterson y Rosen, 1977). En una condición más primitiva de los parietales, es decir cuando no están fusionados (ver carácter 17), estos huesos nunca participan en la formación de la cresta supraoccipital, en este sentido, Maisey (1991) reconoció dos estados esta condición, el más derivado se presenta sólo en Xiphactinus e Ichthyodectes.

0- Parietales (fusionados o no) no participan en la formación de la cresta supraoccipital.

1- El mesoparietal (parietales fusionados) forma parte de la cresta supraoccipital.

29.- Orientación del eje de la fosa hiomandibular.

En Allothrissops, Thrissops, Cladocycclus, Gillicus, Saurodon, y teleósteos primitivos la proyección del eje de la fosa hiomandibular a traviesa la región etmoidea del hocico, es decir, forma un ángulo con la región orbital del paraesfenoideo. En cambio, en Xiphactinus e Ichthyodectes, dicha región del paraesfenoideo se dispone de forma paralela a la proyección del eje de la fosa hiomandibular. Maisey (1991) reconoció esta última condición como derivada, es decir:

0- La proyección del eje de la fosa hiomandibular a traviesa la región etmoidea.

1- La región orbital del paraesfenoideo es paralela a la proyección del eje de la fosa hiomandibular.

30.- Aspecto de los dientes maxilares.

Maisey (1991) reconoció en la hipertrofia maxilar de Ichthyodectes y Xiphactinus una sinapomorfía, esta hipertrofia consiste en la reducción del número de diente maxilares y su crecimiento, adquiriendo el aspecto de verdaderos colmillos, el número de alvéolos pueden ser de 2 a 12. De esta manera los estados de carácter establecidos entonces por Maisey (1991) son:

0- Dientes premaxilares cortos.

1- Dientes premaxilares alargados.