

00381



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGIA

DESCRIPCION Y SISTEMATICA DE LA FAMILIA  
MACROSEMIIIDAE (NEOPTERYGII-HALECOSTOMI) DE LA  
CANTERA TLAYUA, PUEBLA, SIGNIFICANCIA  
PALEOGEOGRAFICA Y PALEOECOLOGICA.

ANÁLISIS  
ESTADÍSTICO  
DE LOS DATOS

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS**

P R E S E N T A :

**KATIA ADRIANA GONZALEZ RODRIGUEZ**

DIRECTOR DE TESIS: DR. SHELTON PLEASANTS APPEGATE



MEXICO, D. F.

COORDINACIÓN

JUNIO, 2004



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de julio del 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado del Doctorado en Ciencias del alumno(a) **Katia Adriana González Rodríguez**, con número de cuenta 75123534 y número de expediente 3911021, con la tesis titulada: **"Descripción y sistemática de la Familia Macrosemiidae (Neopterygii-Halecostomi) de la cantera Tlayúa, Puebla, significancia paleogeográfica y paleoecológica."**, bajo la dirección del (la) Dr. Shelton Pleasants Applegate.

Presidente:	Dr. Shelton Pleasants Applegate
Vocal:	Dra. Marisol Montellano Ballesteros
Vocal:	Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso
Vocal:	Dr. Isaías Salgado Ugarte
Secretario:	Dr. Fernando Alvarez Noguera
Suplente:	Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales
Suplente:	Dr. Oscar Flores Villela

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 219 de mayo de 2004

Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## AGRADECIMIENTOS Y CRÉDITOS

A los miembros del Comité Tutorial, Dr. Shelton Pleasants Applegate, Dr. Fernando Alvarez Noguera y Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por guiarme a lo largo de mis estudios de Doctorado. A mi querido Shelly le doy las gracias por inculcarme el amor a los peces fósiles, por todas sus enseñanzas y su amistad. A Víctor Hugo por impulsarme para salir adelante y por sus valiosas enseñanzas en la metodología cladista. Al Dr. Alvarez por su confianza y apoyo continuo.

A los sinodales del examen profesional: Dra. Marisol Montellano Ballesteros, Dra. Sara A. Quiroz Barroso, Dr. Oscar Flores Villela y Dr. Isaías Salgado Ugarte por su valiosa ayuda en la revisión del manuscrito de tesis y por sus atinados comentarios.

A la Secretaría de Educación Pública y a la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, por otorgarme una beca para realizar los estudios del Doctorado, dentro del programa PROMEP. A mi querida y respetada UNAM, por brindarme la oportunidad de desarrollarme académicamente. Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, al Lic. Juan Manuel Camacho Bertrán Rector de la UAEH y al Dr. Andrea Tintori, por brindarme apoyo económico para asistir al III Meeting of Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoenvironments and Biodiversity, en Suiza. Al Dr. Sergio Cevallos, al Dr. Enrique Martínez, a la Dra. Ana Luisa Carreño y a Yanci Anahid del Posgrado en Ciencias Biológicas en el Instituto de Geología, por su valiosa ayuda. Al querido Ingeniero Diego Córdoba† por su amistad y apoyo incondicional.

La explotación y el rescate de los fósiles de la Cantera Tlayúa han sido apoyados desde 1982 por varias instituciones que incluyen: el Instituto de Geología de la UNAM, proyectos de la National Geographic Society (número 2580), National Science Foundation (número BSR-8518677 dirigido por Lance Grande), CONACyT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México), P221CCON-892313 y Clave-0626T9109, DGAPA- PAPIIT, UNAM (Dirección General de Asuntos del Personal Académico) número IN210398 y CONABIO (Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) número EO11. A todas estas instituciones, muchas gracias.

A todos y cada uno de los miembros de la familia Aranguthy, quienes han hecho posible el rescate y estudio de los fósiles de la Cantera Tlayúa. A la Dra. Ma. C. Perrilliat y a José Manuel Padilla por permitirme revisar la colección de la Cantera Tlayúa y prestarme el material. A Miguel Angel Cabral y Jesús Alvarado por su apoyo en la preparación del material fósil. A Héctor Hernández, Gregorio Chávez y Dra. Ana Laura López por el trabajo fotográfico. A Silvia Wenz, Paul Lambers, Francisco Poyato Ariza y Sergio Bravi por enviarme literatura e información de los macrosémidos y a Günther Viohl por enviar duplicados de los macrosémidos de Alemania. A Víctor



Manuel Bravo, Irene Goyenechea y Atilano Contreras por su valiosa ayuda en el desarrollo de los análisis cladistas. A Luis Espinosa, Jesús Alvarado, Marisol Montellano, Víctor Hugo Reynoso, Pedro García Barrera y Oscar Flores por su amistad y apoyo constante

A los Doctores Lance Grande, David Martill, Mark Wilson, Gloria Arratia, Andrea Tintori, E. Hilton y Tony Bügin por la revisión y atinados comentarios a los manuscritos de los Capítulos II, III, y IV de este trabajo.

A todos los miembros del Centro de Investigaciones Biológicas de la UAEH que siempre me apoyaron, en especial a los Directores Dr. Oscar Flores y Dr. Alberto Rojas. Al Dr. Otilo Acevedo, director del Centro de Investigaciones en Ciencias de la Tierra de la UAEH. A mis queridos compañeros paleontólogos Jesús Castillo, Miguel Angel Cabral, Víctor M. Bravo y Gloria Cuevas por su amistad y apoyo constante.

A toda mi familia, especialmente a mis hijos (los amo), por seguir la lucha conmigo.

A todos gracias

# CONTENIDO

		Página
	AGRADECIMIENTOS Y CREDITOS	i
	RESUMEN	v
	ABSTRACT	vi
CAPITULO I.	INTRODUCCIÓN	1
	1.1. Área de Estudio	5
	1.2. Material y Métodos	8
CAPITULO II.	A NEW WORLD MACROSEMIID (PISCES: NEOPTERYGII-HALECOSTOMI) FROM THE ALBIAN OF MEXICO ( <i>Journal of Vertebrate Paleontology</i> , en prensa).	11
CAPITULO III	A NEW <i>NOTAGOGUS</i> (MACROSEMIIDAE-HALECOSTOMI) SPECIES FROM THE ALBIAN TLAYUA QUARRY, CENTRAL MEXICO ( <i>Mesozoic Fishes 3</i> , en prensa)	29
CAPÍTULO IV	A NEW MACROSEMIID GENUS AND SPECIES (MACROSEMIIDAE: HALECOSTOMI) FROM THE ALBIAN (EARLY CRETACEOUS) TLAYÚA QUARRY, PUEBLA, CENTRAL MEXICO ( <i>Journal of Paleontology</i> , enviado)	49
CAPÍTULO V	DESCRIPCIÓN DE UN NUEVO GÉNERO Y DOS ESPECIES DE LA FAMILIA MACROSEMIIDAE (NEOPTERYGII-HALECOSTOMI) DE LA CANTERA TLAYÚA DE TEPEXI DE RODRÍGUEZ, PUEBLA, MÉXICO.	65
	5.1. Resumen	65
	5.2. Descripción del Nuevo Género A especie A	67
	5.3. Descripción del Nuevo Género A especie B	77
	5.4. Análisis Filogenético	87
	5.5. Discusión	90
CAPÍTULO VI	SISTEMÁTICA DE LA FAMILIA MACROSEMIIDAE	95
	6.1. Introducción	95
	6.2. Análisis Filogenético de la familia Macrosemiidae	105

CAPÍTULO VII	DISCUSIÓN	113
	7.1. Filogenia de la familia Macrosemiidae	116
	7.2. Paleoecología	119
	7.2.1. Modelos paleoambientales	120
	7.2.2. Hábitos alimenticios	122
	7.3. Paleogeografía	123
	7.3.1. Edad de la Cantera Tlayúa	123
	7.4. Ocurrencia de la familia Macrosemiidae en el registro fósil	124
CAPÍTULO VIII	SUMARIO Y CONCLUSIONES	128
LITERATURA CITADA		133
APÉNDICES	Apéndice 6.1	141
	Apéndice 6.2	146

## RESUMEN

Se describe cinco nuevas especies de la familia Macrosemiidae de la Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, Puebla, uno de los sitios fosilíferos más importantes de México, que ha producido gran cantidad de fósiles de plantas y animales del Cretácico Temprano (Albiano?)

Los macrosémidos son peces neopterigios-halecostomos extintos que han sido reportados previamente en diversas localidades europeas mesozoicas; sin embargo, la presencia de este taxón en la Cantera Tlayúa, constituye el primer registro del grupo en América, uno de los más jóvenes y el más austral. Los más de 150 ejemplares de la Cantera Tlayúa presentan un estado de preservación extraordinario, que ha permitido descubrir nuevos caracteres de la familia.

Con base en el estudio taxonómico de los macrosémidos de la Cantera Tlayúa, aunado a la revisión bibliográfica de los ejemplares europeos, se realizó por primera vez, desde que se estableció el grupo en 1858, un análisis filogenético por medio del método cladista para proponer hipótesis de relación de la familia Macrosemiidae y ubicarla dentro de los peces neopterigios. El análisis utilizando el programa PAUP versión 3.1 y 4b, reveló que *Macrosemiocotzus americanus* n. gen. et sp. de Tlayúa, es taxón hermano de *Macrosemius* y *Legnonotus* y está estrechamente relacionado con *Histionotus* y *Propterus*; *Cahnusemius* n. gen. et. sp. está directamente relacionado con *Macrosemiocotzus americanus* y *Macrosemius*; el Nuevo Género A está estrechamente relacionado con *Notagogus* y *Cahnusemius*; y que *Notagogus novomundi* n. sp. es grupo hermano de *N. helenae*. Con respecto a las interrelaciones de la familia Macrosemiidae con los peces neopterigios, el análisis cladista indica que los macrosémidos constituyen un grupo monofilético, que junto con los lepisosteidos forman un taxón hermano de los semionótidos. Estos tres taxones componen el grupo monofilético de los Semionotiformes, que es taxón hermano de los teleósteos.

Los macrosémidos estuvieron presentes en el Mar de Tethys durante el Mesozoico. El registro más antiguo proviene de depósitos europeos del Triásico Tardío y los más jóvenes del Cretácico Temprano de Europa y México. La presencia de la familia Macrosemiidae en depósitos Jurásicos de Europa y del Cretácico Temprano de México, sugiere que este grupo se distribuyó a lo largo de las cálidas aguas del Mar de Tethys, siguiendo su apertura hacia el oeste, hasta la formación del Océano Atlántico. La presencia de dientes coronoides fuertes y dientes prearticulares puntiagudos, una válvula espiral en el tracto digestivo; así como la existencia de restos de palinomorfos y fragmentos de peces en algunos de los macrosémidos de la Cantera Tlayúa, son evidencias de los hábitos alimenticios de estos peces. Estos rasgos se reportan por primera vez en el grupo y sugieren una dieta variada, debida en parte a las condiciones del ambiente donde se desarrollaron.

## ABSTRACT

Here are described five new species of Macrosemiidae from the Tlayúa Quarry in Tepexi de Rodríguez, Puebla, one of the most important fossiliferous localities in México, which has yielded numerous Cretaceous (Albian?) plants and animals.

Macrosemiids are neopterygian-halecostome fishes that have been previously reported from diverse European Mesozoic localities; nevertheless, this is the first record of the family in America one of the youngest and the southernmost. The excellent preservation of more than 150 specimens has led to discover new characters within the family.

Since the establishment of Macrosemiidae in 1859, this is the first attempt to establish the systematics of the group using cladistic methodology. We included both the Tlayúa specimens and the European macrosemiids. We propose new hypothesis of interrelationships within the group and within neopterygians. The cladistic analysis using PAUP version 3.1 and version 4b revealed that *Macrosemiocotzus americanus* n. gen. et sp. of Tlayúa is sister taxon of *Macrosemius* and *Legnonotus* and is closely related to *Propterus* and *Histonotus*; *Cahnusemius* n. gen. et. sp. is closely related to *Macrosemiocotzus americanus* and *Macrosemius*; the New Genus and species A is closely related to *Notagogus* and *Cahnusemius*; and *Notagogus novomundi* n. sp. is sister taxon of *N. helenae*. Regarding the interrelationships of Macrosemiidae within neopterygians the analysis revealed that macrosemiids constitute monophyletic group. Macrosemiidae and Lepisosteidae are the sister clade of semionotids and these three taxa constitute the Semionotiformes clade which is the sister group of teleosts.

Macrosemiids inhabited the Tethys Ocean during the Mesozoic. The oldest record of the family is from Late Triassic deposits in Europe and the youngest records are from the Early Cretaceous of Europe and México. The presence of Macrosemiidae in Jurassic deposits of Europe and from the Early Cretaceous of Mexico suggests that they were distributed along the warm waters of the Tethys Ocean, following its opening to the west during the formation of the Atlantic Ocean.

The presence of strong pointed coronoid and prearticular teeth, a spiral intestine, and the presence of palinomorph fragments and fish remains in the gut of some Tlayúa Quarry macrosemiids are evidences of feeding habits in these fishes. These characters are reported for the first time, and suggest a varied diet probably due to the paleoenvironmental conditions where they lived.

EN MEMORIA

DE MI QUERIDO PADRE

# CAPITULO I

## INTRODUCCIÓN

La familia Macrosemiidae es uno de los grupos de peces halecostomos más abundantes en la Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, Puebla, de edad albiense. La presencia de este taxón en la localidad, constituye el primer reporte del grupo en América, uno de los más jóvenes y el más austral.

En 1858 Thiollière estableció a la familia Macrosemiidae, para ubicar a varios géneros que se encontraban "flotantes", los cuales podían ser reunidos con base en semejanzas en la estructura del cráneo, la forma del cuerpo y la aleta dorsal alargada. En consecuencia, seis géneros de Europa que comparten estas y otras características (sinapomorfias) han sido formalmente descritos [*Macrosemius* (Agassiz, 1844), *Enchelyolepis* (Woodward, 1918), *Legnonotus* (Egerton, 1854), *Propterus* (Wagner, 1863), *Histionotus* (Egerton, 1854) y *Notagogus* (Agassiz, 1835)], cada uno incluyendo a varias especies. Otros taxones, tales como *Ophiopsis*, *Uarbryichthys*, *Disticholepis*, *Rhynchocodes* y *Eusemius*, se incluyeron alguna vez en la familia Macrosemiidae; sin embargo fueron excluidos por Bartram (1977) después de revisar detalladamente su anatomía.

Los macrosémidos han sido reportados en diversas localidades europeas mesozoicas, *Legnonotus* es el macrosémido más antiguo, que data del Triásico Tardío de Inglaterra, Austria e Italia. Los más jóvenes provienen del Cretácico Temprano de localidades de España, Italia y México (Ver Tabla 1.1). La diversidad de macrosémidos fósiles extintos en el mundo es alta; sin embargo, no se ha llevado al cabo un estudio profundo de los ejemplares, ya que no son organismos abundantes y muchas veces el estado de preservación no es satisfactorio, aunado esto a la falta de revisión del grupo por especialistas. Un ejemplo claro de la falta de conocimiento de este taxón, es el que se deriva de observaciones hechas por la que suscribe, en ejemplares de Lombardía, Italia, donde se descubrió la presencia de al menos dos especies de macrosémidos que no han sido reportados en la literatura. Por otro lado, existe un nuevo registro de *Macrosemius* sp. en la Cantera el Espinal de Chiapas del Aptiano tardío-Albiano temprano (González-Rodríguez *et al.*, 2002), que amplía la distribución y alcance estratigráfico de este taxón, que solo había sido reportado en Europa.

Hasta ahora, el estudio más completo que existe de la familia Macrosemiidae es el de Bartram (1977), quien durante varios años, se dedicó a realizar una revisión de los macrosémidos depositados en museos de Europa. El resultado de esta investigación se plasma en una monografía de la familia, en la que se redescubre a seis géneros y varias especies, y a su vez se propone la primera hipótesis de relación entre los miembros del grupo (Fig. 1.1). Más adelante,

Bravi (1994) propone un nuevo género denominado *Neonotagogus*, que en este trabajo, es descartado como un taxón diferente a *Notagogus* (Ver Capítulo III).

Bartram (1977) establece que los macrosémidos son un grupo de neopterigios que exhiben 21 "especializaciones" (sinapomorfias) relativas a la condición neopterigia primitiva (Ver Capítulo VI), dos de ellas (nueve infraorbitales, de los cuales los primeros siete son de forma de lámina enrollada "scroll like" y los dos detrás del ojo, con forma tubular, y hueso interopérculo pequeño y alejado de la mandíbula) son únicas, e indican que los macrosémidos constituyen un grupo monofilético (Fig. 1.1); además indica que el grupo presenta "especializaciones" compartidas y gran cantidad de caracteres derivados. Así mismo, Bartram (*op. cit.*) concluye que la familia Macrosemiidae es un grupo de halecostomos basales que emergió antes de la divergencia de los halecomorfos y teleósteos, y se clasifica de la siguiente manera:

Infraclase NEOPTERYGII (*sensu* Patterson, 1973)

División HALECOSTOMI (*sensu* Patterson, 1973)

Subdivisión *incertae sedis*

Familia Macrosemiidae, Thiollière, 1858

De acuerdo a la clasificación de Patterson (1973), que es aceptada por varios autores, como Nelson (1994); Rosen *et al.*, (1981); Arratia y Schultze (1990) y Gardiner *et al.*, (1996), entre otros, los neopterigios se separan en dos grandes divisiones, la Ginglymodi, que incluye a los lepisosteidos y sus parientes y la división Halecostomi, que comprende a los antiguamente llamados "holósteos" y a los teleósteos. Los halecostomos están constituidos por dos grandes grupos hermanos: Halecomorphi, con *Amia* y sus parientes fósiles, y Teleostei, que incluye a los teleósteos modernos y sus parientes fósiles (Fig. 1.2).

Como se mencionó en párrafos anteriores, los macrosémidos presentan una serie de características de los neopterigios, por lo que no cabe duda que pertenecen a este grupo. Así mismo, exhiben dos caracteres únicos dentro de la condición neopterigia, que lo hace un grupo monofilético (nueve infraorbitales y el interopérculo pequeño y alejado de la mandíbula). Otros caracteres o "especializaciones" que comparten con los halecostomos, definitivamente los acercan a este grupo; sin embargo la ubicación de la familia dentro del grupo de los halecomorfos ó de los teleósteos aún no se ha dado, debido a que hasta ahora, no ha existido suficiente evidencia para colocarlos en alguno de estos grupos.

Estudios acerca de la filogenia de otros neopterigios, han tomado en cuenta a la familia Macrosemiidae como taxón relacionado. En la revisión que hacen Olsen y McCune (1991) de los semionótidos, proponen que los semionótidos, lepisosteidos y macrosémidos, constituyen el grupo monofilético de los Semionotiformes, que a su vez es grupo hermano de los teleósteos (Ver



Capítulo VI). Esta nueva hipótesis de relación es diferente a la propuesta por Patterson (1973) y Bartram (1977).

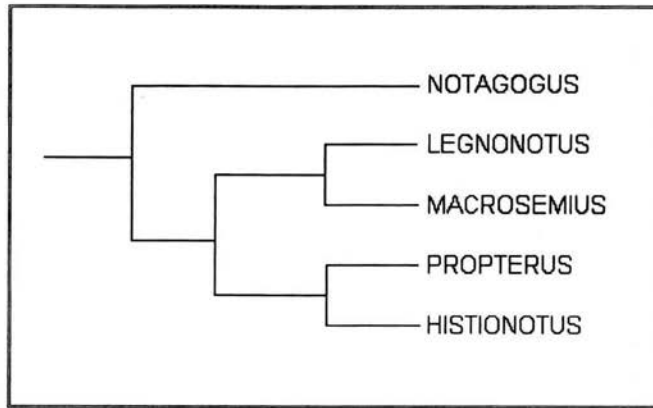


Figura 1.1. Hipótesis de relación de la familia Macrosemiidae propuesta por Bartram (1977).

En el trabajo más reciente acerca los Amiiformes, realizado por Grande y Bemis (1998), se fortalece la hipótesis de Patterson (1973) acerca de la monofilia de los halecostomos, pero la posición de la familia Macrosemiidae sigue siendo incierta, debido a que Grande y Bemis (*op. cit*) no analizan las características de los macrosémidos al igual que las de otros grupos de halecostomos (Pycnodontiformes, Lepisosteiformes y Semionotiformes) dentro de su estudio.

Con base en los trabajos previos de la familia Macrosemiidae y aunado al gran número de ejemplares que existen en la Cantera Tlayúa, el estudio de este grupo se comenzó a desarrollar hace algunos años en México. González-Rodríguez (1996) describe tres especies de macrosémidos y propone una nueva hipótesis de relación de los géneros dentro de la familia; sin embargo, nuevos ejemplares y nuevos caracteres que fueron descubiertos a lo largo de esta investigación, modificaron ciertas apreciaciones hechas previamente. Las descripciones se optimizaron y se utilizó una metodología cladista para proponer nuevas hipótesis de interrelación en la familia. Los objetivos que se plantearon en este estudio incluyen:

1. Conocer la diversidad total de la familia Macrosemiidae en la Cantera Tlayúa y describir a las especies encontradas.
2. Proponer hipótesis de interrelación de los géneros de la familia y de los macrosémidos con respecto a otros grupos de peces neoptergios.
3. Discutir la significancia paleoecológica y paleogeográfica de este grupo de peces, ya extinto.

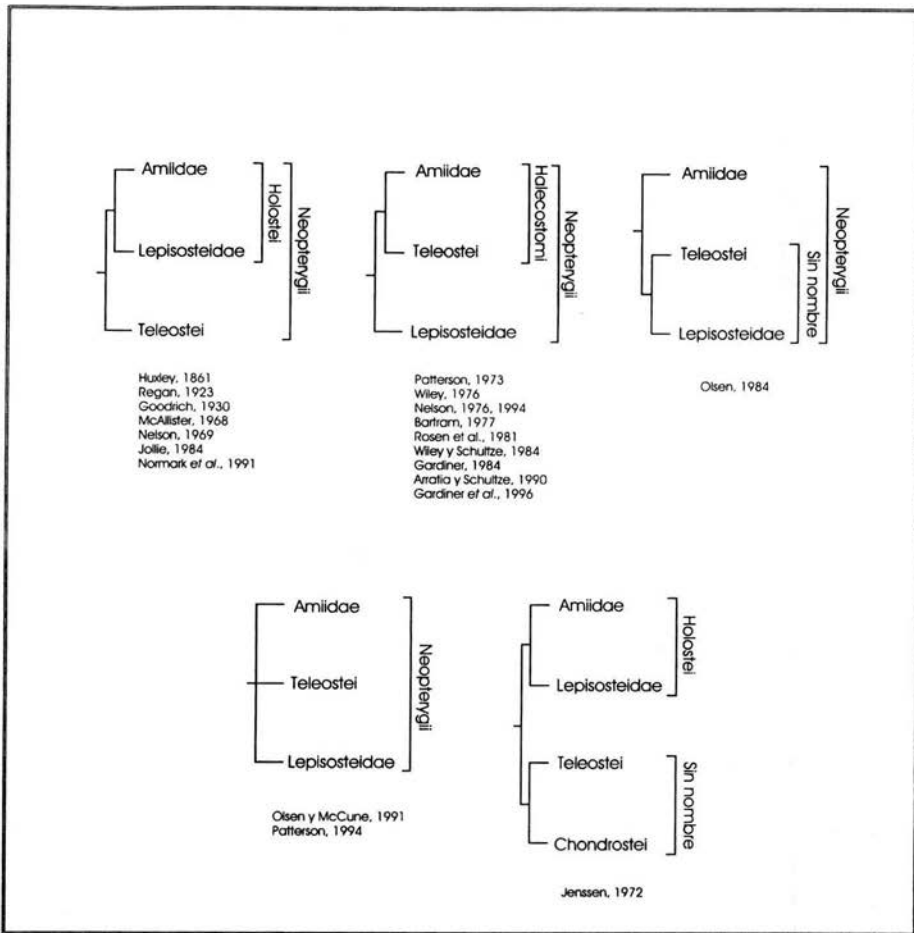


Figura 1.2. Hipótesis de interrelación de neopterigios (Tomado de Grande y Bemis, 1998).

A lo largo del desarrollo de este trabajo y con base en los estudios previos (González-Rodríguez, 1996), la información generada fue plasmándose en artículos enviados para publicarse en revistas internacionales, por lo que la presente tesis consta de capítulos escritos en español e inglés. Este capítulo comprende la presentación de los trabajos previos de la familia Macrosemiidae; un panorama general del área de estudio y la metodología utilizada. Los capítulos II, III, IV y V comprenden la descripción de nuevos géneros y especies de la familia Macrosemiidae; así como, las hipótesis de sus relaciones filogenéticas dentro del grupo. Cabe destacar que los nuevos taxones se presentan en orden cronológico, de acuerdo a distintas etapas en las que se realizaron las descripciones y se buscaron nuevos caracteres para establecer la filogenia de cada taxón. En cada capítulo también se discuten ciertos aspectos paleobiológicos y paleogeográficos. El capítulo VI incluye la hipótesis de relación de la familia Macrosemiidae dentro de los peces neopterigios propuesta en esta investigación, el capítulo VII comprende una discusión relacionada

con la filogenia del grupo; así como, algunos aspectos paleobiológicos, paleoecológicos y paleogeográficos. En el último capítulo se presenta un sumario y las conclusiones finales.

## ÁREA DE ESTUDIO

La región fosilífera de Tepexi de Rodríguez, Puebla se localiza al sureste del estado, a 92 Km. de la ciudad de Puebla (Fig. 1.3). La Cantera Tlayúa, se localiza en la Colonia Morelos, tres kilómetros al NE del centro de la población de Tepexi de Rodríguez, entre las coordenadas 18°35' latitud norte y 97°54' longitud oeste. El acceso a la zona se realiza siguiendo la autopista México-Puebla (190-D) para llegar a la ciudad de Puebla; de ahí se toma la carretera que va a Tehuacán (México 150) y corta al nivel de la desviación hacia a San Juan Ixcaquixtla (carretera Puebla 455). Siguiendo todo el camino, después de cruzar el río Axamilpa, y tres kilómetros antes de la población de Tepexi de Rodríguez, se llega a la entrada de la zona paleontológica.

La cantera ha sido explotada de forma artesanal por la familia Aranguthy desde 1950 y a partir de 1982 el Instituto de Geología de la UNAM, ha resguardado los más de cinco mil fósiles que han sido recuperados durante la explotación. Diversas instituciones, tales como Instituto Nacional Indigenista, la National Geographic Society, con una subvención de 1982 a 1986; la National Science Foundation, de 1986 a 1988; el CONACyT, de 1991 a 1993; la DGAPA y la CONABIO, han colaborado con subvenciones para recuperar el material fósil, que incluye plantas terrestres, invertebrados y vertebrados, la mayoría peces.

La diversidad paleobiológica de la Cantera Tlayúa ha sido reportada por Applegate *et al.* (1984); Martill (1989); Applegate (1996); Reynoso (1997, 1998); (Espinosa-Arrubarrena *et al.* (1996); Feldman *et al.* (1998) y Applegate *et al.* (2000). La riqueza fosilífera de la localidad y el excelente estado de preservación han hecho que sea considerada como un verdadero Lagerstätte "venero fosilífero" (Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996).

Los fósiles han sido recuperados del Miembro Medio de la Formación Tlayúa (Fig. 1.4), la cual consiste de una secuencia de calizas micríticas laminadas de 48 a 50 metros de espesor. de estratificación delgada y de color crema con tonalidades rojizas, debidas a hematita. Un estudio detallado de la geología del área se encuentra en Pantoja-Alor (1992).

La edad de los sedimentos de la Cantera Tlayúa recientemente se ha puesto a discusión, debido a que Kashiyama *et al.* (2003) asignan una edad más joven (aproximadamente 10 millones de años) de la que se había considerado previamente (Albiano). Con base en la presencia de belemnites del género *Neohibolites*, Seibertz y Buitrón (1987); así como, Cantú-Chapa (1987) con base en amonitas de los géneros *Mortoniceras*, *Hysterocheras* y *Anisoceras*, asignaron una edad

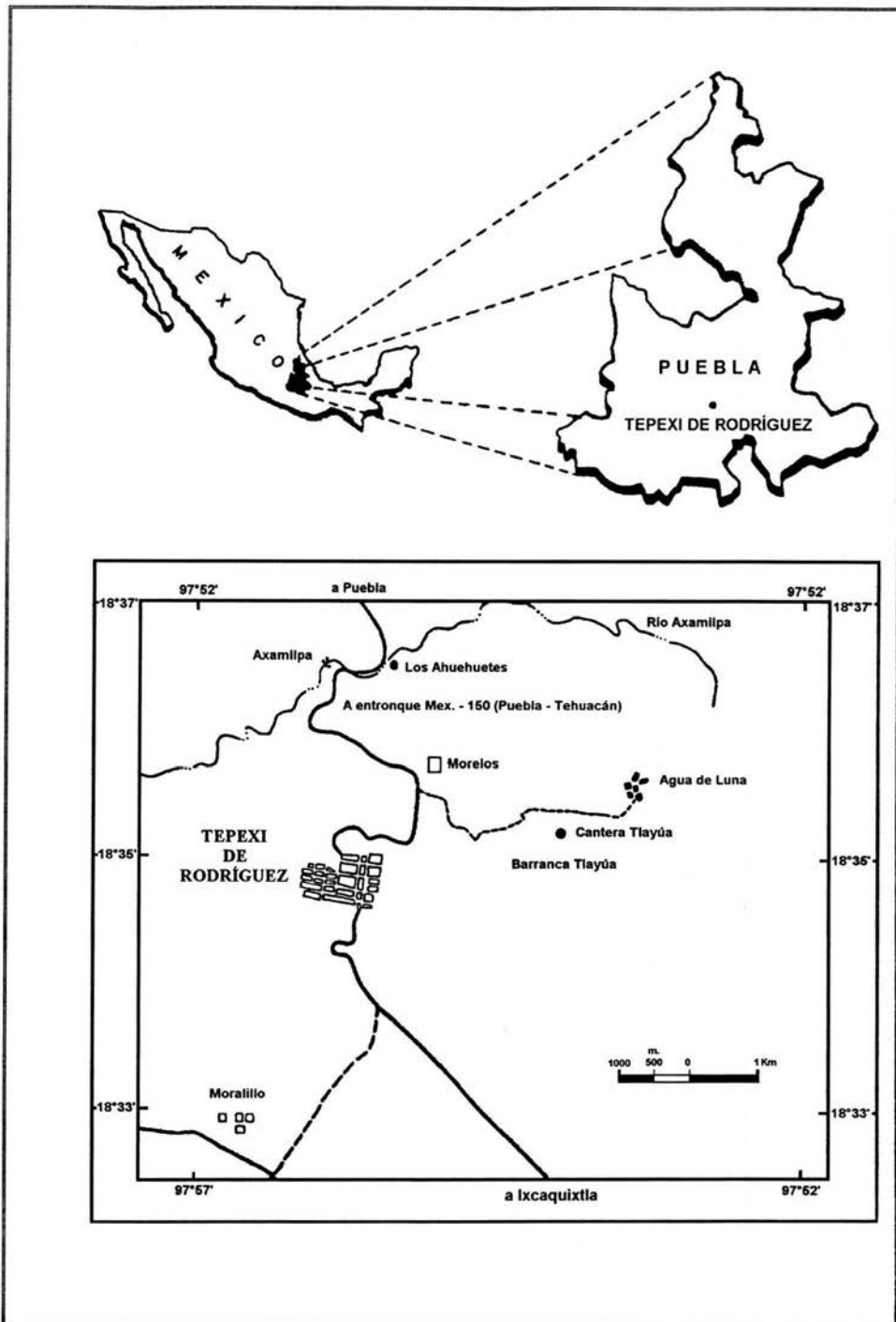


Figura 1.3. Mapa de localización de la Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, Puebla (Tomado de González-Rodríguez, 1996).

del Albiano medio-tardío al Miembro Medio de la Formación Tlayúa. Más adelante, Seibertz y Spaeth (2002) hacen una nueva revisión de los belemnites y confirman una edad del Albiano medio-superior. Sin embargo, en estudios recientes de Kashiyama *et al.* (2003), se asigna una edad del Aptiano inferior, debido a la presencia de foraminíferos bentónicos de los géneros *Spiroloculina cretacea* Reuss, *Trochamminoides coronus* Loeblich y Tappan, *Derwentina filipescui* Neagu, *Sabaudia minuta* Hotker, *Ramanoloculina robusta* Neagu y *Valvulineria* sp., en secciones delgadas de los estratos de la cantera. Debido a esta discrepancia en la datación de los sedimentos, Mouloud *et al.*, (2003a, b), hacen un estudio de las secuencias de polarización de las magnetozonas presentes en la Cantera Tlayúa y de cronozonas de amonites de la localidad, y asignan una edad de 100 a 105 millones de años, reafirmando una edad albiana.

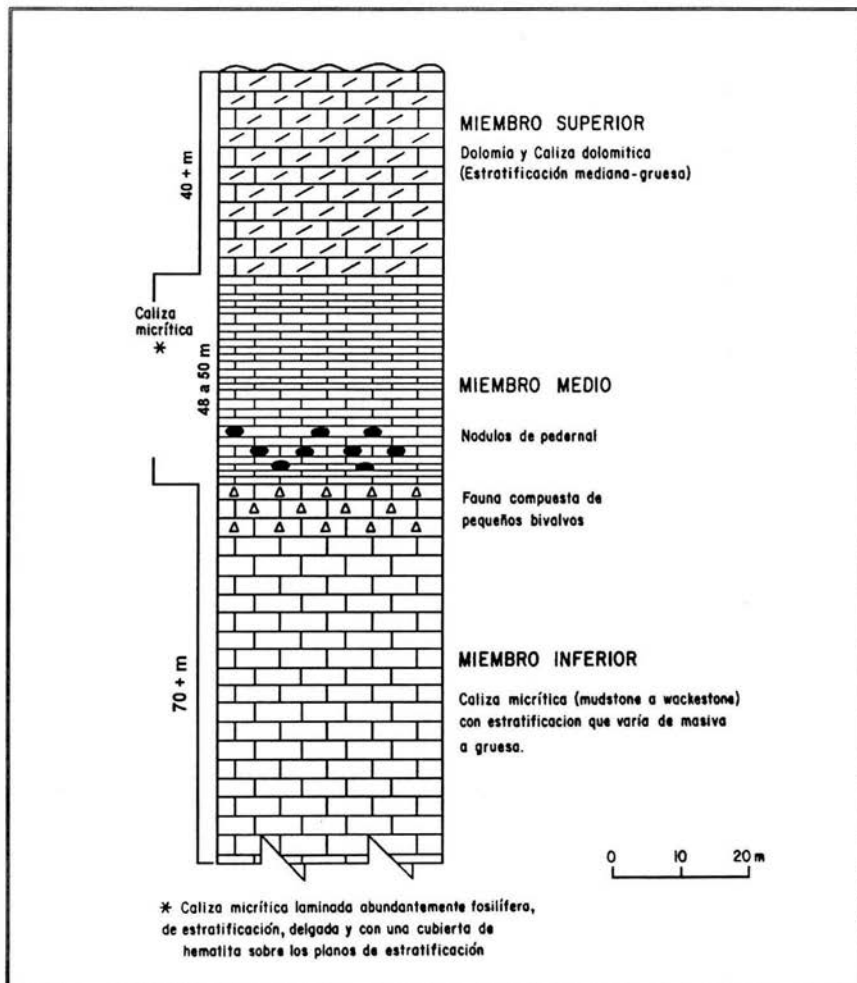


Figura 1.4. Columna estratigráfica de la Formación Tlayúa en la Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, Puebla (Modificado de González-Rodríguez, 1996).

Asimismo, existen varias interpretaciones y modelos para explicar el paleoambiente de la localidad (Applegate, 1987; Martill, 1989; Malpica-Cruz *et al.*, 1989; Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996; Kashiya *et al.*, 2003; Guerrero-Arenas *et al.*, 2003), en los cuales se destacan diferentes argumentos; sin embargo, es evidente que en el sitio de depósito existió aporte de organismos provenientes de diversos ambientes, que incluyen: dulceacuícola, marino, salobre, arrecifal y terrestre. Los modelos paleoambientales y la edad de los sedimentos se discutirán más adelante en el Capítulo VI.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se llevó a cabo una revisión de 157 macrosémidos de la Colección de La Cantera Tlayúa, depositada en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM, para separar los ejemplares mejor conservados, incluyendo el material que se preparó y estudió durante el desarrollo de los estudios de Maestría de González-Rodríguez (1996). De este material en particular, se realizó una nueva revisión para incluirlo en este estudio y se descubrieron nuevos caracteres y ejemplares relacionados, que permitieron ampliar la descripción de los taxones previamente establecidos.

A pesar de que por lo general la preservación de los peces es buena, muchos de ellos solo están representados por pequeños fragmentos del cuerpo, que no proporcionan suficiente información para determinar a qué especie pertenecen y otros, aunque completos, no muestran las características anatómicas diagnósticas para su estudio.

**Preparación del Material**—El material se preparó utilizando diferentes técnicas de limpieza, que se aplican según el estado de preservación de los ejemplares. Existen dos métodos principales, el primero es el método químico recomendado por Toombs y Rixon (1959), que se basa en el uso de ácido acético como removedor de la matriz rocosa de tipo caliza, en la preparación de vertebrados fósiles. De acuerdo a la experiencia adquirida en el manejo de estos peces, la concentración de ácido recomendada es de 5% a 10%. Dependiendo de qué tan incluido en la roca se encuentra el ejemplar y de su estado de preservación, se aplicaron diferentes proporciones del ácido acético, a distintos tiempos, neutralizando la reacción con agua corriente.

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

Algunos de los peces habían sido tratados previamente con un método de preparación más complejo, llamado método de transferencia a resina, recomendado por Maisey (1991), que consiste a grandes rasgos en: disolver la matriz rocosa que cubre la parte expuesta del ejemplar hasta que quede completamente limpio y se puedan apreciar sus estructuras, incluirlo en resina especial resistente al ácido y prepararlo por el otro lado, sumergiéndolo en ácido, para descubrir la parte no expuesta y de esta manera observar ambos lados del ejemplar. Sin embargo, con base en la experiencia anterior, se considera que el método no es adecuado para estos peces tan delicados, ya que los ejemplares que fueron preparados de esta forma perdieron parte del cuerpo (escamas y huesos de la cabeza), porque no soportaron este tratamiento tan agresivo.

Merística e ilustración —Una vez preparados los ejemplares, se tomaron las medidas del cuerpo, necesarias para llevar a cabo las descripciones, siguiendo el criterio de Lagler *et al.* (1984) y Bravi (1994), siempre bajo el microscopio estereoscópico. Se realizaron ilustraciones de los ejemplares con ayuda de una cámara lúcida adaptada al microscopio estereoscópico, que permite dibujar la forma y estructura de los ejemplares tal como están preservadas. También se utilizaron fotografías en blanco y negro, las cuales ayudaron a obtener mayor información de las estructuras, bajo otra perspectiva.

Métodos numéricos — para cada una de las especies de macrosémidos de Tlayúa se llevó a cabo un análisis cladista, utilizando el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) Versión 3.1.1. (Swofford, 1993) ó el programa PAUP Versión 4 beta (Swofford, 1998). La polarización de caracteres, en los análisis de cada una de las especies, se realizó utilizando como grupo externo a *Semionotus*, un género de peces neopterigios, que presenta un mayor número de características plesiomórficas. La matriz de datos se incrementó conforme se realizó la descripción de cada uno de los géneros, de tal forma que en el primer análisis llevado al cabo en *Macrosemiocotzus americanus* (González-Rodríguez *et al.*, en prensa), sólo 12 caracteres fueron tomados en cuenta y en el último, correspondiente al Nuevo Género A especies A y B, se analizaron 27 caracteres.

Finalmente se realizó un análisis sistemático de la familia, utilizando el programa PAUP Versión 4 beta (Swofford, 1998), para proponer nuevas hipótesis de relación de la familia dentro de los peces neopterigios. La matriz de datos para realizar el análisis filogenético de la familia Macrosemiidae, fue elaborada a partir de los caracteres propuestos por Grande y Bemis (1998), en el estudio filogenético de ámidos; además se adicionaron los caracteres sinapomórficos que definen al grupo en estudio, que a su vez fueron obtenidos de Bartram (1977), Olsen y McCune (1991), Lambers (1992), Tintori y Renesto (1983), Gardiner *et al.* (1996), Arratia (1997) y de las observaciones derivadas del estudio de los ejemplares mexicanos. En total se utilizaron 90 caracteres que se encuentran descritos en el Capítulo VI (Apéndices 6.1 y 6.2).

GENERO Y ESPECIE □	EDAD	LOCALIDAD
<i>Legnonotus cothamensis</i>	Triásico Tardío	Aust Cliff, Gloucestershire, Inglaterra
<i>Legnonotus krambergeri</i>	Triásico Tardío (Nórico)	Lombardía, Italia Hallein, Austria
<i>Legnonotus obtusus</i>	Triásico Tardío (Cárnico)	Varese, Lombardía, Italia
<i>Macrosemius rostratus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Bavaria, Alemania
<i>Macrosemius fourmeti</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Cerin, Francia
<i>Propteris elongatus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Eichstätt, Bavaria, Alemania
<i>Propteris microstomus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Eichstätt y Kelheim, Bavaria, Alemania
<i>Histionotus obermdorferi</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Kelheim, Bavaria, Alemania
<i>Histionotus falsani</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Cerin, Ain, Francia
<i>Notagogus denticulatus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Eichstätt y Kelheim, Bavaria, Alemania
<i>Notagogus helenae</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Cerin, Ain, Francia
<i>Notagogus inimontis</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Cerin, Ain, Francia
<i>Notagogus decoratus</i>	Jurásico Tardío (Kimmeridgiano Inferior)	Eichstätt, Bavaria, Alemania
<i>Histionotus angularis</i>	Jurásico Tardío (Puberckiano)	Dorsetshire y Wiltshire, Inglaterra
<i>Enchelyolepis andrewsi</i>	Jurásico Tardío (Puberckiano)	Teffont, Wiltshire, Inglaterra
<i>Enchelyolepis pectoralis</i>	Jurásico Tardío (Portlandiano Superior)	Meuse, Francia
<i>Notagogus parvus</i>	Cretácico Temprano (Wealden)	Bernissart, Bélgica
<i>Propteris vidali</i>	Cretácico Temprano (Berresiano-Valanginiano)	Montsec, Lérida, España
<i>Notagogus ferri</i>	Cretácico Temprano (Berresiano a Barremiano)	Montsec, Lérida y Las Hoyas, Cuenca, España
<i>Propteris scacchi</i>	Cretácico Temprano (Barremiano - Albiano)	Castellammare, Nápoles, Italia
<i>Notagogus pentlandi</i>	Cretácico Temprano (Barremiano- Albiano I.)	Castellammare, Nápoles y Pietraioia, Benavento, Italia
<i>Macrosemius</i> sp.	Cretácico Temprano (Aptiano-Albiano)	Cantera El Espinal, Chiapas, México
<i>Notagogus novomundi</i> n. sp.	Cretácico Temprano (Albiano)	Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.
<i>Macrosemiocotzus americanus</i> n. gen. et sp.	Cretácico Temprano (Albiano)	Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.
<i>Cahnusemius sheltoni</i> n. gen. et sp.	Cretácico Temprano (Albiano)	Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.
Nuevo género "A" especies "A" y "B"	Cretácico Temprano (Albiano)	Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

TABLA 1.1. Edad y localidad de los géneros y especies pertenecientes a la familia Macrosemiidae, incluyendo a las especies descritas en este trabajo (Tomada y modificada de González-Rodríguez, 1996).



## CAPÍTULO II

### A NEW WORLD MACROSEMIID (PISCES: NEOPTERYGII-HALECOSTOMI) FROM THE ALBIAN OF MEXICO.

(En prensa en el Journal of Vertebrate Paleontology, vol. 24 núm. 2)

#### RESUMEN

Se describe un nuevo género y especie de la familia Macrosemiidae. Es el primer registro de un macrosémido en el Nuevo Mundo. El material fue recolectado en la Cantera Tlayúa Cretácico Temprano (Albiano), de Tepexi de Rodríguez, Centro de México. El nuevo taxón es un pez pequeño y alargado que presenta una combinación de caracteres apomórficos y plesiomórficos, incluyendo una aleta dorsal dividida, con un área desprovista de escamas debajo de ambos lados de la aleta, prearticular y coronoide con dientes pequeños y puntiagudos y escamas del cuerpo fuertemente ornamentadas. El análisis filogenético usando PAUP reveló una relación muy cercana de este género con *Macrosemius* y *Legnonotus*. La ocurrencia de macrosémidos en las capas de Tlayúa indica una mayor distribución del grupo en el Mar de Tethys y representa el registro más occidental de este grupo de neopterygios.

#### ABSTRACT

A new genus and species belonging to the Macrosemiidae is described. This is the first record of a macrosemiid in the New World. The material was collected from the Early Cretaceous (Albian) Tlayúa Quarries, in Tepexi de Rodríguez, Central México. The new taxon is a small elongated fish that bears a combination of apomorphic and plesiomorphic characters including a divided dorsal fin with an area devoid of scales on either side, prearticular and coronoid bones with small pointed teeth, and strongly ornamented body scales. Phylogenetic analysis using PAUP revealed a close relationship of this new genus to *Macrosemius* and *Legnonotus*. The occurrence of macrosemiids in the Tlayúa beds indicates a wider distribution of the group within the Tethys Ocean, and represents the westernmost record of this group of neopterygians.

#### INTRODUCTION

The macrosemiids represent a group of halecostome fishes previously known only from Europe. We were surprised to find over 150 macrosemiid specimens in the Tlayúa Quarry of Puebla, México, many showing an excellent degree of preservation. This discovery is important

because it represents the first record of the family in the New World (Applegate, 1996). Since 1982, with the exception of the material that is on exhibit at the Pie de Vaca Museum in Tepexi de Rodríguez, Puebla, all the fossil material recovered in the Tlayúa Quarry has been prepared, curated and deposited in the Paleontological collection of the Department of Paleontology of the Geological Institute of the Universidad Nacional Autónoma de México, and in the Field Museum of Natural History in Chicago.

The fossil record of Macrosemiidae suggests that these fishes originated during the Triassic on the east side of the Tethys Ocean. Macrosemiids had a wide geographic range during the Jurassic and the Lower Cretaceous. They have been reported in numerous European fossil localities in England (Woodward, 1895; Egerton, 1854), Belgium (Traquair, 1911), France (Thiollière, 1873; Sauvage, 1883, Saint Seine, 1949), Germany (Agassiz, 1834-1844; Thiollière, 1873; Eastman, 1914; Wagner, 1863), Italy (Tintori and Renesto, 1983; Bravi, 1994), Austria (Bartram, 1977) and Spain (Sauvage, 1903, Wenz, 1964). This new report of Macrosemiidae in the Tlayúa beds significantly extends the range of the group to the western Tethys Ocean.

The geological and sedimentological setting of the Tlayúa Quarry has been discussed by Applegate (1987), Martill (1989), Pantoja-Alor *et al.* (1989), Pantoja-Alor (1992) and Espinosa-Arrubarrena and Applegate, (1996). The Tlayúa Quarry belongs to the Middle Member of the Tlayúa Formation (Pantoja-Alor, 1992) which is early-late Albian, and consists of a 35 meter sequence of honey-colored micritic laminated limestone, with characteristic red hematitic limestone layers that bear a great diversity of invertebrates and vertebrates. Of the vertebrates, fishes are most abundant, and include coelacanth, semionotids, pycnodonts, amiids, ophiopsids, aspidorhynchids, ichthyodectids, elopids, clupeomorphs, goniorhynchids and berycoids (Applegate, 1996).

## METHODS

The Toombs and Rixon (1959) method was employed in the preparation of the fishes, exposing details of their osteology. The calcareous matrix was etched with 10% acetic acid, and mechanically removed under a dissecting microscope. Specimens IGM-8163, IGM-8165 and IGM-8168 were prepared by the "Transfer Method," in which the fossils are removed from the limestone matrix into resin. Drawings of the specimens were made through a stereo microscope with a camera lucida attachment. The cladistic analysis was performed on the character matrix (Appendix 2) using PAUP version 4.0 B (Swofford, 1998). All character states were run as unordered, and character polarity was determined using outgroup comparison. The analysis was done using exhaustive search. *Semionotus* was used as the outgroup. The macrosemiid genera included *Macrosemius* (Agassiz, 1844), *Legnonotus* (Egerton, 1854), *Propterus* (Agassiz, 1834), *Histonotus*

(Egerton, 1854), *Notagodus* (Agassiz, 1835), and *Neonotagodus* (Bravi, 1994). *Enchelyolepis* (Woodward, 1918) was not included due to the poorly known anatomy of the genus.

Abbreviations—IGM, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México. The nomenclature follows Bartram (1977) and the abbreviations used in the figures are: Ad, anterior dermopalatine; Ang, angular; Ant, antorbital; Art, articular; Axs, scales of the axial lobe of caudal fin; Bf, basal fulcrum; Bpr, basipterygoid process of parasphenoid; Brr, brachiostegeal ray; Bs, basipterygium; Cl, cleithrum; Cor, coronoid; D, dentary; Dch, anterior ceratohyal; Dpt, dermopterotic; Dsp, dermosphenotic; Ecp, ectopterygoid; F, frontal; Ff, fringing fulcra; Hh, hypohyal; Hm, hyomandibula; Io, infraorbital; Iop, interoperculum; Lls, lateral line scales; Mc, mandibular sensory canal; Mco, mesocoracoid arch; Mpt, metapterygoid; Mr, middle segment of the dorsal fin; Mx, maxilla; N, nasal; Op, operculum; Ors, orbitosphenoid; P, parietal; Pas, parasphenoid; Pch, posterior ceratohyal; Pcl, postcleithrum; Pdp, posterior dermopalatine; Pef, pelvic fin; Pmx, premaxilla; Pop, preoperculum; Pr, proximal fin radial; Pra, prearticular; Ptt, posttemporal; Q, quadrate; Qj, quadratojugal; R, fin ray; Rar, retroarticular; Scl, supracleithrum; Sn, supraneurals; So, supraorbital; Sop, suboperculum; Stt, supratemporal; V, vomer.

#### SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Infraclass NEOPTERYGII (sensu Patterson, 1973)

Division HALECOSTOMI (sensu Patterson, 1973)

Subdivision incertae sedis

Family MACROSEMIIDAE Thiollière, 1858

*MACROSEMIOCOTZUS* gen. nov.

Etymology—From the Greek makros, large, and semius, flag or mark (semius here referred to the expanded dorsal fin), and the Nahuatl ocotzo, fish.

Type species—*Macrosemiocotzus americanus* sp. nov. (Figs. 2.1-2.8).

Diagnosis—As for the type species.

*MACROSEMIOCOTZUS AMERICANUS*, sp. nov.

(Figs. 2.1-2.8)

Etymology—*americanus* in reference to this being the first macrosemiid species described from the new world.

Holotype—IGM-8163 (Fig. 2.1), Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, complete specimen in right lateral view; the head and the paired fins are not well preserved.

Type Locality—Locality 370 Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México; middle member of the Tlayúa Formation (Pantoja-Alor, 1992).

Age—Early Cretaceous: middle to late Albian (Seibertz and Buitrón, 1987; Cantú-Chapa, 1987).

Diagnosis—A macrosemiid with small, conical, pointed prearticular and coronoid teeth, and a divided dorsal fin with the two lobes close together and occupying about 85 percent of standard length, and the region immediately below either side of the dorsal fin devoid of scales.

Referred specimens—IGM-8164, complete specimen lacking the anterior portion of the head and part of the body; IGM-8165, near-complete specimen missing only the caudal fin, with the alimentary canal preserved; IGM-8166, complete specimen with stomach content; IGM-8167, immature complete specimen with some disarticulated skull bones; IGM-8168, well-preserved complete specimen; IGM-8169, almost complete specimen lacking part of the head with alimentary canal preserved; IGM-8170, incomplete specimen with most of the fins missing; IGM-8171 well-preserved complete specimen.

Localities of the Referred Specimens—The original quarry (IGM-370) has been expanded into different individual quarries now considered to be different localities. Locality 370 was the original Aranguthy quarry (a general designation for specimens without stratigraphic control), which represents the eastern portion of the Tlayúa Quarry complex. The new localities are named after different national and international grants that have been obtained over the last 19 years. Their names and designations are related to the time of quarrying and the institutions involved. The type IGM-8163 and paratypes IGM-8168 and IGM-8169 are from the Aranguthy quarry (locality IGM-370). Paratypes IGM-8164, IGM-8166 and IGM-8167 come from locality 2432, a general quarry that was worked between 1988 and 1991. Paratype IGM-8170 was collected from the National Science Foundation quarry, locality 1971 (BSR-8518677), research conducted by Lance Grande and David Bardack), which is below the original Aranguthy quarry (IGM-370). Paratype IGM-8165 comes from a quarry exploited by Benjamin Aranguthy, and paratype IGM-8171 from locality 2828. The type was collected before 1982 and referred to by the Aranguthy's as "pez pájaro" (the bird fish). The other specimens were collected between 1984 and 1998.

## Description

General Features—*Macrosemiocotzus americanus* gen. et sp. nov. is a small, slightly elongate fish reaching a standard length between 61 to 90 millimeters. The trunk is shallow and gradually tapers posteriorly (Figs. 2.1, 2.8).

Skull Roof and Braincase—The description of this region is based mainly on IGM-8164 (Fig. 2.2), in which the bones from the right side of the skull are displaced towards the dorsal region, partially exposing the medial surface of the right side of the skull. As in the other members of the Macrosemiidae, the postorbital region of the skull is short and compact.

The frontals have a long, slender preorbital region and a short, broad posterior region. The supraorbital sensory canal runs through a wide trough in the preorbital region of the frontal. The mid-posterior part of the frontals is ornamented with ganoine tubercles aligned in rows. The frontoparietal suture is slightly sinuous. The parietals are more or less rectangular, with concave posterior borders that abut the supratemporal and posttemporal bones (Fig. 2.2). The lateral border of the parietal is embayed posteriorly where it contacts



Figure 2.1. Holotype of *Macrosemiocotzus americanus* gen. et sp. nov., IGM-8163, from the Albian Tlayúa Quarry, Central México. Scale bar equals 1 cm.

the supratemporal. The sensory canal runs along the posterior border of the bone, and near the midline has a wide pore that represents an opening of the lateral line. The mid-portion of the parietals is ornamented with ganoine tubercles.

The supratemporal is a large paired bone that does not reach the midline of the skull, and it is not a short tube as is usual in macrosemiids (see Bartram, 1977: figs 2, 5). The bone fills the space between the posttemporal and dermopterotic, with a narrow depression in the central part (Figs. 2.2, 2.6). The anterior margin projects to the parietal at the level of the cephalic section of the lateral line. The surface of the bone is completely covered with ganoine tubercles aligned in rows. The dermopterotic extends along the lateral edge of the parietal, and anteriorly forms a slightly sinuous suture with the frontal. The cephalic portion of the lateral line occupies most of the width of the bone. The dorsal surface of the dermopterotic is ornamented with ganoine tubercles like those of the parietals. The nasals are partially preserved in specimens IGM-8165; IGM-8168 and IGM-

8170. Although poorly preserved, it is clear that these elements resemble those of *Macrosemius* (Bartram, 1977: figs. 4, 8) in which they form a scroll around the sensory canal. The vomer is partially exposed in specimen IGM-8170 and shows one small pointed teeth, smaller than those of the premaxilla (Fig. 2.3 B). The parasphenoid is straight, with its lateral edges marked by a longitudinal incision. A well-developed basiptyergoid process, similar of that of *Macrosemius* (Bartram, 1977: figs. 3, 5) is preserved in specimen IGM-8164 (Fig. 2.2).

The orbitosphenoid is partially preserved in IGM-8163 and IGM-8170. It extends from the parasphenoid to the roof of the skull. The posterior edge is concave, and dorsally its lateral wings contact the first supraorbital (Fig. 2.3).

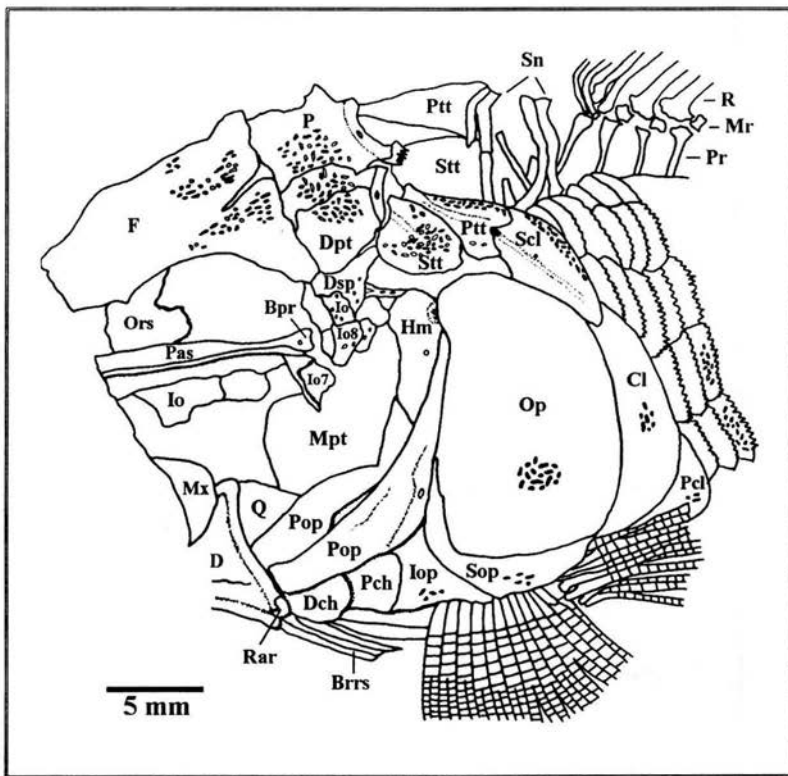


Figure 2.2. *Macrosemiocotzus americanus* gen. et sp. nov., incomplete head as preserved in IGM-8164.

Circumorbital Series—There are two rows of at least five approximately rectangular supraorbitals. The series is partially preserved on specimens IGM-8165, IGM-8167, IGM-8163, and IGM-8170 and all are ornamented with ganoine (Figs. 2.3, 2.4). The infraorbital series comprises

eleven bones: the antorbital, nine infraorbitals, and the dermosphenotic, which are poorly preserved on IGM-8164 (Fig. 2.2), IGM-8165 (Fig. 2.4), IGM-8170 (Fig. 2.3), and IGM-8168. A portion of the antorbital is preserved on IGM-8170 (Fig. 2.3) where it forms a long tube around the anterior part of the infraorbital sensory canal. The canal is exposed by at least one fenestra. The anterior part of the antorbital curves medially across the premaxilla. The first three infraorbitals must have covered the lateral surface of the maxilla as in *Macrosemius* (Bartram, 1977: fig. 4), where the upper margins curl over the dorsal surface of the infraorbital sensory canal. The next four infraorbitals lie below the orbit, but only parts of the fourth, fifth and seventh are preserved. The eighth and ninth infraorbitals lie posterior to the orbit, and form complete tubes around the sensory canal (Figs. 2.2, 2.3). The eighth is approximately twice the length of the ninth, as in *Macrosemius*, *Propterus* and *Histonotus* (Bartram, 1977: figs. 13, 24, 26). The walls of the tubes are perforated by small holes. The dermosphenotic forms a wide short tube around the sensory canal. The anterior wall extends along the orbital wall of the frontal, but it is not incorporated into the skull roof (Figs. 2.2, 2.3).

**Hyopalatine Bones**—The hyomandibula is preserved in medial view in IGM-8164 (Fig. 2.2), and has a slightly concave anterior border. The opercular process is located about one-third of the way along its posterior margin. The lateral surface of the hyomandibula bears a narrow flange alongside the leading edge of the preoperculum. The foramen of the hyomandibular nerve pierces the bone approximately at its midpoint. The metapterygoid is not clearly exposed in any of the specimens, although traces of it are visible in IGM-8164 and IGM-8170. It approximates a disc, except that the anteroventral border is straight (Fig. 2.2). The quadrate is approximately square. The posterodorsal edge is convex and the posteroventral edge rests on the quadratojugal (Fig. 2.3). The quadratojugal is slender, extending for about twice the length of the quadrate, against which it lies. The bone rests upon the upper surface of the ventral process of the preoperculum (Figs. 2.3, 2.4). The ectopterygoid and endopterygoid are partially visible in IGM-8165 (Fig. 2.4) and IGM-8170 (Fig. 2.3). The ectopterygoid bears about eight stout teeth, which are larger than those of the maxilla but smaller than the premaxillary teeth. The dermopalatines are rectangular, each bearing about four stout teeth with acrodin tips (Figs. 2.3, 2.4).

**Upper Jaw**—The premaxilla is disarticulated in IGM-8167 and preserved in sagittal view. The broad dentigerous head bears five stout teeth, and a slender nasal process extends posteriorly, lying above the parasphenoid. The maxilla has an acute anterior angle, the upper and lower edges being straight; the posterior border is convex and the oral border bears approximately ten sharply pointed teeth, about half the size of those on the dermopalatines (Figs. 2.3, 2.4). As in all the members of the family, the supramaxilla is absent (Bartram, 1977).



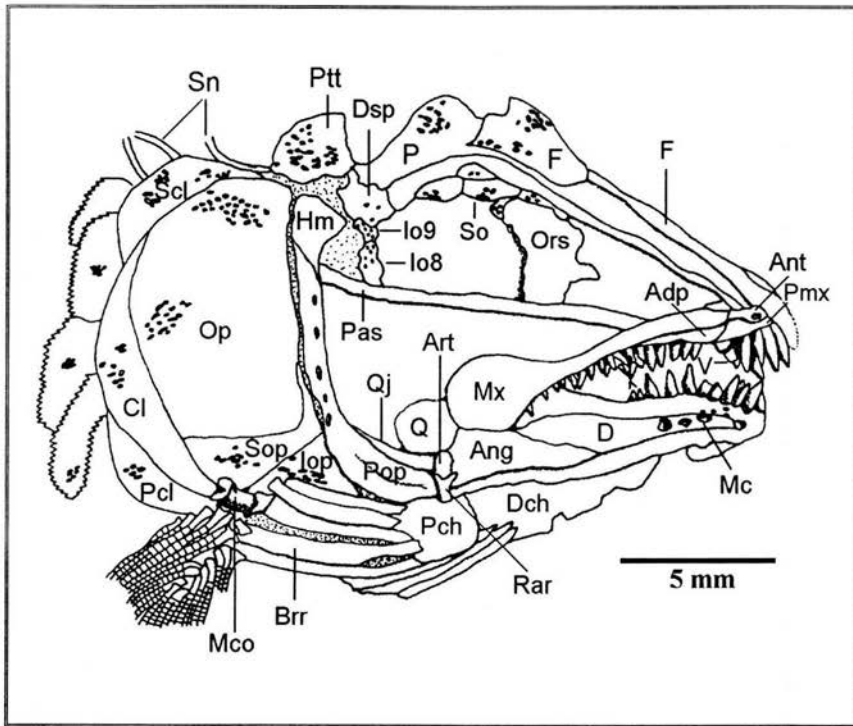


Figure 2.3. Camera lucida drawing of skull of *Macrosemiocotzus americanus* gen. et sp. nov. as preserved in IGM-8170.

**Lower Jaw**—The ventral border of the mandible is markedly concave. The dentary bears ten large teeth that are slightly smaller than those of the premaxilla (Figs. 2.3, 2.4). Each tooth is laterally compressed and tapers to an acute point. The teeth are most closely set in the anterior region, where the dentary curves sharply towards the symphysis. The open trough for the mandibular sensory canal is very wide and occupies about half of the depth of the dentary below the tooth row. The mandibular sensory canal continues in a large trough in the ventral part of the angular. The angular is triangular and forms a long tapering anterior extension above the sensory canal, which lies in the dentary (Figs. 2.4, 2.5). The articular is rectangular, occupying a small part of the back of the lower jaw where it contacts the posterior border of the angular (Figs. 2.3, 2.4). The left lower jaw is disarticulated in the immature specimen IGM-8167 and is exposed in internal view (Fig. 2.5). The prearticular is broad posteriorly, although its edges are not clear because the bone is broken. Anteriorly, it forms a long tapering extension that is sutured to the coronoid. A long row of approximately 12 pointed teeth, about half the size of those of the dentary, is present on the dorsal surface of the prearticular. The coronoid is relatively long (half the length of the prearticular and not as broad), and bears two rows of teeth similar to those on the prearticular (Fig. 2.5).



Pointed prearticular and coronoid teeth have not been reported before in macrosemiids. Bartram (1977:151; fig. 9) reported that both bones in *Macrosemius rostratus*, bear mammiliform teeth with a nipple of ganoine. The juvenile specimen (IGM-8167) preserves numerous small, pointed teeth, positioned at the level of the operculum, which likely correspond to pharyngeal teeth.

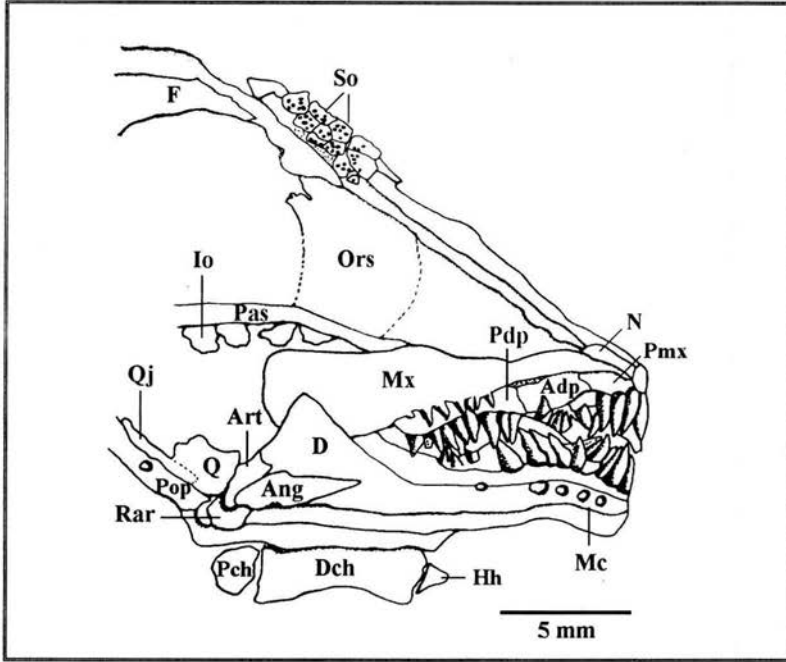


Figure 2.4. Camera lucida drawing of skull of *Macrosemiocotzus americanus* gen. et sp. nov. (IGM-8165).

Preoperculum and Opercular Series—The opercular series is similar to that of *Macrosemius* (Bartram, 1977:153; fig. 13). The preoperculum is sharply bent below the level of the orbit (Figs. 2.2, 2.3). The dorsal portion ends at the level of the opercular process of the hyomandibula and does not reach the skull roof, and the element's borders are concave anteriorly and convex posteriorly. The sensory canal is exposed by five holes on the outer surface of the dorsal portion (Fig. 2.3). The ventral portion is deeper than the dorsal and follows a regular curve to the jaw articulation. The operculum is deeper than long. Its leading edge is straight and curves dorsally (Figs. 2.2, 2.3). Numerous and irregular ganoine tubercles ornament the outer surface. The suboperculum is small, with its anterior border formed by a narrowly pointed ascending process that abuts posteriorly against the operculum. Its surface is ornamented with numerous tubercles of ganoine (Figs. 2.2, 2.3). The interoperculum is small and triangular, forming a straight suture with the suboperculum, and it is also ornamented with ganoine tubercles (Figs. 2.2, 2.3). There are eight

branchiostegals, with the blade of each overlapping its ventral successor (Figs. 2.2, 2.3, 2.6). The anterior ceratohyal is elongate and rectangular with concave sides, and articulates posteriorly with the heads of the branchiostegals. The posterior ceratohyal is a small circular bone, about half the length of the anterior, and it articulates with the uppermost branchiostegals (Figs. 2.2, 2.3, 2.4). The hypopal is a small triangular bone that articulates with the anterior end of the ceratohyal (Fig. 2.4) as in *Propterus* (Bartram, 1977: 176; fig. 24).

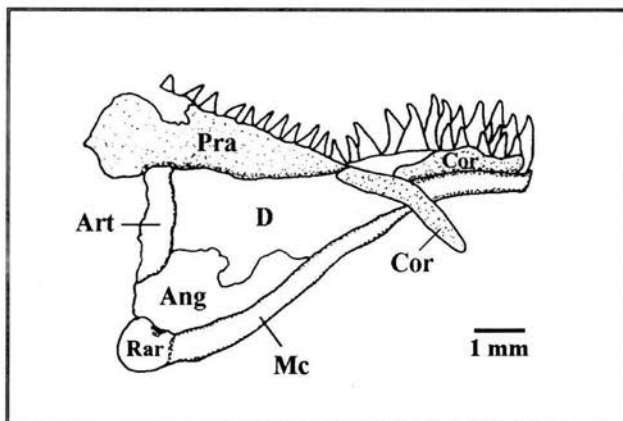


Figure 2.5. Lateral view of mandible in the juvenile specimen of *Macrosemiocotzus americanus* gen. et sp. nov. (IGM-8167).

**Vertebral Column**—Only one cylindrical vertebra is partially visible in IGM-8170, under the operculum. In IGM-8167, the juvenile, the vertebrae are not ossified, but it is evident that the centra were partially biomineralized. The neural and hemal spines are preserved. There are six median supraneurals behind the skull (Fig. 2.2), as in *Propterus elongatus* (Bartram, 1977: 176), but they are aligned in the region devoid of scales anterior to the dorsal fin and they do not interdigitate between the proximal dorsal radials as in *Propterus*.

**Pectoral Girdle and Fin**—The left posttemporal (Grande and Bemis, 1998) is preserved in IGM-8164, as well as the inside of the right. The bone is of the usual macrosemiid triangular shape and forms a tube around the lateral line. Toward the midline the bone is thickened by a longitudinal ridge, and above the ridge the bone bears irregular tubercles of ganoine aligned in rows (Fig. 2.2). The supracleithrum is long and wide (Figs. 2.2, 2.3). The canal of the lateral line is located midway along its length, and the middle portion bears an opening for a sensory organ as in *Macrosemius* (Bartram, 1977: 157; fig. 14). The cleithrum has a short ventral arm that is inclined downwards, forming a wide angle with the dorsal arm as in other macrosemiids (Figs. 2.2, 2.3). The dorsal arm tapers to a point where it contacts the supracleithrum. Both edges of the ventral arm are concave,

and the posterior margin bears a row of denticles. Irregular ganoine tubercles cover the surface of the bone. The postcleithrum is long and triangular and also has ganoine tubercles on its surface (Figs. 2.2, 2.3). Part of the endoskeletal pectoral girdle is preserved a short bone with thickened margins is shown in IGM-8170, with a dorsal edge that contacts the cleithrum and a ventral edge resting on the branchiostegals (Fig. 2.3). This bone is similar to the mesocoracoid reported in *Macrosemius* and *Propterus* (Bartram, 1977: figs. 15, 26). One small, thick pectoral fin radial is also preserved in the same specimen. There are about eleven fin rays and no fulcra.

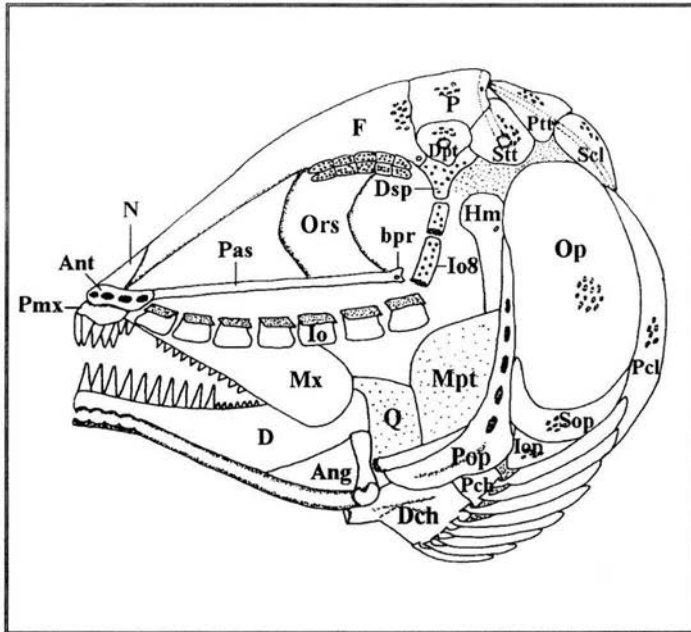


Figure 2.6. Skull reconstruction of *Macrosemiocotzus americanus* gen. et sp. nov.

**Pelvic Fin**—Both basipterygia are preserved in IGM-8167. The anterior expansion is wide and tapers gradually backwards, as in *Macrosemius* (Bartram, 1977:158; fig. 15). The impression of at least one triangular radial is shown in the same specimen. The pelvic fin consists of six rays, with the leading ray preceded by basal and fringing fulcra (Fig. 2.8).

**Anal Fin**—The anal fin is only slightly smaller than the pectoral, and has a rounded outer margin. There are seven widely spaced rays. The leading ray is not divided and is about one-half of the length of the others. No fulcra are present (Figs. 2.1, 2.8).

**Dorsal Fin**—The dorsal fin occupies about 85 percent of the standard length of the body, extending from the back of the skull to the base of the axial lobe of the caudal fin (Figs. 2.1, 2.8).

The dorsal fin has two continuous lobes, a low anterior lobe and a posterior one that is slightly higher. The number of fin rays varies between 30 and 32, with 16-18 in the anterior portion and 14 in the posterior lobe. The leading ray of the anterior dorsal is small, not segmented, and not branched, and in IGM-8164 (Fig. 2.2) there are three closely set splints anterior to it. These could represent reduced basal fulcra. The proximal radials are dagger-shaped and their number equals that of the rays, as in *Macrosemius* and *Legnonotus* (Bartram, 1977:159; figs 18, 20). The middle radial segments are inclined posteriorly and are approximately square and constricted in the center (Fig. 2.2).

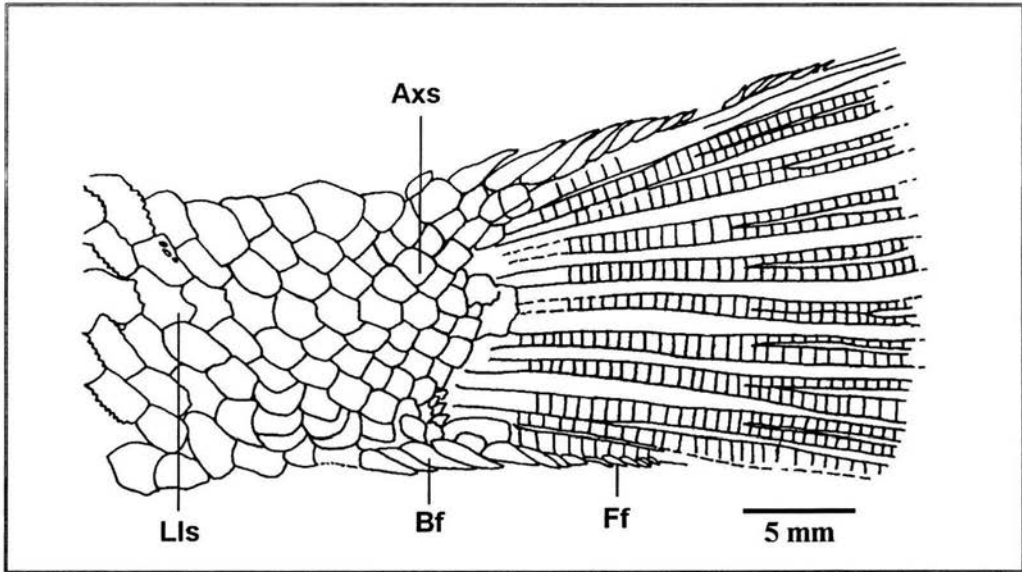


Figure 2.7. Caudal fin and scales of *Macrosemiocotzus americanus* gen. et sp. nov. (IGM-8167).

**Caudal Fin**—The posterior margin of the caudal fin is convex. The number of rays varies between 11 and 13 (Fig. 2.7). The uppermost ray supports a series of fringing fulcra. The ventral surface of the caudal peduncle bears large basal and fringing fulcra, which decrease in size towards the rear of the fin.

**Squamation**—*Macrosemiocotzus* shares with *Macrosemius* and *Legnonotus* the absence of scales along a strip on either side of the dorsal fin, occupying about 12 percent of the depth of the trunk. Anteriorly, the scales form a regular pattern of slightly convex rectangles with their posterior edges bearing prominent pectinations in all the body scales, except in the caudal region where they are square and small (Figs. 2.1, 2.8). The postcleithral, abdominal and thoracic scales are ornamented with regularly dispersed tubercles of ganoine, but the scales of the caudal region are

fully covered with a layer of ganoine. There are about 40 scales along the main lateral line. In the anterior region of the body the scales are equal in shape and size, and some bear a small pore in the center. The middle of the posterior margin in the posterior lateral line scales is marked by a small notch (Fig. 2.7). There are seven scales in the transverse row. In the preanal region there are at least two large rounded circumanal scales ornamented with ganoine tubercles, forming concentric ridges that are visible in IGM-8165.

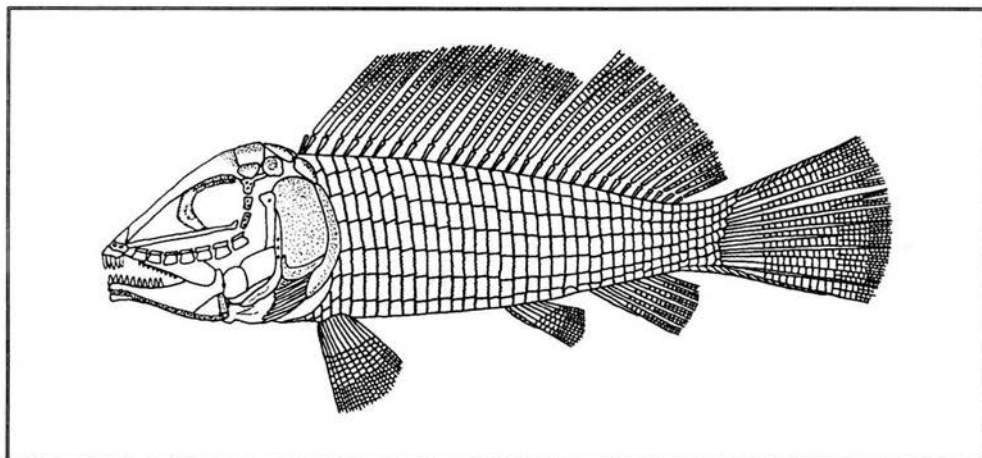


Figure 2.8. Reconstruction of complete individual of *Macrosemiocotzus americanus* gen. et sp. nov. in lateral view.

#### COMPARISONS

*Macrosemiocotzus americanus* shows all the typical features of the Family Macrosemiidae including two features that are unique among actinopterygians: a) nine infraorbitals, the first seven scroll-like and the eight and ninth tubular, and b) the interoperculum reduced and remote from the jaw Bartram (1977). The new genus is similar to the early Triassic *Legnonotus* and the late Jurassic *Macrosemius*. These genera have a shallow trunk and are the only macrosemiids that share the absence of scales in the region immediately below the dorsal fin (although in *Macrosemiocotzus* this area is only about half the depth of the others). The size of the dorsal fin of *Macrosemiocotzus* is similar to that of *Macrosemius*, extending from the rear of the skull to the base of the axial lobe of the caudal fin. In *Legnonotus* the dorsal fin is much shorter and only occupies one third of the length of the trunk. An important difference among these genera is that *Legnonotus* and *Macrosemius* show a continuous dorsal fin composed of only one lobe, whereas in *Macrosemiocotzus* the fin is nearly divided, but without a complete separation between the lobes (Figs. 2.1, 2.8). In this respect the dorsal fin of *Macrosemiocotzus* resembles that of *Notagodus* where the gap between the two

lobes is small. Other features that *Macrosemiocotzus* shares with *Macrosemius* include the reduction of maxillary teeth, the reduction of fulcra in the fins, the reduction of caudal fin rays, and the presence of a rounded caudal fin, characters considered by Bartram (1977: 224) as "specializations" (synapomorphies) occurring within the Macrosemiidae. On the other hand, *Macrosemiocotzus* shares with *Legnonotus* the presence of ganoine ornamentation in the skull dermal bones as well as in the trunk scales. Bartram (1977, p. 224) considered the smooth skull roof of *Macrosemius* and *Notagogus* to be a primitive character. Following Tintori and Renesto (1983: 217) we consider a smooth skull roof to be a derived character in the Macrosemiidae. This is based on the fact that *Legnonotus*, the oldest known (Triassic) macrosemiid, has a conspicuous ornamentation.

## DISCUSSION

Phylogenetic Analysis—Based on the previous analysis of the relationships of the Macrosemiidae by Bartram (1977), we evaluated the position of the new genus within the family. This is the first attempt to evaluate Bartram's (1977) hypothesis using cladistic methodology. The characters and character states used here (Appendix 2.1) closely follow those of Bartram (1977), who used the term "specializations" (=synapomorphies). The updated data matrix (Appendix 2.2) is based on our observations, and those of Tintori and Renesto (1983) and Bravi (1994). Because of the poorly known anatomy of macrosemiids, especially the braincase, only twelve characters were included in this study (see Appendix 2.1).

In an exhaustive search, the analysis produced two equally parsimonious cladograms (Fig. 2.9), each with lengths of 23 steps, a consistency index of 0.652 and a retention index of 0.619. Both trees suggest that there are two monophyletic groups, one represented by *Notagogus* as the sister taxon of *Neonotagogus* (Node 6), sharing medium size trunk [1], and reduced ganoine on scales [9]; and the other monophyletic group comprising *Propterus*, *Histonotus*, *Macrosemius*, *Legnonotus* and *Macrosemiocotzus* (Node 2), supported by three characters in Figure 2.9 A, including large sensory canals in the posterior part of the skull roof and exposed by large fenestrae [3], dermosphenotic not incorporated into the skull roof [4], and maxillary teeth reduced or absent [7]. In Figure 2.9 B, Node 2 is supported by characters [3] and [4]. The sister-relation of *Macrosemiocotzus* with both *Macrosemius* and *Legnonotus* (Node 3) is supported in Figure 2.9 A by a shallow trunk [1] and the absence of squamation in a strip along the dorsal fin [8]. In the second hypothesis (Fig. 2.9 B), this clade is supported by a undivided dorsal fin [10]. The cladograms differ only in the position of *Macrosemiocotzus* within the clade. *Macrosemiocotzus* (in Fig. 2.9 A) is the sister-taxon of the clade comprising *Macrosemius* and *Legnonotus* (Node 4), whose close relationship is indicated by the presence of an undivided dorsal fin [10]. However, in the second cladogram (Fig. 2.9 B), *Macrosemiocotzus* is more closely related to *Macrosemius*

(Node 4), and the two together constitute the sister-group of *Legnonotus*, supported by the reduction of maxillary teeth [7], and the reduction of the number of fin fulcra [12]. Based on this analysis, we hypothesize that *Macrosemiocotzus*, *Macrosemius* and *Legnonotus* represent a monophyletic group supported by two synapomorphies: a shallow trunk, and the absence of scales in the region immediately below the dorsal fin.

We suggest that the second hypothesis (Fig. 2.9 B) is more likely to be true because *Macrosemiocotzus* and *Macrosemius* also share the presence of a rounded caudal fin; both genera exhibit a long dorsal fin, and reduced caudal fin rays [11]. *Propterus* and *Histionotus* (Node 5) constitute a monophyletic group, which is the sister-group of the clade formed by *Macrosemius*, *Legnonotus* and *Macrosemiocotzus*, with both *Propterus* and *Histionotus* sharing two derived characters: the presence of a quadratojugal notched close to its distal end [5] and reduced caudal fin rays [11]. This result supports Bartram's (1977) hypothesis in which *Macrosemius* and *Legnonotus* constitute the sister-group of *Propterus* and *Histionotus*, and *Notagogus* is a basal taxon.

**Paleogeographical and Paleobiological Considerations**—According to stratigraphic information, *Legnonotus* from the Triassic of Lombardi, Italy or Hallein, Austria, is the first record of the family. Macrosemiids appear to have followed the opening of the Tethys Ocean to the west from the Triassic to the Lower Cretaceous, until the formation of the northern part of the Atlantic Ocean. A great radiation of the family is recorded in the Upper Jurassic, in which *Macrosemius*, *Enchelyolepis*, *Propterus*, *Histionotus*, and *Notagogus* were all confined to the Tethys Ocean. Although the Tethys Ocean was already open at its western part in an incipient Atlantic Ocean since the Callovian (Middle Jurassic; Smith *et al.* 1994), there are no records of the family in this region, maybe because of the lack of good marine deposits. The occurrence of the family in Mexico in the Early Cretaceous represents the first record of the group in America, one of the youngest records, and also indicates a late migration of macrosemiids to the west before they became extinct at the end of the Albian. Macrosemiids are usually found associated with reefs in European localities. They also appear to be associated with low energy lagoonal environments, and may have been adapted to, and perhaps confined to the fore reef environment (Bartram, 1977). According to Applegate (1987), Martill (1989), and Espinosa-Arrubarrena and Applegate (1996), the Tlayúa beds represent a combination of basically marine fauna, with many terrestrial-freshwater elements (plants and animals) including recently discovered fossil wood, a definite non-marine sphenodontid (*Pamizinsaurus Tlayúaensis* Reynoso, 1997), two new lizard species (*Huehuecuetzpalli mixtecus* Reynoso 1998, and *Tepexisaurus tepexii* Reynoso and Callison, 2000), one freshwater odonate nymph (*Ixtahua benjamini* Feldmann *et al.*, 1998), and at least one well-documented record of an arachnid (*Atocattle ranulfoi* Feldmann *et al.*, 1998).



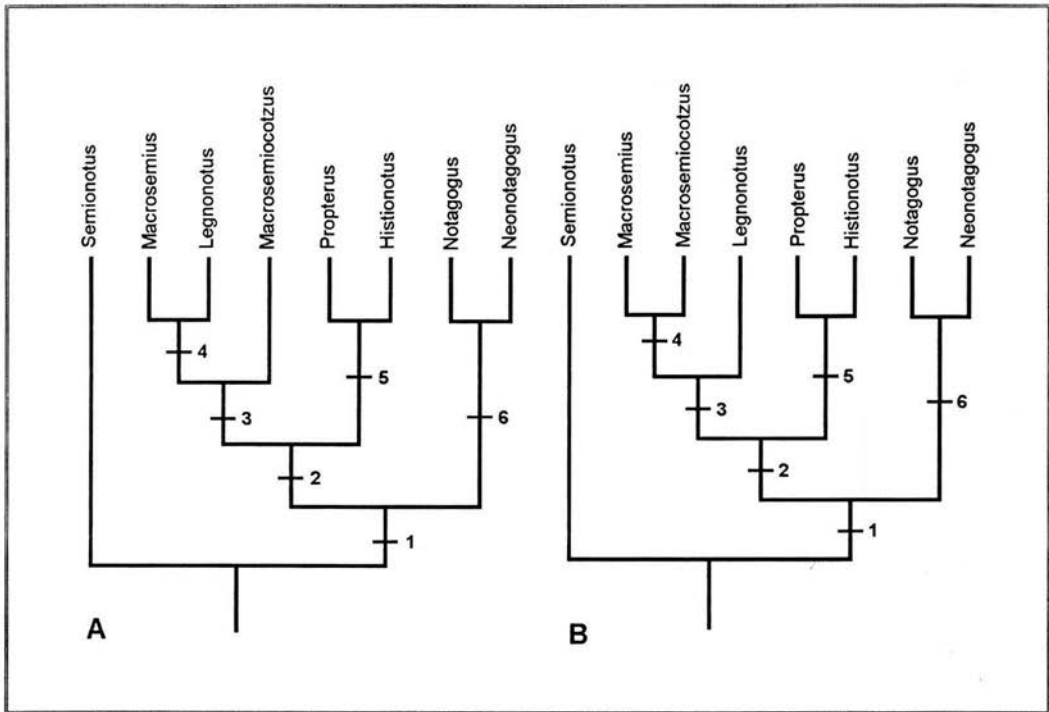


Figure 2.9. Cladograms from PAUP analysis, version 4.0 b, showing two phylogenetic hypotheses of relationships of *Macrosemiocotzus americanus* gen. et sp. nov. A, *Macrosemiocotzus* as the sister group of that constituted by *Macrosemius* and *Legnonotus*. Nodes are supported by the following apomorphies using ACCTRAN character optimization: Node 1 (Macrosemiidae): [6\*], [10], [11(2)]; Node 2 (unnamed): [3], [4], [7\*]; Node 3 (unnamed): [1(2)], [8]; Node 4 (unnamed): [10(0)]; *Macrosemius*: [2], [9], [12(2)]; *Legnonotus*: [7(0)\*], [11(0)]; *Macrosemiocotzus*: [12]; Node 5 (unnamed): [5], [11]; *Propterus*: [7(0)\*], [9], [12]; Node 6 (unnamed) [1], [9]; *Notagodus*: [6(0)\*]. B, *Macrosemiocotzus* and *Macrosemius* as the sister group of *Legnonotus*, supported by the following apomorphies: Node 1 (Macrosemiidae): [6\*], [10\*], [11(2)\*]; Node 2 (unnamed): [3], [4]; Node 3 (unnamed): [1(2)], [8], [10(0)\*]; Node 4 (unnamed): [7], [12\*]; *Macrosemius*: [2], [9], [12(2)\*]; *Macrosemiocotzus*: [10\*]; *Legnonotus*: [11(0)\*]; Node 5 (unnamed): [5], [11]; *Propterus*: [9], [12]; *Histionotus*: [7]; Node 6 (unnamed) [1], [9]; *Notagodus*: [6(0)\*]. References for characters and data matrix are given in Appendices 2.1 and 2.2. Asterisks (\*) indicate ambiguous characters.

Espinosa-Arrubarrena and Applegate (1996) suggest that Tlayúa Formation was deposited in a shallow back-lagoon behind a barrier, in front of which a bio-rich lagoon existed and was bordered to the east by a large rudistid and/or coral reef. At least at times, the back-lagoon had



stagnant bottom waters and was completely isolated from other environments. Freshwater and terrestrial organisms may have entered the back-lagoon during periods of storms or even hurricanes, through meandering rivers. At the same time, the marine organisms that lived in the reef and around it were transported to the Tlayúa deposit through storms and high tides. In this interpretation, the Tlayúa macrosemiids inhabited the reef in association with other near-shore fishes, including pycnodonts and berycoids, though it cannot be ruled out that they could also have lived in the brackish or freshwater that existed at the margins of the lagoon.

New anatomical characters have been discovered in the Tlayúa macrosemiids. *Macrosemiocotzus* has a long row of sturdy pointed teeth on the prearticular, and two rows of similar teeth on the coronoid, which have not previously been reported for the Macrosemiidae. Moreover, in a juvenile specimen (IGM-8167), we discovered numerous small pointed teeth at the level of the operculum, which we interpret as pharyngeal teeth. Additionally, some of the specimens (IGM-8165, IGM-8166 and IGM-8163) show a spiral intestine. A preliminary analysis of the gut contents has revealed the presence of copepod appendages, algal structures and many unidentified palynomorphs, similar to those found in the Tlayúa clupeomorphs (González-Rodríguez and Martínez-Hernández, 1998). A further revision of the characters present in the family must be undertaken, as well as a complete study of the Tlayúa macrosemiids to elucidate the specializations that occur in the group and within the neopterygians. The presence of more than 150 macrosemiids in the Tlayúa beds will offer an excellent opportunity to learn more of the anatomy and phylogeny of this poorly known family.

## APPENDIX 2.1

List of characters and character states used in the phylogenetic analysis. Characters and character polarization follow Bartram (1977), with the exception of characters [2] and [11] which are based on Tintori and Renesto (1983), and character [6], which follows Bravi (1994).

1. Trunk depth: [0], deep-bodied (with a percentage of width to standard length from 35% to 45%); [1], medium-bodied (with a percentage of width to standard length from 30% to 34%); [2], shallow-bodied (with a percentage of width to standard length from 25% to 29%).
2. Surface of parietals: [0], strongly ornamented; [1], smooth surface.
3. Sensory canal in the posterior part of the skull roof: [0], narrow and completely enclosed; [1], large and exposed by large fenestrae.
4. Incorporation of dermosphenotic into the skull roof: [0], incorporated into the skull roof and enclosing the junction between infra and supraorbital canals; [1], not incorporated into the skull roof.
5. Quadratojugal: [0], without notch; [1], notched close to the distal end.
6. Mandibular sensory canal: [0], runs in a bony tube, opening by large pores in the anterior portion of the dentary; [1], runs in an open trough.
7. Maxillary teeth: [0], in a full row; [1], reduced or absent.
8. Squamation on either side of dorsal fin: [0], complete; [1], absent in a strip along the fin.
9. Ganoine on scales: [0], not reduced (forming strong ridges); [1], reduced or absent.
10. Dorsal fin: [0], undivided; [1], divided into two lobes.
11. Caudal fin rays: [0], more than 16 rays; [1], between 14 and 15; [2], between 11 and 13.
12. Fin fulcra: [0], not reduced, present on all fins; [1], reduced or absent on pectoral fin; [2], reduced or absent on all fins.

## APPENDIX 2.2

Data matrix used in the phylogenetic analysis (see Appendix 2.1 for character description and explanation).

Taxon / Node	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Semionotus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macrosemius</i>	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0	2	2
<i>Legnonotus</i>	2	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Propterus</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Histionotus</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
<i>Notagogus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>Neonotagogus</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0

## CAPITULO III

### A NEW *NOTAGOGUS* (MACROSEMIIDAE-HALECOSTOMI) SPECIES FROM THE ALBIAN TLAYUA QUARRY, CENTRAL MEXICO

(En prensa en Mesozoic Fishes 3, Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity)

#### RESUMEN

Se describe una nueva especie de *Notagogus* de la Cantera Tlayúa (Albiano), Centro de México, que representa el único macrosémido europeo en los depósitos. *Notagogus novomundi* n. sp. se caracteriza por tener un tamaño pequeño, dermopterótico redondeado, región preorbital corta, ojos grandes, y dientes coronoides fuertes y puntiagudos, únicos. Un análisis cladista soporta la inclusión del nuevo macrosémido en el género *Notagogus*, como taxón hermano de *Notagogus helenae*, soportado por la presencia de dos hileras de supraorbitales. Ambos taxa se ramifican en la base de *Notagogus*. En este análisis *Neonotagogus* no puede ser considerado como género diferente de *Notagogus* debido a que este taxón entra en una politomía con todas las especies de *Notagogus*. La información estratigráfica sugiere una doble migración de la familia de su original distribución en el Mar de Tethys, hacia el oeste, siguiendo la apertura de la parte norte del Océano Atlántico hasta México: una dentro de *Notagogus* y otra dentro de su taxón hermano compuesto por todos los otros géneros de macrosémidos.

#### ABSTRACT

A new *Notagogus* species from the Albian Tlayúa Quarry in Puebla, Central México is described and represents the only European macrosemiid genus in the deposits. *Notagogus novomundi* sp. nov. is characterized by a small size, a rounded dermopterotic, a short preorbital region, big eyes, and unique strong and pointed coronoid teeth. A cladistic analysis supports the inclusion of the new macrosemiid in the genus *Notagogus*, as sister taxon of *Notagogus helenae* supported by the presence of two rows of supraorbitals. Both taxa branch off at the base of *Notagogus*. In this analysis *Neonotagogus* cannot be considered a different genus to *Notagogus* since this taxon falls within a polytomy with all *Notagogus* species. Stratigraphic information suggests a double migration of the family from its original distribution in Tethys Ocean to the west, following the aperture of the northern part of the Atlantic Ocean until Mexico: one within *Notagogus* and another one within its sister clade comprised by all other macrosemiid genera.

## INTRODUCTION

The Early Cretaceous (Albian) red laminated limestone deposits of Tlayúa, in the State of Puebla, Central México, is the fish localities which yields the most important fossil fish biodiversity in México (Applegate, 1996). Since 1982 there have been recovered more than 160 well preserved macrosemiids, belonging to five new species still under study (Applegate *et al.*, 2000). The Macrosemiidae is a family known from partial specimens recovered in the Upper Triassic to the Lower Cretaceous deposits of Europe. The macrosemiids of Tlayúa are the first report of this family in America. The Tlayúa taxa are among the best preserved specimens of the family world wide. They have stronger pointed teeth in the jaws, and an unusual combination of apomorphic and plesiomorphic characters never reported before in the family, which suggest their status as new genera and species. Associated to these characters are the presence of a spiral digestive tract in which remain residues of their last meal. Although most specimens collected in Tlayúa appear to belong to new genera and species, the taxon here reported is the only record of an European macrosemiid genus, here referred as a new species of *Notagogus*. The recently discovered macrosemiids in North America indicates that the family was widely distributed over the warm and shallow waters of the western margins of the Tethys Ocean.

Since the establishment of *Notagogus* Agassiz, 1835, six species have been described: *N. helena* and *N. inimontis*, (Upper Jurassic of Cerin, France); *N. denticulatus* (Upper Jurassic of Eichstät and Kelheim, Germany); *N. decoratus* (Upper Jurassic of Eichstät, Germany); *N. parvus* (Lower Cretaceous of Belgium); *N. ferreri* (Lower Cretaceous of Montsec and Las Hoyas, Spain); and *N. pentlandi* (Lower Cretaceous of Castellammare, cited also as Capo d'Orlando, Napoli and Pietraroia (Benavento) both in Southern Italy. When comparing *N. denticulatus* and *N. pentlandi* from Italy, Bravi (1994) found enough differences between these taxa to establish the new genus *Neonotagogus* and named *N. denticulatus* as the type species. Because of the poorly known anatomy of the skull, the delicate body, and the small number of specimens recovered in Europe, there has been no attempts to understand the anatomy and interrelationships of the Macrosemiidae. Here is presented a new species of *Notagogus* from the Lower Cretaceous (Albian) of Central Mexico, providing the first cladistic analysis of the genus *Notagogus*. The description of the new Mexican macrosemiid plus the revision of all European *Notagogus* and macrosemiid genera will contribute to understand the phylogenetic relationships of macrosemiids as a whole.

Abbreviations—IGM, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México. The nomenclature follows Bartram (1977) and the abbreviations used in the figures are: a. cer., anterior certahohyal; ang, angular; ant, antorbital; art, articular; bf, basal fulcra; br, branchiostegal ray; cl, cleithrum; cor, coronoid; de, dentary; dpt, dermopterotic; dr, dorsal ray; dsp, dermosphenotic; ecp, ectopterygoid; ff, fringing fulcra; fr, frontal; hh, hypohyal; hm,

hyomandibula; io, infraorbital; iop, interopercle; mc, mandibular sensory canal; mpt, metapterygoid; mx, maxilla, mxc, sensory canal of the maxilla; n, nasal; np, nasal process; op, opercle; ors, orbitosphenoid; p, parietal; pas, parasphenoid; p. cer., posterior ceratohyal; pcs, postcleithral scale; pdp, posterior dermopalatine; pef, pectoral fin; pmx, premaxilla; pop, preopercle; pra, prearticular; ptt, posttemporal; qu, quadrate; qj, quadratojugal; rar, retroarticular; scl, supracleithrum; so, supraorbital; so l., left supraorbital; so r., right supraorbital; sop, subopercle; v, vomer.

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Infraclass NEOPTERYGII (sensu Patterson, 1973)

Division HALECOSTOMI (sensu Patterson, 1973)

Sudivision *incertae sedis*

Family MACROSEMIIDAE Thiollière, 1858

*NOTAGOGUS* Agassiz, 1835

*NOTAGOGUS NOVOMUNDI* sp. nov.

(Figs. 3.1-3.6)

Etymology—*novomundi* (New World, L.). Because of being the first *Notagogus* described from America.

Type species—*Notagogus novomundi* sp. nov. (Figs. 3.1-3.6)

Diagnosis—Small *Notagogus* with maximum standard length of 69 mm, and unique proportions (as percentages of standard length) head length 33%; trunk depth 29.5%; predorsal length 40%; preanal length 82%; unique enlarged eyes (orbit / head length = 0.30 – 0.37); rounded dermopterotic; strong and pointed coronoid teeth; dorsal fin divided with 13 anterior rays and 13 posteriors; and the hyomandibula forming a long flange on the outer surface alongside the leading edge of the preopercle, this last shared with other not *Notagogus* macrosemiids. It shares with *N. helenae* (its sister-species) two rows of supraorbital bones, also shared with *N. pentlandi*; but differ from *N. helenae* in the surfaces of parietals strongly ornamented and the presence of fulcra in the pelvic fins, and from *N. pentlandi* in the hyomandibula forming a long flange on the outer surface of the preopercle.

Holotype—IGM-8172, a well preserved complete specimen (Fig. 3.1), Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Type Locality— Locality IGM-2777 Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Middle Member of the Tlayúa Formation (Pantoja-Alor 1992)

Age— Lower Cretaceous: middle to late Albian (Seibertz and Buitrón, 1987; Cantú-Chapa, 1987).

Referred Specimens—All specimens are housed in the Colección Paleontológica of the Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México (IGM). IGM-8173 (locality IGM-2432), complete skeleton with most fins missing; IGM-8174 (locality IGM-1995), complete skeleton transferred into resin; IGM-8175 (locality IGM-1971), complete skeleton; IGM-8176 (locality IGM-2432), partial skeleton missing part of the head and fins; IGM-8177 (locality IGM-2432) partial disarticulated skeleton; IGM-8178 (locality IGM-2280), impression of a complete skeleton with some bone fragments; IGM-8179 (locality IGM-370), small complete skeleton; IGM-8180 (locality IGM-1971), partial skeleton; IGM-8181 (locality IGM-2781), complete specimen.

#### Description

General Features—*Notagodus novomundi* sp. nov. is a small fish with a standard length that ranged at least from 34 to 69 mm. Body proportions given as percentages of standard length are head length 33%; trunk depth 29.5%; predorsal length 40%; and preanal length 82%.

Skull Roof and Braincase— The frontals have a long slender preorbital region and a broad posterior region that narrows above the orbit forming a slender projection between the dermosphenotic and the last supraorbital, similar to the "slender finger" of *N. pentlandi* described by Bravi (1994: 60, fig. 7). In the middle portion of the projection there is a pit for the sensory canal. The mid-posterior part of the frontals is ornamented with ganoine tubercles aligned in rows (Fig. 3.2). The frontoparietal suture is slightly sinuous. The parietals are more or less rectangular in shape, but the posterior border is not as wide as the anterior. The supratemporal commissure crosses the posterior part of the parietal. The surface of the parietals is ornamented with radiating ganoine ridges (Figs. 3.2, 3.3).

The dermopterotic is a large rounded bone (Figs. 3.2, 3.3). The sensory canal extends along the middle portion of the bone and forms a narrow groove as in *N. pentlandi* (Bravi, 1994: 61). The canal is marked at the middle length by a pore. The surface of the bone is completely covered with ganoine tubercles. The supratemporal (= extrascapula) is absent as in all *Notagodus* species.

The orbitosphenoid is directed forward; this is a condition not seen in other *Notagodus* species. The bone is wide with the posterior border concave and the anterior convex. The ventral surface partially overlaps with the parasphenoid (Figs. 3.2, 3.3, 3.4). The parasphenoid is long and straight with a short and wide ascending process preserved in IGM-8173. The basiptergoid process bears the foramen for the efferent pseudobranchial artery. Specimen IGM-8181 shows the parasphenoid extending behind the orbit at the level of the preopercle.

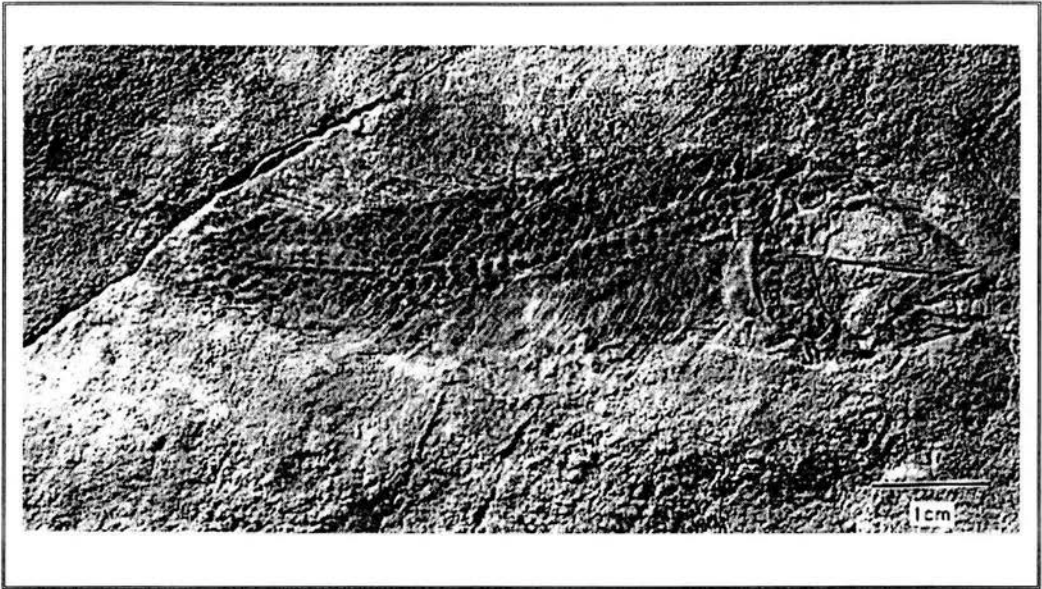


Figure 3.1. *Notagogus novomundi* sp. nov. holotype IGM-8172.

Dorsal to the anterior part of the parasphenoid and anterior to the orbitosphenoid, specimens IGM-8172 (Fig. 3.2) and IGM-8176 (Fig. 3.4) show a smooth ovoid plate with rough surface similar to the one Saint-Seine (1949:195, fig. 85) described as the nasal in *N. helenae*. Bravi (1994: 61, fig. 6) considered this plate as the antorbital in *N. pentlandi*. However, we agree with Saint-Seine's interpretation that this rough bone is the nasal, even though we cannot observe the supraorbital sensory canal. Moreover, a partially preserved elongated bone at the level of the premaxilla has been observed in IGM-8175 and IGM-8176 (Fig. 3.4). This bone is considered as the antorbital because of the presence of two foramina that represent the openings of the infraorbital sensory canal. The vomer is not completely exposed in any of the specimens, but in IGM-8173, IGM-8175, IGM-8176 (Fig. 3.4) and IGM-8177 there are four stout pointed teeth smaller than those of the premaxillary teeth that correspond to the vomerian dentition.

Orbit and circumorbital bones—The eyes are enlarged compared to other *Notagogus* species, with a ratio orbit / head length = 0.30 – 0.37. Two rows of at least five supraorbitals are preserved in IGM-8172 (Fig. 3.2), IGM- 4173 (Fig. 3.3) and IGM-8176 (Fig. 3.4). The first row rests on the orbital margin of the frontal bone. The anterior supraorbital is triangular and extends anteriorly. The remaining elements are larger and rectangular in shape. The second row comprises five rectangular and polygonal bones smaller than those of the first row. The surface of all supraorbital bones is completely covered by large ganoine tubercles forming ridges. This condition is similar in *N. helenae* Saint-Seine, 1949:196, fig. 85) and *N. pentlandi* (Bravi, 1994: 61, figs. 5, 6).



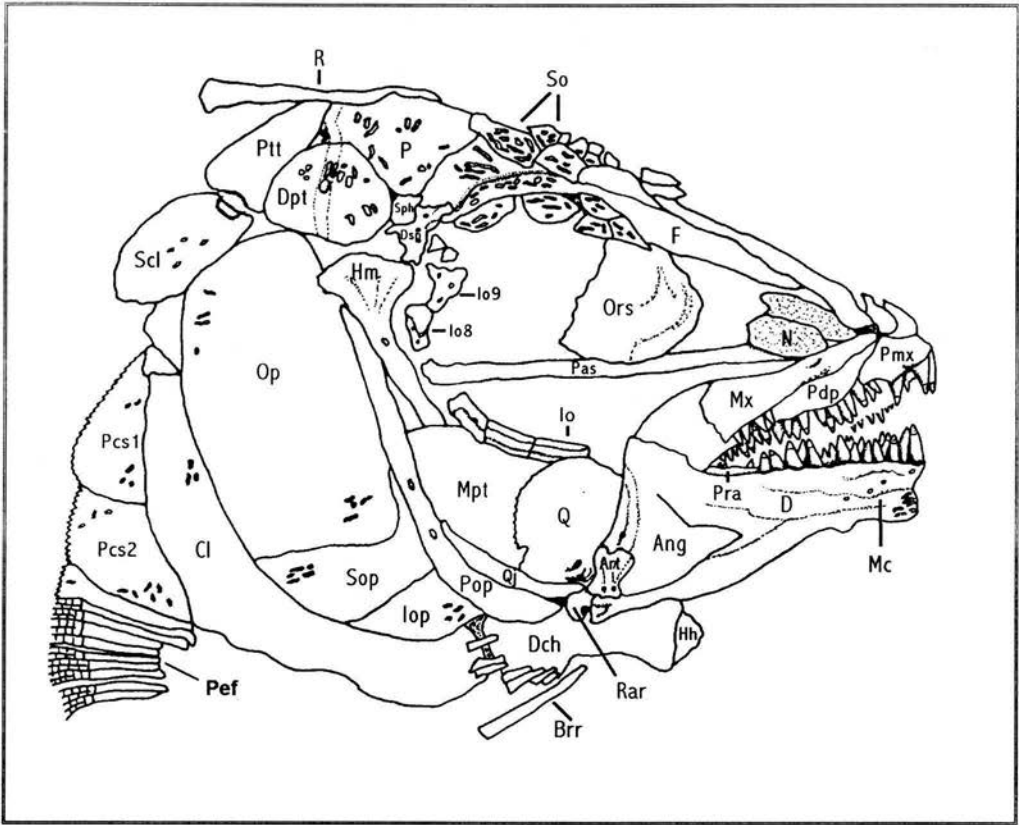


Figure 3.2. Camera lucida drawing of the holotype skull IGM-8172. Scale bar = 0.5 cm.

The infraorbital bones have the typical scroll like shape of *Notagodus*, forming delicate scrolls around the upper and lower borders of the infraorbital sensory canal. The infraorbital series is not complete in any of the specimens but it was probably constituted by nine bones as is usual within the family. The eighth and ninth infraorbitals are perforated by small pores.

The dermosphenotic is a triangular bone fully incorporated into the skull roof. The anterior wall extends to the finger-like projection of the frontal. The posterior portion abuts the lateral margin of the dermopterotic. In IGM- 8172 (Fig. 3.2) and IGM-8173 (Fig. 3.3) there is an unidentifiable bone (perhaps the sphenotic) that is more or less square in shape with irregular borders, and perforated by two pores. This bone is positioned above the posterodorsal margin of the dermosphenotic, in contact to the parietal dorsally and the posterior margin of the frontal anteriorly, and separates the orbital region from the otic portion. The sphenotic has not been reported before as part of the skull roof in macrosemiids, and it has not been found in any of the Mexican taxa. However, Bartram (1977: 146, fig. 3) noted a small portion of the sphenotic above the prootic and covered by the



dermosphenotic, thereby forming part of the braincase of *Macrosemius rostratus*. Although an external sphenotic restricted to the posterodorsal margin of the dermosphenotic has not been found in other halecostomes, in *Watsonulus* (Olsen, 1984), *Ophiopsis* (Bartram, 1975), *Oshunia* (Maisey, 1991), *Ionoscopus* (Lambers, 1992), *Semionotus* (Olsen and McCune, 1991) and other halecomorphs, an external sphenotic is usually placed contacting the posteroventral margin of the dermosphenotic and never contacting the parietal and frontal.



Figure 3.3. Head and squamation of *Notagogus novomundi* sp. nov., specimen IGM-8173.

Bravi (1994: fig. 5) shows a line drawing of a specimen of *Notagogus pentlandi*, as preserved. In the drawing, a line within the dermosphenotic can be also interpreted as the suture between the dermosphenotic anteriorly and the sphenotic posteriorly. According to our interpretation, this sphenotic would be placed in the same topology as in *N. novomundi* n. sp. If so, the sphenotic forming part of the skull roof would be a feature never previously reported in *Notagogus*. According to Lambers (1992: 157), a sphenotic exposed in the skull roof is primitive among neopterygians, so the display of this primitive character in *N. novomundi* n. sp. closes macrosemiids to the halecomorph condition.

**Hyopalatine bones**—The hyomandibula is dorsally expanded with a convex border (Fig. 3.2). The dorsal margin of the hyomandibula forms a wide projection. The anterior margin extends

to the level of the lower portion of the dermosphenotic, and posteriorly the bone overlaps the lateral surface of the opercle where the opercular process occurs. The dorsal triangular shape displayed by the bone, gradually tapers in the ventral region, forming two parallel margins that end in the dorsal surface of the metapterygoid. The foramen for the hyomandibular nerve pierces the bone in the middle, above the level of the parasphenoid.

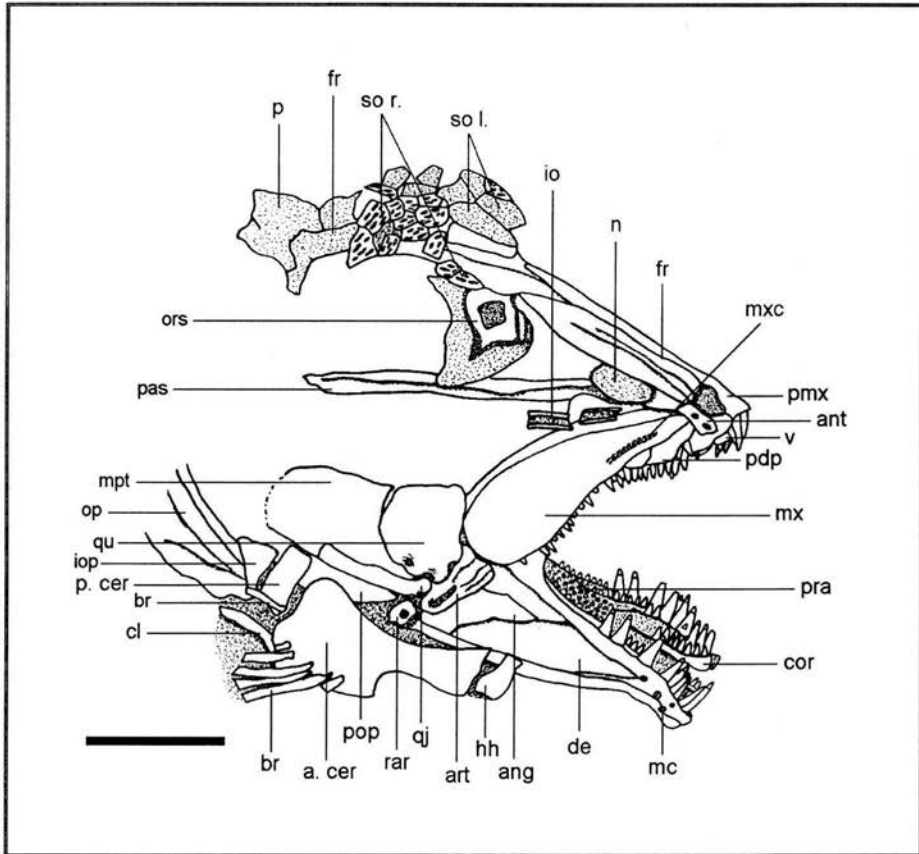


Figure 3.4. Head of the specimen IGM-8176, showing the prearticular and coronoid dentition. Scale bar = 0.5 cm.

The shape and extension of the metapterygoid is not clear in any of the specimens, but the anterior margin that contacts the quadrate is concave. The upper margin appears to be straight, but it is covered by the infraorbital bones (Fig. 3.2). The quadrate (Figs. 3.2, 3.4) is similar to that of *N. denticulatus* (see Bartram, 1977:193, figs. 38, 39) and *N. pentlandi* (see Bravi, 1994: 61, figs. 5, 6), with convex and wavy posterior and dorsal borders.

The quadratojugal (Figs. 3.2, 3.4) lies along the anterior edge of the preopercle as usual. Anteriorly the bone is narrow, but it expands posteriorly over the ventrolateral surface of the metapterygoid, as in *N. inimontis* (see Bartram, 1997:200, fig. 42) and *N. pentlandi* (see Bravi, 1994: 61). The ectopterygoid is partially exposed in IGM-8172 (Fig. 3.2) with about six stout pointed teeth. The dermopalatines are partially visible in IGM-8172 (Fig. 3.2) their margins are not clear; the oral border bears about ten strong and pointed teeth.

Upper jaw—The premaxilla has a broad anterior portion that tapers posteriorly to form the nasal process. It bears five stout and slightly curved acrodine teeth (Figs. 3.2, 3.3, 3.4). The maxilla is better preserved in IGM 8176 (Fig. 3.4). It has a long cylindrical anterior process that widens posteriorly, forming a convex posterior border. The upper edge is almost straight and the oral border is concave. In IGM-8172 (Fig. 3.2) the outline of a sensory canal preceded by five foramina is observed along the anterior process of the maxilla. This canal may be a branch of the infraorbital sensory canal as that of *Ophiopsis* (Bartram, 1975: 190), being the first report of this canal in macrosemiids. In the posterior part of the oral border, there are seventeen stout and pointed acrodine teeth that are half the size of those on the premaxilla.

Lower jaw—The dentary has a squared symphysis and a high coronoid process, as *N. pentlandi* (see Bravi, 1994: 62, figs. 8, 9). The ventral border is slightly concave and the oral border bears a row of eleven stout and pointed acrodine teeth, larger than those of the premaxilla. The first tooth is slightly higher than the remainder. The mandibular sensory canal is completely enclosed in a tube that opens by at least three small pores in the anterior portion (Figs. 3.2, 3.3, 3.4). This condition is similar to that of *N. pentlandi*, and confirms the suggestion of Bravi (1994) that at least in some *Notagodus* species this condition prevails. This contradicts the idea that all macrosemiids exhibit the mandibular sensory canal in an open trough. In the type specimen, some large ganoine tubercles decorate the symphysis.

The angular (Figs. 3.2, 3.4) is triangular with the dorsal border notched in the middle. It extends above the mandibular canal of the dentary. The articular is rectangular with a broad articular facet as in *Macrosemius* (see Bartram, 1977:149, fig. 9). Two small holes of the sensory canal are positioned in the lower portion of the bone. The retroarticular is rounded and excluded from the facet of the jaw articulation as in most teleost (Nelson 1973, p. 340). It caps the posterior end of the dentary below the articular.

The prearticular (Figs. 3.2, 3.4) is completely covered by numerous rows of short and wide teeth with a nipple of ganoine as in most macrosemiids. Bartram (1977: 151, fig. 11) described this kind of teeth in *Macrosemius* and named them mammiliform teeth. The teeth of the outer row are

about twice the size of those on the internal rows. The coronoid is partially exposed in IGM-8176 (Fig. 3.4) but its boundaries are not clear. The coronoid bears at least one row of numerous small pointed acrodine teeth.

**Opercular series**—The anterior and posterior edges of the preopercle form a smooth curve (Fig. 3.2). The dorsal arm ends below the level of the opercular process of the hyomandibula and the ventral arm ends at the level of the quadrate-lower jaw articulation. The preopercular sensory canal is exposed in the lower part of the dorsal arm by three pores.

The opercle (Fig. 3.2) is about two times as deep as it is wide. The surface is completely covered by large ganoine tubercles arranged in concentric rows. The subopercle forms the usual long antero-dorsal process of macrosemiids. Its surface is also completely covered by ganoine tubercles that are smaller than those of the opercle. The interopercle is a small triangular bone as usual, covered by irregular ganoine tubercles. There are eight branchiostegals partially preserved in IGM-8172 (Fig. 3.2), but their length is not known.

In IGM-8176, a posterior squared ceratohyal is exposed (Fig. 3.4), with one small, broken branchiostegal ray. The anterior ceratohyal is rectangular in shape. The posterior end is expanded as in other macrosemiids, with three branchiostegals attached to the posterior edge and three branchiostegal rays to the ventral edge. The hypohyal is a small triangular bone.

**Pectoral girdle and fin**—The posttemporal (Fig. 3.2) is triangular with an expanded lateral portion that bears a wide pore of the sensory canal near the posterior margin. At least the dorsal margin bears small ganoine tubercles of irregular shape. The supracleithrum is elongated and the medial face is pierced by the canal of the lateral line. The pore is inflated and the surface is completely covered by discrete ganoine tubercles. The cleithrum is curved in both edges and its hind border forms a shallow sinus opposite the fin insertion, as in *N. pentlandi* (Bravi, 1994: 64). Its surface is covered with large discrete ganoine tubercles aligned in rows. The chondral elements of the pectoral girdle are not preserved in any of the specimens. The fin consists of 12 branched rays and there are no fulcra (Fig. 3.2).

**Pelvic fin**—The pelvic fin consists of six branched rays of which the first bears basal and fringing fulcra (Fig. 3.6).

**Dorsal and anal fins**—The dorsal fin is divided into two closely spaced lobes (Fig. 3.6). The first lobe is longer and has 13 widely spaced rays. The first ray is short and unbranched, preceded by two small splints that may be basal fulcra. The posterior lobe is narrower although containing

also 13 rays, which are more closely set than those of the anterior lobe. The leading ray is short and unbranched, the second is also unbranched but segmented, shorter than the remainder branched and segmented rays. The anal fin consists of 7-8 rays. The leading is short, unbranched and unsegmented and is preceded by a basal and fringing fulcra (Fig. 3.6).

**Caudal fin**—The caudal fin (Fig. 3.5) is forked with five or six branched rays emerging from the dorsal lobe and eight in the ventral lobe. The series of dorsal basal fulcra begins at the level of the caudal peduncle, reducing in size along the upper most fin ray and forming the fringing fulcra that extend over the rays to the posterior end. The series of ventral fulcra begins before the base of the ventral caudal ray. The fulcra are shorter, and not as numerous as those of the dorsal caudal ray. The ventral series of fringing fulcra ends before the bifurcation of the ray.

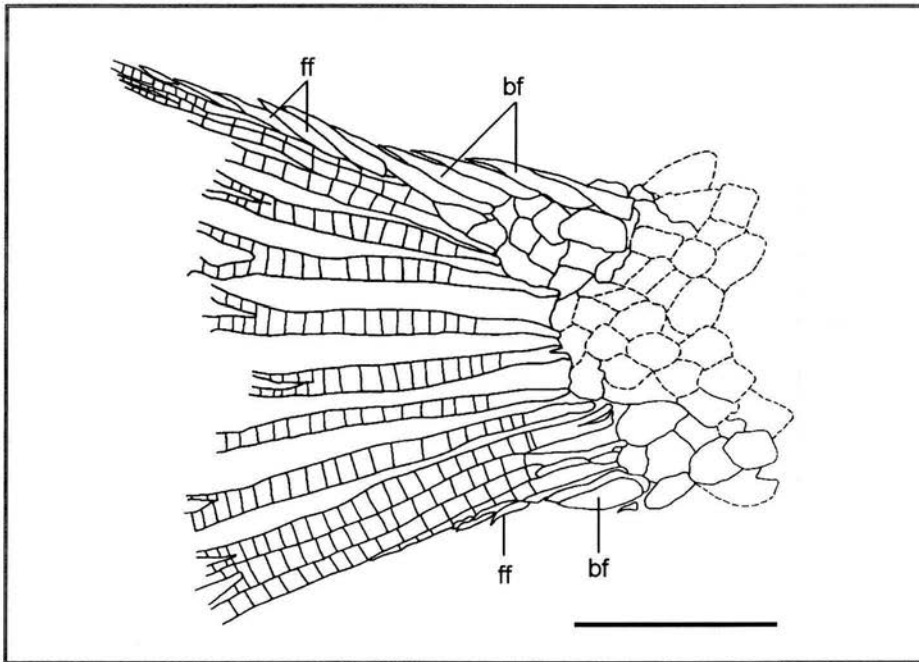


Figure 3.5. Camera lucida drawing of the caudal region in IGM-8176. Scale bar = 0.5 cm.

**Squamation**—The squamation is complete. In the dorsal and medial portion of the trunk the scales are deep hexagons, but the ventral and posterior scales are squared (Fig. 3.5). The hind border of each scale is serrated. The typical peg and socket articulation is pronounced in the anterior scales. A thick ganoine layer covers the surface of all scales and about five concentric rings are outlined in their outer margin. There are about 40 lateral line scales and about 16 transverse scales at the deepest point of the trunk. The lateral line extends through the fourth or fifth

longitudinal row. In the caudal region, the posterior margin of the scales of the lateral line are notched. There are three postcleithral scales aligned along the posterior border of the cleithrum (Fig. 3.2). The uppermost is the largest and they decrease in size ventrally. The posterior border of these scales has serrations and the surface is ornamented with smooth ganoine tubercles. The anal fin is preceded by at least three large and rounded scales (Fig. 3.6).

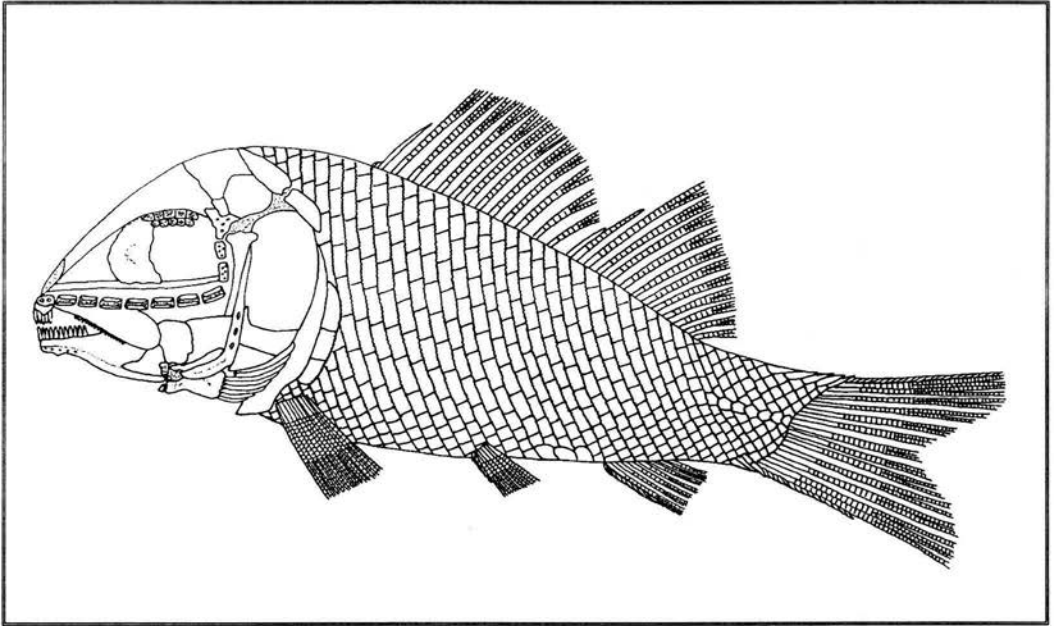


Figure 3.6. *Notagogus novomundi* sp. nov. Restoration of the skeleton.

#### PHYLOGENY OF MACROSEMIIDAE

The relationships of Macrosemiidae are poorly understood because most of the species described are based on poorly preserved specimens with little information of their anatomy. Recent papers on macrosemiids include the redescription of some species such as *Legnonotus krambergeri* (Tintori and Renesto, 1983) and *Notagogus pentlandi* (Bravi, 1994). Bartram (1977) reviewed the anatomical structure of the family and compared it with other actinopterygians, suggesting possible groups to which macrosemiids could be related and the interrelationships within the family, but without making a true phylogenetic analysis. In the present paper we attempted to evaluate Bartram's hypothesis of relationships within macrosemiids using cladistic methodology. In the analysis were included *Macrosemius* Agassiz, 1844, *Legnonotus* Egerton, 1854, *Propterus* Agassiz, 1834, *Histionotus* Egerton, 1854, *Neonotagogus* Bravi, 1994, all known *Notagogus*

species (*N. pentlandi* Agassiz, 1835, *N. inimontis* Thiollière, 1850, *N. decoratus* Eastman, 1914, *N. parvus* Traquair, 1911, *N. ferreri* Wenz, 1964, and *N. helenae* Thiollière, 1850, *Notagogus novomundi* sp. nov., and a second new species of macrosemiid from Tlayúa (González-Rodríguez et al., in press; here labeled as Tlayúa sp. 2). *Enchelyolepis* Sauvage, 1883 was excluded because of the lack of a complete description of the genus. Following recent findings of Olsen and McCune (1991) *Semionotus* was selected as the outgroup based on its possible sister group relationship with macrosemiids.

The phylogenetic analysis was performed using the Heuristic Search algorithm with 100 random additional sequences of PAUP version 3.1.1 (Swofford, 1993). The data matrix was based on Bartram (1977) character list, where characters [1-4], [6], [8], [10-14] are Bartram's and the rest are new (Appendix 3.1). Some *Legnonotus* characters were recoded as indicated by A. Tintori, pers. com., 2003. Final data matrix bears 14 taxa and 20 informative characters (Table 3.1). All characters were unordered and unweighted. Selected options of PAUP were branch-swapping using Tree-Bisection-Reconnection (TBR), MULPARS option in effect, and tree rooted with selected outgroup. Character distribution was interpreted by ACCTRAN, but DELTRAN interpretation is also discussed when necessary.

All 78 resultant trees were found at replicate 1, which indicates a great probability that all equally most parsimonious trees were found. The most parsimonious trees have a tree length of 38 steps, with a consistency index (CI) = 0.605, homoplasy index (HI) = 0.421, retention index (RI) = 0.706, and a rescaled consistency index (RC) = 0.427. Strict consensus tree result (Fig. 3.7) suggests that *Notagogus novomundi* sp. nov. belongs to the genus *Notagogus*, branching out as the sister taxon of *N. helenae*, both placed at the base of the genus node. The genus *Neonotagogus* is also included within this *Notagogus*, suggesting that there is no reason to consider this genus as a different taxon, as suggested by Bravi (1994). The inclusion of *Neonotagogus* within *Notagogus* persist even if taxa with most missing data were removed from the analysis (e. g. *N. parvus*, *N. ferreri*, *N. decoratus*, and *N. inimontis*) separately or simultaneously. The species *Neonotagogus denticulatus* should then be reincorporated into the genus *Notagogus*. Although the difference of *Neonotagogus* with *Notagogus* was based on the presence of an open mandibular sensory canal, not known for most *Notagogus* species (Table 3.1). This character is shared with all derived macrosemiids (*Macrosemius*, *Legnonotus*, *Propterus*, *Histionotus* and Tlayúa sp. 2). The presence of this character in *N. denticulatus* however is best interpreted as a parallelism.

Macrosemiidae is defined by a single unambiguous character: lack of fulcra in pectoral fins [16]. ACCTRAN character optimization suggests another two ambiguous synapomorphies: hyomandibula forming a long flange alongside the preopercle [8] and dorsal fin divided in two lobes [13]. However, under DELTRAN character 8 could be defining the unnamed clade *Macrosemius* +



*Legnonotus* + *Propterus* + *Histionotus* + *Tlayúa* sp. 2 (see below). Other diagnostic characters of Macrosemiidae not used in the analysis because are shared by all members with no variance within the ingroup are the presence of nine scroll like infraorbitals, two of them behind the orbit, a small interopercular remote from the jaw, long dorsal fins, short jaw, and small size (Bartram 1977). This unique combination of characters suggests that the Macrosemiidae is a true monophyletic taxon.

*Notagogus* (including *N. denticulatus*) is defined by three unambiguous characters: depth of the body medium [1], infraorbitals without a laminar component [5], ganoine reduced on scales [12], and triangular or subtriangular dermopterotic [19(2)], the last unknown for *N. denticulatus*, *N. inimontis*, *N. ferreri* and *N. parvus*. DELTRAN optimization suggests another ambiguous characters that might be supporting *Notagogus*: dorsal fin divided in two lobes [13].

The clade *N. novomundi* + *N. helenae* is placed at the base of *Notagogus*, supported by the single character two rows of supraorbitals [18]. The sister clade is comprised by all other *Notagogus* species. A first polytomy is constituted by *N. denticulatus*, *N. ferreri* and the clade *N. pentlandi* + *N. inimontis* + *N. decoratus* + *N. parvus*, supported by 13 or less caudal fin rays [15] and the ambiguous character one row of supraorbitals [18(0)]. The clade *N. pentlandi* + *N. inimontis* + *N. decoratus* + *N. parvus*, is supported by the presence of fulcra in pectoral fins [16(0)], here interpreted as a reversal of the Macrosemiidae diagnostic condition lack of fulcra in pectoral fins.

In the tree, *Notagogus* is a basal taxon of Macrosemiidae (Fig. 3.7). *Macrosemius*, *Legnonotus*, *Tlayúa* sp. 2 and the clade *Propterus* + *Histionotus* branch off forming another polytomy which monophyly is well supported by five characters: four unambiguous (large sensory canals on the posterior part of the skull roof exposed by a large fenestrae [3], dermosphenotic not incorporated into the skull roof [4], mandibular sensory canal extended in an open trough [9], and dermopterotic shorter than parietal length [20], and one ambiguous (maxillary teeth absent or with very small denticles [10]. The polytomy *Macrosemius* + *Legnonotus* + *Tlayúa* sp. 2 is supported by a shallow body [1(2)], absence of scales in a strip along either sides of the dorsal fin [11], 13 or less caudal fin rays, and the ambiguous character dorsal fin undivided [13(0)] which derived condition [13(1)] is maintained in *Tlayúa* sp. 2. The sister-group relationships of *Propterus* and *Histionotus* are supported by a notched quadratojugal [6] and the margin of the dorsal fin emarginated [14].

The cladistic relationships for the Macrosemiidae genera supports Bartram's (1977) hypothesis which suggests the sister-group relationships of the clade *Propterus* + *Histionotus* with *Macrosemius* + *Legnonotus*, and *Notagogus* branching off at the base. Our analysis, however, solve the interespecific relationships of *Notagogus*, not studied by Bartram.



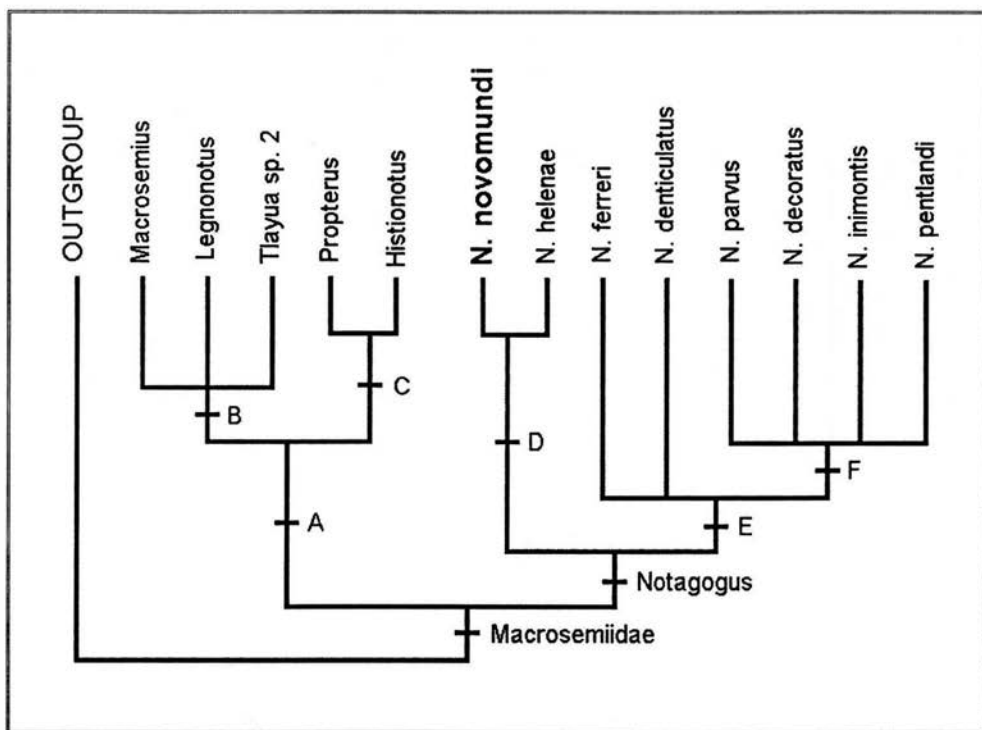


Figure 3.7. Strict consensus of 78 equally most parsimonious trees showing the interrelationships of Macrosemiidae. Data from Table 3.1. Most parsimonious tree length = 38, CI = 0.605, HI = 0.421, RI = 0.706, RC = 0.427. List of apomorphies (only unambiguous characters). **Macrosemiidae**—lack of fulcra in pectoral fins [16]; **A**—large sensory canals on the posterior part of the skull roof exposed by a large fenestrae [3], dermosphenotic not incorporated into the skull roof [4], mandibular sensory canal extending in an open trough [9], dermopterotic shorter than parietal length [20]; **B**—shallow body [1(2)], absence of scales in a strip along either sides of the dorsal fin [11], 13 or less caudal fin rays; **C**—notched quadratojugal [6], margin of the dorsal fin emarginated [14]; **Notagogus**—depth of the body medium [1], infraorbitals without a laminar component [5], ganoine reduced on scales [12], triangular or subtriangular dermopterotic [19(2)]; **D**—two rows of supraorbitals [18]; **E**—13 or less caudal fin rays [15]; **F**—fulcra in pectoral fins [16(0)]; **Macrosemius**—parietals with smooth surface [2], fused quadrate and quadratojugal [7], ganoine on scales reduced or absent [12]; **Tiayua sp. 2**—two rows of supraorbital bones [18]; **Propterus**—ganoine on scales reduced or absent [12]; **Histonotus**—quadrate and quadratojugal fused [7], fulcra in pectoral fins [16(0)]. **N. novomundi**—rounded dermopterotic [19]; **N. helenae**—parietals with smooth surface [2]; **N. ferreri**—pelvic fins without fulcra [17]; **N. denticulatus**—mandibular sensory canal runs in an open trough [9]; **N. pentlandi**—two rows of supraorbital bones [18].

## PALEOGEOGRAPHICAL SIGNIFICANCE OF THE NEW MACROSEMIID

Results in the phylogenetic analysis do not match the stratigraphic data for the Macrosemiidae. Although *Legnonotus* branches off as a derived taxon, sister-group of *Macrosemius* and *Tlayúa* sp. 2, it is the oldest known macrosemiid ranging from the Carnian to the Norian in the Triassic. To contrast, the sister taxa *Macrosemius* and *Tlayúa* sp. 2, are known for the Kimmeridgian (Upper Jurassic) and for the Albian (Lower Cretaceous), respectively; and *Notagogus*, the most basal genus of the Macrosemiidae, extends its range from the Kimmeridgian to the Albian. This result shows a lack of correspondence between the stratigraphy and the cladistic relationships of the group, suggesting that the fossil record of the Macrosemiidae is fairly incomplete.

The absence of correspondence between the stratigraphic and cladistic data makes the biogeographic history of the Macrosemiidae complicated, and is better explained using only stratigraphic information. Macrosemiids appear to have followed the opening of the Tethys Ocean to the west from the Triassic to the Lower Cretaceous until the formation of the north part of the Atlantic Ocean. During the Triassic, the two known species of *Legnonotus* (*L. kramberger* and *L. cothamensis*) were geographically confined to the Tethys Ocean, being found only in European fossil localities (Fig. 3.8 A). There is no information about macrosemiids during the Lower Jurassic, but during the Upper Jurassic is recorded a great radiation in which *Macrosemius*, *Enchelyolepis*, *Propterus*, *Histonotus* and *Notagogus* originated, also confined to the Tethys Ocean (Fig. 3.8 B).

Although the Tethys Ocean was already open at its western part in an incipient Atlantic Ocean since the Callovian (Middle Jurassic; Smith *et al.* 1994), there are no records of the family in this region, maybe because of the lack of good marine deposits. The occurrence of the family in Mexico in the Early Cretaceous indicates a late migration of macrosemiids to the west before they became completely extinct at the end of the Albian (Fig. 3.8 C). The presence of two macrosemiids related to different clades suggests two independent migrations of these fishes to the west: The first within the genus *Notagogus* which related species lived contemporaneously during the Albian in both extremes of the Tethys-Atlantic continuous (*N. ferreri* and *N. pentlandi* in Europe, and *N. novomundi* sp. nov. in México); and the second, from which *Tlayúa* sp. 2 derived from *Macrosemius* and/or *Legnonotus* taxa, already extinct by the Albian.

Macrosemiids are usually found associated to reefs in Upper Jurassic and Lower Cretaceous localities. They appear to be linked with low energy lagoons, and may have been adapted, and perhaps confined to reef environments (Bartram, 1977). However, the presence of *Notagogus ferreri* and *Propterus vidali* in the fresh water locality of Las Hoyas, Spain (Fregenal-Martínez and Meléndez, 1995; Poyato-Ariza and Wenz, 1995) suggest the possibility of inhabiting a

diverse number of environments. The paleoenvironmental interpretation of the Tlayúa Quarry made by Espinosa-Arrubarrena and Applegate (1996) suggest the presence of a bio-rich lagoon, bordered by a large reef, fresh water and terrestrial environments during deposition, suggesting that Tlayúa macrosemiids lived near the reef or in brackish waters.

## CONCLUSIONS

*Notagogus novomundi* sp. nov. is the first European macrosemiid reported in Mexico, which indicates a Tethys distribution of the family during the Mesozoic. The new species is sister taxon of *N. helenae*, sharing two rows of supraorbital bones, but differs in the surfaces of parietals strongly ornamented and the presence of fulcra in the pelvic fins. It differs from other other *Notagogus* species in the small length (except *N. ferreri*) together with the presence of a short preorbital region, big eyes, rounded dermopterotic, and strong and pointed coronoid teeth. The attempt to establish the relationships of the new taxon within the family through a cladistic analysis resulted in a almost fully resolved tree at the generic level, and the first fairly resolved tree within *Notagogus*. This analysis supports the inclusion of *N. novomundi* sp. nov. within *Notagogus* and rejects the validity of *Neonotagogus* (Bravi, 1994) as a distinct genus. This examination also supports Bartram's (1977) hypothesis in which *Notagogus* is a basal taxon, sister-group of the clade *Propterus* + *Histionotus* and *Macrosemius* + *Legnonotus*.

Stratigraphic information of world macrosemiids suggests a migration of the family from its original distribution in Tethys Ocean to the west, following the aperture of the northern part of the Atlantic Ocean until Mexico. At least two migrations can be recorded within the family, one within *Notagogus* and another one within its sister clade comprised by all other macrosemiid genera.

The beautifully preserved Tlayua macrosemiids exhibit exquisite details of the anatomy of the group never reported before. This preservation has lead to suggest new characters that together with the review of the poorly known anatomy of the European taxa, will help to complete the knowledge of the family, resolving their interespecific relationships and the phylogenetic position of Macrosemiidae within the halecostomes.

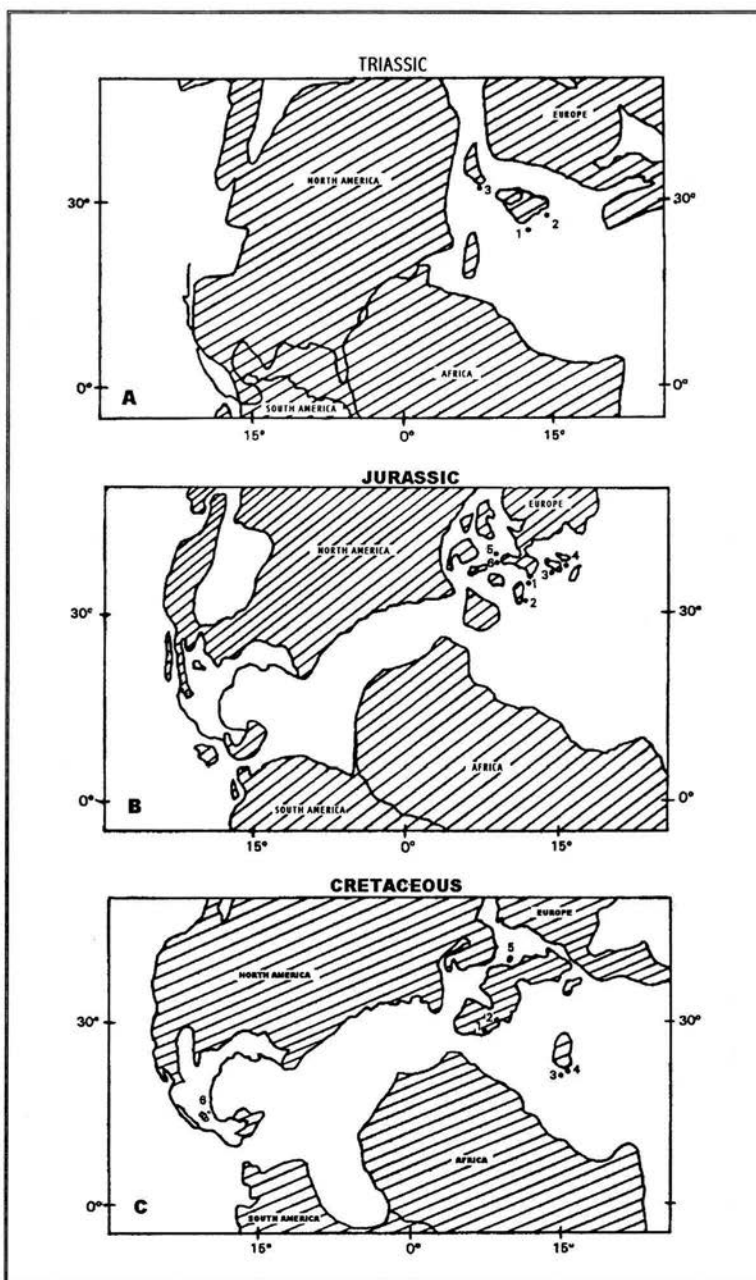


Figure 3.8. Localities bearing macrosemyids world wide. **Triassic:** 1. Lombardi, Italy; 2. Hallein, Austria; 3. Gloucestershire, Great Britain. **Jurassic:** 1. Meuse, France; 2. Cerin, France; 3. Eichstätt, Germany; 4. Kelheim, Germany, 5. Wiltshire, Great Britain; 6. Dorsetshire, Great Britain. **Cretaceous:** 1. Montsec, Spain, 2. Las Hoyas, Spain, 3. Castallammare, Italy, 4. Pietraroia, Italy; 5. Bernissart, Belgium, 6. Tlayúa, México.

## APPENDIX 3.1

List of characters used in the phylogenetic analysis. Characters and character polarization follow Bartram (1977) with the exception of characters [5], [7], [9], [15-20] that are new.

1. Trunk depth: [0] deep-bodied (width / standard length ratio 0.35 - 0.45); [1] medium size (width / standard length ratio 0.30 – 0.34); [2] shallow body (width / standard length ratio 0.25 – 0.29).
2. Surface of parietals: [0] strongly ornamented; [1] smooth surface.
3. Sensory canals in the posterior part of the skull roof: [0] narrow and completely enclosed; [1] large and exposed by large fenestrae.
4. Incorporation of dermosphenotic into the skull roof: [0] incorporated into the skull roof and enclosing the junction between infra and supraorbital canal; [1] not incorporated into the skull roof and not enclosing the junction between infra and supraorbital canals.
5. Infraorbital shape: [0] with the laminar component of the latero-sensory canal extended; [1] absent.
6. Shape of the quadratojugal: [0] without notch; [1] notched close to the distal end.
7. Junction between the quadrate and quadratojugal: [0] quadrate and quadratojugal not fused; [1] quadrate and quadratojugal fused.
8. Extension of the hyomandibula: [0] not forming a long flange on the outer surface, alongside the leading edge of the preopercle; [1] forming a long flange on the outer surface, alongside the leading edge of the preopercle.
9. Mandibular sensory canal: [0] runs in a bony tube, opening by large pores in the anterior portion of the dentary; [1] runs in an open trough.
10. Maxillary teeth: [0] in a full row along the posterior expansion of the maxilla; [1] absent or with very small denticles.
11. Squamation on either side of dorsal fin: [0] complete; [1] absent in a strip along the fin.
12. Ganoine on scales: [0] not reduced, in occasions forming strong ridges; [1] reduced or absent.
13. Dorsal fin: [0] undivided; [1] divided forming two lobes.
14. Anterior dorsal fin margin: [0] continuous margin; [1] emarginated.
15. Caudal fin rays: [0] 14 or more; [1] 13 or less.
16. Fulcra in pectoral fins: [0] present; [1] absent.
17. Fulcra in pelvic fins: [0] present; [1] absent.
18. Supraorbital rows: [0] one row; [1] two rows.
19. Shape of the dermopterotic: [0] squared; [1] rounded; [2] triangular or subtriangular.
20. Dermopterotic length to parietal length: [0] length about equivalent; [1] dermopterotic shorter.

Table 3.1. Data matrix used in the phylogenetic analysis of Macrosemiidae. \* (asterix) indicates the outgroup.

taxa/character	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Semionotus</i> *	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macrosemius</i>	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Legnonotus</i>	2	0	1	1	0	0	0	?	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Tlayua</i> sp. 2	2	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Propterus</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Histonotus</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>N. denticulatus</i>	1	?	0	0	1	0	0	?	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	?	?
<i>N. novomundi</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0,1	1	0	1	1	0
<i>N. pentlandi</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	0
<i>N. inimontis</i>	1	?	0	0	1	0	0	?	?	0	0	1	1	0	1	0	0	0	?	?
<i>N. decoratus</i>	1	?	0	0	1	0	?	?	?	?	0	1	1	0	1	0	0	?	2	0
<i>N. ferreri</i>	1	?	0	0	1	0	?	?	?	?	0	1	1	0	1	1	1	0	?	?
<i>N. helenae</i>	1	1	0	0	1	0	?	?	?	0	0	1	1	0	0	1	1	1	2	0
<i>N. parvus</i>	1	?	0	?	1	0	?	?	?	?	0	1	1	0	?	0	0	?	?	?

## CAPÍTULO IV

### A NEW MACROSEMIID GENUS AND SPECIES (MACROSEMIIDAE: HALECOSTOMI) FROM THE ALBIAN (EARLY CRETACEOUS) TLAYÚA QUARRY, PUEBLA, CENTRAL MEXICO

(En revisión, en el Journal of Paleontology)

#### RESUMEN

Se describe un nuevo género y especie de macrosémido de los depósitos albianos en Tlayúa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. El nuevo taxón exhibe una combinación de caracteres plesiomórficos y apomórficos, similar a lo observado en otros macrosémidos del mismo depósito. El nuevo género se asemeja a *Macrosemiocotzus*, pero también comparte varios caracteres con *Notagogus*, el macrosémido basal. Un análisis cladista, usando al algoritmo Branch and Bound de PAUP, adicionando nuevos caracteres a la matriz, reveló que el nuevo taxón es grupo hermano de *Macrosemiocotzus*, compartiendo dientes coronoides cónicos y puntiagudos, una aleta dorsal dividida, con los dos lóbulos conectados, y dos hileras de supraorbitales; y junto con *Macrosemius* y *Legnonotus*, constituye un grupo monofilético, soportado por un cuerpo delgado, ausencia de una hilera de escamas debajo de cada lado de la aleta dorsal (reversión en el nuevo taxón) y el carácter ambiguo aleta dorsal no dividida (también una reversión en este nuevo taxón). Este trabajo proporciona nueva evidencia en la búsqueda de más datos para comprender las relaciones filogenéticas de la familia. La gran diversidad de macrosémidos en la Cantera Tlayúa, sugiere que esta familia radió en la costa Oeste del Mar de Tethys a finales del Cretácico, independientemente de la radiación de *Notagogus*.

#### ABSTRACT

A new macrosemiid genus and species from the Albian deposits in Tlayúa, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, is described. The new taxon exhibits a unique combination of characters similar to those observed in other macrosemiids of the same deposits. The new genus resembles *Macrosemiocotzus*, but also shares many characters with the more basal *Notagogus*. A cladistic analysis using the Branch and Bound algorithm of PAUP with a revised data matrix including some new characters, revealed that the new taxon is the sister of *Macrosemiocotzus*, sharing coronoid teeth conical with pointed tips, a divided dorsal fin with the two lobes connected, and two rows of supraorbitals; and together with *Macrosemius* and *Legnonotus*, constitute a monophyletic assemblage supported by a shallow body, no strip of scales below either side of the dorsal fin (reversed in the new taxon), and the ambiguous character dorsal fin undivided (also reversed in the new taxon). This paper provides new information in the

search of more data to understand the phylogenetic relationships within the family. The great diversity of macrosemiids in the Tlayúa Quarry suggests that this family radiated on the west coast of the Tethys Ocean by the end of the Early Cretaceous, independently to a radiation of *Notagodus*.

## INTRODUCTION

The family Macrosemiidae has been reported from Mesozoic deposits of Europe, including the genera *Macrosemius*, *Legnonotus*, *Enchelyolepis*, *Propterus*, *Histonotus* and *Notagodus*. In the Albian deposits of the Tlayúa Quarry, in Central Mexico have been found over 170 well preserved macrosemiid specimens, belonging to at least five new species of which *Macrosemiocotzus americanus* (González-Rodríguez *et al.*, in press) and *Notagodus novomundi* (González-Rodríguez and Reynoso, in press) were already described.

The excellent preservation of the macrosemiids of the Tlayúa Quarry permits the search of new anatomical characters that can be used to increase the information to understand the phylogenetic relationships within the Family. The new genus and species here described is another example of the great diversity this family acquired in the western extreme of the Tethys Ocean by the Early Cretaceous, suggesting a local radiation before its extinction. The study of the Mexican macrosemiids helps to understand the anatomy of the group and will contribute to clarify the phylogenetic position of the family within the Halecostomi.

Abbreviations—IGM, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México; UNAM, Universidad Nacional Autónoma de México. Bone nomenclature follows Bartram's (1977) and abbreviations in the figures are: Adp, anterior dermopalatine; Ang, Angular; Ant, antorbital; Art, articular; Brr, brachioistegal ray; Bs, basipterygium; Cl, cleithrum; Cor, coronoid; D, dentary; Dch, anterior ceratohyal; Dpt, dermopterotic; Dsp, dermosphenotic; Ecp, ectopterygoid; F, frontal; Hm, hyomandibula; Io, infraorbital; Iop, interopercle; Mc, mandibular sensory canal; Mpt, metapterygoid; Mx, Maxillary; N, nasal; Op, operculum; Ors, orbitosphenoid; P, parietal; Pas, parasphenoid; Pmx, premaxilla; Pop, preoperculum; Pra, prearticular; Ptt, posttemporal; Q, quadrate; Qj, quadratoyugal; R, fin ray; Rar, retroarticular; Scl, supracleithrum; So, supraorbital; Sop, suboperculum; V, vomer.



SYSTEMATIC PALEONTOLOGY  
Infraclass NEOPTERYGII (*sensu* Patterson, 1973)  
Division HALECOSTOMI (*sensu* Patterson, 1973)  
Subdivision *incertae sedis*  
Family MACROSEMIIDAE Thiollière, 1858  
*CAHNUSEMIUS* gen. nov.

Etymology—From *Cahnu*, large, in Mixteco, a southern central Mexican native language; and *semius*, Gr., flag or mark. In reference to the expanded dorsal fin.

Type species—*Cahnusemius sheltoni* n. sp., only known species.

Diagnosis—As for the type species.

*CAHNUSEMIUS SHELTONI* new species.

(Figs. 4.1-4.4)

Etymology—To honor Shelton P. Applegate who has lead most of fish fossil research in the Tlayúa Quarry.

Holotype—IGM-8182, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Complete specimen prepared in resin, with the alimentary canal preserved (Figs. 4.1-4.3).

Type locality— Locality 370, Cantera Tlayúa, 2 km south east of the Colonia Morelos, in Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Middle Member of the Tlayúa Formation (Pantoja-Alor, 1992)

Age— Early Cretaceous (middle to late Albian; Seibertz and Buitrón, 1987; Cantú-Chapa, 1987)..

Diagnosis—Medium size macrosemiid (maximum known total length of 87 mm) similar to *Macrosemiocotzus* but with supratemporal absent; complete squamation on either side below the dorsal fin; infraorbitals forming delicate scrolls around the upper and lower borders of the infraorbital sensory canal; sensory canals in the posterior part of the skull roof narrow and completely enclosed; mandibular sensory canal extended in a bony tube opened with large pores in the anterior portion in the dentary, one row of coronoid teeth, almost equal length dermopterotic and parietal.

Referred specimens—IGM-8183, an almost complete specimen, lacking the ventral portion of the trunk (Fig. 4.4); IGM-8184, a poorly preserved complete specimen; IGM-8185, an incomplete specimen without caudal fin; IGM-8186, a complete specimen impression; IGM-8187, specimen without head.

Localities of the referred specimens—IGM-8183 in locality IGM-2775, IGM-8184 and IGM-8185 in locality IGM-2828; IGM-8186 in locality 370 and IGM-8187 in locality 370.

## Description

General features—*Cahnusemius sheltoni* n. gen. et n. sp. is a medium size elongated fish reaching a standard length of about 87 millimeters. The trunk is shallow and tapers gradually backwards (Fig. 4.1).

Skull, braincase, hyopalatine bones, and upper jaw—As in other macrosemiids, the frontals have a long slender preorbital region and a short, broad posterior region. The frontoparietal suture is sinuous. The parietals are rectangular, with a wide anterior portion. The posterior border is elevated by the sensory canal, which is exposed through a foramen in the midportion. The end of the canal is observed in the ventral surface of IGM-8182. The supratemporal is absent as in *Notagogus*.

The dermopterotic is a wide rounded bone that extends along the ventral edge of the parietal and posttemporal. The right and left nasals are preserved in IGM-8183 (Fig. 4.4). They are oval large bones similar to that found in *Notagogus helenae* (Saint-Seine, 1949) and *N. novomundi* (González-Rodríguez and Reynoso, in press).

The parasphenoid is stout and straight, the basiptyergoid is not exposed. The orbitosphenoid extends from the parasphenoid to the roof of the skull. Its posterior edge is deeply concave with a crescent moon shape. The anterior edge is convex with a dorsal projection that extends along the ventral border of the frontal. The ventral surface partially covers the parasphenoid.

There are two rows of at least four rectangular supraorbitals that are preserved in IGM-8183 (Fig. 4.4). The infraorbital series is partially preserved in the same specimen. There are five infraorbitals with the typical scroll-like shape of *Notagogus*, which form delicate scrolls around the upper and lower borders of the infraorbital sensory canals. The eighth and ninth infraorbitals placed behind the orbit are thicker, tube like, and perforated by small pores.

The dermosphenotic is a triangular bone not incorporated into the skull roof. The anterior wall extends to the orbital portion of the frontal. The posterior portion abuts the ventral margin of the dermopterotic. Small pores perforate the surface of the dermosphenotic. Only the anterior portion of the antorbital is preserved in IGM-8182 in which a hole, probably the sensory canal, is exposed (Fig. 4.3). The posterior part of the frontals, at the level of the second supraorbital, the lateral surface of the parietals, the dermopterotic, and the supraorbitals, are completely ornamented with ganoine tubercles.

The hyomandibular is dorsally expanded with straight lateral borders. The dorsal edge of the metapterygoid is straight and the anterior border concave, although its extension is not clear. The

quadrate is not completely exposed in any of the specimens, nevertheless, in IGM-8182 (Fig. 4.3) the wide articular facet of the bone is observed at the level of the preopercle. The quadratojugal rests as usual upon the upper surface of the ventral arm of the preopercle. Even though the bone is broken, the anterior portion seems to be wider than the posterior, which narrows posteriorly.

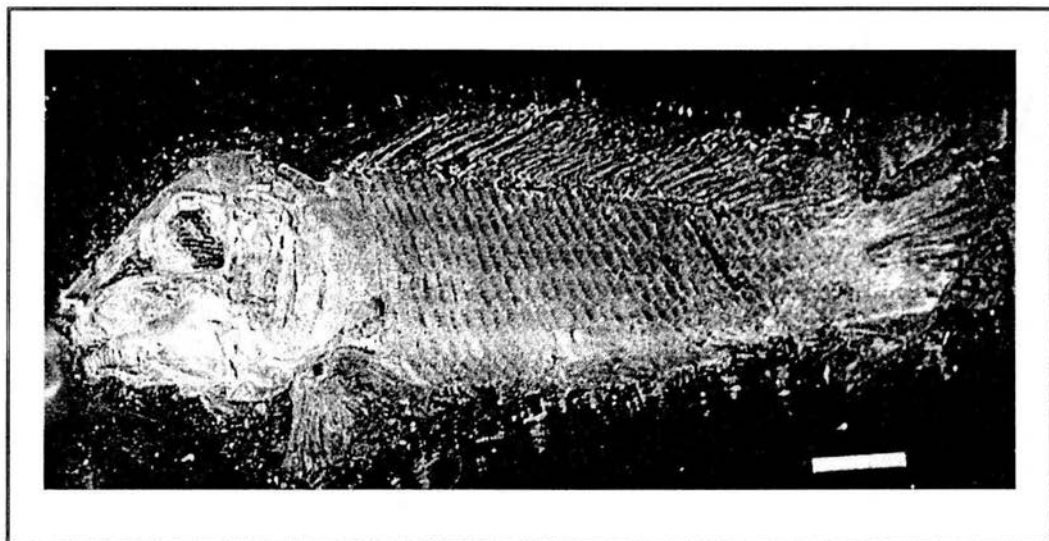


Figure 4.1 — *Cahnusemius sheltoni* n. gen et n. sp. (holotype IGM-8182 prepared in resin) from the Albian Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Central Mexico. Scale bar equals 1 cm.

In IGM-8182 a portion of an elongated bone with a rounded head is observed below the preopercle. This medial bone could correspond to the symplectic because of its position. Although this bone should be present between the quadrate and the quadratojugal, it seems to have been displaced forwards because of the skull compression. Its position and shape is very similar to that found in halecomorphs where the distal end of the bone articulates with the articular; however, its poor preservation makes difficult to assure its identification as the symplectic. A similar case is presented by Bartram (1977, p. 172, fig. 25) who noted two short and a small bones between the metapterygoid and quadrate of *Propterus elongatus*, called by him the right and the left symplectics. These bones were apparently displaced from their original position after dead, making their identity uncertain. Moreover, *P. elongatus* is the only macrosemiid in which the symplectic has been described. There is no evidence of a symplectic in any other Mexican or European macrosemiids, although all halecomorphs share unique enlarged well-developed symplectic and quadrate forming a double articulation with the lower jaw (Grande and Bemis, 1998).

The ectopterygoid and endopterygoid are exposed in laterodorsal view in IGM-8182, showing a concave dorsal border, but the teeth are not visible. The dermopalatine is rectangular in shape but their limits are not clear. It bears stout acrodine teeth.

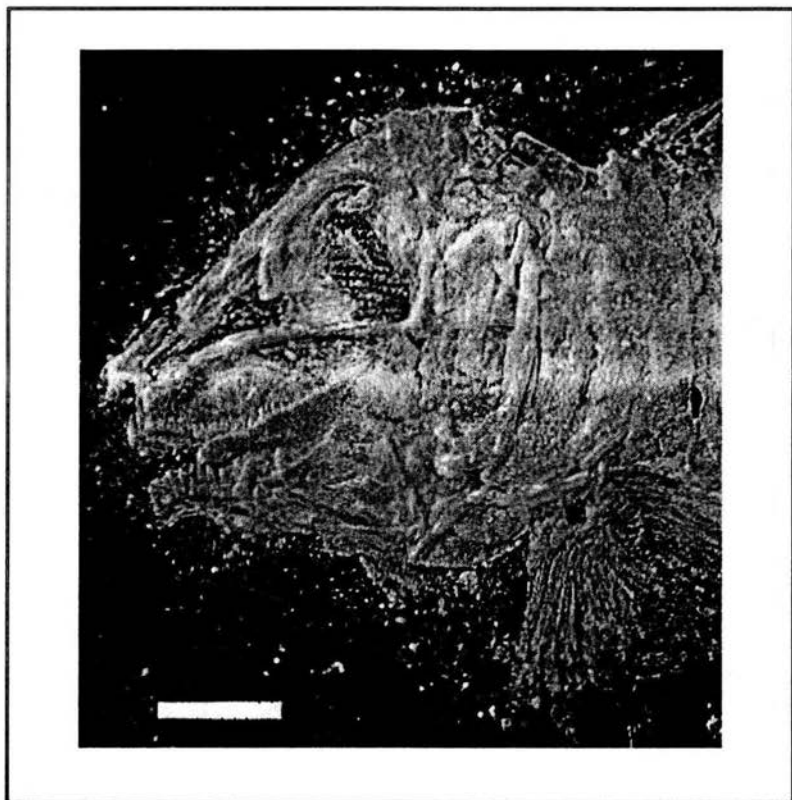


Figure 4.2 — Detail of the head in *Cahnosemius sheltoni* n. gen et n. sp. holotype IGM-8182, from the Albian Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Central Mexico. Scale bar equals 1 cm.

Upper jaw—The premaxilla has a broad dentigenous head with five stout teeth. In IGM-8182 the maxilla is preserved with the oral border upwards rotated during fossilization. It shows the upper and lower margins almost straight, the posterior edge convex, and the oral border with ten stout and pointed teeth of about half the size of the dermopalatine teeth. At the beginning of the posterior expansion, three perforations are observed, the middle one is rounded and the far left and right are oval in shape. They may correspond to foramina of the maxillary branch of cranial nerve. The vomer is not completely exposed in any specimen, but IGM-8183 (Fig. 4.4) shows two small and pointed vomerine teeth.

Lower jaw—The ventral border of the mandible is concave. The dentary bears 11 large and stout teeth equal in length to those on the premaxilla (Fig. 4.3). The teeth are most closely set in the anterior region where the dentary curves towards the symphysis. The mandibular sensory canal extends within a bony tube opened by lateral foramina along the anterior half of the dentary: three small dorsally and six larger ventrally. The canal continues along a bony tube in the ventral part of the angular which forms a long extension tapering above the sensory canal. The surangular is a small triangular bone that occupies the posterior portion of the coronoid process above the articular, which is rectangular with thickened lateral borders. The retroarticular is triangular and caps the posterior end of the angular below the articular as in *Macrosemius* (Bartram, 1977, fig. 9). The coronoid is short and bears a row of about six broad pointed teeth. The prearticular is longer than the coronoid but its length is not known since it is partially covered by the maxilla. It has one row of 10 teeth, similar to those of the coronoid is displayed in the oral border. These kind of broad and pointed teeth were reported before in *Macrosemiocotzus americanus* (González-Rodríguez *et al.*, in press) that contrast to the mammiliform teeth of all other known macrosemiids.

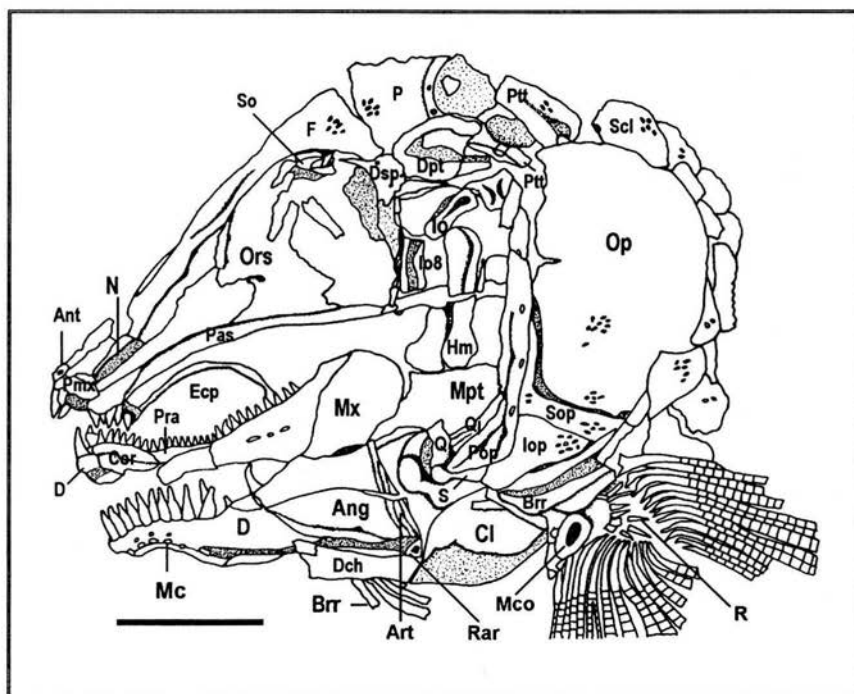


Figure 4.3. Skull camera lucida drawing of IGM-8182 of *Cahnosemius sheltoni* n. gen et n. sp. from the Albian Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Central Mexico. Scale bar equals 1 cm.

Preoperculum and opercular series—The anterior edge of the preopercle is concave with a posterior border gently convex. Its dorsal end is broken and slightly displaced, but in place, it should have almost reached the level of the dorsal edge of the opercle. The sensory canal is exposed by at least three perforations in the dorsal portion. The ventral part of the preopercle is deep and short. The opercle is about twice deep as wide. Its anterior edge is straight and curves dorsally. The subopercle is narrow with a long thin ascending process, which abuts a notch in the anterior ventral margin of the opercle. The interopercle is small and triangular. The lateral surfaces of the opercle, subopercle and interopercle are completely covered with irregular ganoine tubercles. Four branchiostegal rays are observed in IGM-8182 (Fig. 4.3). Their distal edge is incomplete because of preservation, but it is clear that they are expanded. The distal ceratohyal is elongated and rectangular; posteriorly, it articulates with the heads of the branchiostegals. The proximal ceratohyal is not observed and the hypohyal is not preserved.

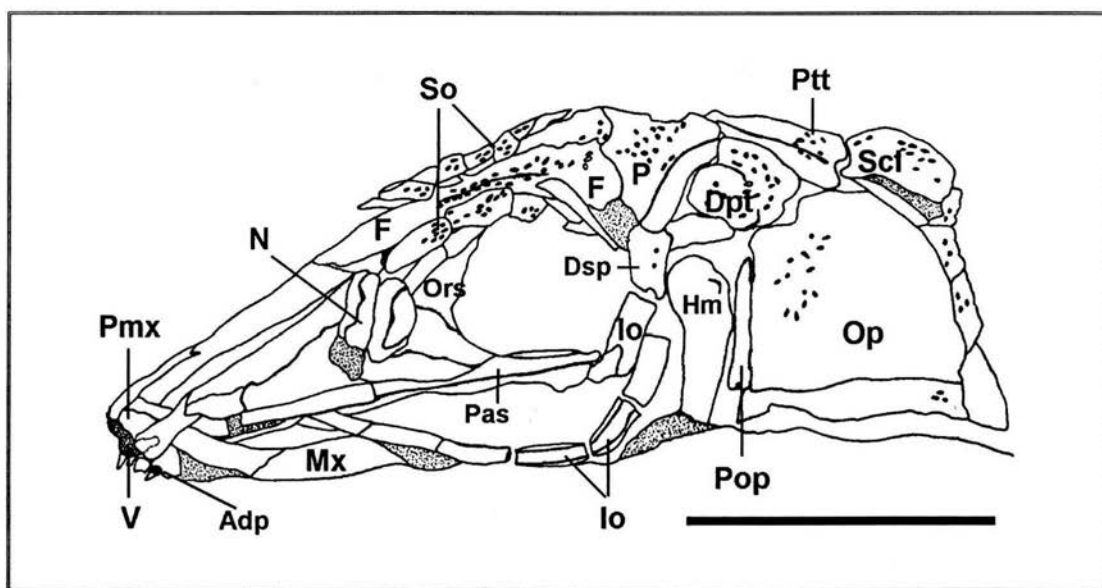


Figure 4.4. Skull roof as preserved in *Cahnosemius sheltoni* n. gen et n. sp. IGM-8183, from the Albian Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Central México. Scale bar equals 1 cm.

Pectoral girdle and fin—The posttemporal is triangular and thickened with a longitudinal ridge, along the midline, where the canal of the lateral line extends. Above the ridge are irregular tubercles of ganoine aligned in rows. The opening of the sensory canal is observed in the posterior edge. The supraclitrum is long and narrow, showing the canal for the lateral line in the posterior half. Its surface is completely ornamented with ganoine tubercles. The cleithrum has a short and wide ventral arm that is

observed in the type specimen. The dorsal arm tapers to a point where it contacts the supracleithrum; it is also covered by ganoine tubercles. Both edges of the ventral arm are concave.

Part of the endoskeletal pectoral girdle is preserved in IGM-8182. A stout short bone with thickened margins resemble the mesocoracoid reported for *Macrosemius*, *Propterus* (Bartram, 1977: figs. 15, 26), and in *Macrosemiocotzus* (González-Rodríguez *et al.*, in press). Fragments of some radials are preserved in the same specimen, but their extension and shape is not clear. The pectoral fin consists of 14 rays, which branch only once and do not have fulcra.

Other fins—The pelvic fin consists of six rays, the leading preceded by a fringing fulcra. The anal fin is large, with seven rays. The leading ray is not divided and is about half of the length of the others. In IGM-8187 two basal fulcra are preserved. The dorsal fin occupies about 85 percent of the length of the body. It extends from the back of the skull to the base of the axial lobe of the caudal fin. The dorsal fin has two continuous lobes as in *Macrosemiocotzus* (González-Rodríguez *et al.*, in press). The anterior lobe is shorter and wider than the posterior. The total number of birrameated fin rays in both lobes is 32, the anterior portion has 17 and the posterior 15. The leading ray of the anterior dorsal fin is small, not segmented and not branched. The caudal fin is rounded as in *Macrosemius* (Bartram, 1977) and *Macrosemiocotzus* (González-Rodríguez *et al.*, in press). The number of rays varies between 11 and 12 of which eight originate beneath the axial lobe. The uppermost ray supports a series of fringing fulcra. The ventral surface of the caudal peduncle bears massive basal and fringing fulcra.

Squamation—The body is completely covered with rhomboid scales with serrated borders. In the anterior portion of the body the scales are totally covered by ganoine tubercles. The scales ornamentation ends at the level of the anal fin where the scales become shorter and lose their serrations. A thick layer of ganoine covers these scales. There are nine scales in each transverse row. The lateral line was located between the third longitudinal scale rows from the dorsal mid-line, made of 39 scales. At least two big rounded circumanal scales are ornamented with ganoine tubercles.

Discussion—*Macrosemius*, *Legnonotus* and *Enchelyolepis* from Europe and *Macrosemiocotzus* from México, are characterized by the presence of a rounded caudal fin, this feature is also present in *Cahnusemius sheltoni* n. gen et. sp., nevertheless the new genus bears a body completely covered by scales, against the absence of a strip of scales below the dorsal fin of *Macrosemius*, *Legnonotus* and *Macrosemiocotzus*. Another character that separates the new genus from the above mentioned species is the presence of tubular infraorbitals such as those of *Notagogus*. The scroll like shape of the infraorbitals is a diagnostic feature in the family. The infraorbitals forming thin sheets of bone with curled upper margins over the dorsal surface of the infraorbital sensory canal is present in *Macrosemius*, *Legnonotus*, and *Macrosemiocotzus*, but in *Notagogus* as in *Cahnusemius* the bones form a complete tube around the



sensory canal. The particular combination of characters clearly denotes *Cahnusemius sheltoni* as a different taxon, although bearing similarities either to *Macrosemiocotzus-Macrosemius-Legnonotus* and *Notagogus*.

## PHYLOGENETIC ANALYSIS

*Cahnusemius sheltoni* n. gen. et sp. exhibits an unusual set of plesiomorphic and apomorphic characters as we have observed in other Tlayúa macrosemiids. The new genus is similar to *Macrosemiocotzus* (González-Rodríguez *et al.*, in press) however this taxon presents several characters that may suggest close relationships to *Notagogus*. Among these characters are the narrow and completely enclosed sensory canals in the posterior part of the skull roof, infraorbital with the latero-sensory component forming a tube around the sensory canal and lacking the laminar component, mandibular sensory canal extended in a bony tube, opening by large pores in the anterior portion in the dentary (shared with *N. pentlandi* and *N. novomundi*), complete squamation on either side of dorsal fin (shared with *Propterus*, *Histionotus* and *Notagogus*), and an almost equal dermopterotic and parietal length (shared with *N. novomundi*, *N. pentlandi*, *N. decoratus* and *N. helenae*). However, a cladistic analysis supports the hypothesis that *Cahnusemius* is sister taxon of *Macrosemiocotzus*.

The analysis was performed using the Branch and Bound algorithm of PAUP (version 3.1.1) of Swofford (1993). As a base it was used Bartram's (1977) characters as presented by González-Rodríguez *et al.* (in press) and González-Rodríguez and Reynoso (in press) with several modifications and new characters based on the original data matrix of Grande and Bemis (1998) for Amiidae (see Appendix 4.1). The data matrix consisted of 23 informative characters and 14 ingroup taxa of which characters [11], [12], and [17] are new, and character [15] was modified by adding new character states (Table 4.1). As in previous analysis, *Semionotus* was selected as the outgroup, the characters were unordered and unweighted, and multistate taxa were considered polymorphic.

The analysis resulted in 39 equally parsimonious trees with a tree length = 44, a consistence index of 0.614, a rescaled consistency index = 0.431, and a retention index = 0.702. The strict consensus is fully resolved at the generic level (Fig. 4.5) but there is still a polytomy within the *Notagogus* species. The resolution of this node does not differ to that presented by González-Rodríguez and Reynoso (in press); however, the relationships among macrosemiid genera have a better solution than that of previous analysis (González-Rodríguez *et al.*, in press; González-Rodríguez and Reynoso, in press).



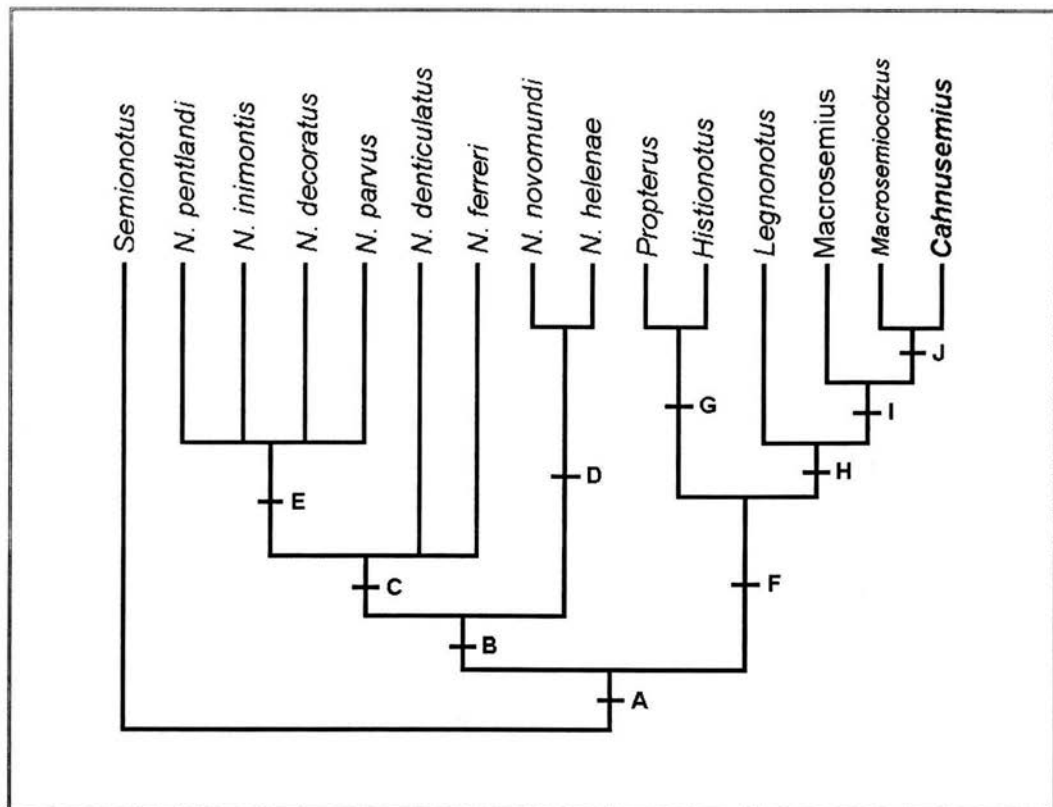


Figure 4.5 — Strict consensus tree resulting of 39 equally parsimonious trees with a tree length of 44. Node description in Appendix 4.2.

The strict consensus tree shows that *Cahnusemius* is sister taxa of *Macrosemiocotzus* (Node I) sharing one unambiguous synapomorphy: a divided dorsal fin with the two lobes connected [15], and one ambiguous character: one row of supraorbitals [21], reversed in *Cahnusemius*. The sister relations of *Macrosemius* with both Tlayúa macrosemiids (Node I) is supported by two unambiguous characters: reduced maxillary teeth [10] and posterior margin of the caudal fin convexly rounded [17]; and the sister-group relationships of *Legnonotus* with these three taxa (Node H) is supported by three unambiguous characters: shallow body [1(2)], no strip of scales below either side of the dorsal fin [13] which is reversed in *Cahnusemius*, and 13 or less caudal fin rays [18] and two ambiguous characters: conical coronoid teeth with pointed tips [11(0)] and dorsal fin undivided [15(0)] also reversed in *Cahnusemius*. On the other hand, *Propterus* and *Histonotus* (Node G) are sister taxa, supported by two unambiguous characters: quadratojugal notched close to its distal end [6] and margin of the anterior dorsal fin emarginated [16] and the ambiguous character: one tooth row on the coronoid [12]; and these two taxa are sister group of the

clade composed by *Cahnusemius*, *Macrosemiocotzus*, *Macrosemius*, and *Legnonotus*, on the base of the four unambiguous synapomorphies (Node F): large sensory canals on the posterior part of the skull and exposed by a large fenestra [3], dermosphenotic not incorporated into the skull roof and not enclosing the junction between the infra and supraorbital canals [4], mandibular sensory canal in a open tube [9], reversed in *Cahnusemius*, and dermopterotic shorter than parietal [23], also reversed in *Cahnusemius*.

*Notagodus* including all the species, branches off at the base of the tree (Node B) and the relationships shown in a previous analysis (González-Rodríguez y Reynoso, in press) are maintained. *Notagodus* shares with other macrosemiid genera the presence of nine infraorbitals, of which seven below the orbit are scroll like and the eight and nine behind the orbit are tubular, and a small interopercle remote from the jaw. The *Notagodus* species clade is defined by four unambiguous characters: medium size trunk depth [1], laminar component of infraorbitals absent [5], ganoine on scales reduced [14], and dermopterotic triangular or subtriangular [22(2)].

The validity of *Cahnusemius* as a taxon different to *Macrosemiocotzus* is based in the presence of an unique combination of characters not presented in the second: narrow, completely enclosed sensory canals in the posterior part of the skull roof, infraorbital with the latero-sensory component forming a tube around the sensory canal lacking the laminar component, hyomandibular not forming a long flange on the outer surface alongside the anterior edge of the preopercle (character ambiguous), mandibular sensory canal enclosed in a bony tube opened with large pores on the anterior portion of the dentary, one coronoid tooth row, complete squamation on either side of the dorsal fin, and dermopterotic as long as the parietal, in addition to the unique diagnostic autapomorphy lack of the supratemporal, not used in the analysis.

## BIOGEOGRAPHIC AND STRATIGRAPHICAL IMPORTANCE

*Cahnusemius* is the third Mexican macrosemiid species described from the Tlayúa Quarry deposits. In a previous paper we have argued that the family Macrosemiidae followed the opening of the Tethys Ocean to the west during the Mesozoic up to the Albian, experimenting a major radiation in what is now Mexico, just before their total extinction (González-Rodríguez and Reynoso, in press). Based on the stratigraphical occurrence, *Legnonotus* from the Late Triassic of Europe (England, Italy and Austria) is the oldest known genus. Through the expansion of the Tethys Ocean, new records have been found. During the Late Jurassic *Macrosemius*, *Enchelyolepis*, *Histonotus*, *Propterus* and *Notagodus* inhabited the warm waters of the Tethys Ocean, with specimens recovered in Germany, France, England and Belgium. Later, in the Early Cretaceous, only *Notagodus* and *Propterus* are known, with representatives in Belgium, Italy and Spain. The macrosemiids of the Tlayúa Quarry represent the youngest certain record of the family from which until now three species have been described and probably two other new species will still be described (Barremian-lower Albian reports of Castellammare, Italy are still uncertain). Of all these species,

only the European genus *Notagodus* has been found in the Tlayúa Quarry probably as a relict since all other macrosemiids were already extinct from the European Tethys, at this time.

Macrosemiids restricted to the Mexican portion of the Tethys Ocean are quite distinct evolving several new apomorphic features or particular combinations of characters toward the latest Early Cretaceous. This pattern supports that the Mexican macrosemiid diversity responds to the last radiation of the family. This radiation, however, is completely different to that of *Notagodus*, the most diverse genus within macrosemiids, from which seven European species are known, ranged from the Kimmeridgian to the Albian. *Notagodus* and the "Mexican macrosemiids" *Macrosemiocotzus-Canhusemius* group, cladistically belong to a different branch, what indicates that separated biogeographical histories should have happened: one large radiation within *Notagodus* composed by macrosemiids with a primitive morphology, and the second one with derived forms which reaches a local radiation away from early distribution of the family.

Recently a new record of Macrosemiidae was reported from Aptian-Albian deposits in Chiapas, southern Mexico. This finding confirms that macrosemiids were widely distributed in the Mexican territory during the Cretaceous. They were widespread distributed along the shallow waters of the continental shelf, sometimes penetrating into brackish or fresh water environments, as has been suggested for Las Hoyas and Montsec, Spain (Wenz, 1991; Fregenal-Martínez and Meléndez, 1995; Poyato-Ariza and Wenz, 1995). The discovery of additional outcrops along the lands once covered by the Tethys Ocean, will reveal the complete distribution and the degree of speciation that occurred within the family.

APPENDIX 4.1 — List of characters used in the phylogenetic analysis.

1. Trunk depth: [0] deep-bodied (width / standard length ratio 0.35 - 0.45); [1] medium size (width / standard length ratio 0.30 – 0.34); [2] shallow body (width / standard length ratio 0.25 – 0.29).
2. Surface of parietals: [0], strongly ornamented; [1], smooth surface.
3. Sensory canals in the posterior part of the skull roof: [0], narrow and completely enclosed; [1], large and exposed by a large fenestrae.
4. Incorporation of dermosphenotic into the skull roof: [0], incorporated into the skull roof and enclosing the junction between infra and supraorbital canals; [1], not incorporated into the skull roof and not enclosing the junction between infra and supraorbital canals.
5. Infraorbital shape: [0], laminar component of the latero-sensory canal extended; [1], laminar component absent.
6. Shape of the quadratojugal: [0], without notch; [1], notched close to the distal end (Bartram, 1977).
7. Junction between the quadrate and quadratojugal: [0], quadrate and quadratojugal not fused; [1], quadrate and quadratojugal fused.
8. Extension of the hyomandibular: [0], not forming a long flange on the outer surface alongside the anterior edge of the preopercle; [1], forming a long flange on the outer surface, alongside the anterior edge of the preopercle.
9. Mandibular sensory canal: [0], enclosed in a bony tube opened with large pores on the anterior portion of the dentary; [1], runs in an open trough.
10. Maxillary teeth: [0], in a full row along the posterior extension of the maxilla; [1], absent or only very small posterior denticles.
11. Coronoid teeth: [0], conical with pointed tips; [1], mamilliform (Bartram, 1977) with rounded or flattened tips.
12. Number of tooth rows on coronoid: [0], two or more rows; [1], one row.
13. Squamation on either side of dorsal fin: [0], complete; [1], absent in a strip along the fin.
14. Ganoine on scales: [0], not reduced, in occasions forming strong ridges; [1], reduce or absent.
15. Dorsal fin: [0], undivided (*Macrosemius* and *Legnonotus*); [1], divided forming two continuous lobes with no separation; [2], fin divided with complete separation between the lobes.
16. Anterior dorsal fin margin: [0], continuous margin; [1], emarginated.
17. Shape of posterior margin of caudal fin: [0], forked; [1], convexly rounded.
18. Caudal fin rays: [0] 14 or more; [1] 13 or less.
19. Fulcra in pectoral fins: [0], present; [1], absent.
20. Fulcra in pelvic fins: [0], present; [1], absent.
21. Supraorbital rows: [0], two rows; [1], one row.
22. Shape of the dermopterotic: [0], squared; [1], rounded; [2] triangular or subtriangular;
23. Dermopterotic length to parietal length: [0], length about equivalent; [1], dermopterotic shorter.

APPENDIX 4.2\_— Cladistic analysis of the Macrosemiidae.

Data matrix has 15 taxa and 23 characters. The designated outgroup taxa is *Semionotus*. All characters are informative, unordered and unweighted. Search: Branch-and-bound with furthest addition sequence. Character-state optimization: Accelerated transformation (ACCTRAN).

Most parsimonious tree description: length = 44; consistency index (CI) = 0.614; homoplasy index (HI) = 0.409; retention index (RI) = 0.702; and rescaled consistency index (RC) = 0.431

List of apomorphies: Nodes correspond to those of figure 4.5. Character states in parenthesis if different from state 1. Asterix (\*) indicates ambiguous characters.

Node A: 8\*, 11\*, 15(2)\*, 19.

Node B: 1, 5, 14, 22(2).

Node C: 8(0)\*, 18.

*N. denticulatus*: 9.

*N. ferreri*: 20.

Node D: 21.

*N. novomundi*: 22.

*N. helenae*: 2, 20.

Node E: 19(0).

*N. pentlandi*: 21.

Node F: 3, 4, 9, 23.

Node G: 6, 12\*, 16.

*Propterus*: 14.

*Histonotus*: 7, 10, 19(0).

Node H: 1(2), 11(0)\*, 13, 15(0)\*, 18.

Node I: 10, 17.

*Macrosemius*: 2, 7, 11\*, 14.

Node J: 15, 21\*.

*Cahnusemius*: 12.

TABLE 4.1— Data matrix with character and character states of taxa used in the analysis.

Taxa/characters	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<u>Semionotus</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<u>Cahnusemius</u>	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	2	1	0	0	1	0
<u>Macrosemiis</u>	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	2	1	0	1	0	1
<u>Legnonotus</u>	2	0	1	1	0	0	0	?	1	0	0	?	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
<u>Macrosemiocotzus</u>	2	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	1
<u>Propterus</u>	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	2	1	0	1	1	0	1	0	1
<u>Histonotus</u>	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	?	?	0	0	2	1	0	1	0	0	1	0	1
<u>N. denticulatus</u>	1	?	0	0	1	0	0	?	1	0	?	?	0	1	2	0	0	2	1	0	1	?	?
<u>N. novomundi</u>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	0	0	2	1	0	0	1	0
<u>N. pentlandi</u>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	0	1	2	0	0	2	0	0	0	2	0
<u>N. inimontis</u>	1	?	0	0	1	0	0	?	?	0	?	?	0	1	2	0	0	2	0	0	1	?	?
<u>N. decoratus</u>	1	?	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0	1	2	0	0	2	0	0	?	2	0
<u>N. ferreri</u>	1	?	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0	1	2	0	0	2	1	1	1	?	?
<u>N. helenae</u>	1	1	0	0	1	0	?	?	?	0	?	?	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0
<u>N. parvus</u>	1	?	0	?	1	0	?	?	?	?	?	?	0	1	2	0	0	?	0	0	?	?	?

## CAPITULO V

### DESCRIPCIÓN DE UN NUEVO GÉNERO Y DOS ESPECIES DE LA FAMILIA MACROSEMIIDAE (NEOPTERYGII-HALECOSTOMI) DE LA CANTERA TLAYÚA DE TEPEXI DE RODRÍGUEZ, PUEBLA, MÉXICO.

#### RESUMEN

Se describe un nuevo género y dos especies de macrosémidos de la Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, Puebla. El nuevo taxón se caracteriza por mostrar huesos infraorbitales tubulares, sin el componente laminar; supratemporal presente; dientes mandibulares reducidos y canal sensorio mandibular encerrado en un tubo en la parte anterior del dentario y abierto en un seno en la parte posterior. Se descubren nuevos caracteres que se incorporan a la diagnosis de la familia Macrosemiidae e incluyen: la presencia del hueso sinfilético y la presencia de un canal sensorio en el maxilar. El análisis cladista, utilizando el algoritmo Branch and Bound de PAUP (1993), reveló que el Nuevo Género está constituido por dos especies, que están estrechamente relacionadas con *Cahnusemius* y *Notagogus*.

#### ABSTRACT

A new macrosemiid genus and two species from the Tlayúa Quarry in Tepexi de Rodríguez, Puebla are described. The new genus is characterized by the presence of tubular infraorbital bones without the laminar component; supratemporal present; teeth of the dentary bone reduced, and mandibular sensory canal enclosed in a bony tube opened with large pores on the anterior portion of the dentary, and opened in a trough on the posterior portion of the bone. New diagnostic characters are incorporated to the diagnosis of the family, including: the presence and position of the symplectic bone and the presence of a sensory canal in the maxilla. A cladistic analysis using Branch and Bound algorithm of PAUP (1993) revealed that the new genus is constituted by two new species closely related to *Cahnusemius* y *Notagogus*.



## INTRODUCCION

La familia Macrosemiidae en la Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, está representada por cuatro géneros que incluyen *Macrosemiocotzus* (González-Rodríguez *et al.*, en prensa), *Cahnusemius*, *Notagogus* (González-Rodríguez y Reynoso, en prensa) y el nuevo género descrito en este trabajo. El nuevo taxón comprende dos especies y es el único en la localidad que presenta dos especies; los demás géneros son monotípicos. Los macrosémidos europeos incluyen seis géneros cada uno con dos o más especies, que se encuentran distribuidas a lo largo de la porción Este del mar de Tethys. El registro más occidental en el mar de Tethys es el que se presenta en Tlayúa, con el cual, se amplía el rango de distribución de la familia. El nuevo taxón al igual que los otros géneros de Tlayúa, presenta combinación de caracteres diagnósticos plesiomórficos y sinapomórficos, para los géneros europeos. Con *Notagogus* y *Cahnusemius* comparte características diagnósticas tales como: infraorbitales en forma de lámina enrollada, sin el componente latero-sensorio extendido, ó canales sensorios del cráneo delgados y completamente encerrados; sin embargo la presencia de supratemporal en el nuevo taxón, lo separa de *Notagogus* y *Cahnusemius*, acercándolo al grupo hermano formado por *Macrosemius*, *Macrosemiocotzus*, *Legnonotus*, *Propterus* e *Histonotus*. La combinación de caracteres en el nuevo taxón dificulta su posición taxonómica dentro de la familia; sin embargo se propone una hipótesis de relación tentativa.

Abreviaturas—IGM—Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México; UNAM—Universidad Nacional Autónoma de México; CT—Colección de la Cantera Tlayúa, Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. La nomenclatura de los huesos sigue a Bartram (1977) y las abreviaturas en las figuras son: Adp, dermopalatino anterior; Ang, Angular; Ant, antorbital; Art, articular; Axs, escamas en el lóbulo axial de la aleta caudal; Bf, fulcra basal; Bpr, proceso basipterygoide del paraesfenoides; Brr, radio branquióstego; Cl, cleithrum; Cor, coronoide; D, dentario; Dch, ceratohyal anterior; Dpt, dermopterótico; Dsp, dermoesfenótico; Ecp, ectopterygoide; F, frontal; Hh, hypohyal; Hm, hyomandibula; Io, infraorbital; Iop, interopérculo; Mc, canal sensorio mandibular; Mpt, metapterygoide; Mx, Maxillar; N, nasal; Op, opérculo; Ors, orbitoesfenoide; P, parietal; Pas, paraesfenoide; Pch, ceratohyal posterior; Pcl, postcleithrum; Pdp, dermopalatino posterior; Pmx, premaxilla; Pop, preopérculo; Pr, radial proximal de la aleta; Pra, prearticular; Ptt, posttemporal; Q, cuadrado; Qj, cuadratoyugal; R, radio de la aleta; Rar, retroarticular; Scl, supracleithrum; So, supraorbital; Sop, subopérculo; Stt, supratemporal; V, vómer.

## PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Infraclasse NEOPTERYGII (*sensu* Patterson, 1973)

División HALECOSTOMI (*sensu* Patterson, 1973)

Subdivisión *incertae sedis*

Familia MACROSEMIIDAE Thiollière, 1858

Nuevo Género A

Diagnosis—Peces alargados con cuerpo delgado a profundo; huesos infraorbitales tubulares sin el componente laminar; supratemporal presente; número de dientes mandibulares reducido; canal sensorio mandibular encerrado en un tubo en la parte anterior del dentario y abierto en un seno en la parte posterior.

### NUEVO GÉNERO A ESPECIE A

(Figuras 5.1-5.5)

Especie tipo—Nuevo Género A especie A

Holotipo—CT-4318. Ejemplar completo bien preservado, preparación química y mecánica. Con contenido estomacal.

Localidad tipo—IGM-2774. Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla.

Edad—Cretácico Temprano; Albiano medio a tardío (Seibertz y Buitrón, 1987; Cantú-Chapa, 1987).

Diagnosis—Cuerpo alargado y profundo, longitud estándar de 102 a 161 mm. Proporciones del cuerpo respecto a la longitud estándar: longitud cefálica 34%; altura máxima 27 %; altura mínima 11 %; longitud predorsal 42 %; longitud dorsal 1, 26 %; longitud dorsal 2, 19 %; longitud cefálica postorbital 12 %; longitud prepélvica 66 %; longitud preanal 82 %; radios de las aletas: Dorsal 13-14 y 13-14; Pectoral 11 con fulcra; pélvica 5 con fulcra; Anal 7 con fulcra; Caudal 13. Rostral con orificios transversos del canal sensorio. Cuatro dientes maxilares, los tres primeros pequeños con respecto al cuarto que alcanza más del doble de la longitud y el volumen de los anteriores. Primer diente del dentario curvado hacia la parte posterior y de casi el doble de tamaño que los posteriores.

Ejemplares referidos—CT-4877. Ejemplar casi completo mal preservado, solo impresión de la cabeza, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2828; CT-1800. Ejemplar completo mal preservado, preparación química y mecánica. Localidad IGM-1995; CT-4727. Ejemplar incompleto

mal preservado, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2777; CT-209. Ejemplar completo mal preservado, preparación química y mecánica. Localidad IGM-370; CT-3098. Ejemplar casi completo, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2513; CT-1703. Ejemplar completo bien preservado, preparación química y mecánica. Con restos de pez en el estómago. Localidad IGM-1971; CT-3330. Ejemplar incompleto, preparación en resina. Con válvula espiral. Localidad IGM-2432; CT-221. Ejemplar incompleto, sin aleta caudal, preparación química y mecánica. Con válvula espiral. Localidad IGM-370; CT-3423 (A y B). Ejemplar incompleto (parte y contraparte), sin aleta caudal, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2432; CT-4578. Ejemplar casi completo, mal preservado, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2775; CT-5465. Ejemplar completo mal preservado, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2828; CT-2942. Ejemplar casi completo, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2432; CT-3811. Ejemplar casi completo, preparación en resina. Localidad IGM-2432; CT-3851. Ejemplar casi completo sin parte del cráneo, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2432; CT-3466. Ejemplar incompleto falta parte del cuerpo, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2513.

## Descripción

**Características generales**—Peces de talla mediana con una longitud estándar de 102 a 161 mm., tronco medianamente ancho (Fig. 5.1).

**Caja y Bóveda Craneana**—El frontal es largo y angosto en la región preorbital, la cual se ensancha poco a poco atrás de la órbita, adquiriendo forma triangular. El canal sensorio está encerrado en un tubo delgado y se expone por un orificio en la región postorbital, el cual se observa en los ejemplares CT-221 y CT-3811. La región posterior de los frontales se ornamenta con tubérculos de ganoína de forma irregular.

La sutura frontoparietal es ligeramente sinuosa. Los parietales tienen forma rectangular, con el borde ventral diagonal, en la porción donde se sutura el dermopterótico. El canal sensorio corre a lo largo de la parte media posterior del hueso y está totalmente encerrado en un tubo delgado. El parietal izquierdo presenta una muesca en la porción dorsal, donde se interdigita con una prolongación corta que presenta el parietal derecho (Figs. 5.2, 5.3). La superficie está completamente cubierta por tubérculos de ganoína de forma irregular.

El supratemporal es un tubo pequeño que se localiza debajo del extremo posterior del borde ventral del dermopterótico y arriba del opercular. El dermopterótico es un hueso triangular que se localiza debajo del parietal, expandiéndose en parte de la porción ventral de éste. La forma

es semejante al dermopterótico de *Notagogus*, sin embargo la extensión es menor. El borde ventral anterior descansa sobre la prolongación posterior que forma el dermoesfenótico y el extremo posterior está en contacto con el posttemporal. La superficie está totalmente cubierta por tubérculos de ganoína de forma irregular. El canal sensorio que lo atraviesa a lo largo de la línea media, es delgado y está completamente encerrado en el hueso.

El paraesfenoides es largo y robusto, marcado por una incisión longitudinal en la línea media. En la parte posterior forma el proceso ascendente del paraesfenoides, que se inclina hacia atrás. El orbitoesfenoides es ancho y se localiza a la mitad de la longitud del paraesfenoides. El borde posterior es convexo y el borde anterior cóncavo. El borde ventral cubre parcialmente la superficie del paraesfenoides.

En la región anterior de la cabeza, adelante del premaxilar se encuentra el hueso rostral, con forma rectangular y orificios alargados del canal sensorio en forma transversal, que le dan una forma peculiar y se observa claramente en los ejemplares CT-4318 (Fig. 5.4), CT-3380 y CT-1703. Este tipo de rostral no se había reportado en la familia. En *Propteris elongatus*, Bartram (1977, p. 170; fig. 23) muestra el rostral con dos amplias extensiones, pero sin orificios.

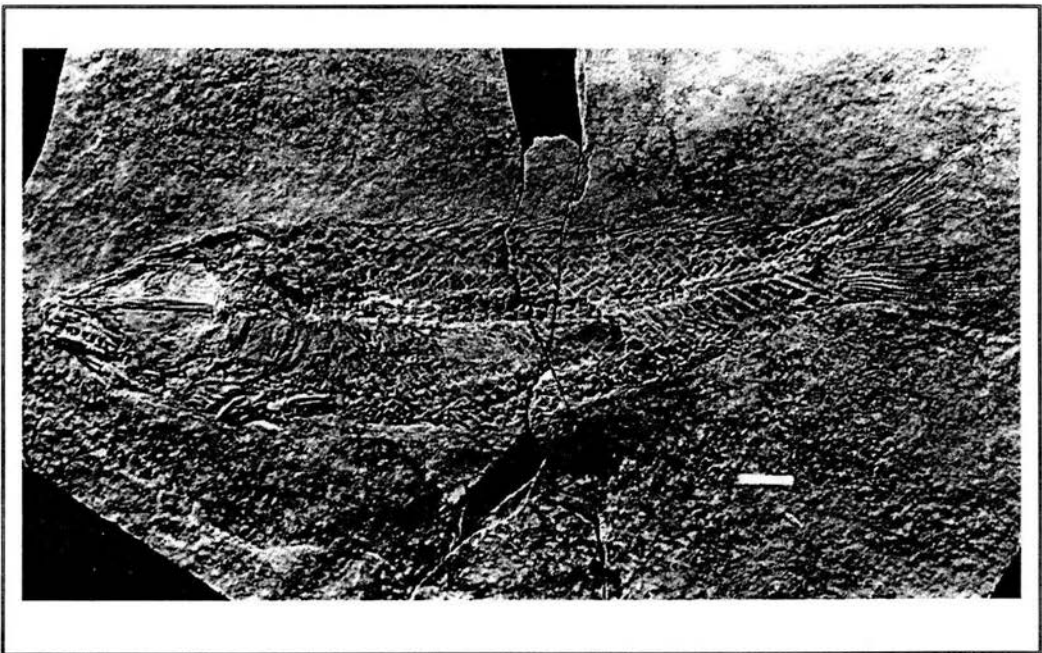


Figura 5.1. Holotipo del nuevo género A especie A, ejemplar CT-4318. La escala equivale a 1 cm.

Huesos circumorbitales—Dos hileras de cuatro o cinco supraorbitales están presentes. El primer supraorbital de cada hilera, en contacto con el orbitoesfenoides, es rectangular y más largo que los posteriores que también son rectangulares. La superficie de todos está completamente ornamentada con tubérculos de ganoína de forma irregular.

Los infraorbitales son similares a los de *Notagogus* y *Cahnusemius*. Los primeros siete, localizados debajo de la órbita, son tubulares. Los infraorbitales ocho y nueve también son de forma tubular, pero más grandes y se encuentran detrás de la órbita. El dermoesfenótico es un hueso tubular que se ensancha dorsalmente y hace contacto anteriormente con el borde orbital del frontal mediante una sutura ligeramente sinuosa que se observa en el ejemplar CT-3811 (Fig. 5.3). Posteriormente el borde dorsal forma una prolongación que lleva el canal sensorio y corre a lo largo del borde ventral del dermopterótico. Al parecer el hueso está incorporado a la bóveda craneana y encierra el punto de unión entre los canales sensorios infra y supraorbital, como en *Notagogus* (Bartram, 1977, p. 197, fig. 41). Varios poros perforan la superficie del hueso, como es usual.

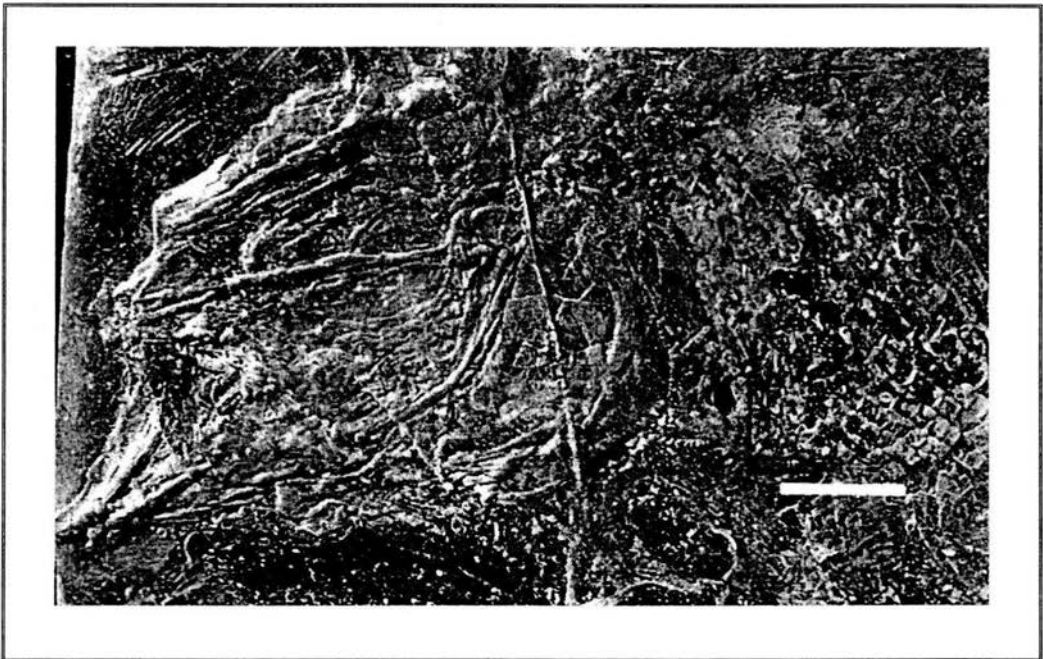


Figura 5.2. Acercamiento de la cabeza del ejemplar CT-3811, donde se observan los huesos desarticulados de la mandíbula. La escala equivale a un centímetro.

Huesos hiopalatinos—El brazo dorsal del hiomandibular está ampliamente expandido, con el extremo redondeado. El brazo dorsal se extiende anteriormente hasta el nivel del dermoesfenótico y posteriormente se pone en contacto con el opercular donde forma el proceso opercular. El brazo ventral del hiomandibular presenta sus lados rectos y paralelos, y termina al nivel del metapterigoide.

El metapterigoide presenta el borde superior horizontal y recto, el borde anterior cóncavo y el posterior convexo. La superficie es corrugada, como en *N. pentlandi* (Bravi, 1994, p. 62, figs. 5-15). El cuadrado tiene el borde posterior convexo. Aunque es similar al que se presenta en las especies de *Notagogus* (Ver Bartram, 1977), el borde superior es liso y no ondulado. El cuadratoyugal es un hueso largo que está fuertemente unido al cuadrado en la porción anterior donde se encuentra la faceta articularia del cuadrado. Hacia la parte posterior, que es más angosta, el cuadratoyugal se separa, indicando que no existe fusión entre ambos huesos. En el ejemplar CT-3811 (Fig. 5.3) se observa entre el cuadrado y cuadratoyugal un hueso de forma triangular que corresponde al sinfilético. La presencia y posición de este hueso se discutirá más adelante, en la descripción de la especie B.

Mandíbula superior—El premaxilar tiene una amplia porción dentaria, con tres dientes puntiagudos, más pequeños que un cuarto diente robusto que alcanza el del doble de tamaño que los anteriores. Hacia la parte posterior el premaxilar se adelgaza y forma el proceso nasal del premaxilar.

El maxilar anteriormente forma un largo proceso cilíndrico medio, que se ensancha posteriormente para formar una amplia expansión, no observada antes en ninguna de las especies de macrosémidos. El borde posterior es aproximadamente recto, aunque en ninguno de los ejemplares se observa claramente el límite. En donde comienza la expansión del maxilar en el ejemplar CT-3330 existe un orificio que puede corresponder al foramen de la rama del nervio craneal de la maxila. El borde oral es ligeramente cóncavo y a partir de la gran expansión que forma el hueso, se observa una hilera de aproximadamente 20 dientes puntiagudos de menor tamaño que los del ectoperigoide. En el ejemplar CT-4318 (Fig. 5.4) se observa un canal delgado en el interior del maxilar que corre desde el largo proceso cilíndrico hasta donde inicia la hilera de dientes maxilares. El canal también se observa hacia la parte anterior del proceso cilíndrico, donde presenta dos ramas pequeñas que se abren por pequeños poros. Este mismo canal maxilar se observa en la especie B y corresponde al canal sensorio maxilar. Este rasgo es reportado por primera vez en los macrosémidos y se ha encontrado también en la familia Ophiopsidae (Bartram, 1975 y Grande y Bemis, 1998), *Macrepistius*, *Oshunia*, *Lepidotus* (Semionotidae), *Cheirolepis*

(actinoptergio basal excluido de los neoptergios) y lepisosteidos. La presencia de un canal en la maxila es considerada por Grande y Bemis (1998) como una sinapomorfía y relacionaría a los macrosémidos a estos grupos de actinoptergios.

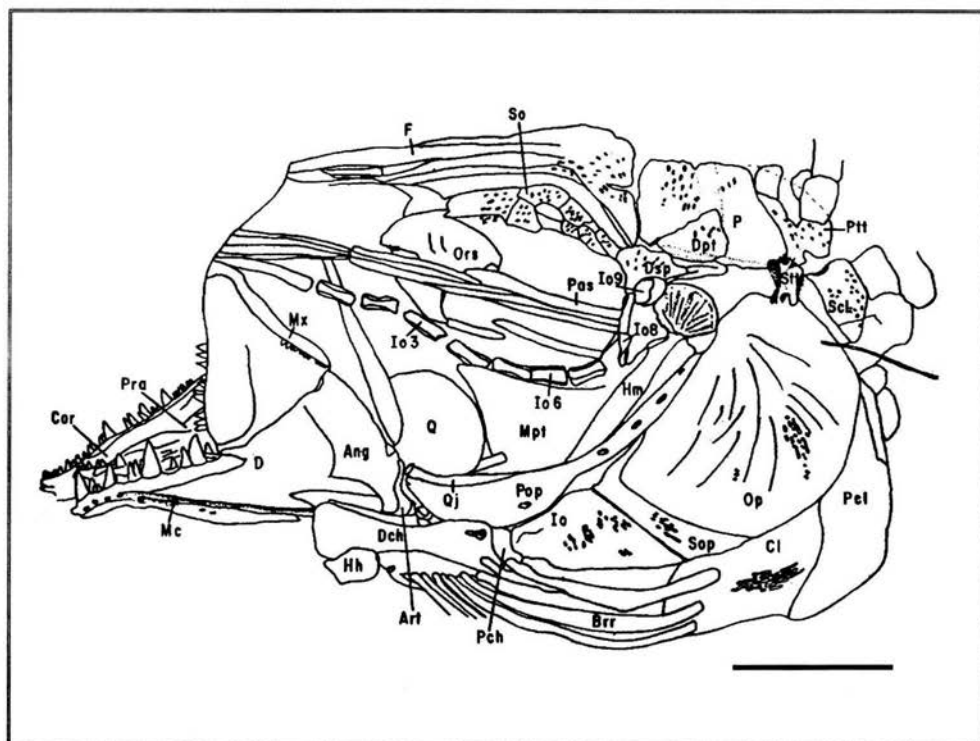


Figura 5.3. Dibujo en cámara lúcida del ejemplar CT-3811. La escala equivale a un centímetro.

**Mandíbula inferior**—El dentario tiene un amplio proceso coronoide que se adelgaza hacia la parte anterior, como es usual. El borde ventral es moderadamente curvo y presenta dos pequeñas proyecciones cerca de la sínfisis. El borde oral presenta siete dientes grandes, robustos y puntiagudos, de mayor tamaño que los de la premaxila. El primero es el mayor y se dobla hacia la parte posterior del dentario.

El canal sensorio mandibular corre a lo largo de la parte media anterior del dentario, en un tubo cerrado, que se abre por varios poros pequeños. Hacia la mitad posterior del dentario, el canal sensorio corre en un seno abierto que llega hasta debajo del angular. Esta condición no es



usual, ya que, en los otros géneros de la familia (*Macrosemius*, *Legnonotus*, *Propterus*, *Histonotus* y *Macrosemiocotzus*) corre totalmente en un seno abierto o está totalmente encerrado en un tubo que se abre por poros sensorios como en *Notagogus pentlandi* (Bravi, 1994, p. 63, fig. 8), *Notagogus novomundi* y *Cahnusemius*.

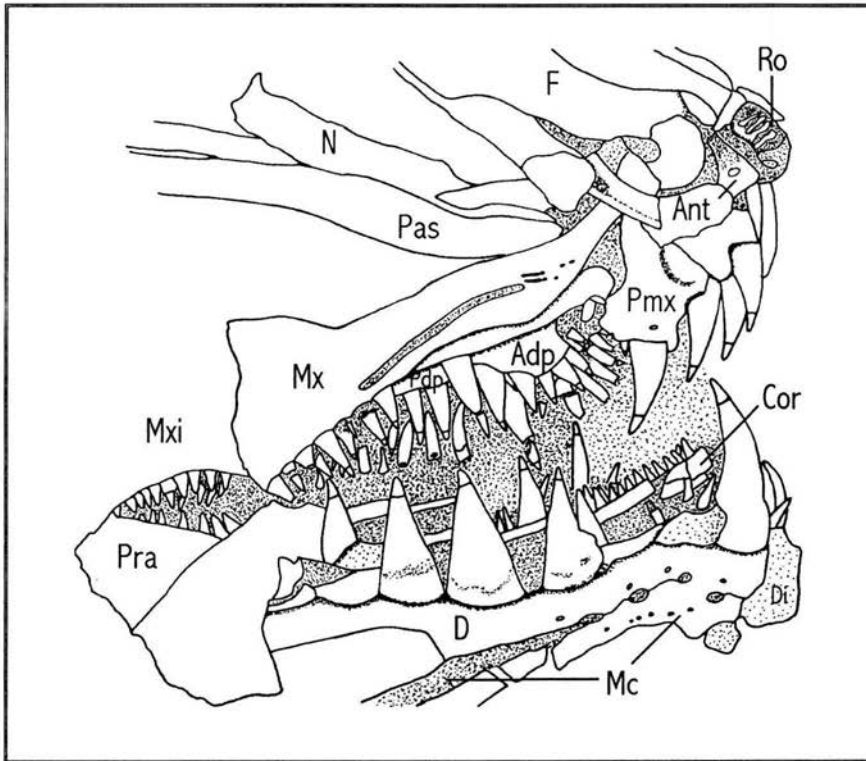


Figura 5.4. Detalle de la región anterior de la cabeza en el ejemplar CT-4318.

El angular tiene forma triangular y el borde ventral descansa sobre el canal sensorio del dentario. El articular se localiza detrás del angular y su forma es rectangular. El retroarticular es un hueso pequeño y redondeado, que encapsula la parte posterior del dentario, debajo del articular. El coronoide y prearticular presentan al menos dos hileras de dientes puntiagudos, cuatro veces más pequeños que los del dentario.

Serie Opercular—El preopérculo se dobla abajo del nivel de la órbita, formando un ángulo poco marcado. El brazo dorsal es angosto y termina abajo del proceso opercular del hiomandibular,

en la superficie media se observan al menos tres grandes aberturas del canal sensorio. El brazo ventral es ancho, con el borde anterior recto y el borde posterior cóncavo, en la superficie, varias ramas del canal sensorio preopérculo forman bordes alargados.

El opérculo es más largo que ancho, el borde anterior es recto y el posterior cóncavo. El proceso opercular se localiza casi en el borde del extremo superior del hueso. La superficie del opercular está totalmente cubierta por tubérculos de ganoína dispuestos en forma radiada, como en *Histionotus* (Ver Bartram, 1977, p. 186). El subopérculo es muy angosto y el borde anterior forma un proceso ascendente corto, que penetra en el opercular. La superficie presenta tubérculos de ganoína dispuestos horizontalmente. El interopérculo es triangular. El borde superior forma una sutura recta con el subopérculo y los demás límites son redondeados. Tubérculos de ganoína de forma irregular, que forman hileras, ornamentan toda su superficie.

Columna vertebral—Las vértebras forman cilindros completos y gruesos, que constriñen la notocorda y presentan cuatro bordes longitudinales en la superficie, que forman dos fosas, como en la especie B. La serie vertebral no está completa y no se puede determinar el número de vértebras que la componen.

Cintura y Aleta Pectoral—El posttemporal es un hueso grande de forma triangular, con una muesca en la parte ventral ancha, que es el lugar por donde corre el canal sensorio y en donde está en contacto con el supracleitrum. La superficie se ornamenta con tubérculos de ganoína similares a los del parietal. El supracleitrum es pequeño y ovalado, con una muesca en la parte dorsal, en el nivel donde se articula con el posttemporal. La superficie se ornamenta con tubérculos de ganoína de forma irregular.

El cleitrum tiene un brazo ventral expandido, que se dobla hacia adelante y cuyos bordes son convexos. El brazo dorsal se adelgaza poco a poco hacia la región dorsal, donde se pone en contacto con el supracleitrum. En la parte media de la superficie lateral del brazo dorsal presenta una hilera de denticulos pequeños, similares a los descritos en *Propterus elongatus* por Bartram (1977, p. 176, fig. 27). Toda la superficie presenta tubérculos de ganoína que forman hileras dispuestas en forma radiada. La aleta pectoral consta de 11 radios bifurcados con fulcra. Los radiales son de forma triangular. El mesocoracoides es un hueso en forma de arco, con dos fuertes brazos que están en contacto con el cleitrum y se observa en CT-3851 y parcialmente en los ejemplares CT-4318 y CT- 1703.

Cintura y Aleta Pélvica—La cintura pélvica no está preservada en ninguno de los ejemplares. La aleta consta de cinco radios bifurcados, de los cuales el primero tiene fulcra basal y marginal.

Aleta Dorsal—La aleta dorsal está dividida en dos lóbulos. El primero es más ancho y contiene de 14 radios segmentados y bifurcados, el segundo también contiene de 13 a 14 radios, los dos primeros radios de ambos lóbulos son más cortos y no están ramificados.

Aleta Anal—La aleta contiene siete radios bifurcados de los cuales el primero presenta fulcra basal y fulcra marginal.

Aleta Caudal—La aleta es bifurcada y contiene de 13 a 14 radios tetrarameados, los dos radios de los extremos de la aleta se ramifican una vez y presentan fulcra basal y marginal. La fulcra del lóbulo axial termina casi al final del primer radio y la fulcra del lóbulo ventral termina a la mitad de la longitud del último radio. Como es usual, ocho radios emergen por debajo del lóbulo axial. El esqueleto de la aleta caudal está preservado CT-4318 (Fig. 5.5). Las vértebras preurales presentan los tres bordes longitudinales menos marcados, los arcos neurales y hemales no se observan claramente, debido a que están aplastados, pero las espinas neurales y hemales se notan claramente.

Las espinas preurales hemales son muy parecidas a los hipurales por su gran extensión y forma triangular, al parecer las dos últimas se articulan con los últimos radios del lóbulo inferior de la aleta. Después de la última espina prehural hemal, el paripural que también presenta una base ancha y se articula con la última vértebra prehural. Cuatro hipurales están presentes, su forma es triangular, con el extremo distal ancho, que va disminuyendo de tamaño en cada uno de ellos conforme se acercan al lóbulo axial. Los huesos hipurales número cinco y seis pierden la forma triangular y adquieren forma rectangular. Todos ellos están fusionados al primer centro ural. Tres urodermales de forma alargada también están presentes, el primero se nota más pequeño, tal vez debido a que no está completo; los dos restantes son más largos y se encuentran articulados al primer centro ural.

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

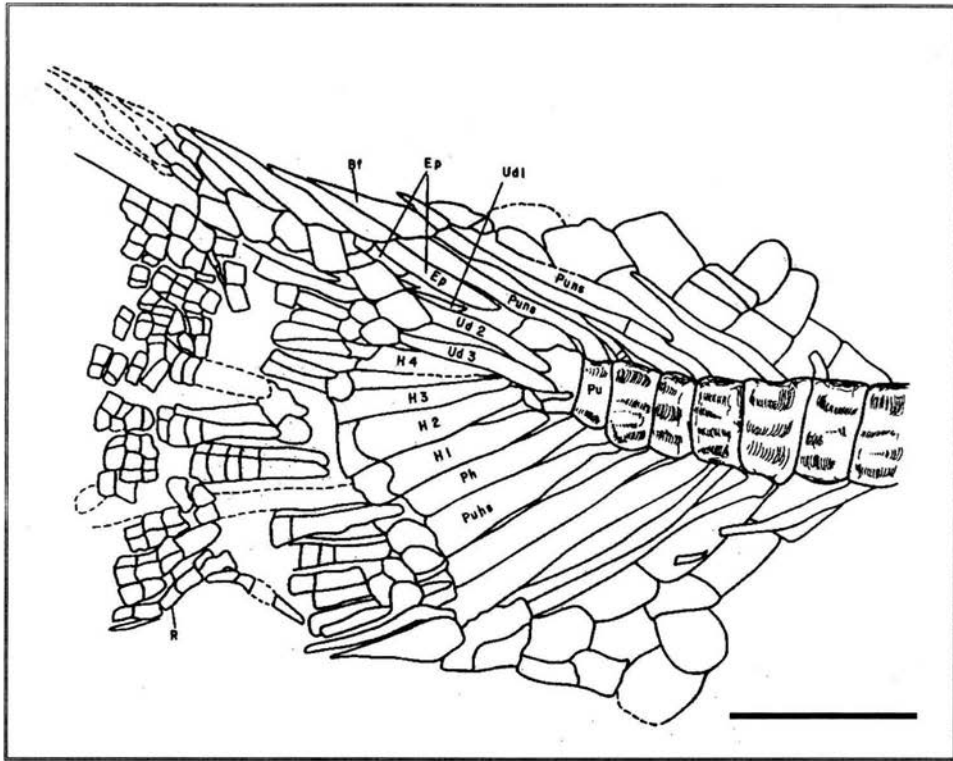


Figura 5.5. Dibujo del esqueleto de la aleta caudal como se encuentra preservado en CT-4318. La escala equivale a un centímetro.

Escamas—Las escamas casi todo el cuerpo son rectangulares, las de la región anterior, hasta el nivel de la aleta anal, presentan el borde posterior ligeramente serrado y el resto de las escamas tienen el borde liso, o con pequeñas ondulaciones. Hacia la parte posterior del cuerpo las escamas se hacen más cortas y adquieren una forma cuadrada, al mismo tiempo que el borde posterior serrado va desapareciendo. En la parte ventral del cuerpo, hacia la novena o décima hilera transversa, las escamas se hacen cicloides y pierden el borde serrado. Todas las escamas presentan una capa de ganoína.

Las escamas de la línea lateral son aproximadamente 42 y se localizan en la quinta hilera. Su longitud decrece hacia la parte posterior del cuerpo, donde adquieren forma cuadrada y presentan una muesca que produce el canal de la línea lateral. Tres escamas preanales grandes, seguidas de ocho escamas pequeñas redondeadas están presentes. La primera es la mitad de

grande que segunda, y tercera, a su vez es ligeramente más pequeña que la segunda. La segunda y tercera escama preanal, están ornamentadas por al menos cinco hileras de tubérculos de ganoína que circundan el borde. La primera escama preanal no presenta ornamentación, al igual que las ocho pequeñas que le siguen. Existen dos escamas postcleitrales La dorsal tiene forma rectangular y es más larga que la ventral, la cual es más ancha. Ambas están ornamentadas con tubérculos de ganoína que forman hileras.

Internamente las escamas se articulan entre sí, dorsoventralmente, mediante una unión llamada de "clavija y enchufe" ("Peg-socket"), siguiendo la terminología utilizada por Schultze (1966: fig. 16b) y Bartram (1977, p. 160).

#### NUEVO GÉNERO A ESPECIE B

(Figuras 5.6-5.9)

Especie tipo—Nuevo género A especie B

Holotipo—CT-4671. Ejemplar completo bien preservado, preparación en resina (Fig. 5.6).

Localidad tipo—IGM-2772. Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla.

Edad—Cretácico Temprano; Albiano medio a tardío (Seibertz y Buitrón, 1987; Cantú-Chapa, 1987).

Diagnosis—cuerpo alargado y delgado, longitud estándar de 54 a 132 mm. Proporciones del cuerpo respecto a la longitud estándar: longitud cefálica 33%; altura máxima 23.6 %; altura mínima 11 %; longitud predorsal 42 %; longitud dorsal 1, 26.7 %; longitud dorsal 2, 20.5 %; longitud cefálica postorbital 11.58 %; longitud prepélvica 64.6 %; longitud preanal 80.8 %; radios de las aletas: Dorsal 16-15; Pectoral 12 con fulcra; Pélvica 6 con fulcra; Anal 7 con fulcra; caudal 13; dentario con once dientes grandes y robustos, que aumentan de tamaño paulatinamente hacia la parte posterior del hueso.

Ejemplares referidos—CT-5429. Ejemplar completo bien preservado, preparación química y mecánica. Con restos de pez en el tracto digestivo. Localidad IGM-2828; CT-3615. Ejemplar bien preservado, sin aleta caudal, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2432; CT-4546. Ejemplar completo preparación en resina. Localidad 2777; CT-3984. Ejemplar casi completo sin aleta caudal, preparación en resina. Localidad IGM-2774; CT-1253. Ejemplar sin aletas dorsal y caudal. Localidad 1970; CT-2974. Ejemplar completo, preparación en resina. Localidad IGM-2432; CT-3924 (ab). Ejemplar sin parte de la cabeza. Localidad IGM-2432; CT-3301. Ejemplar juvenil completo, preparación en resina. Localidad IGM-2513; CT-1708. Ejemplar juvenil sin región

caudal, preparación química y mecánica. Con válvula espiral. Localidad IGM-1971; CT-207. Ejemplar completo, preparación química y mecánica. Con válvula espiral. Localidad IGM-370; CT-3825. Ejemplar completo, preparación química y mecánica. Con tracto digestivo alargado Localidad IGM-2513; CT-3182. Ejemplar completo mal preservado, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2513; CT-5377. Ejemplar completo con la cabeza cubierta, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2432; CT-3303. Ejemplar completo, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2513; CT-3723. Ejemplar completo, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2513; CT-5476. Ejemplar incompleto, preparación química y mecánica. Con válvula espiral. Localidad IGM-2774; CT-3722. Ejemplar completo con tracto digestivo alargado, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2513; CT-5376. Ejemplar incompleto, preparación química y mecánica. Con válvula espiral. Localidad IGM-2828; CT-1827. Ejemplar completo, preparación química y mecánica. Localidad IGM-2280.

## Descripción

**Características generales**—Peces de talla mediana con una longitud total que varía de 70 a 150 mm y con una longitud estándar (longitud patrón) de 53 a 125 mm. El tronco es angosto y se adelgaza hacia la región caudal (Fig. 5.6).

**Caja y Bóveda Craneana**—Los frontales presentan una región preorbital larga y angosta, que se ensancha hacia la región postorbital, donde adquiere una forma triangular. El borde posterior presenta una proyección que penetra en una muesca que ostenta el parietal en la porción anterior. En la región posterior los frontales están completamente ornamentados con tubérculos de ganoína alargados que se forman hileras y el canal sensorio se abre por un pequeño orificio en la región postorbital del hueso. La sutura frontoparietal es ligeramente sinuosa. El parietal es cuadrado y está marcado en la porción media posterior por el canal sensorio de la línea lateral. El parietal izquierdo presenta una muesca en el borde dorsal, antes del canal sensorio, como se presenta en la especie A. En la mitad de la longitud del borde anterior, también presenta una muesca donde encaja la proyección que forma el frontal. La superficie del hueso presenta una ornamentación similar a la del frontal. El supratemporal, excluido de la línea media, es pequeño y tiene forma de un tubo y está localizado debajo del dermopterótico. El dermopterótico, localizado debajo del parietal, es subtriangular y más pequeño que éste, con los bordes ligeramente sinuosos. El canal sensorio atraviesa el hueso por la línea media. La superficie está completamente ornamentada con tubérculos de ganoína de forma irregular.

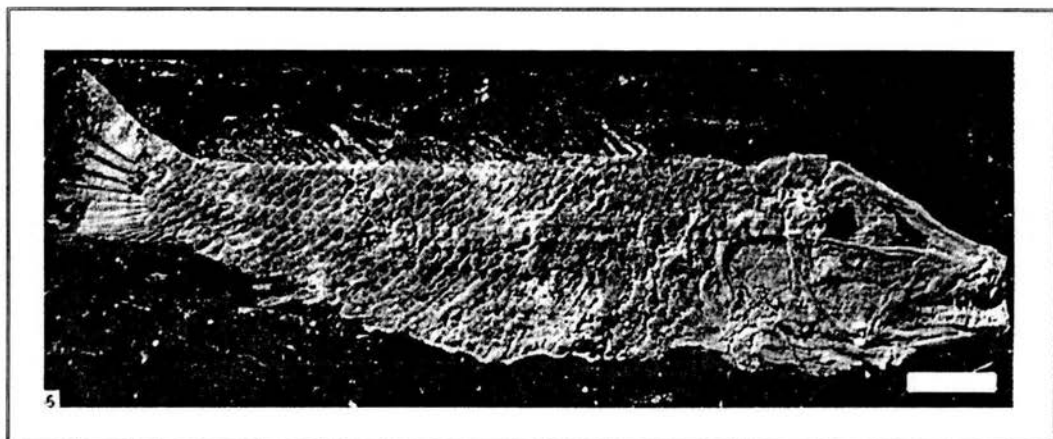


Figura 5.6. Holotipo del nuevo género A especie B. Ejemplar CT-4671, preparado en resina. La escala equivale a un centímetro.

Huesos circumorbitales—Dos hileras de cuatro supraorbitales están presentes. El primer supraorbital de cada hilera, en contacto con la parte media del orbitoesfenoides, es rectangular y más de dos veces la longitud de los restantes. La superficie de todos está completamente ornamentada con tubérculos de ganoina de forma alargada. El anterorbital, preservado en CT-5429 tiene forma tubular, como es usual en la familia y presenta al menos dos orificios que representan las aberturas del canal sensorio infraorbital.

Los infraorbitales son similares a los de *Notagogus* y *Canhusemius sheltoni n. gen. et sp.* (Ver capítulo IV) y se encuentran parcialmente preservados en CT-3615, CT-5429 (Fig. 5.9) y CT-3984. Los primeros siete, localizados debajo de la órbita, son tubulares y forman pequeñas pestañas alrededor del canal sensorio infraorbital. Los infraorbitales ocho y nueve también son de forma tubular, pero más grandes. El lo8 es más grande que el lo9. El dermoesfenótico es tubular y está perforado por pequeños poros, la parte dorsal se ensancha y hace contacto anteriormente con el borde orbital del frontal mediante una sutura recta y más atrás se sutura con el parietal. Posteriormente el borde dorsal forma una prolongación que lleva el canal sensorio y corre a lo largo del borde ventral del dermopterótico.

Huesos hiopalatinos—El hiomandibular presenta el extremo proximal expandido y sus lados perpendiculares. En el borde posterior del extremo proximal se observa el proceso opercular que es corto. La superficie lateral forma una pequeña pestaña sobre el borde anterior del preopérculo como en *Macrosemiis* (Bartram, 1977; p. 148).



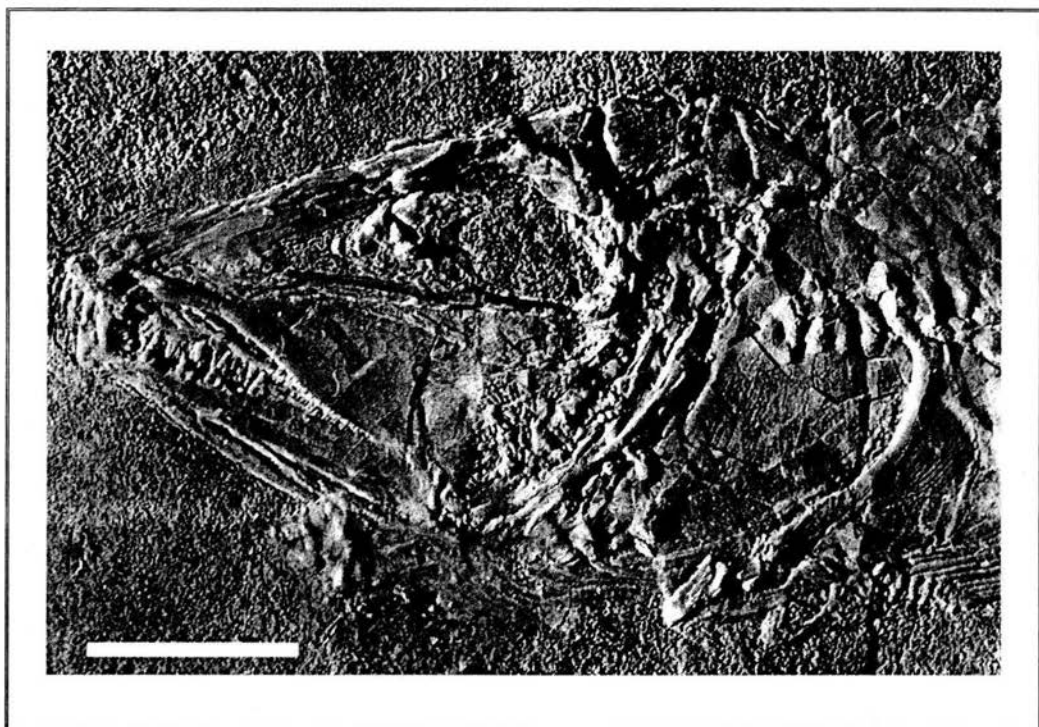


Figura 5.7. Fotografía del ejemplar CT-3615 del Género Nuevo A especie B. La escala equivale a un centímetro.

El metapterigoide presenta el borde superior recto, el extremo anterior cóncavo y el borde posterior convexo. El cuadrado presenta el borde posterodorsal convexo, que se extiende hasta el metapterigoide. Anteriormente, en la porción ventral, se articula el cuadratoyugal, y justo arriba de la articulación, presenta un orificio alargado. La faceta articular del cuadrado, en el extremo anterior lateral, se articula con el articular. El cuadratoyugal es alargado y descansa debajo del borde ventral del cuadrado. Por arriba del borde dorso-posterior del cuadratoyugal y debajo del borde dorsoventral del cuadrado, en el ejemplar CT-5429 (Fig. 5.9), se observa un hueso triangular con el extremo anterior alargado, que corresponde al sinfilético.

Es la primera vez que en los macrosémidos se encuentra claramente ubicado el sinfilético. Bartram (1977; p. 172, fig. 25) reporta en un ejemplar de *Propteris elongatus*, dos huesos de forma rectangular localizados en el borde lateral del cuadrado y sobre el extremo distal del cuadratoyugal, a los cuales considera como sinfilético derecho e izquierdo. Bartram (*op. cit*) además agrega que probablemente ambos huesos están desplazados de su posición original; sin embargo, aunque su

posición no fuera la correcta, no considera que hayan formado parte de la articulación con la mandíbula como en *Amia* y los halecomorfos extintos.

El maxilar anteriormente forma un largo proceso cilíndrico medio, que se ensancha posteriormente para formar una amplia expansión, no observada antes en ninguna de las especies de macrosémidos. El borde posterior es aproximadamente recto, aunque en ninguno de los ejemplares se observa claramente el límite. En donde comienza la expansión del maxilar en el ejemplar CT-3330 existe un orificio que puede corresponder al foramen de la rama del nervio craneal de la maxila. El borde oral es ligeramente cóncavo y a partir de la gran expansión que forma el hueso, se observa una hilera de aproximadamente 20 dientes puntiagudos de menor tamaño que los del ectopterigoide. En el ejemplar CT-4318 (Fig. 5.4) se observa un canal delgado en el interior del maxilar que corre desde el largo proceso cilíndrico hasta donde inicia la hilera de dientes maxilares. El canal también se observa hacia la parte anterior del proceso cilíndrico, donde presenta dos ramas pequeñas que se abren por pequeños poros. Este mismo canal maxilar se observa en la especie B y corresponde al canal sensorio maxilar. Este rasgo es reportado por primera vez en los macrosémidos y se ha encontrado también en la familia Ophiopsidae (Bartram, 1975 y Grande y Bemis, 1998), *Macrepistius*, *Oshunia*, *Lepidotes* (Semionotidae), *Cheirolepis* (actinopterigio basal excluido de los neopterigios) y lepisosteidos. La presencia de un canal en la maxila es considerada por Grande y Bemis (1998) como una sinapomorfia y relacionaría a los macrosémidos a estos grupos de actinopterigios.

Si se considera que la doble articulación de la mandíbula en halecomorfos es una sinapomorfia que define al grupo, entonces los macrosémidos a este respecto, no son halecomorfos. Por otro lado, su posición con respecto a otros grupos de halecostomos con los que ha sido relacionada la familia, es distinta. En los teleósteos, el sinfilético se encuentra en una posición similar a la de los macrosémidos, con la diferencia que en los teleósteos el cuadrado y el cuadratoyugal están fusionados.

El cuadrado en teleósteos presenta una proyección lateral a manera de espina, que según varios autores (Patterson, 1973, Bartram, 1977, Taverne, 1981b, Wenz, 1989c, Gardiner *et al.*, 1996, Grande y Bemis, 1998, corresponde al cuadratoyugal fusionado, que se presentaba como un elemento independiente en halecostomos basales (semionótidos, picnodontes). Así mismo, el sinfilético encaja en el espacio que queda entre el cuadrado y la proyección.

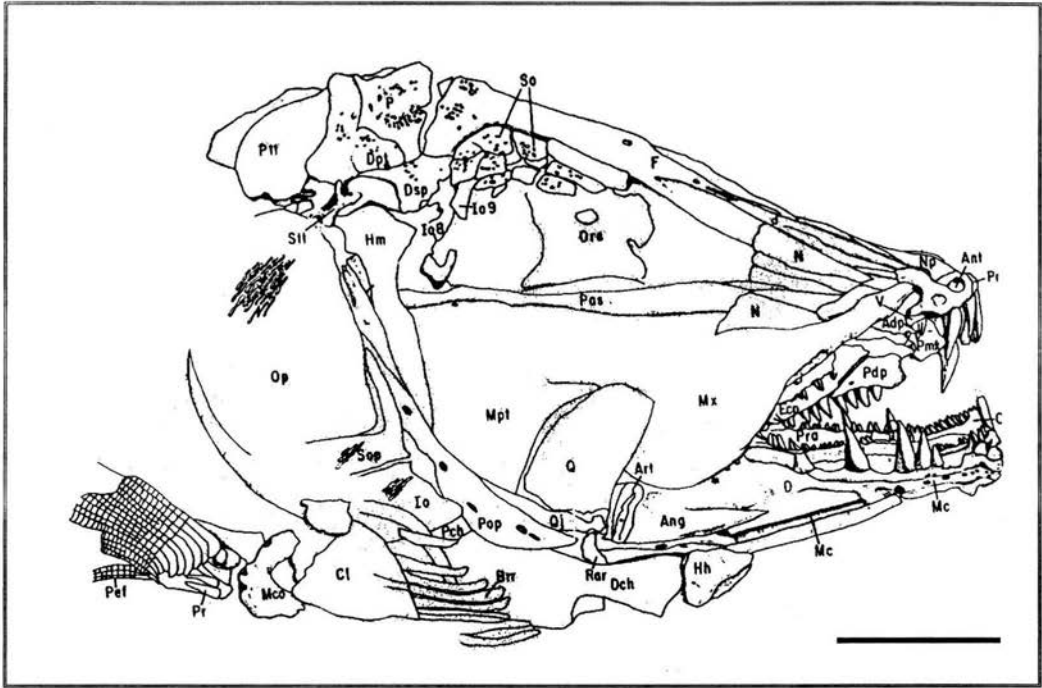


Figura 5.8. Dibujo en cámara lúcida del ejemplar CT- 4671. La escala equivale a un centímetro.

En los semionótidos como *Dapedium* y *Lepidotes* el cuadrado y el cuadratoyugal no están fusionados y el sinfilético se encuentra sobre el cuadratoyugal y en contacto con el cuadrado, pero no penetra entre los dos huesos como sucede en los macrosémidos. El lepisosteidos, en los cuales el cuadrado y el cuadratoyugal tampoco están fusionados, el sinfilético se encuentra posterior a ambos huesos y descansa sobre el borde dorsal del preopérculo (De Pinna, 1996).

Por otro lado, la posición del sinfilético con respecto al preopérculo varía en estos grupos. En *Amia* y *Lepisosteus* el sinfilético contacta al preopérculo (Patterson, 1973, De Pinna, 1996, Grande y Bemis, 1998). En semionótidos y teleósteos, por el contrario, el sinfilético no hace contacto con el preopérculo (Patterson, 1973). Aunque en macrosémidos el sinfilético tampoco hace contacto con el preopérculo (Fig. 5.9), la posición del mismo con respecto al cuadrado y cuadratoyugal es diferente entre semionótidos, teleósteos y macrosémidos.

Por lo anterior, aunque este nuevo carácter encontrado en los macrosémidos de Tlayúa, revela la exacta posición del sinfilético con respecto a la articulación de la mandíbula, no indica por

ahora una relación directa de los macrosémidos con otros neopterigios; sin embargo puede ser utilizado como un carácter diagnóstico de la familia.

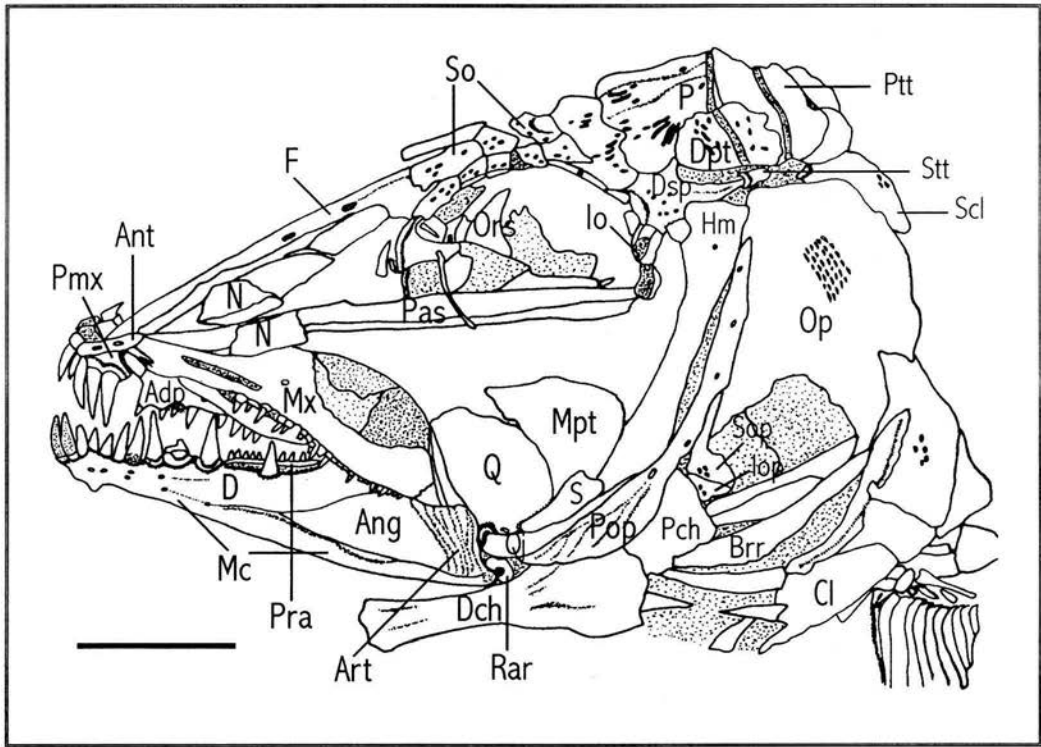


Figura 5.9. Dibujo en cámara lúcida del ejemplar CT-5429 del Nuevo Género A especie B. La escala equivale a un centímetro.

El endopterigoide y ectopterigoide están preservados en CT-3984. El ectopterigoide es alargado, en el extremo distal presenta la fase articular con el cuadrado, que es muy similar a la de *Macrosemius* (Ver Bartram, 1977; p. 149, fig. 11). El borde lateral del hueso presenta alrededor de 11 dientes robustos, más pequeños que los de los dermopalatinos. El endopterigoide es alargado y el borde ventral que descansa sobre el ectopterigoide, no presenta dientes. El dermopalatino anterior y el posterior también se observan parcialmente en estos ejemplares. Ambos tienen forma rectangular, pero el dermopalatino anterior presenta en el extremo anteroventral una pequeña prolongación que ostenta dos dientes. En el ejemplar CT-3615 (Fig. 5.7) se observa que ambos huesos presentan al menos cinco dientes más largos y robustos que los del maxilar.

**Mandíbula superior**—El premaxilar tiene una amplia porción dentaria, con cuatro dientes robustos y puntiagudos, ligeramente más pequeños que los del dentario. El hueso presenta un proceso nasal muy desarrollado, que se observa en el ejemplar CT-4671 (Fig. 5.8).

El maxilar anteriormente forma un largo proceso cilíndrico medio, que se ensancha posteriormente para formar expansión, con el borde posterior convexo, aunque sus límites no son claros, y un borde oral ligeramente cóncavo. A partir de la gran expansión que forma, el borde oral presenta una hilera de aproximadamente 20 dientes puntiagudos, más delgados y más pequeños que los del ectopterigoide, los cuales van disminuyendo de tamaño hacia la parte posterior. Como en la especie A, se observa un canal interior delgado que en CT-5429 (Fig. 5.9) se ve como una depresión y es más ancho que en la especie A. El canal está abierto por pequeños poros en la porción anterior del hueso. En CT-4671 (Fig. 5.8) se observan ramificaciones del canal hacia la parte posterior del maxilar, donde se expande el hueso y se observan dos poros pequeños al final de las ramas. El vómer no está expuesto en ninguno de los ejemplares; sin embargo, en CT-4671 (Fig. 5.8) se observan varios dientes pequeños similares a los del maxilar, que forman al menos dos hileras. Estos dientes corresponden a los vomerianos.

**Mandíbula inferior**—El borde ventral del dentario es moderadamente curvo y presenta una pequeña proyección cerca de la sínfisis como en la especie A. El borde oral presenta 10 dientes grandes, robustos y puntiagudos, de mayor tamaño que los de la premaxila. El último diente está ligeramente alejado del resto de la serie dental y es más pequeño (Figs. 5.7, 5.8). En CT-5429 (Fig. 5.9) se aprecian diferentes etapas de crecimiento y reemplazamiento de los dientes. El canal sensorio mandibular corre a lo largo de la parte media anterior del dentario, en un tubo cerrado, que se abre por pequeños poros en la mitad anterior del hueso. Hacia la parte posterior del dentario, el canal sensorio corre en un seno abierto que llega hasta debajo del angular, como en la especie "A".

El angular tiene forma triangular y el borde ventral descansa sobre el canal sensorio del dentario. El articular se localiza detrás del angular, su forma es rectangular, con el extremo dorsal ligeramente más ancho. En los ejemplares CT-5429 (Fig. 5.9) y CT-3615 (Fig. 5.7) se observa claramente la articulación con el cuadrado. El retroarticular es redondo y encierra la porción posterior del dentario, debajo del articular. Los dientes prearticulares y coronoides que son puntiagudos y más pequeños que los del dentario, forman al menos dos hileras.

**Serie Opercular**—El preopérculo (Figs. 5.8, 5.9) está doblado debajo de la órbita y tiene forma de "L". El brazo dorsal termina a nivel del proceso opercular del hiomandibular. El borde

dorsal posterior es ligeramente convexo y el borde anterior recto. El brazo dorsal es angosto y el ventral es corto y también angosto. El canal sensorio está expuesto por al menos cuatro orificios a lo largo del brazo dorsal. En el brazo ventral se observan las ramas del canal sensorio preopérculo a modo de bordes longitudinales.

El opérculo (Figs. 5.8, 5.9) es más largo que ancho, el borde anterior es recto y el posterior es cóncavo. El subopérculo es pequeño y rectangular, con un proceso ascendente en el extremo anterior, el cual penetra en una muesca que forma el opercular. El interopérculo es triangular y está alejado de la mandíbula, como es usual en la familia. Los tres huesos están completamente ornamentados con tubérculos de ganoína de forma alargada, que se acomodan en hileras.

En el opérculo (Figs. 5.8, 5.9) los tubérculos forman hileras que nacen en la porción dorso-anterior y se expanden en forma radiada hacia el extremo posterior. En el subopérculo las hileras de tubérculos son verticales y en el interopérculo son horizontales.

Los radios branquióstegos son espatiformes (aplanados en forma de espátula), en CT-3615 (Fig. 5.7) se observan 12 radios, probablemente son representantes de ambos lados de la cabeza. El superior es el más grande y decrecen de tamaño hacia la parte inferior. El ceratohial proximal y el ceratohial distal están preservados en CT-5429 (Fig. 5.9). El ceratohial distal forma una amplia expansión donde se articulan cinco radios branquióstegos. La extensión del ceratohial proximal no se observa en ninguno de los ejemplares; sin embargo, tres radios branquióstegos emergen de él. El hypoial es pequeño y triangular.

Columna vertebral—Varios ejemplares presentan algunas vértebras preservadas; sin embargo, no se puede establecer el número de centros vertebrales, porque la serie no está completa. Las vértebras forman gruesos cilindros que constriñen la notocorda y presentan cuatro bordes longitudinales en la superficie lateral que definen dos fosas pequeñas. Los dos bordes centrales se encuentran al nivel de la notocorda y los dos restantes se encuentran más separados, hacia la periferia. Las espinas neurales y hemales están preservadas en algunas de las vértebras, su forma es cilíndrica, con extremos puntiagudos.

Cintura y aleta pectoral—El posttemporal (Figs. 5.8, 5.9) tiene forma triangular, con una muesca en la parte ventral ancha, que es el lugar por donde corre el canal sensorio y en donde está en contacto con el supracleitrum. La superficie se ornamenta con tubérculos de ganoína alargados. El supracleitrum es pequeño y ovalado, en el nivel donde se articula con el posttemporal

presenta el orificio del canal sensorio. La superficie se ornamenta completamente con tubérculos de ganoína de forma similar a los del posttemporal.

El cleitrum tiene un amplio brazo ventral que se dobla hacia adelante y cuyos bordes son convexos. El brazo dorsal se adelgaza poco a poco hacia la región dorsal, hasta formar una punta, que se pone en contacto con el supracleitrum. En el borde anterior del brazo dorsal presenta una hilera de denticulos pequeños, similares a los descritos en *Propterus elongatus* por Bartram (1977, p. 176, fig. 27). El borde externo del cleitrum también presenta tubérculos de ganoína alargados, que forman hileras dispuestas en forma radiada que parte del borde ventral hacia arriba. El postcleitrum es ancho y grande con forma subtriangular. Toda la superficie está cubierta por tubérculos de ganoína dispuestos también en forma radiada. Debajo del cleitrum y antes de los radiales, en el ejemplar CT-4671 (Fig. 5.8) se observa un hueso de forma arqueada, que corresponde al escapulocoracoide descrito por Bartram (1977, p. 176, fig. 26) en *Propterus elongatus*, o al mesocoracoide (Ver Lambers, 1992, p. 129, fig. 18).

La aleta pectoral consta de 11 radios bifurcados sin fulcra. Los radiales son de forma triangular y se agrandan hacia la parte externa de la aleta. Los primeros dos más externos tienen una amplia región distal. Seis radiales están preservados en el ejemplar CT-4671 (Fig. 5.8).

**Aleta Dorsal**—La aleta dorsal (Fig. 5.6) está dividida en dos lóbulos continuos de altura similar. El primero es más ancho y contiene 16 radios segmentados y bifurcados, el segundo contiene 15 radios. Los dos primeros radios de ambos lóbulos son más cortos y no están ramificados. No existe fulcra en ninguno de los lóbulos.

**Aleta Anal**—La aleta contiene siete radios bifurcados de los cuales el primero presenta fulcra basal y fulcra marginal.

**Aleta Caudal**—La aleta es bifurcada y contiene 13 radios tetrarameados, los dos radios de los extremos de la aleta se ramifican una vez y presentan fulcra basal y marginal. Como es usual, ocho radios emergen por debajo del lóbulo axial.

**Escamas**—Las escamas (Figs. 5.6, 5.7) de casi todo el cuerpo son rectangulares, las de la región anterior, hasta el nivel de la aleta anal, presentan el borde posterior serrado y el resto de las escamas tienen su borde liso, o con pequeñas ondulaciones. Hacia la parte posterior del cuerpo las escamas se hacen más cortas y adquieren una forma cuadrada, al mismo tiempo que el borde posterior serrado va desapareciendo. Las escamas de la línea lateral son aproximadamente 42 y



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

Tres escamas preanales están presentes. Su forma es ovalada y son aproximadamente tres veces más grandes que las escamas de la región ventral. Las dos últimas, más cercanas a la aleta anal, se sobrelapan y la tercera se encuentra delante de ellas. Existen al menos dos escamas postcleitrales ornamentadas con tubérculos de ganoína alargados, que forman hileras. La escama dorsal es más larga que la de abajo.

En todo el cuerpo las escamas están cubiertas por una capa de ganoína, que en algunas de ellas forma tubérculos pequeños y ondulaciones en el margen externo. Internamente las escamas se articulan entre sí, dorsoventralmente, mediante una unión llamada de "clavija y enchufe" ("Peg-socket"), siguiendo la terminología utilizada por Schultze (1966: fig. 16b) y Bartram (1977, p. 160), como ocurre en la nueva especie A y en *Macrosemius*.

#### ANÁLISIS FILOGENÉTICO

El Nuevo Género A al igual que los otros géneros de la Cantera Tlayúa, exhibe una combinación de caracteres apomórficos y plesiomórficos que lo hacen un taxón único dentro de la familia. El Género A comparte varias características con *Notagogus*, pero la presencia de un supratemporal reducido, lo une al grupo monofilético constituido por *Propterus*, *Histionotus*, *Macrosemius*, *Legnonotus* y *Macrosemiocotzus*. El análisis filogenético se realizó usando el algoritmo Branch and Bound del programa PAUP versión 3.1.1. (Swofford, 1993). Se adicionaron cuatro caracteres a la matriz de datos utilizada en *Cahnusemius* (ver Capítulo IV), teniendo un total de 27 caracteres (Ver Tabla 5.1, Apéndices 5.1 y 5.2). Debido a la falta de información de las especies de *Notagogus*, que habían sido tomadas en cuenta en el análisis de *Notagogus novomundi* (González Rodríguez y Reynoso, en prensa) y *Cahnusemius sheltoni*, se eliminaron *N. inimontis*, *N. decoratus*, *N. ferreri* y *N. parvus*.

Nuevamente se eligió como grupo externo a *Semionotus*. El análisis fue hecho usando una búsqueda Heurística, resultando 22 árboles igualmente parsimoniosos. El consenso estricto dio como resultado un árbol sin raíz, con una longitud = 71, índice de consistencia (CI) = 0.437, índice de homoplasia (HI) = 0.563, índice de retención (RI) = 0.506 y un índice de consistencia rescaled (RC) = 0.221.



El árbol de consenso estricto (Fig. 5.10) muestra que la filogenia del grupo Macrosemiidae no está resuelta en la base, ya que la familia está definida por nueve caracteres ambiguos: [1] profundidad del cuerpo; [5] forma de los infraorbitales; [14(2)] ganoína en las escamas; [15(2)] aleta dorsal; [18(2)] radios de la aleta caudal; [19] fulcra en las aletas pectorales; [21(0)] hileras de supraorbitales; [22(0)] forma del dermopterótico; [25] ausencia de huesos supratemporales.

Sin embargo, el Nuevo Género A es monofilético y comprende dos especies. El nuevo taxón está definido por siete caracteres no ambiguos que incluyen: dermoesfenótico no incorporado a la bóveda craneana; canal sensorio mandibular que corre en un tubo cerrado en la porción anterior del dentario y en un seno abierto en la porción posterior del hueso; ganoína en las escamas formando una capa gruesa; fulcra en las aletas pectorales; dermopterótico más corto que el parietal; supratemporales presentes; la maxila se extiende hasta el cuadrado. La especie A se encuentra definida por un solo carácter no ambiguo, que es la profundidad del cuerpo, además de las sinapomorfías que definen al nuevo género.

*Macrosemius*, *Macrosemiocotzus*, *Legnonotus*, *Propterus* e *Histionotus* constituyen un grupo monofilético definido por tres caracteres ambiguos: profundidad del cuerpo; hiomandibular formando una pestaña en el borde anterior del preopérculo; ganoína no reducida en las escamas y por 10 caracteres no ambiguos: canales sensorios del cráneo grandes y expuestos por amplios orificios; dermoesfenótico no incorporado a la bóveda craneana; infraorbitales con el componente laminar extendido; canal sensorio mandibular en un seno abierto a lo largo del dentario; dientes coronoides mamiliformes; una hilera de supraorbitales; dermopterótico cuadrado; dermopterótico más corto que el parietal; supratemporales presentes; articulación del cuadrado y mandíbula, anterior a la órbita. Este grupo monofilético ha permanecido constante dentro de los análisis filogenéticos que se han llevado al cabo a lo largo de esta investigación; sin embargo, en este último análisis, *Cahnusemius* es excluido, quedando más cercanamente relacionado con *Notagogus* y el Nuevo Género A, según la posición que ocupa en el cladograma. Esta variación puede deberse a la inclusión de nuevos caracteres que son compartidos por el Nuevo Género A, *Notagogus* y *Cahnusemius* que son: forma de los infraorbitales, escamas del cuerpo completas y canales sensorios de la parte posterior del cráneo, encerrados en tubos delgados.

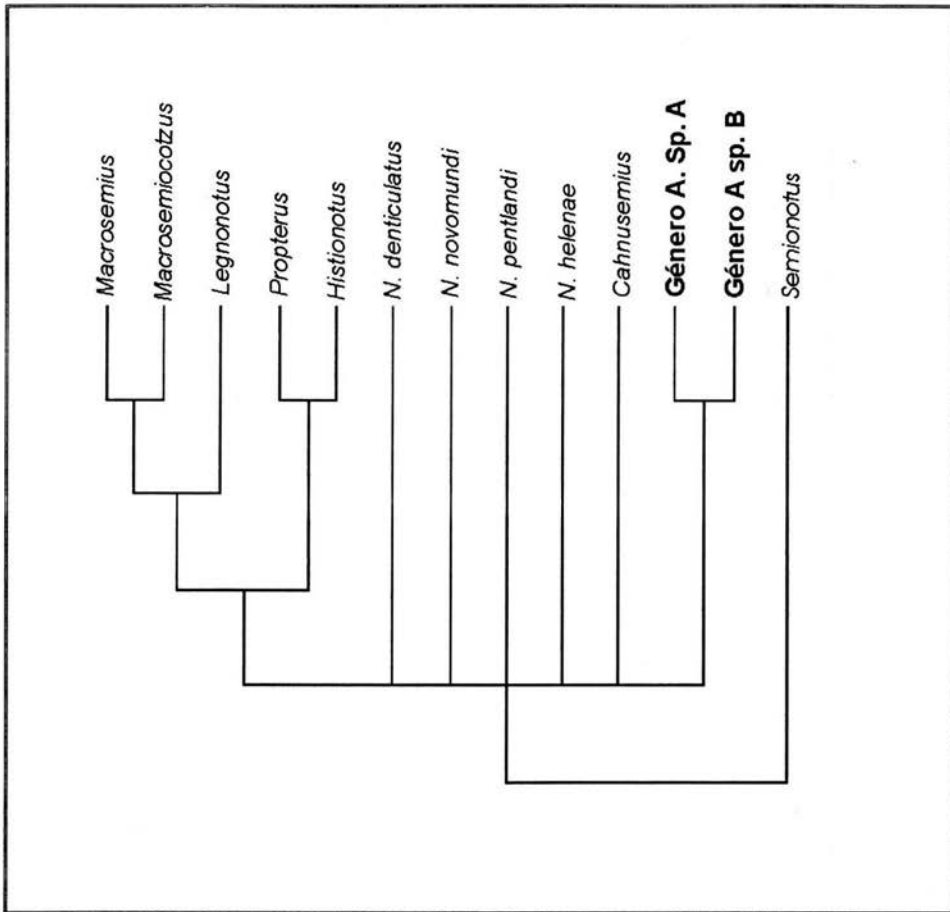


Figura 5.10. Árbol de consenso estricto de las relaciones filogenéticas del Nuevo Género A.

*Macrosemius*, *Macrosemiocotzus* y *Legnonotus* están definidos por el carácter ambiguo: profundidad del cuerpo y los caracteres no ambiguos: ausencia de escamas debajo de la aleta dorsal; aleta dorsal dividida, formando dos lóbulos continuos. *Macrosemius* y *Macrosemiocotzus* comparten dos caracteres no ambiguos: dientes maxilares reducidos y margen de la aleta caudal redondeado. El grupo de *Propterus* e *Histonotus* está definido por tres caracteres no ambiguos que son: cuadratoyugal con muesca; margen anterior de la aleta dorsal emarginado; entre 14 y 15 radios de la aleta caudal y por dos caracteres ambiguos: una hilera de dientes en el coronoide, ganoína en las escamas formando una capa gruesa.

## DISCUSIÓN

Como se ha encontrado en los otros géneros de la Cantera Tlayúa, el nuevo género presenta una combinación única de caracteres que lo validan como nuevo taxón e incluyen: huesos infraorbitales tubulares sin el componente laminar; supratemporal presente; número de dientes mandibulares reducido; canal sensorio mandibular encerrado en un tubo en la parte anterior del dentario y abierto en un seno en la parte posterior.

Además de la típica combinación de caracteres que se ha encontrado en los macrosémidos de Tlayúa, en este taxón, se han descubierto características nuevas dentro de la familia, que permiten redefinir ciertos aspectos de su anatomía. Tal es el caso del sinfilético, cuya presencia y posición se discutió en páginas anteriores, ó la aparición de un canal sensorio en la maxila. El hecho de que estos caracteres se reporten por primera vez, permite relacionar a los macrosémidos con otros grupos de neopterigios; sin embargo, la apariencia y posición de estas estructuras son diferentes a las que se reportan en otros grupos. Por lo anterior, estos nuevos rasgos encontrados en este nuevo taxón, se pueden adicionar como características diagnósticas de la familia. En el siguiente capítulo, relacionado con el análisis filogenético de la familia Macrosemiidae, estos aspectos se discutirán a detalle.

Este nuevo género es uno de los más abundantes en la Cantera Tlayúa, lo que ha permitido estudiar a detalle su anatomía. Por otro lado, en algunos de los ejemplares se ha encontrado preservado el tracto digestivo enrollado, que es similar al que exhiben *Macrosemiocotzus* y *Cahnusemius*, el cual se considera que corresponde a una válvula espiral, que se presenta en tiburones y especies afines (Chondrichthyes), así como en ámidos, esturiones, peces pulmonados y poliptéridos, entre otros (Lagler *et al.*, 1984 y Bond, 1977).

En un ejemplar de la especie A y en otro de la especie B también se han encontrado restos de peces (escamas, vértebras, espinas) en la porción ventral del cuerpo, en lo que corresponde a la región digestiva. Evidentemente estos restos corresponden a la última comida que realizó el organismo antes de morir, por lo que aquí se reafirma que los macrosémidos de la Cantera Tlayúa eran peces pequeños, pero voraces que se alimentaban tanto de invertebrados pequeños y algas (Bartram, 1977), como de peces, sobre todo por la fuerte dentición que presentan tanto en los dientes maxilares como mandibulares.

Como se ha encontrado en los otros géneros de la Cantera Tlayúa, el nuevo género presenta una combinación única de caracteres que lo validan como nuevo taxón e incluyen:

huesos infraorbitales tubulares sin el componente laminar; supratemporal presente; número de dientes mandibulares reducido; canal sensorio mandibular encerrado en un tubo en la parte anterior del dentario y abierto en un seno en la parte posterior.

Además de la típica combinación de caracteres que se ha encontrado en los macrosémidos de Tlayúa, en este taxón, se han descubierto características nuevas dentro de la familia, que permiten redefinir ciertos aspectos de su anatomía. Tal es el caso del sinfilético, cuya presencia y posición se discutió en páginas anteriores o la aparición de un canal sensorio en la maxila. El hecho de que estos caracteres se reporten por primera vez permite relacionar a los macrosémidos con otros grupos de neopterigios; sin embargo, la apariencia y posición de estas estructuras son diferentes a las que se reportan en otros grupos. Por lo anterior, estos nuevos rasgos encontrados en este nuevo taxón, se pueden adicionar como características diagnósticas de la familia. En el siguiente capítulo, relacionado con el análisis filogenético de la familia *Macrosemiidae*, estos aspectos se discutirán a detalle.

El nuevo género es uno de los más abundantes en la Cantera Tlayúa, lo que ha permitido estudiar a detalle su anatomía. Por otro lado, en algunos de los ejemplares se ha encontrado preservado el tracto digestivo enrollado, que es similar al que se presenta *Macrosemiocotzus* y *Cahnusemius*, el cual se considera que corresponde a una válvula espiral. En un ejemplar de la especie A y en otro de la especie B también se han encontrado restos de peces (escamas, vértebras, espinas) en la porción ventral del cuerpo, en lo que corresponde a la región digestiva. Evidentemente estos restos corresponden a la última comida que realizó el organismo antes de morir, por lo que aquí se reafirma que los macrosémidos de la Cantera Tlayúa eran peces pequeños, pero voraces que se alimentaban tanto de invertebrados pequeños y algas (Bartram, 1977), como de peces, sobre todo por la fuerte dentición que presentan tanto en los dientes maxilares como mandibulares.

## APÉNDICE 5.1. Caracteres utilizados en el análisis filogenético

1. Profundidad del cuerpo: [0], cuerpo profundo; [1], talla mediana; [2], cuerpo delgado.
2. Superficie de los parietales: [0], fuertemente ornamentada; [1], superficie lisa.
3. Canales sensorios en la parte posterior del cráneo: [0], delgados y completamente encerrados; [1], grandes y expuestos por amplios orificios.
4. Incorporación del dermoesfenótico a la bóveda craneana: [0], incorporado a la bóveda craneana, encerrando la unión entre los canales infraorbital y supraorbital; [1], no incorporado a la bóveda craneana y no encerrando la unión entre los canales infraorbital y supraorbital.
5. Forma de los infraorbitales: [0], con el componente latero-sensorio formando un tubo alrededor del canal sensorio y con el componente laminar extendido; [1], con el componente latero-sensorio formando un tubo alrededor del canal sensorio y con el componente laminar ausente.
6. Forma del cuadratoyugal: [0], sin muesca; [1], con una muesca en el extremo distal.
7. Unión entre el cuadrado y cuadratoyugal: [0], cuadrado y cuadratoyugal no fusionados; [1], cuadrado y cuadratoyugal fusionados.
8. Extensión del hiomandibular: [0], sin formar una larga pestaña en la superficie del borde anterior del preopérculo; [1], formando una larga pestaña en la superficie del borde anterior del preopérculo.
9. Canal sensorio mandibular: [0], corre en un tubo cerrado, abierto por grandes poros en la porción anterior del dentario; [1], corre en un tubo cerrado en la porción anterior del dentario y en un seno abierto hacia la parte posterior del hueso; [2], corre en un seno abierto a lo largo del dentario.
10. Dientes maxilares: [0], en una hilera completa; [1], reducidos o ausentes.
11. Dientes coronoides: [0], cónicos con puntas afiladas; [1], estiliformes (Grande y Bemis, 1998) = mamiliformes (Bartram, 1977) con puntas redondeadas o achatadas.
12. Número de hileras de dientes en los coronoides: [0], dos o más hileras; [1], una hilera.
13. Escamas a cada lado de la aleta dorsal: [0], completas; [1], ausentes debajo de la aleta.
14. Ganoína en las escamas: [0], no reducida, en ocasiones formando grandes bordes; [1], formando una capa gruesa; [2], reducida o ausente.
15. Aleta dorsal: [0], no dividida; [1], dividida, formando dos lóbulos continuos sin separación; [2], dividida, con una separación completa entre los lóbulos.
16. Margen anterior de la aleta dorsal: [0], margen continuo; [1], emarginado.
17. Forma del margen posterior de la aleta caudal: [0], furcado; [1], convexamente redondeado.
18. Radios de la aleta caudal: [0], más de 16 radios; [1], entre 14 y 15; [2], entre 11 y 13.
19. Fulcra en las aletas pectorales: [0], presente; [1], ausente.
20. Fulcra en las aletas pélvicas: [0], presente; [1], ausente.

21. Hileras de supraorbitales: [0], dos hileras; [1], una hilera.
22. Forma del dermopterótico: [0], triangular o subtriangular; [1], cuadrado.
23. Longitud del dermopterótico con respecto a la longitud del parietal: [0], longitud aproximadamente equivalente; [1], dermopterótico más corto.
24. Número de dientes del dentario: [0], entre 11 y 12; [1], menos de 11.
25. Huesos supratemporales: [0], presentes; [1], ausentes.
26. Extensión de la maxila: [0], no se extiende hasta el cuadrado; [1], se extiende hasta el cuadrado.
27. Articulación del cuadrado y la mandíbula: [0], debajo de la mitad posterior de la órbita; [1], debajo de la mitad anterior de la órbita; [2], posterior a la órbita; [3], anterior a la órbita.

APENDICE 5.2. Lista de apomorfias usando optimización de caracteres ACCTRAN. Los nodos se refieren a los que se ilustran en la Figura 5.10. El asterisco indica caracteres ambiguos.

Nodo 19: 1\*, 5\*, 14(2)\*, 15(2)\*, 18(2)\*, 19\*, 21(0)\*, 22(0)\*, 25\*

Nodo 17: 1(0)\*, 3, 4, 5(0), 8\*, 9(2), 11, 14(0)\*, 21, 22, 23, 25(0), 27(3)

Nodo 15: 1(2)\*, 13, 15(0)

Nodo 14: 10, 17

*Macrosemius*: 2, 7, 14(2)\*

*Macrosemiocotzus*: 11(0), 15, 21(0), 27(1)

*Legnonotus*: 8(0)\*, 18(0), 19(0), 20

Nodo 16: 6, 12\*, 14\*, 16, 18(1)

*Histonotus*: 7, 10, 19(0)

*N. denticulatus*: 5(0), 6, 9(2), 21

*N. novomundi*: 8, 11

*N. pentlandi*: 19(0)

*N. helenae*: 2, 18(1), 20

*Cahnusemius*: 4, 10, 12, 14(0), 15(1), 17, 22

Nodo 18: 4, 9, 14(1), 19(0), 23, 25(0), 26

Género A, sp. A: 1(0).

Tabla 5.1. Matriz de caracteres del Nuevo Género A

TAXA/CARÁCTER	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2		
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7
<i>Semionotus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Macrosemius</i>	2	1	1	1	0	0	1	1	2	1	1	0	1	2	0	0	1	2	1	0	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Legnonotus</i>	2	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	?	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Macrosemiocotzus</i>	2	0	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Propterus</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0	1	1	0	1	2	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	3
<i>Histionotus</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	2	1	?	?	0	1	2	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>N. denticulatus</i>	1	?	0	0	1	0	0	?	2	0	?	?	0	2	2	0	0	?	1	0	1	?	?	0	1	0	1	
<i>N. novomundi</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	2	2	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>N. pentlandi</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	0	2	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>N. inimontis</i>	1	?	0	0	1	0	0	?	?	0	?	?	0	2	2	0	0	2	0	0	1	?	?	0	1	0	?	
<i>N. decoratus</i>	1	?	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	0	2	2	0	0	2	0	0	?	0	0	0	1	0	1	
<i>N. ferreri</i>	1	?	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	0	2	2	0	0	2	1	1	1	?	?	0	1	0	1	
<i>N. helenae</i>	1	1	0	0	1	0	0	?	?	0	?	?	0	2	2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	?	
<i>N. parvus</i>	1	?	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	0	2	2	0	0	?	0	0	?	?	?	?	0	1	?	?
<i>Cahnusemius</i>	1	0	0	1	1	0	0	?	0	1	0	1	0	0	1	0	1	2	1	0	0	1	0	0	1	0	1	
Género A sp. A	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	1	
Género A sp. B	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	1	

## CAPITULO VI

### SISTEMÁTICA DE LA FAMILIA MACROSEMIIDAE

#### INTRODUCCIÓN

El primer intento por establecer las relaciones filogenéticas de la familia Macrosemiidae dentro de los neopterigios, fue hecho por Bartram (1977); sin embargo, en su trabajo sólo compara las estructuras de los macrosémidos con los actinopterigios y los relaciona con otros neopterigios, pero no muestra ningún esquema de las interrelaciones con los otros grupos de peces (lepisosteidos, semionótidos, catúridos, ámidos, etc). Como se mencionó en el primer capítulo, y de acuerdo a la clasificación de Patterson (1973), aceptada por Wiley (1976); Bartram (1977); Nelson (1994); Rosen *et al.*, (1981); Wiley y Schultze (1984); Gardiner (1984); Arratia y Schultze (1990) y Gardiner *et al.*, (1996), entre otros, los peces neopterigios se separan en dos grandes divisiones: la Ginglymodi, que incluye a los lepisosteidos (peje-lagarto) y sus parientes y la división Halecostomi, que comprende a los antiguamente llamados "holósteos" y a los teleósteos. Los halecostomos a la vez, están constituidos por dos grandes grupos hermanos: Halecomorphi, con *Amia* y sus parientes fósiles, y Teleostei, que incluye a los teleósteos modernos y sus parientes fósiles (Figura 6.1). Las características que definen a los grupos de peces antes mencionados, de acuerdo con Patterson (1973) se listan a continuación:

**Infraclase NEOPTERYGII:** lóbulo de la aleta caudal reducido de manera que los radios principales externos del lóbulo superior son aproximadamente de igual longitud que aquellos del lóbulo inferior; radios de la aleta en igual número que sus soportes endoesqueléticos, en las aletas dorsal y anal; premaxila con un proceso nasal interno; vómer diferenciado y moldeado para penetrar en la región etmoidea; articular con un proceso coronoide; suspensorio vertical; preopérculo con un brazo dorsal delgado; sinfilético desarrollado como un crecimiento del cartilago hiomandibular; dentición faringea superior, consolidada; clavículas ausentes o reducidas a una o más placas que descansan en la lámina posbranquial del cleitrum.

**División GINGLYMODI:** centros vertebrales holospóndilos; dientes con placidentina; canal suprorbital que corre a través de la premaxila; una cadena de huesos infraorbitales con dientes (Figura 6.2 A, 6.4 A).

**División HALECOSTOMI:** espinas neurales medias presentes, al menos en la región caudal; maxila móvil, libre de la mejilla, con cabeza interna en forma de clavija "peg-like";



supramaxila presente; interopérculo presente; miodomo grande que ocupa al menos la mitad de la distancia entre la fosa pituitaria y el foramen vago; fosa posttemporal grande; intercalar con crecimientos membranosos, a través de la superficie de la región ótica; cuadratoyugal que no es un elemento independiente; epibranchiales con un proceso uncinado en su extremo superior.

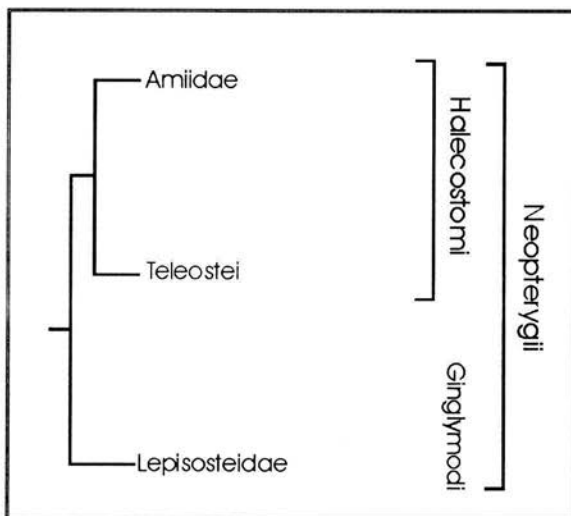


Figura 6.1. Hipótesis de relación de los neopterigios de acuerdo con Patterson, 1973.

Subdivisión HALECOMORPHI: cada hipural, excepto el primero, fusionado con un centro ural; cada hipural llevando un solo radio; sólo el primer o segundo arcos uroneurales osificados, con espinas neurales largas; dermoesfenótico atado al esfenótico por una pestaña antero-ventral; sinfilético unido al preopérculo por crecimientos óseos membranosos, que se articula con una osificación separada, en la superficie posterior del proceso coronoide (Figura 6.2 B); cuadratoyugal ausente, sin osificación pterótica en la caja craneana; radio branquióstego superior, alargado y truncado proximalmente; osificación pericordal de los centros vertebrales, sólida; vértebras diplospóndilas en la región caudal.

Subdivisión TELEOSTEI [caracterizado al nivel de los Pholidoforidae (teleósteos basales)]: arcos uro-neurales modificados como uroneurales; dos supramaxilas presentes (Figura 6.2. C); premaxila dividida en una porción lateral dentada y móvil y una porción lateral media (dermoetmoide) que está incorporada a la región etmoidea; endoesqueleto del etmoides que contiene un supraetmoides medio y un miodomo (orificio de inserción para los músculos del ojo)

anterior; intercalar y proótico formando una proyección, a través de la fosa supratemporal; miodomo que se extiende dentro del basioccipital; vómer no pareado; cuadratoyugal fusionado con el cuadrado formando un proceso posterolateral; sinfilético en forma de espiga penetrando en un surco en la superficie del cuadrado; centros vertebrales en forma de hemi-cordacentros; grandes epineurales desarrollados a manera de crecimientos en los arcos neurales, a lo largo de la región abdominal.

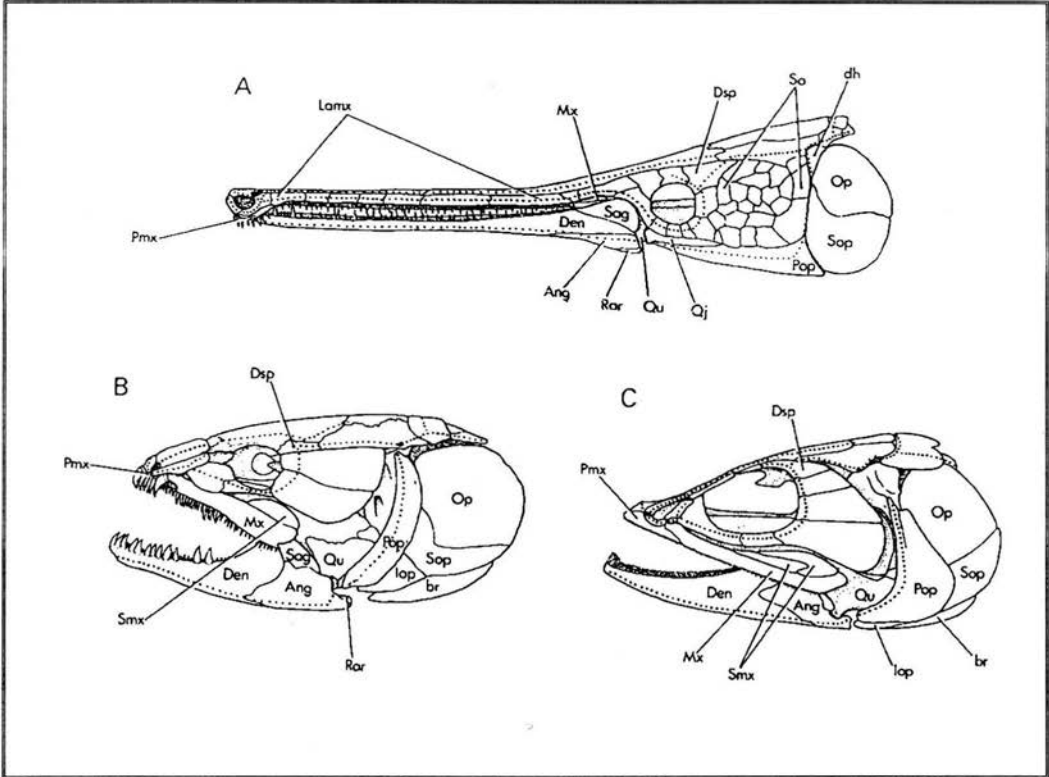


Figura 6.2. Grupos de peces neopterigios halecostomos. **A.** *Lepisosteus platostomus* (Ginglymodi), **B.** *Amia calva* (Halecomorphi) y **C.** *Elops saurus* (Teleostei). Ang, Angular; Br, radio branquióstego; Den, dentario; Dsp, dermoesfenótico; dh, dermoial; lop, Interopérculo; Lamx, canal de la línea lateral de la maxila; Mx, maxilar; Op, opercular; Pmx, premaxilar; Pop, preopérculo; Qj, cuadratoyugal; Qu, cuadrado; Ror, retroarticular; Sag, surangular; Smx, supramaxila; So, supraorbital; Sop, subopérculo; Tomado de Patterson, 1973.

De acuerdo con Bartram (1977), los macrosémidos son peces neopterigios que presentan ocho sinapomorfias (“especializaciones”) de neopterigios, identificadas por Patterson (1973), las cuales incluyen: lóbulo axial de la cola reducido; número de radios de las aletas igual a sus soportes en las aletas dorsal y anal; premaxila inmóvil con un proceso nasal que reviste el orificio nasal; vómer presente; articular con un proceso coronoide; suspensorio vertical y preopérculo con un brazo dorsal angosto; sinfilético presente; clavículas reducidas.

Además los macrosémidos exhiben 21 sinapomorfias relativas a la condición neopterigia primitiva, dos de las cuales son únicas entre los actinopterigios *sensu* Thiollière (1858), e indican que constituyen un grupo monofilético. Los caracteres únicos incluyen la presencia de nueve infraorbitales, de los cuales los siete primeros son en forma de lámina enrollada (scroll-like) y los dos últimos, detrás de la órbita, de forma tubular, y un interopérculo pequeño y alejado de la mandíbula (Figura 6.3).

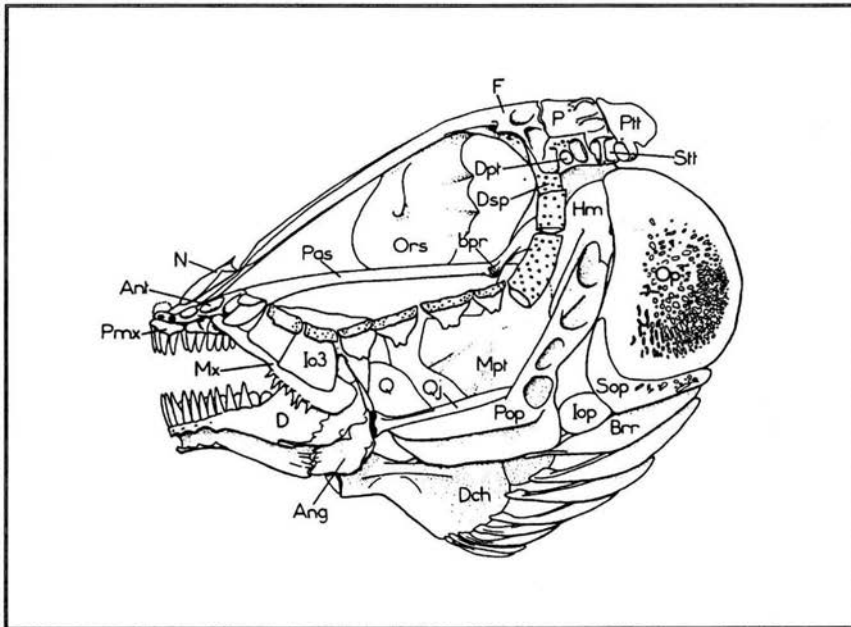


Figura 6.3. Reconstrucción de la cabeza de *Macrosemius rostratus* donde se muestran dos características diagnósticas de la familia que incluyen: nueve infraorbitales (Io), los siete primeros son en forma de lámina enrollada (scroll-like) y los dos últimos, detrás de la órbita, de forma tubular, y un interopérculo pequeño (lop) y alejado de la mandíbula Tomado de Bartram (1977).

Los macrosémidos además comparten las siguientes sinapomorfias con el grupo *Ginglymodi* (*Lepisosteus*): ausencia de opistótico (*Macrosemius*); extensión del exoccipital más allá del canal vago (*Macrosemius*) y ausencia de gular; sin embargo, las vértebras holospóndilas y centros vertebrales opistocélicos; dientes con plicidentina, canal supraorbital a lo largo de la premaxila, una cadena de huesos infraorbitales dentados de *Lepisosteus*, no son compartidas con los macrosémidos por ser caracteres autamórficos para los lepisosteidos (Bartram, 1977).

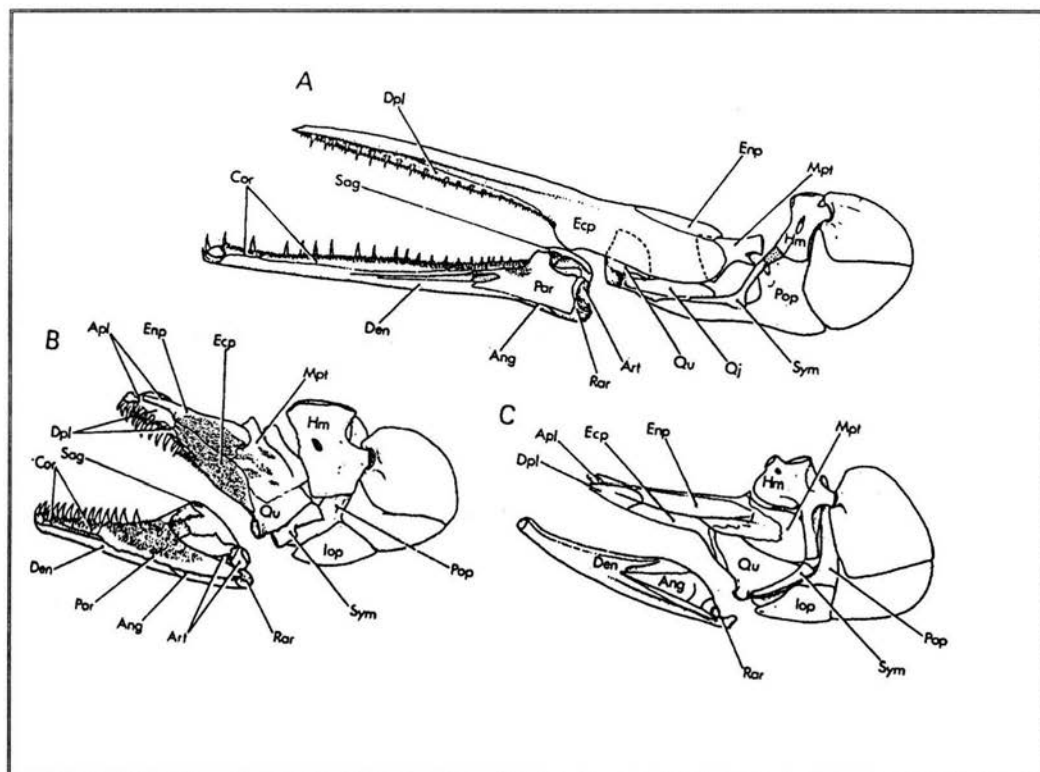


Figura 6.4. Vista media del palato y mandíbula inferior en A. *Lepisosteus platostomus* (Ginglymodi), B. *Amia calva* (Amiidae) y C. *Elops saurus* (Teleostei). Ang, angular; Apl, autopalatino; Art, articular; Cor, coronoides; Den, dentario; Dpl, dermopalatino; Dpt, dermopterótico; Dsp, dermoesfenótico; Enp, endopterigoide; Ecp, ectopterigoide; Hm, hiomandibular; lop, Interopérculo; Mpt, metapterigoide; Par, prearticular; Pop, preopérculo; Qj, cuadratoyugal; Qu, cuadrado; Rar, retroarticular; Sag, surangular; Smx, supramaxila; So, supraorbital; Sop, subopérculo; Sym, sinfilético. Tomado de Patterson, 1973.

En contraste, los macrosémidos comparten las siguientes sinapomorfias con el grupo Halecostomi ("holósteos" y teleósteos), que es el grupo hermano de los Ginglymodi: maxila móvil, con un proceso anterior en forma de clavija (peg-like); interopérculo presente y presencia de un proceso uncinado en los epibranchiales (*Macrosemius*). Estas especializaciones sugieren que los macrosémidos son halecostomos (Bartram, 1977). Otras especializaciones de los halecostomos, que fueron identificadas por Patterson (1973) y que son compartidas por los teleósteos y halecomorfos, no son claras en los macrosémidos, ya que están relacionadas con la estructura del neurocráneo y sólo en *Macrosemius* se ha podido conocer parcialmente esta región. Debido a la escasez de ejemplares disponibles en Europa y a su delicado estado de preservación, muchos caracteres diagnósticos de la familia Macrosemiidae han quedado en duda. Sin embargo, en este trabajo se descubren nuevos caracteres que se adicionan a la diagnosis de la familia.

Bartram (1977) nota que los macrosémidos no presentan dos caracteres avanzados típicos de halecostomos que incluyen: la presencia de supramaxila y la carencia de un cuadratoyugal como elemento independiente. En todos los halecomorfos, excepto en *Furo longiserratus* el cuadratoyugal está reducido a un pequeño proceso en el cuadrado, o está ausente, *Amia*) y en los teleósteos el hueso forma una excrescencia del cuadrado en forma de astilla (Figura 6.4). La presencia de un cuadratoyugal separado del cuadrado en una especie de *Furo* sugiere que este hueso también estaba separado en el ancestro común de los teleósteos y halecomorfos, fusionándose al cuadrado paralelamente en los dos grupos. Por lo tanto, la presencia de un cuadratoyugal separado en macrosémidos no los excluye de los halecomorfos y teleósteos. La ausencia de supramaxila sugiere que los macrosémidos no pertenecen a ningún grupo y que son halecostomos basales (Bartram, 1977).

De acuerdo con Patterson (1973), existe un carácter sinapomórfico que es único entre los Halecomorphi (Parasemionotidae, Caturidae y Amiidae) y es la articulación entre el sinfilético y la mandíbula inferior. En los macrosémidos hasta ahora no se ha encontrado evidencia clara de que exista dicha articulación. Otra especialización de los halecomorfos es la incorporación del dermoesfenótico a la caja craneana, envolviendo la superficie frontal del esfenótico. Aunque en *Notagogus* el dermoesfenótico forma parte de la caja craneana, no tiene una pestaña envolvente, y en los otros macrosémidos el hueso parece estar unido a la caja craneana. El intercalar es otro carácter importante en los halecomorfos, pero no se conoce en los macrosémidos, debido a que esta región de la bóveda craneana no está preservada en ningún ejemplar.

Bartram (1977) concluye que los macrosémidos no muestran evidencia de relación ni con los halecomorfos, ni con los teleósteos basales, por lo tanto deben ser considerados halecostomos basales y comenta que lo que se sabe acerca de los macrosémidos, indica que esta familia surgió

antes de la divergencia de los halecostomos teleósteos y halecostomos halecomorfos. Por lo tanto los clasifica como Halecostomi, subdivisión *incertae sedis*. La clasificación aceptada hasta ahora es la siguiente:

Clase **OSTEICHTHYES**  
Subclase **ACTINOPTERYGII** (*sensu* Patterson, 1973)  
Infraclase **NEOPTERYGII** (*sensu* Patterson, 1973)  
División **HALECOSTOMI**  
Subdivisión *incertae sedis*  
Familia **MACROSEMIIDAE** Thiollière 1858

Después de Bartram (1977) no se ha realizado un estudio detallado de la filogenia de la familia Macrosemiidae debido a que no han existido especialistas que se dediquen a este grupo en particular. Algunos paleoictiólogos como por ejemplo, Olsen y McCune, 1991; Gardiner *et al.*, 1996; Grande y Bemis, 1998 han tomado en cuenta las características de la familia para establecer la filogenia de otros halecostomos, basándose en la información obtenida por Bartram (1977) y en observaciones personales.

En el estudio realizado por Olsen y McCune (1991) acerca de la morfología y filogenia de la familia Semionotidae (Neopterygii), proponen que los semionótidos, macrosémidos y lepisosteidos constituyen el grupo monofilético de los Semionotiformes. A la vez proponen que los Semionotiformes ó son el grupo hermano de los teleósteos, o que el sub-grupo monofilético de los "Holostei" (al menos lepisosteidos, *Amia*, macrosémidos y semionótidos) es el grupo hermano de los teleósteos (Figura 6.5).

Más adelante, Gardiner *et al.* (1996) realizan un estudio detallado de la filogenia de los neopterigios basales, incluyendo a los macrosémidos (Figura 6.6). El análisis basado en caracteres morfológicos reveló que los macrosémidos son un grupo basal de halecomorfos que comparten cuatro características con los semionótidos: supraorbitales en contacto con los infraorbitales, antorbital en forma de tubo perforado por el canal sensorio, rostral en forma de tubo delgado con proyecciones laterales, alargamiento de la fulcra en la aleta caudal. Para Gardiner *et al.* (1996), los macrosémidos junto con los semionótidos son un grupo basal de halecomorfos, aunque carecen de la típica doble articulación de la mandíbula, que presentan los otros halecomorfos.

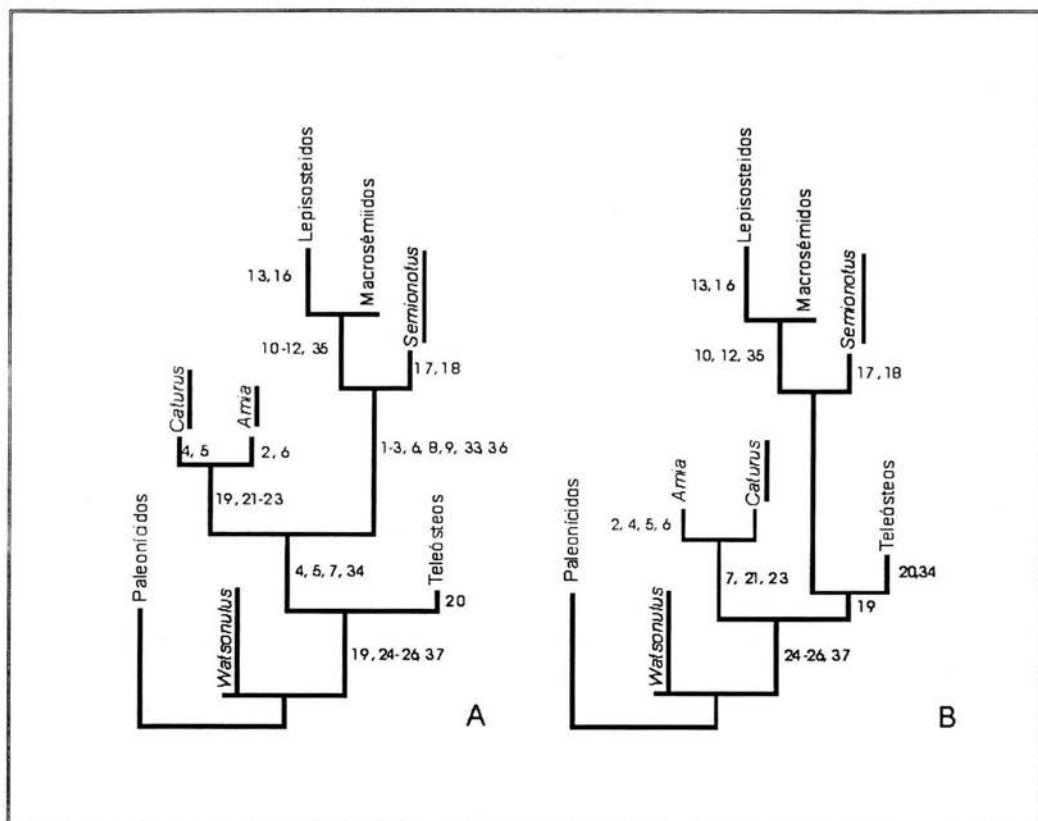


Figura 6.5. Hipótesis de relación de los Semionotiformes. **A**, Halecomorfos (*Caturus* y *Amia*) y Semionotiformes (lepisosteidos, macrosémidos y *Semionotus*) son el grupo hermano de los teleósteos. **B**, Semionotiformes (lepisosteidos, macrosémidos y *Semionotus*) son el grupo hermano de los teleósteos (Modificado de Olsen y McCune, 1991).

La hipótesis de Gardiner *et al.* (1996) concuerda con la de Olsen y McCune (1991) en que los macrosémidos son un grupo hermano de los Semionotiformes (*Lepidotes* y *Semionotus*); sin embargo, Gardiner *et al.* (1996) consideran a estos tres taxa como un grupo basal de halecomorfos, que junto con Parasemionotidae (*Watsonulus*), Ionoscopidae (*Macrepistius*), *Amia* y Caturidae (*Caturus*), forman el grupo monofilético de halecomorfos, que a la vez es grupo hermano de los teleósteos basales, que incluyen a *Dapedium*, *Microdon*, *Elops* y *Pachycormus*. *Lepisosteus* (Ginglymodi), queda constituyendo un grupo hermano de los halecomorfos y teleósteos.

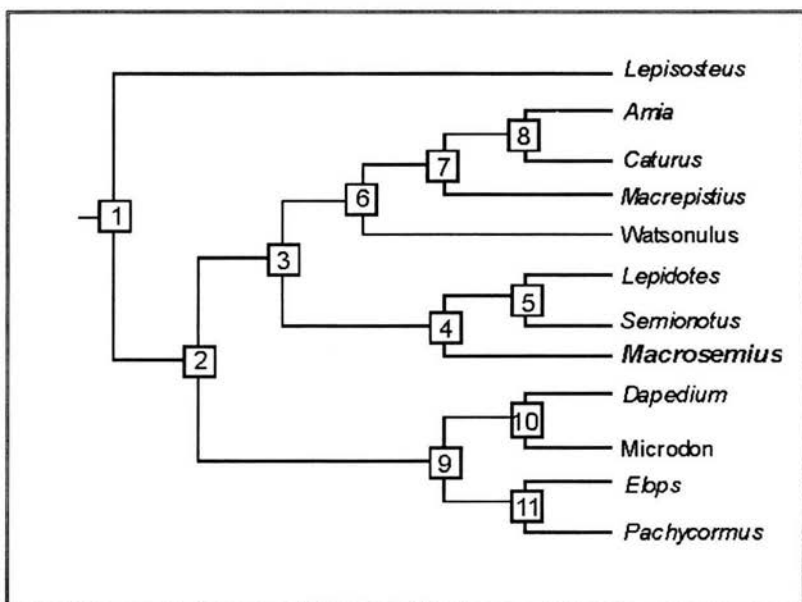


Figura 6.6. Hipótesis de relación de neopterigios basales. *Macrosemius* se muestra como grupo hermano de los semionotiformes (*Lepidotes* y *Semionotus*) y juntos constituyen un grupo monofilético de halecomorfos basales (Modificado de Gardiner *et al.*, 1996)

Grande y Bemis (1998) revisaron la morfología y filogenia de los ámidos para establecer sus relaciones filogenéticas. En este estudio, aunque no incluyen a la familia Macrosemiidae como grupo de comparación, en el cladograma que ilustra la filogenia de Amidae dentro de los halecomorfos (Figura 6.7), ubican a los macrosémidos en una politomía junto con otros grupos de halecostomos, incluyendo a los Semionotiformes, Lepisosteiformes y Picnodontiformes.



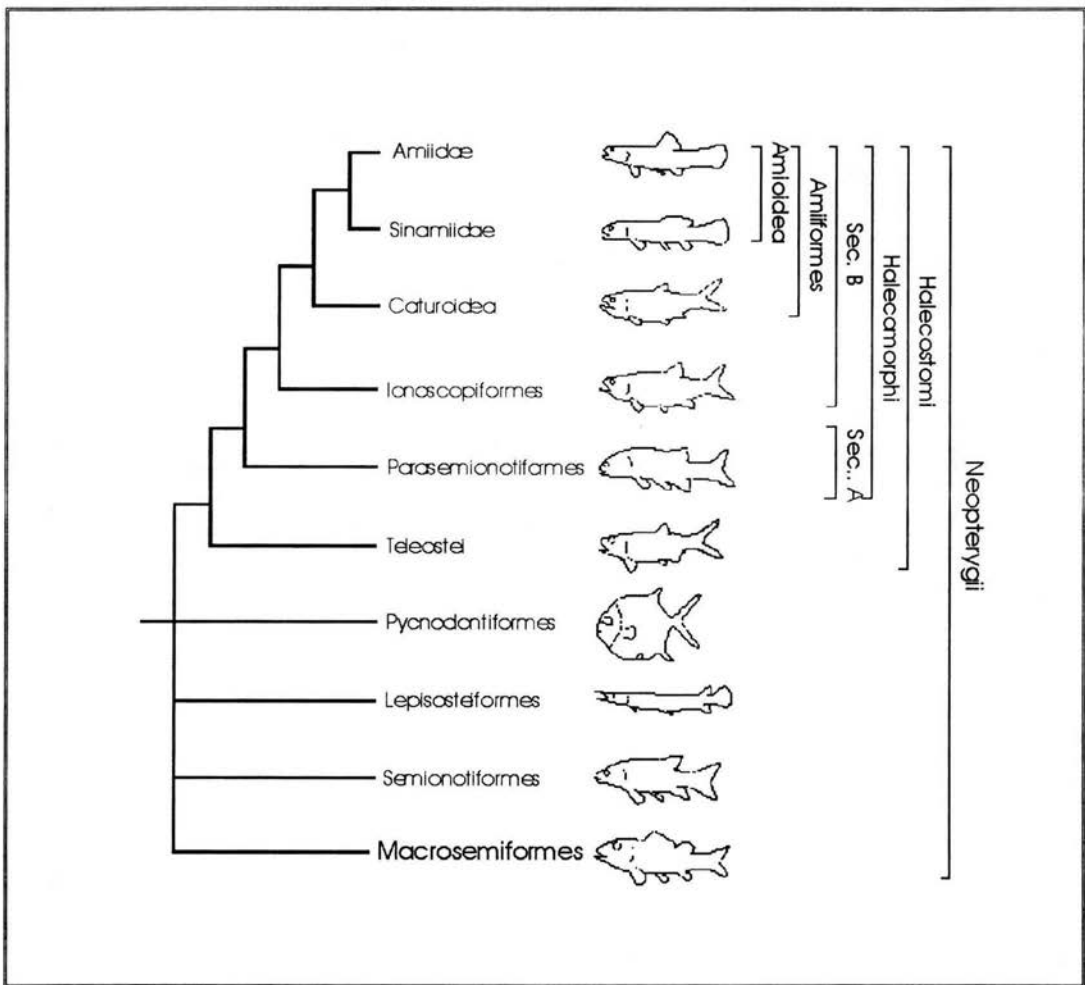


Figura 6.7. Hipótesis de relación de Amiidae dentro de los halecomorfos (Modificado de Grande y Bemis, 1998).

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA FAMILIA MACROSEMIIDAE

Con base en la matriz de caracteres utilizada por Grande y Bemis (1998), y tomando en cuenta nuevos caracteres que se identificaron a lo largo de este estudio; así como, varios obtenidos de Bartram (1977), Olsen y McCune (1984), Lambers (1992), Tintori y Renesto (1983), Gardiner *et al.* (1996) y Arratia (1997), se realizó el análisis filogenético de la familia Macrosemiidae (ver Apéndices 6.1 y 6.2), incluyendo a los grupos de neopterigios que Grande y Bemis (1998) utilizaron en su análisis (Amiidae, Sinamiidae, Caturidae, Liodesmidae, Ionoscopidae, Ophiopsidae, Oshuniidae, Parasemionotidae, Pholidophoridae y Lepisosteidae). Además se adicionaron nuevos taxa que incluyen a *Semionotus*, por ser el grupo externo que se usó en todos los análisis de los géneros de la familia Macrosemiidae en este trabajo y dos especies de Picnodontiformes (*Gyrodus* y *Coelodus*).

El análisis se llevó al cabo realizando una búsqueda heurística con 100 réplicas del programa PAUP (versión 4b) de Swofford (1998). La matriz de datos consiste de 50 taxones de neopterigios y de 90 caracteres. Los caracteres estuvieron desordenados y a todos se les dio el mismo peso. Los caracteres no informativos mostrados en la matriz como: (\*) = homología no resuelta y N = no aplicable, fueron codificados como interrogaciones. Antes de correr el análisis se unieron los 50 taxones por familias ("merge" del programa PAUP), quedando un total de 20 grupos (ver Apéndice 6.2). Los caracteres P = polimórficos, se codificaron con todas sus variables para cada familia o grupo. Sólo la familia Macrosemiidae se incluyó con cada uno de los géneros por separado y *Enchelyolepis* fue excluido del análisis por la gran cantidad de datos faltantes que presenta. La polarización de caracteres se determinó a priori con base en el grupo externo, (Parasemionotidae). El criterio de optimización de caracteres fue por transformación acelerada (ACCTRAN).

En el análisis fueron retenidos ocho árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 245 pasos, Índice de Consistencia (CI) = 0.7184, Índice de homoplasia (HI) = 0.5306, Índice de Retención (RI) = 0.7026 y un Índice de Consistencia Reescalado (RC) = 0.5047. Para conocer el soporte de las ramas del consenso estricto, se realizó un Bootstrap con 100 replicas y se obtuvieron los valores de Bremer, que se muestran en la Figura 6.8

El consenso estricto (Figura 6.8) muestra que la familia Macrosemiidae constituye un grupo monofilético conformado por *Macrosemius*, *Legnonotus*, *Macrosemiocotzus*, *Propterus*, *Histonotus*, *Cahnusemius*, *Notagogus* y el Nuevo Género A, con base en ocho caracteres no ambiguos: [7] ausencia de supraorbitales, [15] aleta dorsal mediana, con margen inclinado o recto, [43(2)] subinfraorbitales (infraorbitales) largos, delgados y en forma de tubo, (63) borde orbital del

dermoesfenótico con un tubo del canal sensorio, [70(2)] infraorbitales en forma de lámina enrollada con el componente latero-sensorio formando un tubo alrededor del canal sensorio y con el componente laminar ausente, [71] interopérculo pequeño y alejado de la mandíbula; [81] aleta dorsal dividida; [86(0)] dos hileras de supraorbitales; y tres caracteres ambiguos: [5(2)] presencia de cinco a once supraneurales, [35(0)] dermopterótico grandemente ensanchado posteriormente y adelgazado anteriormente, y [56] dermoesfenótico incorporado a la bóveda craneana.

*Propterus* e *Histionotus* (Nodo 12) constituyen un grupo hermano definido por cuatro caracteres no ambiguos: [74] cuadratoyugal con muesca; [79(0)] escamas en el cuerpo completas; [82] margen posterior de la aleta dorsal anterior emarginado y [83] entre 14 y 15 radios en la aleta caudal, y por dos caracteres ambiguos: [25] una hilera de dientes coronoides y [81] aleta dorsal dividida. *Propterus* está definido por dos caracteres no ambiguos: [78(0)] dientes maxilares en una hilera completa y [80] ganoína formando una capa uniforme en las escamas. *Histionotus* se define por dos caracteres no ambiguos: [75] cuadrado y cuadratoyugal fusionados y [84(0)] fulcra presente en las aletas pectorales.

*Notagogus* y el Nuevo Género A, se muestran como taxones basales de Macrosemiidae y sus relaciones filogenéticas son inciertas debido a que en cuatro de los árboles igualmente parsimoniosos, *Notagogus* y el Nuevo Género A son grupos hermanos, en los cuatro árboles restantes, el Nuevo Género A está más estrechamente relacionado a *Cahnusemius*. En el consenso, *Notagogus* está definido por un carácter no ambiguo: [16] dientes estiliformes (mamiliformes) con extremos ampliamente redondeados o aplanados, en el coronoide y vómer y dos caracteres ambiguos [50(0)] longitud del dermopterótico significativamente más grande que la del parietal y [56(0)] dermosfenótico no incorporado al cráneo. El Nuevo Género A se define por dos caracteres no ambiguos: [77] canal sensorio mandibular encerrado en un tubo en la parte anterior del dentario y abierto en un seno en la parte posterior y [87] la extensión de la maxila, alcanza al cuadrado.

Por otro lado, *Notagogus* comparte con Nuevo Género A las siguientes sinapomorfias: infraorbitales con el componente latero-sensorio formando un tubo alrededor del canal sensorio y con el componente laminar extendido [70(1)], entre 11 y 13 radios en la aleta caudal [83(2)], articulación del cuadrado y la mandíbula debajo de la mitad anterior de la órbita [88(1)] y numerosos caracteres plesiomórficos que incluyen: canales sensorios en la parte posterior del cráneo, delgados y completamente encerrados en el hueso [73(0)], cuadratoyugal sin muesca [74(0)], cuadrado y cuadratoyugal no fusionados [75(0)], escamas completas [79(0)], margen anterior de la dorsal no emarginado [82(0)], fulcra en las pélvicas [85(0)], dos hileras de

supraorbitales [86(0)]. Sin embargo, estos caracteres también son compartidos con *Cahnusemius*, razón por la cual *Notagogus* también se encuentra estrechamente relacionado con este taxón.

Al mismo tiempo, *Notagogus* comparte con *Cahnusemius* un carácter sinapomórfico que es la ausencia de fulcra en las aletas pectorales [84(1)], y un carácter plesiomórfico: longitud del dermopterótico equivalente a la del parietal [50(0)]. Por otro lado, *Notagogus* comparte con el Nuevo Género A, el carácter apomórfico: dermoesfenótico no incorporado a la bóveda craneana [56(1)] y dos caracteres plesiomórficos: dientes coronoides puntiagudos [16(0)], superficie de los parietales fuertemente ornamentada [72(0)]. Esta combinación de caracteres apomórficos y plesiomórficos compartidos por *Notagogus* y el Nuevo Género A es la causa de que en el consenso estricto aparezcan como ramas de afinidad incierta.

El grupo constituido por *Macrosemiis*, *Legnonotus*, *Propterus*, *Histionotus*, *Macrosemiocotzus* y *Cahnusemius*, señalado en el Nodo 9, está definido por dos caracteres no ambiguos: [78] dientes maxilares reducidos y [80(0)] ganoína en las escamas no reducida, y por tres caracteres ambiguos que incluyen: [23] margen posterior de la aleta caudal convexamente redondeado; [35] dermopterótico su [57] rostral en forma de "V" con cuernos laterales, aunque este hueso sólo se conoce en *Macrosemiis*. *Cahnusemius* como grupo hermano de *Macrosemiis*, *Legnonotus*, *Propterus*, *Histionotus* y *Macrosemiocotzus*, está determinado por un carácter no ambiguo que es [25] una hilera de dientes en el coronoide y un carácter ambiguo: [50(0)] longitud de dermopterótico mayor que la del parietal.

El clado constituido por *Macrosemiocotzus*, *Propterus*, *Histionotus*, *Macrosemiis* y *Legnonotus* (Nodo 10), incluye seis caracteres no ambiguos que son: [43] subinfraorbitales (infraorbitales) subrectangulares, más profundos que largos; [70] infraorbitales en forma de lámina enrollada, con el componente latero-sensorio formando un tubo alrededor del canal sensorio y con el componente laminar extendido; [73] canales sensorios en la parte posterior del cráneo, amplios y expuestos por grandes orificios; [76] hiomandibular formando una pestaña en el borde anterior del preopérculo; [77(2)] canal sensorio mandibular en un seno abierto a lo largo del dentario; [79] escamas del cuerpo, ausentes debajo de la aleta dorsal (aunque en *Propterus* e *Histionotus* es una reversión).

*Macrosemiocotzus* es el grupo hermano del clado constituido por *Macrosemiis*, *Legnonotus*, *Propterus* e *Histionotus*, (Nodo 11) definido por dos caracteres no ambiguos: [86] una hilera de supraorbitales y [88(3)] articulación del cuadrado y la mandíbula, anterior a la órbita y tres caracteres ambiguos que incluyen: [16] dientes del coronoide y vómer, estiliformes (mamiliformes); [23(0)] margen posterior de la aleta caudal, furcado y [81] aleta dorsal dividida, aunque en

*Macrosemius* y *Legnonotus* no está dividida (reversión). Al igual que en *Notagogus* y el Nuevo Género A, la relación entre *Macrosemius* y *Legnonotus* es incierta, debido a que en cuatro de los árboles, aparecen como grupo hermano y en los cuatro restantes, *Legnonotus* está más estrechamente relacionado con el grupo monofilético que conforman *Propterus* e *Histionotus*

*Macrosemius* está determinado por las siguientes sinapomorfias no ambiguas: [72] superficie de los parietales con una capa lisa de ganoína; [75] cuadrado y cuadratoyugal fusionados y [80] ganoína en las escamas, en una capa uniforme, y el carácter ambiguo, [23] margen posterior de la aleta caudal, convexamente redondeado. *Legnonotus* está designado por cinco caracteres no ambiguos que incluyen: [76(0)] hiomandibular, no formando una pestaña en el borde anterior del preopérculo; [78(0)] dientes maxilares en una hilera completa; [83(0)] más de 16 radios en la aleta caudal; [84(0)] fulcra presente en las aletas pectorales y [85] fulcra ausente en las aletas pélvicas. Sin embargo, la ausencia de escamas en ambos lados por debajo de la aleta dorsal [79(1)], un carácter sinapomórfico que los relaciona al igual con *Macrosemiocotzus*, y la presencia de una aleta dorsal no dividida [81(0)] condición primitiva, son dos caracteres que los relacionarían directamente, como se muestra en el cladograma (Figura 2.9) del Capítulo 2. El clado conformado por *Propterus* e *Histionotus* (Nodo 12), que se definió arriba, forma el grupo hermano de *Legnonotus* y *Macrosemius*.

El clado de Macrosemiidae y Lepisosteidae (Nodo 8) está definido por cuatro caracteres no ambiguos que incluyen: [14] anillo esclerótico ausente; [46] cada hypural normalmente presenta un solo radio caudal; [69(0)] supramaxila ausente y [83(2)] entre 11 y 13 radios de la aleta caudal y siete caracteres ambiguos que son: [2] exoccipitales que no alcanzan el margen posterior del occipucio; [8] fuerte ornamentación de los huesos del cráneo, aunque la ornamentación no es homóloga en ambos grupos; [18(0)] longitud del parietal con un rango del radio ancho-largo que no excede 0.90; [50] longitud del dermopterótico y parietal aproximadamente iguales; [51] opistótico ausente; [59] la maxila no se extiende debajo del borde posterior del orbital; [84] fulcra presente en las aletas pectorales.

Macrosemiidae + Lepisosteidae, a la vez es grupo hermano de Semionotidae, y constituyen el grupo monofilético de los Semionotiformes, los cuales se definen por dos caracteres no ambiguos: [26] dientes vomerianos en una sola hilera y [88] articulación del cuadrado y la mandíbula debajo de la mitad anterior de la órbita y dos caracteres ambiguos: [21] dientes en la mandíbula de individuos adultos, comprimidos labiolingualmente, ampliamente carinados (quillados) y [35] dermopterótico subrectangular. Semionotidae está definido por dos caracteres no

ambiguos: [25] una hilera de dientes en los coronoides y [28] de 10 a 15 huesos epurales y un carácter ambiguo [20(3)] preopérculo ovoide.

El taxón hermano de Semionotiformes (Semionotidae + Lepisosteidae + Macrosemiidae), son los teleósteos (Pholidophoridae), y juntos constituyen el grupo monofilético definido en el Nodo 7, determinado por dos caracteres no ambiguos: [61(0)] el sinfilético no se articula con la mandíbula inferior, y [62(0)] margen posterior de la maxila convexamente redondeado o recto y un carácter ambiguo: [20(0)] preopérculo en forma de L. Lepisosteidae se define por siete caracteres no ambiguos: [10] parahipófisis unidas a la mayoría de los centros abdominales, presentes; [23] margen posterior de la aleta caudal convexamente redondeado; [49] tres pares de huesos extraescapulares; [68(0)] interopérculo ausente; [72(2)] superficie de los parietales sin ganoína; [88(3)] articulación del cuadrado y la mandíbula, anterior a la órbita y [89] sinfilético ligado al preopérculo.

Los teleósteos se definen por tres caracteres no ambiguos: [69(2)] presencia de dos supramaxilas; [72(2)] superficie de los parietales sin ganoína y [87] maxila que se extiende hasta el cuadrado y un carácter ambiguo: [75] cuadrado y el cuadratoyugal fusionados.

El resto del cladograma de la Figura 6.8 es muy similar a la hipótesis de relación propuesta por Grande y Bemis (1998), con respecto a los taxones de halecomorfos, que se muestra en la Figura 6.7. El grupo monofilético identificado en este trabajo como Halecomorphi, incluye Amiidae, Sinamiidae, Caturidae, Liodesmidae, Ionoscopidae, Ophiopsidae, Oshunidae y Picnodontiformes. La diferencia con la hipótesis de Grande y Bemis (1998) es que los Picnodontiformes se incluyen dentro de este grupo y se encuentran en una politomía con Amiidae y Sinamiidae (Amoidea) y los Parasemionotidae no son considerados halecomorfos. En la hipótesis de Gardiner *et al.* (1996), los Picnodontiformes al contrario, se colocan como teleósteos basales (Figura 6.6); sin embargo, las relaciones de Picnodontiformes aún son inciertas.

El Nodo 2 está determinado por cinco caracteres ambiguos: [20] preopercular en forma de media luna, largo y delgado; [56] dermoesfenótico fuertemente unido o incorporado a la bóveda craneana; [57] rostral en forma de "V", con cuernos laterales; [75] cuadrado y cuadratoyugal fusionados y [89] sinfilético ligado al preopérculo

El Nodo 3 que comprende a Amiidae + Sinamiidae + Picnodontiformes, es definido por tres caracteres no ambiguos: [45] ausencia de fulcra en las aletas medias; [85] ausencia de fulcra en las aletas pélvicas y [88(0)] margen posterior de la aleta dorsal anterior, continuo, y seis caracteres

ambiguos: [50] longitudes aproximadamente equivalentes del dermopterótico y parietal; [51] opistótico ausente; [52] pterótico ausente; [72(2)] parietales sin ganoína; [80(2)] ganoína en las escamas, ausente y [84] fulcra en las aletas pectorales, ausente.

Amiidae está determinado por dos caracteres no ambiguos: [1] centros diplospondilos sólidos, osificados pericordalmente en individuos adultos y [2] exoccipitales que no alcanza el margen posterior del occipucio y cuatro ambiguos: [4] fosa lateral de los centros vertebrales en individuos adultos, presente; [46] cada hypural normalmente presenta un solo radio caudal; [47] dos o menos arcos urales neurales osificados en individuos adultos y [50(0)] dermopterótico significativamente más grande que el parietal. Sinamiidae es definido por tres caracteres no ambiguos: [23] margen posterior de la aleta caudal convexamente redondeado; [48] un solo hueso parietal medio y [49] tres pares de huesos extraescapulares, y por dos caracteres ambiguos: [46] cada hypural normalmente presenta un solo radio caudal y [47] dos o menos arcos urales neurales osificados en individuos adultos

Picnodontiformes es definido por 16 caracteres no ambiguos: [7] huesos suborbitales, ausentes; [8] huesos dermales del cráneo fuertemente ornamentados [11] osificación escapulocoracoidal en los adultos, ausente; [12] huesos supraorbitales, ausentes; [16] dientes en el coronoide y vómer, estiliformes (mamiliformes) con extremos ampliamente redondeados o aplanados; [29] basipterigium con el extremo proximal largo y en forma de barra, sin un ensanchamiento significativo anteriormente; [35] dermopterótico subrectangular, no sustancialmente adelgazado anteriormente o ensanchado posteriormente; [36] opérculo ancho, con un radio de ancho-alto de 1.07 a 1.39; [59] la maxila no se extiende debajo del borde posterior del orbital [62(0)] margen posterior de la maxila, convexamente redondeado o recto; [68(0)] interopérculo ausente; [69(0)] sin supramaxila; [78] dientes maxilares, ausentes o reducidos; [82] margen posterior de la aleta dorsal anterior emarginado; [86(2)] supraorbitales ausentes y (90) orbitoesfenoides reducido, y por un carácter ambiguo: [18(0)] longitud del parietal relativamente grande, con un rango del radio ancho-largo que no excede 0.90.

El Nodo 4 (Caturidae + Liodesmidae) está definido por cinco caracteres no ambiguos: [21] dientes en la mandíbula de individuos adultos comprimidos labiolingualmente, ampliamente carinados (quillados); [53] maxila extremadamente delgada y en forma de barra; [54] 22 o más radios branquiostegos; [65] espinas hemales en forma de espátula en plano transversal y [67] espinas preural hemal y neural cerca del pedúnculo caudal, grandemente inclinadas, cerca de la horizontal, y por cuatro caracteres ambiguos: [51] opistótico ausente; [52] pterótico ausente; [72(2)] parietales sin ganoína; [80(2)] ganoína en las escamas, ausente. Por su lado, Caturidae es definido por el carácter no ambiguo: [55] numerosas osificaciones pareadas en forma de bloque del arco



ural neural, presentes y Liodesmidae está definido por un carácter ambiguo: [47] normalmente dos o menos arcos urales neurales osificados en individuos adultos.

El Nodo 5: Ionoscopiformes (Ionoscopidae + Ophiopsidae + Oshunidae), es determinado por dos caracteres no ambiguos: [63] borde orbital del dermoesfenótico con un tubo del canal sensorio y [82] margen posterior de la aleta dorsal anterior emarginado, y seis caracteres ambiguos: [18(0)] longitud del parietal relativamente grande, con un rango del radio ancho-largo que no excede 0.90; [20] preopérculo en forma de media luna, largo y delgado; [56] dermosfenótico firmemente suturado a la bóveda craneana, formando parte de ella; [57] hueso rostral aproximadamente en forma de "V", con cuernos laterales; [75] cuadrado y cuadratoyugal fusionados y [89] sinfilético ligado al preopérculo.

Ionoscopidae se define por tres caracteres no ambiguos: [2] exoccipitales que no alcanzan el margen posterior del occipucio; [26] dientes vomerianos en una sola hilera marginal anterior, más uno o más dientes en una serie longitudinal perpendicular a la hilera marginal anterior y [79] escamas del cuerpo ausentes debajo de la aleta dorsal, y por un carácter ambiguo: [80(2)] ganoína en las escamas, ausente.

El Nodo 6 (Ophiopsidae + Oshunidae) está definido por tres caracteres no ambiguos: [43] subinfraorbital anterior en los adultos de forma subrectangular, más profundo que largo; [59] la maxila no se extiende debajo del borde posterior del orbital y [60] canal de la línea lateral en la maxila, presente, y un carácter ambiguo: [5] de 13 a 14 supraneurales. Ophiopsidae se define por tres caracteres no ambiguos: [1] centros diplospondilos sólidos osificados pericardalmente en individuos adultos; [4(2)] fosa lateral de los centros vertebrales en individuos adultos ausente y [58] lagrimal más ancho que largo, y masivo (aproximadamente del tamaño de la órbita).



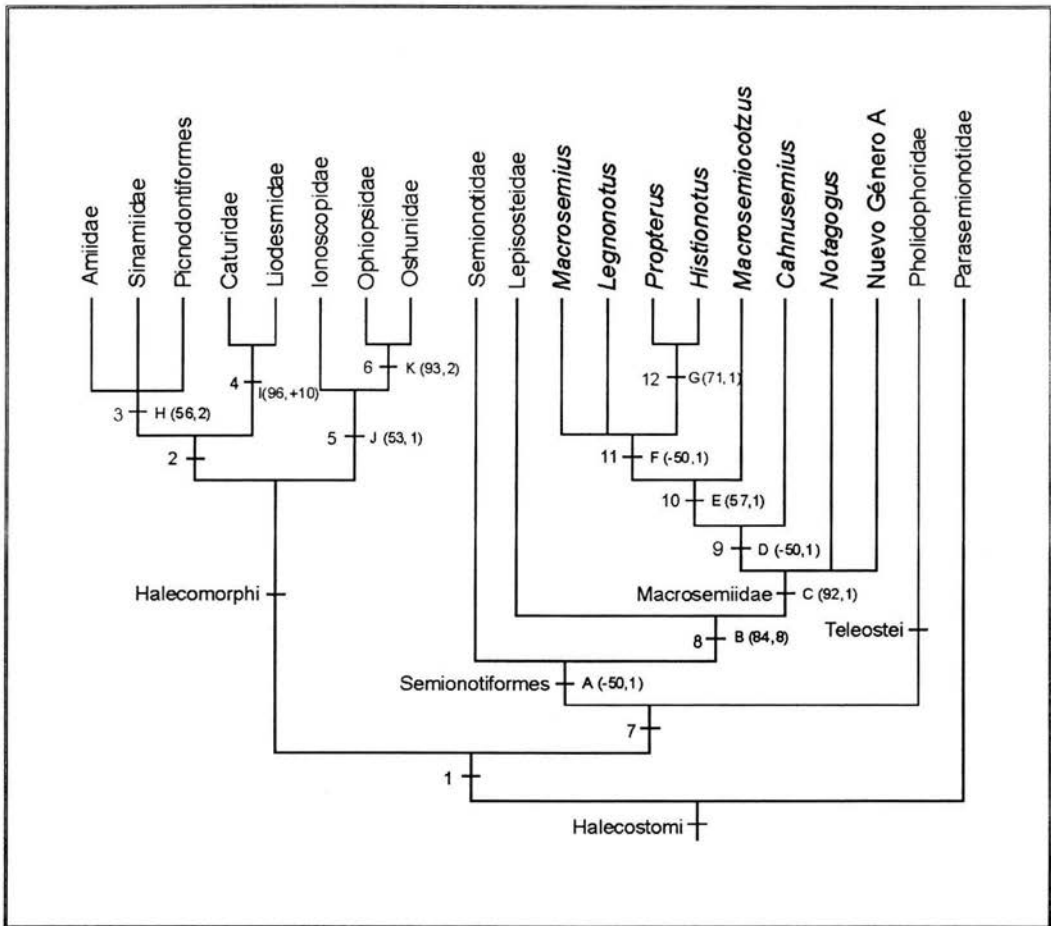


Figura 6.8. Consenso estricto a partir de ocho árboles igualmente parsimoniosos, que muestra las relaciones de la familia Macrosemiidae con otros grupos de neoptergios. Longitud del árbol más parsimonioso de 245 pasos, Índice de Consistencia (CI) = 0.7184, Índice de homoplasia (HI) = 0.5306, Índice de Retención (RI) = 0.7026 e Índice de Consistencia Reescalado (RC) = 0.5047. Las letras con números entre paréntesis, indican los valores de Bootstrap y Bremer, respectivamente.

## CAPÍTULO VII

### DISCUSIÓN

La familia Macrosemiidae, es uno de los grupos de peces neopterigios que se encuentra ampliamente representada en los estratos fosilíferos albianos? de la Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez (Applegate *et al.*, 2000). La excelente preservación y belleza de los ejemplares, motivaron el estudio de estos peces, que habían sido registrados previamente solo para Europa. La presencia de la familia Macrosemiidae en México, constituye el primer registro de este grupo en América, uno de los más jóvenes del mundo; así como, el más austral.

Los macrosémidos europeos han sido poco estudiados debido a que los ejemplares generalmente son muy escasos y delicados. Los trabajos que se han realizado, consisten principalmente en descripciones de ejemplares aislados y a veces mal preservados. El único intento por establecer las interrelaciones de la familia fue hecho hace más de 20 años por Bartram (1977), quién realizó una monografía del grupo y trató de ubicarlo dentro de los peces neopterigios con base en caracteres sinapomórficos

La abundancia de macrosémidos en la Cantera Tlayúa permitió realizar un estudio detallado de los ejemplares, que llevó a la descripción de cinco especies nuevas (*Macrosemioctzus americanus* n. gen. et. sp., *Cahnusemius sheltoni* n. gen. et. sp., *Notagogus novomundi* n. sp., Nuevo Género "A" especie "A" y Nuevo Género "A" especie "B") y a la propuesta de nuevas hipótesis de relación por el método cladista. Cabe destacar que es la primera vez que se realiza un análisis de la filogenia de grupo mediante este método. Aunque ya se había iniciado con anterioridad el estudio de los macrosémidos de Tlayúa (González-Rodríguez, 1996), el trabajo se encontraba incompleto, debido a que no se conocía el número total de especies. Cada año se recolectan nuevos peces del afloramiento, lo que ha permitido contar con gran número de ejemplares del grupo. En la actualidad existen más de 150 macrosémidos, que fueron revisados con detalle para conocer su diversidad.

El objetivo principal de este trabajo consistió en el reconocimiento de la diversidad de macrosémidos en la Cantera Tlayúa; además de proponer una nueva hipótesis de relación dentro de la familia y reconocer su posición taxonómica dentro de los peces neopterigios; así como, discutir la significancia paleogeográfica y paleoecológica del grupo en la Cantera Tlayúa.

Debido a que este trabajo se fue desarrollando a lo largo de los estudios del Doctorado, conforme se avanzó en el conocimiento del grupo, se realizaron diferentes propuestas y se

prepararon los resultados para ser publicados en revistas de talla internacional (dos artículos se encuentran en prensa y uno más en revisión). La información se incrementó paulatinamente hasta lograr un consenso que se presenta en páginas anteriores, donde se propone una hipótesis de interrelación de la familia Macrosemiidae dentro de los peces neopterigios. En este trabajo se encontraron nuevos caracteres que permiten relacionar a la familia con otros peces neopterigios, pero no son contundentes para ubicarla dentro de los halecomorfos o teleosteos.

Estos caracteres incluyen: la presencia y posición del hueso sinfilético y la aparición de un canal sensorio en la maxila. La forma y posición de estas estructuras en los macrosémidos, son diferentes de las que se reportan en otros grupos de neopterigios. El canal sensorio maxilar que se ha observado en el Nuevo Género A especies "A" y "B", y en *Notagogus novomundi* n. sp., es un canal delgado que corre desde el largo proceso cilíndrico de la maxila, hasta donde se inicia la hilera de dientes maxilares. El canal también se observa hacia la parte anterior del proceso cilíndrico, donde presenta dos ramas pequeñas que se abren por pequeños poros. Un canal sensorio similar en la maxila también se ha encontrado en la familia Ophiopsidae (Bartram, 1975; Grande y Bemis, 1998); así como en los Ionoscopiformes de los géneros *Macrepistius* y *Oshunia*, en *Lepidotes* (Semionotidae), *Cheirolepis* (actinopterigio basal) y lepisosteidos (Grande y Bemis, 1998). La presencia de un canal en la maxila es considerada por Grande y Bemis (1998) como una sinapomorfia de los actinopterigios citados arriba, y relaciona a los macrosémidos con estos grupos de peces.

El hueso sinfilético también se observa claramente ubicado por primera vez en los macrosémidos, en varios ejemplares del Nuevo Género A, especies "A" y "B". Asimismo, en el holotipo de *Cahnusemius sheltoni* (Capítulo IV, fig. 4.3) se encontró parte de la cabeza articular de un hueso debajo del preopercular, el cual puede corresponder al hueso sinfilético; sin embargo, la forma y posición es dudosa, debido al estado de preservación de los ejemplares. Bartram (1977; p. 172, fig. 25) había reportado unos huesos de forma rectangular, desplazados de su posición original, en un ejemplar de *Propterus elongatus*. Estos huesos, a los cuales consideró como el sinfilético derecho e izquierdo, estaban localizados en el borde lateral del cuadrado y sobre el extremo distal del cuadratoyugal. Aunque su posición no fuera la correcta, consideró que no formaban parte de la articulación con la mandíbula como en *Amia* y los halecomorfos extintos.

Sin embargo, en el Nuevo Género A, tanto en la especie "A", como en la "B", se ha encontrado un sinfilético con forma triangular. Su posición entre el cuadrado y cuadratoyugal, además de reafirmar que en los macrosémidos el cuadrado y cuadratoyugal no están fusionados, confirma que el sinfilético no forma parte de la articulación del cuadrado con la mandíbula (doble articulación), como acontece en los halecomorfos (*Amia* y sus parientes fósiles).

Si se considera que la doble articulación de la mandíbula en halecomorfos es una sinapomorfia que define al grupo, entonces los macrosémidos a este respecto, no son halecomorfos. Por otro lado, su posición en la mandíbula, con respecto a otros grupos de halecostomos con los que ha sido relacionada la familia Macrosemiidae, es distinta. En los teleósteos, el sinfilético se encuentra en una posición similar a la de los macrosémidos, con la diferencia que en los teleósteos el cuadrado y el cuadratoyugal están fusionados. El cuadratoyugal en semionótidos y picnodontes se presenta como un elemento independiente del cuadrado; sin embargo, en los teleósteos, el cuadratoyugal, está fusionado con el cuadrado y se extiende como una proyección en forma de espina (Patterson, 1973, Bartram, 1977, Taverne, 1981b, Wenz, 1989c, Gardiner *et al.*, 1996, Grande y Bemis, 1998) la cual corresponde al cuadratoyugal, que se fusionó con el cuadrado. Así mismo, en los teleósteos, el sinfilético encaja en el espacio entre el cuadrado y cuadratoyugal.

En los semionótidos como *Dapedium* y *Lepidotes*, el cuadrado y el cuadratoyugal no están fusionados y el sinfilético se encuentra descansando sobre el cuadratoyugal y en contacto con el cuadrado, pero no penetra entre los dos huesos como sucede en los macrosémidos. En lepisosteidos, en los cuales el cuadrado y el cuadratoyugal tampoco están fusionados, el sinfilético se encuentra en posición posterior a ambos huesos y descansa sobre el borde dorsal del preopérculo (De Pinna, 1996).

Asimismo, la posición del sinfilético con respecto al preopérculo varía en estos grupos de neopterigios. En *Amia* y *Lepisosteus* el sinfilético contacta al preopérculo (Patterson, 1973, De Pinna, 1996, Grande y Bemis, 1998). En semionótidos y teleósteos, por el contrario, el sinfilético no hace contacto con el preopérculo (Patterson, 1973). Aunque en macrosémidos el sinfilético tampoco hace contacto con el preopérculo (Capítulo V, figura 5.9), la posición del mismo con respecto al cuadrado y cuadratoyugal es diferente a la de semionótidos y teleósteos. Por lo anterior, la posición del sinfilético con respecto al cuadrado, cuadratoyugal y preopérculo, y la presencia de una canal sensorio ramificado en la maxila, que se han encontrado en los macrosémidos de Tlayúa, se agregan como características diagnósticas de la familia Macrosemiidae, por lo que la diagnosis revisada queda de la siguiente manera.

Diagnosis familia Macrosemiidae: Peces halecostomos de pequeños a grandes, lateralmente comprimidos; canales infra y supraorbitales anastomosados detrás del ojo; supratemporales excluidos de la línea media; comisura supratemporal nacida en los parietales; frontales formando un seno abierto que encierra al canal supraorbital a través de la región ethmoidal; nasales en forma de canal; vómer pareado y dentado; paraesfenoides no dentado, formando un proceso basipterigoide; anterorbital formando un tubo alrededor del canal infraorbital;

nueve infraorbitales de los cuales los siete primeros tienen forma de lámina enrollada (scroll) y los últimos dos tubulares; dermoesfenótico fijo en la bóveda craneana; supraorbitales en una o dos hileras; suborbitales ausentes; hiomandibular inclinado antero-ventralmente; metapterigoide en forma de disco, careciendo de un gran segmento anterodorsal; dos palatinos y ectopterigoide con dientes; abertura de la boca pequeña; articulación de la mandíbula descansando anterior o debajo del orbitoesfenoides; premaxila inmóvil, con un delgado proceso nasal; supramaxila ausente; mandíbula corta y profunda a nivel del proceso coronoide, borde ventral profundamente cóncavo, canal sensorio encerrado en un seno formado por el dentario y angular; cuadratoyugal largo y robusto, algunas veces fusionado distalmente con el cuadrado; preopérculo doblado en ángulo recto hacia la región anterior y por debajo de la órbita, canal sensorio expuesto por grandes aberturas; opercular alto y angosto con el borde inferior convexo en contacto con el subopérculo; interopérculo pequeño y lejano de la mandíbula inferior; siete u ocho radios branquiostegos, los últimos tres o cuatro acinaformes; gular ausente; un solo hipohial; ceratohial distal ancho hacia la parte posterior; seis supraneurales arriba de las vértebras anteriores, espinas neurales pareadas en la región caudal; huesos intermusculares ausentes; aleta dorsal larga, dividida en algunos géneros; aleta caudal furcada o redondeada, ocho radios emanando por abajo del lóbulo axial continuando dentro de una hilera de escamas; escamas romboides o cicloides, en ocasiones fuertemente ornamentadas, no más anchas que largas en la región ventral; línea lateral terminando en la base del lóbulo axial de la aleta caudal, más la **presencia de un canal sensorio maxilar, ramificado en la porción anterior de la maxila y abierto por pequeños poros, y sinfilético triangular localizado entre el cuadrado y cuadratoyugal.**

#### Filogenia de la familia Macrosemiidae

Con respecto a las interrelaciones de los géneros de la familia Macrosemiidae, a lo largo de esta investigación se encontraron ciertas variaciones en cuanto a la conformación de grupos hermanos, esto debido probablemente a la distinta distribución de caracteres en cada análisis ó a la cantidad de homoplasia que presentan; además, de la codificación para caracteres desconocidos o que no aplican para la familia. En un principio se utilizaron 12 caracteres sinapomórficos y en el último análisis del Nuevo Género A, se utilizaron 27.

A pesar de las variaciones en la topología de los árboles, es claro que la familia Macrosemiidae es un grupo monofilético y que existe un importante soporte filogenético entre los géneros que la conforman; tal es el caso de *Propterus* e *Histonotus*, que en todos los análisis aparecen como grupos hermanos, debido a que comparten la presencia de un cuadratoyugal con

muesca, un carácter apomórfico del grupo. *Macrosemius*, *Macrosemiocotzus* y *Legnonotus*, asimismo, mantienen una relación estrecha en todas las hipótesis debido a la presencia de un carácter único en la familia, que es la ausencia de escamas debajo de la aleta dorsal.

Por otro lado, *Macrosemius*, *Macrosemiocotzus* y *Cahnusemius* comparten la presencia de una aleta caudal redondeada, otro carácter único en la familia, pero *Cahnusemius* no comparte ciertas características diagnósticas con estos dos géneros, como por ejemplo, la ausencia de escamas debajo de la aleta dorsal o la presencia de infraorbitales con el componente laminar presente; además, exhibe un mayor número de sinapomorfias que ocurren en *Notagogus* y el Nuevo Género A, por lo que parece estar más cercanamente relacionado a estos taxones. En el caso de *Notagogus*, siempre aparece como un taxón basal, estrechamente relacionado con el Nuevo Género A. Finalmente, es necesario destacar que se descarta a *Neonotagogus* (Bravi, 1994) como un taxón diferente a *Notagogus* (González-Rodríguez y Reynoso, en prensa).

En cuanto a las interrelaciones de la familia Macrosemiidae con otros grupos de neopterigios, se tiene lo siguiente: De acuerdo con la clasificación de Patterson (1973), los neopterigios se separan en dos grandes divisiones, la Ginglymondi, que incluye a los lepisosteidos y sus parientes y la división Halecostomi, que comprende a los antes llamados "holósteos" y a los teleósteos. Los halecostomos están constituidos por dos grandes grupos hermanos: Halecomorphi, con *Amia* y sus parientes fósiles, y Teleostei, que incluye a los teleósteos modernos y sus parientes fósiles.

Según Bartram (1977) la ausencia de supramaxila en los macrosémidos sugiere que no pertenecen ni a los halecomorfos, ni a los teleósteos y que son halecostomos basales, que comparten ciertas características con los halecomorfos y teleósteos y que surgieron antes de la divergencia de los halecomorfos y teleósteos, por lo que deben ser clasificados como Halecostomi, subdivisión *incertae sedis*.

En este trabajo se ha confirmado que en los macrosémidos no existe el carácter sinapomórfico exclusivo de los Halecomorphi (Parasemionotidae, Caturidae y Amiidae), que es la articulación entre el sinfilético y la mandíbula inferior. Asimismo, otras sinapomorfias de los halecomorfos como son, la incorporación del dermoesfenótico a la caja craneana, envolviendo la superficie frontal del esfenótico, o el hueso intercalar, no se han encontrado. Por lo anterior, aunado al análisis cladista realizado en esta investigación, se considera que los macrosémidos no son halecomorfos.

Aunque la familia Macrosemiidae está relacionada con los teleósteos, no pertenecen a este grupo, debido a que los macrosémidos carecen de supramaxilas (carácter 69), a que presentan de una cubierta de ganoína en los huesos parietales (carácter 72) y a que la maxila no se extiende hasta el cuadrado (carácter 87), de acuerdo a las sinapomorfias que definen a los teleósteos en este trabajo. Por otro lado, los macrosémidos exhiben varios caracteres plesiomórficos típicos de halecostomos basales como son la presencia de ganoína en los todos los huesos del cráneo, presencia de fuertes fulcras en las aletas y presencia de ganoína en las escamas, entre otros. Por lo anterior, y con base en el análisis cladista, se considera que los macrosémidos son un grupo basal a teleósteos

De acuerdo con los resultados obtenidos en esta investigación, la familia Macrosemiidae está estrechamente relacionada con los lepisosteidos y semionótidos, como había sido propuesto con anterioridad por Olsen y McCune (1991), quienes sugieren dos hipótesis de relación que se ilustran en la Figura 6.5. La hipótesis aquí planteada concuerda con aquella de la Figura 6.5 B, donde macrosémidos y lepisosteidos constituyen un grupo monofilético, hermano de los semionótidos, que a la vez forman el grupo monofilético de los Semionotiformes, que son el taxón hermano de los teleósteos. Olsen y McCune (1991) también consideran a *Amia* y a *Caturus* (halecomorfos) como el grupo hermano de los teleósteos y a *Watsonulus* (Parasemionotidae) como grupo hermano de teleósteos y halecomorfos. Entonces, se considera que Parasemionotidae es un grupo basal de halecostomos.

Para evaluar el soporte de las ramas del consenso estricto, se realizó un Bootstrap con 100 réplicas y se obtuvieron los valores de Bremer que se muestran en la Figura 6.8. El valor de Bootstrap es un valor estadístico que se interpreta como el nivel de confianza con que se soporta un clado; sin embargo, este parámetro presenta algunas dificultades como por ejemplo: los intervalos de confianza obtenidos a través de métodos de reemplazo son aproximados a menos que el número de caracteres en la matriz sea grande, además que es afectado por la inclusión de caracteres no informativos. Por lo anterior, no se debe considerar a los intervalos de confianza como absolutos, aunque pueden servir como guías para el soporte brindado a los grupos (Kitching *et al.*, 1998).

El soporte de Bremer es un método que ha sido propuesto como una medida precisa para medir el soporte de un clado y se identifica como el número de pasos extra que se necesitan antes de que se pierda un clado, en el árbol de consenso estricto de los cladogramas que tienen el mínimo número de pasos en un análisis (Kitching *et al.*, 1998). Este índice se utiliza para medir la robustez de las ramas del cladograma y constituye una medida más exacta.



En el cladograma de la Figura 6.8 se observa que los grupos que tienen un valor de Bootstrap más alto dentro de los halecomorfos son: Caturidae + Liodesmidae y Ophiosidae + Oshunidae; asimismo, Caturidae + Liodesmidae presentan un índice de Bremer mayor a 10, por lo que este grupo hermano es el que mejor se soporta en esta hipótesis de relación. En el caso de los Semionotiformes los valores de Bootstrap y Bremer son bajos, lo que sugiere que existe un alto índice de homoplasia en el grupo. Sin embargo, la relación entre Macrosemiidae y Lepisosteidae (Nodo 8) es más robusta, con valores de Bootstrap y Bremer de (84, 8) respectivamente. Macrosemiidae a la vez presenta un valor elevado de Bootstrap (92) aunque el índice de Bremer es de uno (1). Esto sugiere que en el grupo se han dado una serie de paralelismo y/o reversiones a lo largo de su evolución.

Aunque la excelente preservación de los ejemplares de Tlayúa ha permitido encontrar detalles finos de su anatomía, aún falta mucho por descubrir. La búsqueda de nuevas sinapomorfias tanto en los macrosémidos de México, como en los de Europa permitirá reafirmar la hipótesis de relación aquí propuesta. Es indispensable realizar una revisión exhaustiva de los macrosémidos europeos para descubrir nuevos caracteres que ayuden a resolver las incógnitas que aún existen en el grupo.

### Paleoecología

Los peces objeto de este estudio, han sido recuperados de la localidad Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, Puebla, perteneciente al Miembro Medio de la Formación Tlayúa, la cual consiste de una secuencia de calizas micríticas laminadas de 35 a 40 metros de espesor, de estratificación delgada y de color crema con tonalidades rojizas, debidas a hematita (Pantoja-Alor, 1992).

Para explicar las condiciones del ambiente en que se depositaron los organismos de la Cantera Tlayúa y su excelente preservación, se han propuesto varios modelos paleoecológicos (Applegate, 1987; Martill, 1989; Malpica *et al.*, 1989; Pantoja-Alor, 1992; Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996 y Kashiyama *et al.*, 2003; Guerrero-Arenas *et al.*, 2003) con diferentes interpretaciones y discrepancias con respecto a las condiciones químicas y físicas del área de depósito.



## Modelos paleoambientales de la Cantera Tlayúa

La Cantera Tlayúa ha sido comparada con Solnhofen por Applegate (1987) y Martill (1989), basándose principalmente en la composición química de los sedimentos y en la fauna análoga. Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996), retomando las ideas preconcebidas por Applegate (1987), proponen un modelo paleoecológico que ha sido utilizado frecuentemente por los estudiosos de la Cantera Tlayúa, así como, a lo largo de esta investigación.

Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996) proponen que las capas del Miembro Medio de la Formación Tlayúa, donde se han recuperado los fósiles, se formaron en una laguna, que al menos en ciertas ocasiones, estaba completamente separada de otros cuerpos de agua y cuyo fondo estaba estancado. Como consecuencia de la falta de circulación, el fondo de la laguna era altamente tóxico debido a bajas concentraciones de oxígeno y/o extrema evaporación, creando un depósito con condiciones de hipersalinidad. El modelo incluye varios tipos de ambientes: 1) tierra emergida llamada Acatlandia, marcada por meandros de ríos, que es la fuente de las arcillas ricas en hierro (hematita), responsables del color rojo-naranja de las capas de Tlayúa; 2) la laguna de Tlayúa, generalmente en calma, donde se depositaron todos los organismos provenientes de diferentes ambientes, transportados principalmente por tormentas y mareas altas; 3) la laguna arrecifal, rica en fauna que vivía en ella y en el arrecife y que es la fuente principal de los fósiles que se han encontrado en la cantera; 4) otra barrera (un banco de arena o un arrecife muerto) entre Tlayúa y la laguna arrecifal, que era rebasada durante las mareas o tormentas; 5) un gran arrecife, que era una de las fuentes principales de los organismos depositados en Tlayúa; 6) aguas oceánicas de mar abierto que corresponden a la parte occidental del mar de Tethys (Océano Atlántico) y son la fuente de organismos pelágicos.

Kashiyama *et al.* (2003) descartan un escenario lagunar post-arrecifal y un depósito por la influencia de mareas. También rechazan que Tlayúa represente una laguna como Solnhofen, por lo que, las calizas litográficas de la cantera serían un depósito localizado. Con base en análisis petrológicos y de transición de microfacies, realizados en una secuencia de estratos de la cantera, sugieren que Tlayúa fue una cuenca de depósito totalmente marina, con sedimentación dominada por tormentas. Las aguas del fondo tenían circulación restringida y nunca hubo exposición sub-aérea. Para los autores, parece concebible pero no demostrable, que la cuenca de Tepexi se formó dentro de una depresión en un terreno cárstico. Cada lámina de calizas micríticas se depositó bajo niveles de energía del agua que decrecen dentro de la cuenca sedimentaria, cuya depositación ocurrió lentamente. El conjunto de ciclos de Milancovitch en Tepexi se atribuye a la influencia de doble monzón de ambos hemisferios, norte y sur.

Por otro lado, Kashiyama *et al.* (2003) consideran que la ausencia de estructuras sedimentarias que indiquen transporte, sugiere que el fondo de la cuenca estaba muy debajo de la base del oleaje y que las pocas capas intercaladas, ricas en arcilla, pudieron ser erosionadas de tierras altas cercanas y depositadas en la cuenca durante intensas tormentas, tal y como lo indican Espinosa-Arrubarrena *et al.* (1996) en su modelo paleoambiental. Asimismo, comentan que la abundante biota terrestre, señala que la tierra estaba cerca y tenía acceso al depósito. La ausencia de bioturbación; así como, la preservación de los fósiles articulados sugiere que la degradación biótica estaba inhibida y que las aguas del fondo pudieron ser anaerobias o hipersalinas.

Guerrero Arenas *et al.* (2003), con base en el estudio de icnofósiles de invertebrados y análisis isotópicos de carbono y oxígeno de las calizas de Tlayúa, portadoras de icnitas, sugieren que los organismos se depositaron en un ambiente lagunar, en donde predominaban las condiciones de agua dulce (al menos en ciertos niveles). El depósito recibía eventualmente aportes de aguas marinas con restos orgánicos y organismos vivos, los cuales pudieron establecerse como comunidad en el fondo de la laguna. Por otro lado, las conductas observadas en las icnitas, sugiere que la actividad de la comunidad era suficientemente estable para permanecer en el sitio y dejar sus rastros, al menos en periodos cortos.

Los macrosémidos se han reportado en localidades del Jurásico y Cretácico de Europa, que representan ambientes arrecifales de poca profundidad. Bartram (1977) asegura que estos peces estaban confinados exclusivamente a ambientes arrecifales. Por otro lado, Bravi (1994) comenta que un gran número de ellos (del Jurásico Tardío y Cretácico Temprano) se han encontrado asociados a arrecifes de coral, ligados a ambientes lagunares de baja energía, resguardados del mar abierto por arrecifes, y probablemente en comunicación con ríos. Además, existe el reporte de *Notagogus ferreri* y *Propterus vidali* en la localidad Las Hoyas, España (Cretácico Temprano), de agua dulce (Fregenal-Martínez y Meléndez 1995; Poyato-Ariza y Wenz 1995).

De acuerdo con su ocurrencia en el registro fósil de Europa, es posible que los macrosémidos de Tlayúa provengan de un ambiente arrecifal o salobre, conforme al modelo paleoecológico de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996). Aunque el modelo no está sustentado totalmente (no existe evidencia de una barrera entre el arrecife y la laguna de Tlayúa), es poco probable que estos peces habitaran en una cuenca marina abierta, conforme el modelo de Kashiyama *et al.* (2003), o que fueran arrastrados hacia el depósito sin sufrir daño, ya que la mayoría de los macrosémidos están representados por ejemplares completos bien preservados. Por otro lado, en la cantera existen otros peces como los picnodontos y bericoides (Applegate,

1996; Applegate *et al.*, 2000) e invertebrados (esponjas, gorgonias, crinoideos, cangrejos, holoturias, asteroideos, etc., que generalmente habitan ambientes arrecifales o de poca profundidad. Los macrosémidos debieron vivir y alimentarse en un arrecife cercano al ambiente de depósito; sin embargo, es probable que pudieran habitar otros ambientes como el dulceacuícola o salobre, tal es el caso del nuevo registro de macrosémido en Chiapas, cuyo ambiente de depósito es lagunar, con importante influencia de agua dulce (González-Rodríguez *et al.*, 2002).

#### Hábitos alimenticios de los macrosémidos

Los hábitos alimenticios de los macrosémidos pudieron ser variados, de acuerdo a las condiciones paleoambientales que prevalecieron en la zona; sin embargo, la presencia de fuertes dientes puntiagudos en la mandíbula y una válvula espiral en el intestino, indica que la mayoría debieron ser depredadores activos. En *Macrosemiocotzus*, *Cahnusemius* y el Nuevo Género "A" se ha encontrado una válvula espiral, que se presenta en tiburones y especies afines (Chondrichthyes), así como en ácidos, esturiones, peces pulmonados y poliptéridos, entre otros (Lagler *et al.*, 1984 y Bond, 1977). Evidencias de una dieta piscívora fueron encontradas en dos ejemplares del Nuevo Género A, uno de la especie "A" y el otro de la especie "B". Ambos ejemplares muestran restos de peces (escamas, vértebras, espinas) en la porción ventral del cuerpo, en lo que corresponde a la región digestiva. Evidentemente estos restos pertenecen a la última comida que realizó el organismo antes de morir, por lo que aquí se reafirma que los macrosémidos de la Cantera Tlayúa eran peces pequeños, pero voraces que se alimentaban tanto de invertebrados pequeños y algas (Bartram, 1977), como de peces, sobre todo por la fuerte dentición que presentan tanto en los dientes maxilares como mandibulares.

Otras evidencias directas de la dieta en los macrosémidos fueron encontradas por González-Rodríguez (1996) y González-Rodríguez y Martínez-Hernández (1998) dentro del intestino espiral de los macrosémidos. Los análisis de las muestras que se tomaron del tracto digestivo de los peces, revelaron la presencia de abundante materia orgánica (kerógenos), representada por restos del cuerpo y apéndices de artrópodos, fragmentos de plantas vasculares y masas amorfas de materia orgánica, similares a las reportadas en los clupeomorfos de Tlayúa por González-Rodríguez y Vega-Vera (1993).

La presencia de estos restos en el tracto digestivo de los macrosémidos fue ampliamente discutida por la que suscribe en la tesis de Maestría (González-Rodríguez, 1996). La conclusión a

la que se llegó es que, los peces al quedar atrapados en el ambiente de depósito (antes de su muerte) se veían forzados a cambiar sus hábitos alimenticios, y de esta manera consumían el plancton que en ese momento era abundante, ó simplemente que esos restos fueron ingeridos junto con las presas de las que se alimentaban, y por sus gruesas cubiertas de quitina (artrópodos) y celulosa y lignina (plantas), no fueron destruidos totalmente durante el proceso de digestión.

En *Notagodus novomundi* no se ha encontrado ninguna evidencia de la forma del tracto digestivo ni de la dieta; sin embargo, los numerosos dientes coronoides y prearticulares aplanados y con un botón a manera de tetilla (dientes mamiliformes o estiliformes), sugiere que se alimentaban de organismos con exoesqueleto, como son los moluscos y artrópodos.

## Paleogeografía

### Edad de la Cantera Tlayúa

Aunado a las diferentes interpretaciones de las condiciones paleoambientales donde se depositaron los organismos, surge la polémica con respecto a la edad del Miembro Medio de la Formación Tlayúa. Por la presencia de belemnites de los géneros *Neohibolites* y *Mesohibolites* (Seibertz y Buitrón, 1987; Seibertz y Spaeth 2002) y amonites de los géneros *Mortonicerias*, *Hysterocheras* y *Anisoceras* (Cantú-Chapa, 1987), se asignó una edad del Albiano medio-tardío; sin embargo, de acuerdo con Kashiya *et al.* (2003), los foraminíferos bentónicos: *Spiroloculina cretacea* Reuss, *Trochamminoides coronus* Loeblich y Tappan, *Derventina filipescui* Neagu, *Sabaudia minuta* Hotker, *Ramanoloculina robusta* Neagu, *Valvulineria* sp., encontrados en secciones delgadas, indican una edad de Aptiano inferior, 10 millones de años de diferencia con respecto a la edad albiana dada anteriormente por los amonites y los belemnites.

Con base en los datos anteriores y para esclarecer la edad de los sedimentos, Benammi *et al.* (2003 a, b) hicieron estudios en 95 ejemplares paleomagnéticos de 31 horizontes de la Cantera Tlayúa, con el fin de detectar alguna señal paleomagnética, encontrando magnetozonas de polaridad normal e inversa. En el Albiano existen varios intervalos de polaridad inversa, que solo se habían estudiado en calizas de ambientes pelágicos del Mediterráneo; sin embargo, Benammi *et al.* (2003b) detectaron por primera vez esta polarización inversa, en la secuencia de estratos de la

Cantera Tlayúa. Esta polaridad inversa correlacionada con cronozonas de amonites presentes en la cantera, permitieron asignar a los estratos fosilíferos, una edad de 100 a 105 ma.

En relación con la paleoictiofauna presente en la Cantera Tlayúa, es importante recalcar la mayoría de los peces pertenecen al grupo de los teleósteos, representados por clupeomorfos, elopomorfos, bericiformes, ichtidectiformes, gonorhinchiformes, salmoniformes, pholidophiridos, aspidorhinchiformes, ionoscopiformes y telósteos no determinados. Esta riqueza de teleósteos (3349 ejemplares) y el bajo número de taxa primitivos (aproximadamente 662 ejemplares) concuerda con la radiación de teleósteos que existió a principios de Cretácico Superior. Los peces neopterigios primitivos tales como los macrosémidos, ophiópsidos y semionótidos, comenzaron a declinar a finales del Cretácico Inferior, debido a la competencia por espacio y comida que se dio con los teleósteos (Applegate *et al.*, 2000). Peces como los clupeomorfos, tienen sus primeros registros en el Aptiano-Albiano y los bericiformes se registran por primera vez en el Albiano (Goody, 1969). Otros peces como los salmoniformes de los géneros *Yabrudichthys* y *Enchodus*, reportados por Applegate *et al.* (2000), también se registran por primera vez en el Albiano (Goody, 1969). La información obtenida a partir de los registros de peces en el mundo, lleva a suponer una edad del Albiano para los sedimentos de Tlayúa.

#### Ocurrencia de la familia Macrosemiidae en el registro fósil

Los macrosémidos de la Cantera Tlayúa representan uno de los registros más jóvenes en el mundo y el primero en América (Figura 7.1). Aunque existe una falta de correspondencia entre los datos estratigráficos y la hipótesis de relación de la familia propuesta en este trabajo, debido a que el registro fósil es incompleto (no existen registros de la familia para el Jurásico Temprano), con base en el registro paleontológico, se sugiere que el grupo estuvo ampliamente distribuido en las cálidas aguas del Mar de Tethys durante el Mesozoico y que la familia Macrosemiidae siguió la apertura del Mar de Tethys hacia el Oeste, desde el Triásico hasta el Cretácico Temprano, llegando a lo que corresponde a la parte norte del Océano Atlántico (Ver Capítulo III, figura 3.8).

Los últimos registros que se tienen de los macrosémidos de Europa, provienen del Cretácico Temprano (Barremiano-Albiano) en Castellammare, Italia, con la presencia de *Propterus scacchi*, y de Castellammare y Pietraroia, Italia, con la ocurrencia de *Notagodus pentlandi*. *Legnonotus* es el taxón que representa el primer registro conocido y su alcance estratigráfico va desde el Carníco hasta el Nórico en el Triásico de Italia e Inglaterra. El registro de *N. ferreri* y *N. pentlandi* en Europa, y de *N. novomundi* sp. nov. en México, indican que *Notagodus* vivió en ambos extremos del Mar de Tethys durante el Cretácico Temprano.

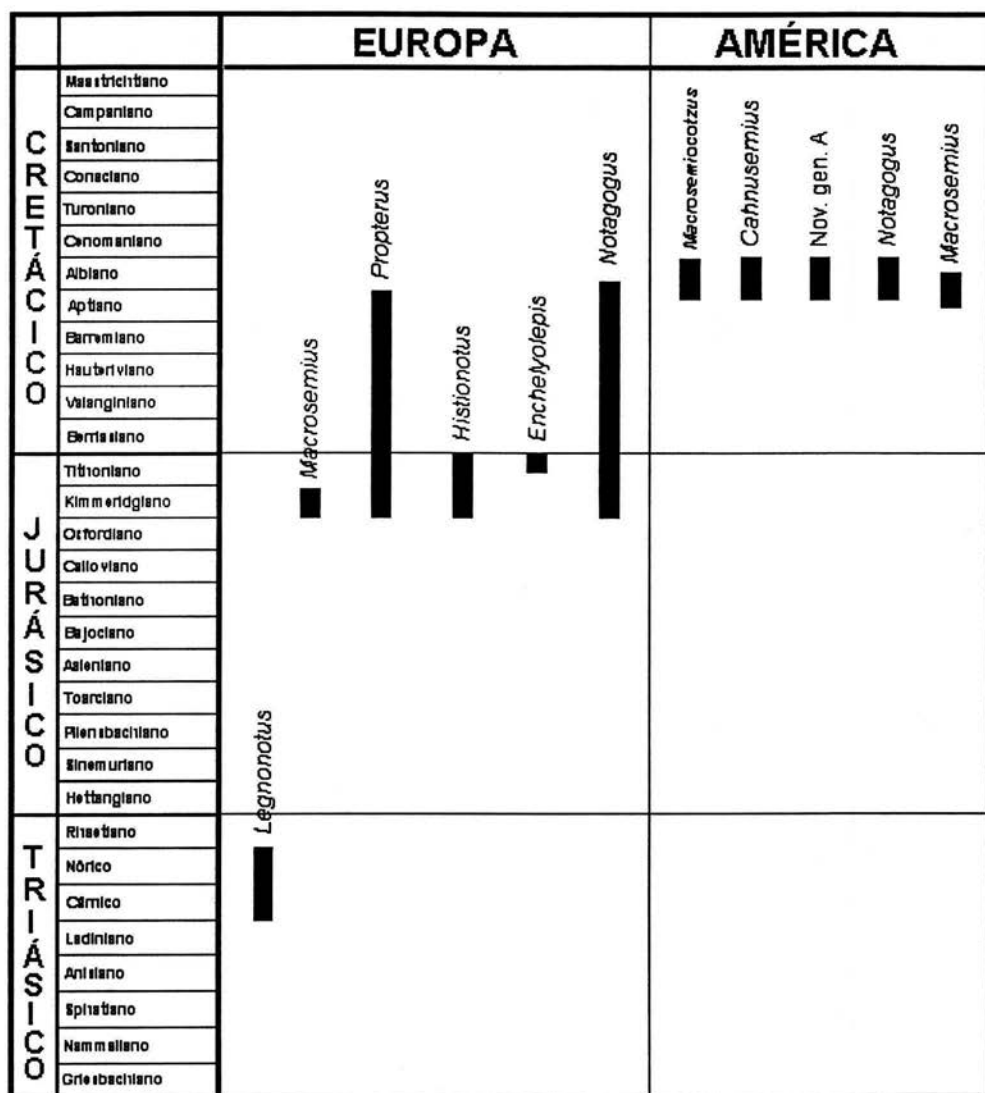


Figura 7.1. Alcances estratigráficos de los géneros de la familia Macrosemiidae en Europa y América.

El registro de *Macrosemius rostratus* y *M. fourneti* en el Jurásico Tardío de Europa y de *Macrosemius* sp., en el Aptiano-Albiano de Chiapas, confirma la amplia distribución y permanencia de la familia en el Mar de Tethys durante el Mesozoico. El ejemplar de Chiapas fue previamente asignado a *M. fourneti* (González-Rodríguez *et al.*, 2002); sin embargo, se está llevando al cabo una revisión detallada del ejemplar para determinar su verdadera identidad taxonómica.

Los datos encontrados hasta ahora, sugieren que la mayor radiación de los macrosémidos ocurrió durante el Jurásico (ver Capítulo I, Tabla 1) y debido a que no existe ningún registro de macrosémidos después del Aptiano-Albiano, es probable que su presencia en la Cantera Tlayúa marque la última aparición antes de su extinción. Existen varias localidades del Albiano-Cenomaniano a lo largo del este y oeste del Mar de Tethys (Israel, Marruecos, Inglaterra, España, Estados Unidos, México, entre otras), que representan ambientes marinos de poca profundidad y/o arrecifales, y en ninguna de ellas, se han encontrado macrosémidos. Como se mencionó en párrafos anteriores, a finales del Jurásico y principios del Cretácico, se produjo una gran radiación de los teleósteos y la mayoría de los "holósteos" se extinguieron a causa de la competencia por ocupar un lugar en el ecosistema marino (Radinsky, 1987), este pudo ser el caso de los macrosémidos.

El registro de los macrosémidos en las localidades europeas así como en nuestro país, concuerda con los registros de corales y rudistas formadores de arrecifes a lo largo del mar de Tethys, que proporcionan Kauffman (1973), Coates (1973), Alencáster (1973) y Alencáster y Pantoja-Alor (1996) entre otros, por lo que es probable que estos peces estuvieran asociados a los arrecifes. La gran diversidad de fauna y la difusión en la construcción de estructuras orgánicas formadas por corales, algas y rudistas, que se han encontrado a lo largo del mar de Tethys sugieren que tenía un clima tropical y que al menos durante el Cretácico, sus límites representaban los trópicos (Coates, 1973).

Los límites geográficos del Mar de Tethys hasta el Cretácico, incluyen El Caribe y sus márgenes continentales, la costa oeste de América, desde el norte de Perú hasta Baja California, el margen sur de Asia y las costas este y oeste de Africa, casi hasta la latitud de Madagascar, aunque algunos autores consideran sus límites más restringidos (Kauffman, 1973). Los macrosémidos que se han registrado en el Triásico, Jurásico y Cretácico del Este del Mar de Tethys, se encontraron localizados entre los 20° a 50 ° Latitud Norte y los registros del Cretácico Temprano de México (Puebla y Chiapas), que corresponden a los más australes, se localizan entre los 15° a 18° Latitud Norte. Los registros de la familia Macrosemiidae en México, además de representar los más australes, son los únicos que se ubican hasta el momento, en el oeste del Mar de Tethys (Figura 7.2).

De acuerdo con lo anterior, es probable que se encuentren macrosémidos en otras localidades mesozoicas a lo largo del mar de Tethys, que se localicen entre el rango de los 15° a 50° Latitud Norte según los registros del grupo en esta unidad biogeográfica, y que estas localidades correspondan a ambientes arrecifales y/o lagunares.



Figura 6.10. Distribución geográfica de la familia Macrosemiidae durante el Mesozoico. **Triásico:** 1. Lombardía, Italia; 2. Hallein, Austria; 3. Gloucestershire, Gran Bretaña. **Jurásico:** 4. Meuse, Francia; 5. Cerin, Francia; 6. Eichstätt, Alemania; 7. Kelheim, Alemania; 8. Wiltshire y Dorsetshire, Gran Bretaña. **Cretácico:** 9. Montsec, España; 10. Las Hoyas, España; 11. Castellammare y Pietraroia, Italia; 12. Bernissart, Bélgica; 13. Cantera Tlayúa, Puebla, México; El Espinal, Chiapas, México.



## CAPÍTULO VIII

### SUMARIO Y CONCLUSIONES

Este trabajo comprende el estudio taxonómico y sistemático de la familia Macrosemiidae, uno de los grupos de peces neopterigios que se encuentran ampliamente representado en la Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, Puebla (Cretácico Temprano), con alrededor de 160 ejemplares bien preservados. Este es el primer reporte del grupo América y su presencia en México, corresponde a uno de los registros más jóvenes y el más austral.

Los macrosémidos son peces neopterigios primitivos, los cuales han sido poco estudiados debido a que son escasas las localidades fosilíferas donde se han encontrado. Al mismo tiempo, los peces son muy delicados y el número ejemplares es limitado. Por estas razones, aún existen muchas interrogantes en cuanto a la morfología del grupo; sin embargo, los macrosémidos de la Cantera Tlayúa permitieron reconocer nuevos rasgos de su anatomía, algunos de los cuales, son incluidos en la diagnosis de la familia e incluyen: canal sensorio maxilar, ramificado en la porción anterior de la maxila y abierto por pequeños poros; sinfilético triangular que está localizado entre el cuadrado y cuadratoyugal; además de la presencia de un tracto digestivo espiral.

La familia Macrosemiidae en la Cantera Tlayúa está conformada por cinco nuevas especies que incluyen a *Macrosemicotzuz americanus* n. gen et sp., *Cahnusemius sheltoni* n. gen et sp., *Notagogus novomundi* n. sp., Género Nuevo "A" especie "A" y Género Nuevo "A" especie "B". Es la primera vez que se encuentran reportadas cinco especies de macrosémidos para una localidad fosilífera. En otras localidades de Europa se han reportado como máximo tres especies, sin embargo, observaciones personales de los peces de la localidad italiana de Lombardía, indican que la diversidad de macrosémidos europeos ha sido subestimada. En esta localidad se ha reportado la presencia de una sola especie y en realidad existen al menos cuatro taxones. Es indispensable realizar una revisión exhaustiva de los macrosémidos europeos para descubrir nuevos caracteres que permitan resolver las incógnitas que existen en el grupo y sobre todo, para conocer su diversidad real. Hasta ahora se conocen nueve géneros de la familia Macrosemiidae que incluyen a *Macrosemius*, *Legnonotus*, *Enchelyolepis*, *Propterus*, *Histionotus*, *Notagogus*, *Macrosemicotzuz*, *Cahnusemis* y Nuevo Género A. El género *Neonotagogus* establecido por Bravi (1994) se descarta en este trabajo (González-Rodríguez y Reynoso, en prensa).

Por primera vez se realiza un análisis de la filogenia de grupo mediante el método cladista. Con base en el estudio taxonómico y sistemático de los macrosémidos de la Cantera Tlayúa y en la

revisión bibliográfica que se hizo del grupo, se concluye que la familia Macrosemiidae es un taxón monofilético de peces neopterigios halecostomos que presenta ocho especializaciones de los neopterigios, identificadas por Patterson (1973), las cuales incluyen: lóbulo axial de la cola reducido, número de radios de las aletas igual a sus soportes en las aletas dorsal y anal; premaxila inmóvil con un proceso nasal que reviste el orificio nasal; vómer presente; articular con un proceso coronoide; suspensorio vertical y preopérculo con un brazo dorsal angosto; sinfilético presente; clavículas reducidas. Además los macrosémidos exhiben 21 especializaciones relativas a la condición neopterigia primitiva, dos de ellas únicas entre los actinopterigios que indican *sensu* Thiollière (1858), que constituyen un grupo monofilético. Los caracteres únicos son: la presencia de nueve infraorbitales, de los cuales los primeros siete son en forma de lámina enrollada (scroll-like) y los dos últimos, detrás de la órbita de forma tubular y un interopérculo pequeño y alejado de la mandíbula.

Con respecto a las interrelaciones de los géneros de la familia Macrosemiidae y de acuerdo con las hipótesis cladistas obtenidas en este trabajo, se concluye que existe un importante soporte filogenético entre ciertos géneros. Tal es el caso de *Propterus* e *Histionotus*, que en todos los análisis aparecen como grupo hermano. *Macrosemius*, *Macrosemiocotzus* y *Legnonotus*, asimismo, mantienen una relación estrecha en todas las hipótesis debido principalmente a que comparten la presencia del carácter apomórfico: ausencia de escamas debajo de la aleta dorsal. *Cahnusemius* a pesar de que tiene cierta similitud con los géneros anteriores, no exhibe otras características diagnósticas con ellos y muestra un mayor número de sinapomorfias compartidas con *Notagogus* y el Nuevo Género A, por lo que parece estar más cercanamente relacionado a estos dos géneros. En todos los análisis *Notagogus* aparece como un taxón basal, estrechamente relacionado con el Nuevo Género A.

El análisis cladista llevado al cabo en este trabajo, para establecer la interrelación de los macrosémidos con otros grupos de neopterigios, sugiere que los macrosémidos son un grupo monofilético, hermano de los lepisosteidos y que junto con los semionótidos, forman el clado de los Semionotiformes de acuerdo a Olsen y McCune (1991), y que los teleósteos son el taxón hermano. Por otro lado, dentro de los Semionotiformes, los macrosémidos constituyen el grupo más derivado y son considerados como un grupo basal a teleósteos. Los Parasemionotiformes por su parte, son un grupo basal de halecostomos.

La búsqueda de nuevas sinapomorfias tanto en los macrosémidos de México, como en los de Europa permitirá reafirmar las hipótesis de relación aquí propuestas. Es indispensable realizar una revisión exhaustiva de los macrosémidos europeos para descubrir nuevos caracteres que permitan resolver las incógnitas que existen en el grupo. Aunque la excelente preservación de los

ejemplares de Tlayúa ha permitido encontrar detalles finos de su anatomía, aún falta mucho por descubrir.

De los varios modelos paleoecológicos que han sido propuestos para interpretar las condiciones en que se depositaron los sedimentos de la Cantera Tlayúa, el modelo que se ajusta más para explicar la presencia de la familia Macrosemiidae en la localidad, es el de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996), donde se propone la presencia de un arrecife y una laguna arrecifal (próximos al lugar de depósito) como fuentes principales de los organismos que se preservaron en la Cantera Tlayúa, que era una laguna cercana a la costa. Esta declaración se debe principalmente a que los macrosémidos son considerados habitantes de ambientes arrecifales de acuerdo a Bartram (1977) y Bravi (1994), basados en las características paleoambientales de las localidades europeas donde se han encontrado estos peces.

Por otro lado, es indudable la existencia de un arrecife cercano al lugar de depósito en Tepexi de Rodríguez, ya que en la localidad de Atexcal, localizada a unos cuantos kilómetros de Tepexi, se ha encontrado un arrecife que pudo ser la fuente de muchos de los fósiles que se encuentran en la cantera Applegate (comunicación personal, 2003); además existen numerosos grupos de organismos que son típicos habitantes de arrecifes, como es el caso de los peces picnodontos y bericoides, de las esponjas, corales, crinoideos, cangrejos, holoturias y asteroideos (Applegate, 1996; Applegate *et al.*, 2000). Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que los peces y otros organismos arrecifales hayan sido arrastrados hasta el ambiente de depósito que pudo ser una cuenca marina abierta, de acuerdo al modelo paleoambiental de Kashiyama *et al.* (2003) o un ambiente lagunar, en donde predominaban las condiciones de agua dulce (Guerrero Arenas *et al.*, 2003). De cualquier forma, los macrosémidos pudieron vivir en un ambiente arrecifal, y tal como lo indican los modelos paleoambientales anteriores, siendo arrastrados durante tormentas, hasta el lugar donde se depositaron.

Es probable que los macrosémidos vivieran cerca del ambiente de depósito, debido a que se han encontrado evidencias de su última comida en varios de los ejemplares. Se concluye que estos peces tenían una dieta variada que consistía principalmente de invertebrados con concha, con base en la dentición de características trituradoras que presentan los ejemplares del género *Notagogus*, además de peces, con base en los numerosos dientes robustos y puntiagudos que se presentan en los otros géneros de macrosémidos de la Cantera Tlayúa y de los restos de esqueletos que se han encontrado en los ejemplares del Nuevo Género A. Otras evidencias de abundante materia orgánica (kerógenos), apéndices de artrópodos, fragmentos de plantas vasculares encontradas por González-Rodríguez (1996) y González-Rodríguez y Martínez-Hernández (1998) dentro del intestino de los macrosémidos, sugieren que los macrosémidos, al

igual que otros peces de Tlayúa, pudieron alimentarse de plancton durante épocas de escasez de alimento. La presencia de un intestino espiral en algunos de los macrosémidos, reportada por primera vez en el grupo, también sugiere una dieta carnívora voraz.

La diferencia que existe en cuanto a la edad asignada a los sedimentos de la Cantera Tlayúa, edad del Albiano medio-tardío, con base en los amonites de los géneros *Mortonicerias*, *Hysterocheras* y *Anisoceras* Cantú-Chapa (1987) y belemnites del género *Neohibolites* (Seibertz y Buitrón, 1987; Seibertz y Spaeth, 2002); además de magnetozonas y cronozonas de amonites de los géneros antes citados (Benammi *et al.* 2003 a,b), y de la edad del Aptiano inferior (10 millones de años de diferencia con respecto a la edad Albiana) con base en los foraminíferos bentónicos: *Spiroloculina cretacea* Reuss, *Trochamminoides coronus* Loeblich y Tappan, *Derventina filipes* Neagu, *Sabaudia minuta* Hotker, *Ramanoloculina robusta* Neagu, *Valvulineria* sp. (Kashiyama *et al.*, 2003), crea un punto de discusión para los estudiosos de los fósiles de la Cantera Tlayúa y necesita ser revisado a detalle para establecer la edad correcta de los sedimentos.

Utilizando como índices a los peces de la cantera, se sugiere una edad albiana para los fósiles de Tlayúa, con base en diversidad y abundancia de teleosteos y la escasez de neopterigios primitivos "holosteos" ya que la gran radiación de los teleosteos que se llevó al cabo a finales del Cretácico Temprano y la declinación de peces "holosteos" en este mismo periodo, se ve reflejada en la paleoictiofauna de la Cantera Tlayúa.

El registro paleontológico sugiere que los macrosémidos estuvieron ampliamente distribuidos en las cálidas aguas del Mar de Tethys durante el Mesozoico y que siguieron la apertura de esta unidad paleogeográfica hacia el occidente (Océano Atlántico), ya que el primer registro del grupo (*Legnonotus*) data del Triásico (Cárnico y Nórico de Italia e Inglaterra) y los últimos reportes que se tienen, provienen del Cretácico Temprano (Barremiano-Albiano) en Castellammare, Italia, con la presencia de *Propterus scacchi*; de Castellammare y Pietraroia, Italia, con la ocurrencia de *Notagogus pentlandi* y de México, con la presencia de cinco nuevas especies en la Cantera Tlayúa y *Macrosemius* sp. en Chiapas (Figuras 7.1, 7.2).

La mayor radiación de los macrosémidos ocurrió en el Jurásico y no existe ningún registro de ellos después del Albiano por lo que es probable que su presencia en la Cantera Tlayúa marque una de las últimas apariciones antes de su extinción. Los registros de la familia Macrosemiidae en México, además de representar los más australes, son los únicos que se ubican en el oeste del Mar de Tethys. Es probable se encuentren nuevos registros de estos peces en otras localidades

mesozoicas a lo largo del Mar de Tethys, entre los 15° a 50° Latitud Norte, incluso en México, donde son pocos los afloramientos mesozoicos que se conocen, con paleoictiofauna.

La interpretación paleogeográfica con base en el registro fósil, no concuerda con la hipótesis de relación filogenética propuesta en este trabajo ya que en el cladograma de la Figura 6.8, los macrosémidos de Tlayúa deberían aparecer como los más derivados; sin embargo, los más derivados (*Histionotus*, *Propterus*, *Legnonotus* y *Macrosemius*) son los peces que están presentes en localidades europeas del Triásico y Jurásico, aunque *Propterus* también se registra en el Cretácico Temprano de Europa y *Macrosemius* en el Aptiano de Chiapas (ver Figura 6.9).

Esta falta de correspondencia entre el registro paleontológico y la hipótesis de relación filogenética, se debe principalmente a que el registro fósil es incompleto, por lo que la mayoría de las veces, solo se cuenta con la primera y última aparición de un taxón, que no son datos suficientes para conocer la historia evolutiva de un taxón; así como, su distribución geográfica a través del tiempo.

El estudio de los macrosémidos de la Cantera Tlayúa marca un avance considerable en el entendimiento de la anatomía y filogenia de esta familia de peces tan poco conocidos. Sin embargo, es necesario continuar con la revisión del grupo en Europa, para definirlo completamente y encontrar nuevos caracteres que lo relacionen con otros grupos de peces neopterigios; además de proponer nuevas hipótesis de relación.

## LITERATURA CITADA

Agassiz, L. 1834. Abgerissene Bemerkungen über fossile Fische. Neues Jb. Miner. Geogn. Geol. Petrefakt, Stuttgart, p. 377-390.

Agassiz, L. 1833-1844. Recherches sur les poissons fossiles. con supplemento. Petitpierre, Neuchâtel et Soleure, 5 vols., 1420 pp.

Applegate, S. P. 1987. A preliminary study of the Tlayúa Quarry near Tepexi de Rodríguez, Puebla: Sociedad Mexicana de Paleontología, 1:40-50.

——— S. P. 1996. An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, in: Arratia, G. and Viohl, G. (eds.), Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology: München, Alemania, p. 529-538.

———, Espinosa-Arrubarrena, L. y López-Neri, P. 1984. Las calizas litográficas de la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México: Sociedad Geológica Mexicana, VII Convención Geológica Nacional, Libreto Guía de la Excursión, 83 pp.

———, González-Rodríguez, K. y Alvarado-Ortega, J. 2000. Fish fauna of the Tlayúa Quarries. In: Espinosa, L. Montellano, M y Applegate, S. P. (eds.), Paleontological highlights of the Mixteca Poblana in Central Mexico. Society of Vertebrate Paleontology, 60<sup>th</sup> Annual Meeting, México, Field guide, p. 97-105.

Arratia, G. y Schultze, P. 1990. The uroyal: development and homology within osteichthyans. Journal of Morphology 203: 247-282.

——— 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. Palaeo Ichthyologica, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Alemania, 7:1-168.

Bartram, A. W. H. 1975. The holostean fish genus *Ophiopsis* Agassiz. Zoological Journal of the Linn. Society, 56: 183-205.

——— 1977. The Macrosemiidae, a Mesozoic family of Holostean fishes: Bulletin of the British Museum (Natural History, Geology) 29(2):137-234.

Bond, C. E. 1979. Biology of fishes, W. B. Saunders Company, Estados Unidos, 513 pp

Bravi, S. 1994. New observations on the Lower Cretaceous fish *Notagodus pentlandi* Agassiz (Actinopterygii, Halecostomi, Macrosemiidae), Bolletino della Società Paleontologica Italiana, 33(1):51-70.

Cantú-Chapa, A. 1987. Las amonitas del Albiano superior de Tepexi de Rodríguez, Puebla, Sociedad Mexicana de Paleontología, 1:159-160.

Eastman, C. R. 1914. Descriptive catalog of fossil fishes from the lithographic stone of Solenhofen, Bavaria. Memoirs of the Carnegie Museum, Pittsburgh 6:389-423.

Egerton, P. de M. G. 1854. On some new genera and species of fossil fishes. Annals and Magazine of Natural History, London 2(13):433-436.

Espinosa-Arrubarrena, L. y Applegate, S. P. 1996. A possible model for the paleoecology of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México; in Arratia, G. y Viohl, G. (eds.); Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology: München, Alemania, p. 539-550.

———, Applegate, S. P. y González- Rodríguez, K. 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. The Paleontological Society special Publication no. 8, p. 116.

Feldmann, R. M., Vega, F. J., Applegate, S. P. y Bishop, G. A., 1998. Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa Formation al Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, Journal of Paleontology, 72 (1): 79-99.

Fregenal-Martínez, M. A. y Meléndez, N. 1995. Geology: Stratigraphy, Basin Evolution and Geochemistry, p- 1-10. In N. Meléndez (ed.), Las Hoyas: A lacustrine Konservat-Lagerstätte, Cuenca, Spain. Field guide II International Symposium on Lithographic Limestones.

Gardiner, B. G., Littlewood, D. T. J. y Maisey, J. G. 1996. Interrelationships of basal neopterygians; pp. 117-146 in M. Stiassny, L. Parentiy G. D. Johnson (eds.), Interrelationships of fishes. Academic Press, San Diego California.

González-Rodríguez, K. A. 1996. Taxonomía de la Familia Macrosemiidae (Osteichthyes:Holostei-Neopterygii) de la Cantera Tlayúa (Cretácico Temprano), Tepexi de Rodríguez, Puebla, México". Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 150 pp.

\_\_\_\_\_ y Vega-Vera, F. J. 1993. Registro de Copépodos como parte de la dieta en peces fósiles (Clupeidos) de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Sociedad Mexicana de Paleontología, IV Congreso Nacional de Paleontología, Libro de Resúmenes, pp. 39-40.

\_\_\_\_\_ y E. Martínez-Hernández. 1998. Hábitos alimenticios de los macrosémidos (Osteichthyes-Neopterygii-Halecostomi) de la Formación Tlayúa (Albiano) de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Sociedad Mexicana de Paleontología, VI Congreso Nacional de Paleontología, Libro de Resúmenes:26-27.

\_\_\_\_\_, García-Barrera, P. y Avendaño, J. 2002. Un nuevo registro de la familia Macrosemiidae (Neopterygii-Halecostomi) en Chiapas, Sureste de México. XVI Convención Geológica Nacional y III Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra, Sociedad Geológica Mexicana, p. 303.

\_\_\_\_\_, Applegate, S. P. y Espinosa-Arrubarrena, L. (en prensa): A new world macrosemiid (Neopterygii: Halecostomi) in the Albian of Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Journal of Vertebrate Paleontology.

\_\_\_\_\_ y Reynoso, V. H. (en prensa). A new *Notagodus* (Macrosemiidae-Halecostomi) species from the Albian Tlayua Quarry, Central Mexico. In Tintori, A. y Arratia, G. (eds.), Mesozoic Fishes 3-Systematics and Paleoenvironments and Biodiversity, Berlin, Germany.

\_\_\_\_\_ y Reynoso, V. H. (en revisión). A new macrosemiid (Macrosemiidae: Halecostomi) from the Albian (Early Cretaceous) Tlayua Quarry, Puebla, Central Mexico and the phylogeny of macrosemiidae. Journal of Paleontology.

Grande, L. y Bemis, W. E. 1998. A Comprehensive Phylogenetic Study of Amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An Empirical Search for Interconnected patterns on Natural History. Society of Vertebrate Paleontology. Memoir 4. Supplement to Journal of Vertebrate Paleontology, 18(1):690.

Guerrero-Arenas, R., García-Barrera, P. Centeno-García, E. Morales-Puente, P. y Cienfuegos-Alvarado, E. 2003. Nuevos datos paleoambientales de la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez,



Puebla, México. XVI Convención Geológica Nacional y III Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra, Sociedad Geológica Mexicana, p. 306.

Kashiyama, Y., Fastovsky, D. E., Rutherford, S. King, J. y Montellano, M. 2003 Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: Paleoenvironments of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, México). *Cretaceous Research*, 24:407-431.

Kitching, I. J., Forey, P. L., Humpries, Ch. J. y William, D. M. 1998. *Cladistics*. Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication: 11, Oxford University Press, New York, 228 pp.

Lagler, K., Bardack, J. R. y Passino, D. 1984. *Ictiología: Primera edición en español*, AGT Editor, S.A. México, 489 pp.

Lambers, P. H. 1992. On the ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany), University of Groningen, AWON. Dutch Organization of Research (NWO), Tesis Doctoral, 334 pp.

Maisey, J. G. (ed.). 1991. *Santana fossils, an illustrated atlas*, T.F.H. Publications, Inc., Neptune City, New Jersey, 454 pp.

————— 1991. *Oshunia* Wenz y Kellner, 1986. In: Maisey, J. G. (ed.): *Santana Fossils, an Illustrated Atlas*: 170-189; Neptune City, New Jersey (T.F.H. Publications, Inc.).

Malpica-Cruz, R., Pantoja-Alor, J. y Galguera-Rosas, G. 1989. Microfacies de la Cantera Tlayúa, Puebla, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Simposio Geológico Regional México, 3, Memoria, p. 53-56.

Martill, D. 1989. A new Solnhofen in México: *Geology Today*, Ene-Feb, p. 25-28.

Mouloud, B., Urrutia-Fucugauchi, J. Y Alvarado-Ortega, J. 2003a. Magnetic polarity stratigraphy of The Tlayua Formation near Tepexi de Rodríguez, State of Puebla, México. *Geos*, 23(2).

————— , Urrutia-Fucugauchi, J. Y Alvarado-Ortega, J. (en prensa). Magnetic polarity stratigraphy of « Mexican Solnhofen » the Tlayua Formation near Tepexi de Rodríguez, State of Puebla, México. *Cretaceous Research*.

Nelson, G. J. 1973. Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of the lower jaw in fishes. In: Greenwood, P. H., Miles, R. S. and Patterson, C. (eds.): Interrelationships of Fishes. Zoological Journal of the Linn. Society London, 53, suppl. 1:333-349; London.

————— 1994. Fishes of the world. John Wiley and Sons Inc., Estados Unidos, 514 pp

Lagler, K., Bardack, J. R. y Passino, D. 1984. Ictiología: Primera edición en español, AGT Editor, S.A. México, 489 pp.

Lambers, P. H. 1992. On the ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic limestone (Upper Jurassic, Germany). P.H.D. Wiskunde en Natuurwetenschappen ann deRijksuniversiteit Groningen. Noordwijk, 332 pp.

Olsen, P. E. 1984. The skull and pectoral girdle of the parasemionotid fish *Waltsonus eugnathoides* from the Early Triassic Sakamena Group of Madagascar, with comments on the relationships of the holostean fishes. – Journal of Vertebrate Paleontology 4: 481-499.

————— y Mc Cune, A. R. 1991. Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark Supergroup of Eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopteryggi), Journal of Vertebrate Paleontology, 11(3):269-292.

Pantoja-Alor, J. 1992. Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, estado de Puebla: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 9(2):156-176.

————— , Malpica-Cruz, R. y Galguera-Rosas, G.. 1989. Geología de los alrededores de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Simposio de Geología Regional, México. Memoir 3:61-67.

Patterson, C. 1973. Interrelationships of holosteans; In: P. H. Greenwood, R. S. Miles, and C. Patterson (eds.), Interrelationships of fishes. Zoological Journal of the Linnean Society of London 53, Supplement 1:233-305

Poyato-Ariza, F. J. y Wenz, S. 1995. Ichthyofauna. In: Meléndez, N. (ed.): Las Hoyas, a lacustrine Konservat-Lagerstätte, Cuenca, Spain; II International Symposium of Lithographic Limestones: 43-49; Madrid (Univ. Complutense).

Reynoso, V. H. 1997. A "beaded" sphenodontian (Diapsida:Lepidosauria) from the Early Cretaceous of Central México. *Society of Vertebrate Paleontology*, 17(1):52-59

Reynoso, V.H. 1998. *Huehucuetzpalli mixtecus* gen. et sp. nov: a basal squamate (Reptilia) from the Early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México. . *Philosophical Transactions, Royal Society of London, Series B* 353:497-500.

————— y Callison, G. 2000. A new scincomorph lizard from the Early Cretaceous of Puebla, Mexico. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130:183-212.

Rosen, D. E., Forey, P. L., Gardiner, B. G. y Patterson, C. 1981. Lungfishes, tetrapods, paleontology and plesiomorphy. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 167: 159-276.

Saint-Seine, P. de. 1949. Les poissons des calcaries litographiques de Cerin (Ain): *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 2:183-211.

Sauvage, H. E. 1883. Notes sur les poissons fossiles. *Bulletin de la Société Géologique de France* (3)6:475-503.

————— 1903. Noticia sobre los peces de la caliza litográfica de la provincia de Lérida (Cataluña). *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* 3(IV) 35:1-32.

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): *Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1:285-299.

Seibertz, E. y Spaeth, C. 2002. The Albian Neo-and Mesohibolites of Mexican Solnhofen" Tepexi de Rodríguez (State of Puebla) and their biostratonomy (Lower Cretaceous). *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh. Stuttgart*. 225(1): 55-74.

Smith, A. G., Smith, D.G. y Funnell, B. M. 1994. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines*. Cambridge University Press, Cambridge, England, 99 pp.

Swofford, D. L. 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1.1. Computer program distributed by The Illinois Natural History Survey, Champaign.

————— 1998. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods). Version 4 beta. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Thiollière, V. 1850. Second notice sur le gisement et les fossiles d'origine des calcaires lithographiques, dans le Jura du Département de l'Ain. – *Annls. Sci. Phys. Nat. Lyon* 2(3): 111-184.

————— 1858. Note sur les poissons fossiles du Bugey, et sur l'application de la méthode de Cuvier à leur classement. *Bulletin de la Société Géologique de France. Série. 2*,15: 782-793.

————— 1873. Descriptions des poissons provenant des gisements coralliens du Jura dans le Bugey. *Annales des Sciences Physiques et Naturelles, Lyon* (2), 70 pp.

Tintori, A. y Renesto, S. 1983. The Macrosemiidae (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Triassic of Lombardy (N. Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 89(2):209-222.

Toombs, H. A. y Rixon, A. E. 1959. The use of acids in the preparation of vertebrate fossils: *Curator, GNew York*, 2:304-312.

Traquair, R. H. 1911. Les poissons wealdiens de Bernissart, *Mémoires du Musée royal d' Histoire Naturelle de Belgique* 6:1-65.

Wagner, J. A. 1863. Monographie der fossilien Fische aus den Lithographischen Schieferen Bayern's. *Abhandlungen der königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften, Munich* 9(3):613-748.

Wenz, S. 1964. Étude d'un nouveau *Notagodus* de la province de Lerida (Espagne). *Bulletin de la Société Géologique de France.* 7(6):269-272.

————— 1991. Lower Cretaceous fishes from the Serra del Montsec (Spain). In: Martínez-Delclòs, X. (ed.): *The Lower Cretaceous lithographic limestones of Montsec. Ten years of paleontological expeditions: 73-84* (Catalan version with figures: 111-132); Lérida, Spain (Institut d' Estudis Ilerdencs).

Woodward, A. S. 1895. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History): London, British Museum of Natural History, 3:544 pp.

————— 1918. The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck Formations, *Palaeontogr. Soc. (Monogr.)*, Londres, 2:49-104.

## APÉNDICES

APÉNDICE 6.1—Descripción de los caracteres utilizados en el análisis filogenético de la familia Macrosemiidae. Los caracteres y la polarización de caracteres del 1 al 69, están basados en Grande y Bemis (1998). Los caracteres restantes (del 70 al 90) se tomaron de otros autores como: Bartram (1977), Olsen y McCune (1984), Tintori y Renesto (1983), Lambers (1992), Gardiner *et al.* (1996); Arratia (1997); además de otros nuevos caracteres que se identificaron a lo largo de este estudio.

1. Centros diplospondilos sólidos osificados pericardalmente en individuos adultos. [0], ausente; [1], presente.
2. Exoccipitales extendidos posteriormente en individuos adultos. [0], alcanza el margen posterior del occipucio; [1], no alcanza el margen posterior del occipucio.
3. Con un proceso que se proyecta anteriormente en el arco neural y/o hemal, como una espina. [0], ausente; [1], presente.
4. Fosa lateral de los centros vertebrales en individuos adultos (multiestado de carácter). [0], presente, con dos fosas a cada lado de la mayoría de los centros; [1], presente, con tres o más fosas a cada lado de la mayoría de los centros; [2], ausente, centros con lados lisos.
5. Número de supraneurales (multiestado de carácter). [0], 15 o más; [1], 13 a 14; [2], 5 a 11.
6. Osificación articular de la mandíbula inferior. [0], un solo elemento, o dos elementos firmemente suturados uno al otro; [1], dos elementos separados que no están en contacto.
7. Presencia/ausencia de huesos suborbitales. [0], uno o más presentes; [1], ausentes.
8. Intensidad de la ornamentación en los huesos dermales del cráneo. [0], débil o fina; [1], fuerte, gruesa.
9. Fusión de centro hypural-ural en individuos adultos. [0], todos los hypurales autógenos (separados) del centro ural; [1], todos menos el primer hypural fusionado a su centro correspondiente.
10. Presencia/ausencia de grandes parahipófisis unidas a la mayoría de los centros abdominales. [0], ausente; [1], presente.
11. Presencia/ausencia de osificación escapulocoracoidal en los adultos. [0], uno o más elementos presentes en la cintura pectoral; [1], ausente.
12. Presencia/ausencia de huesos supraorbitales. [0], dos a más presentes; [1], ausentes.
13. Urodermales en el esqueleto caudal. [0], presentes; [1], ausentes.
14. Presencia/ausencia del anillo esclerótico. [0], presente; [1], ausente.
15. Tamaño y forma de la aleta dorsal (multiestado de carácter). [0], corta con margen recto a falcado, 14-25 radios segmentados 14-25 radiales proximales; [1], longitud mediana con margen inclinado o recto, 30-34 radios segmentados, y una estimación de 30-34 radios proximales; [2], muy larga, con margen inclinado, 36-47 radios segmentados, y de 37-48 radios proximales; [3], extremadamente larga, con margen inclinado, 48-53 radios segmentados, y de 49-54 radios proximales.
16. Morfología de los dientes en el coronoide y vómer. [0], cónicos con extremos puntiagudos; [1], estiliformes (mamiliformes) con extremos ampliamente redondeados o aplanados; [N], no hay coronoides anteriores.
17. Extensión anterior de la mancha de dientes paraesfenoides. [0], se extiende anteriormente hacia los brazos laterales ascendentes; [1], corta, no se extiende anterior a los brazos laterales ascendentes; [N], mancha de dientes del paraesfenoides, ausente.
18. Longitud del parietal. [0], relativamente grande, con un rango del radio ancho-largo que no excede 0.90; [1], relativamente corta, con un rango del radio ancho-largo que excede 0.90.
19. Número de centros urales. [0], 10 o menos; [1], 11 a 22.
20. Forma del preopérculo (multi-estado de carácter). [0], forma de L; [1], forma de media luna, largo y delgado; [2], forma de media luna, ancho en medio y delgado dorsalmente y ventralmente; [3], ovoide.

21. Morfología de las uniones de los dientes en la mandíbula de individuos adultos. [0], redondos en sección transversal, no marcadamente cardinados; [1], comprimidos labiolingualmente, ampliamente carinados (quillados).
22. Borde lateral del posttemporal en individuos adultos. [0], más corto que la longitud del borde anterior; [1], alargado, aproximadamente igual o más grande que la longitud del borde anterior.
23. Forma del margen posterior de la aleta caudal (multiestado de carácter). [0], furcado; [1], convexamente redondeado; [2], recto o vertical.
24. Alargamiento del proceso opercular de la hyomandíbula. [0], ausente; [1], presente.
25. Número de hileras de dientes en los coronoides. [0], dos o más hileras en al menos parte de uno o más coronoides; [1], una hilera; [N], no hay coronoides.
26. Arreglo de los dientes vomerianos. [0], parche de dientes con dos a varias hileras de dientes; [1], parche de dientes con una sola hilera marginal anterior, más uno o más dientes en una serie longitudinal perpendicular a la hilera marginal anterior.
27. Presencia/ausencia de ligamentos osificados del dermopterótico. [0], ausente; [1], presente.
28. Número de epurales. [0], 2-8; [1], 10-15.
29. Forma del basipterigium. [0], extremo proximal aplanado y ensanchado anteriormente; [1], extremo proximal largo y en forma de barra, sin un ensanchamiento significativo anteriormente].
30. Proceso postmaxilar debajo de la muesca postmaxilar. [0], delgado o ausente; [1], grueso y alargado.
31. Morfología de las costillas pleurales. [0], extremos distales puntiagudos o con puntas redondeadas; [1], extremos distales truncados (chatos), aún en individuos grandes.
32. Forma del gular. [0], subtriangular o subrectangular con el ápice anterior agudamente redondeado; [1], amplio, oval sin el ápice anterior agudo.
33. Patrón peculiar de ornamentación de líneas convergentes fuertemente definidas en el opérculo de los individuos adultos. [0], ausente; [1], presente.
34. Ancho del frontal en los adultos. [0], relativamente amplio, con un radio de ancho-largo de 0.26 a -0.65; [1], relativamente delgado, con un radio ancho-largo de 0.13 a 0.21.
35. Forma del dermopterótico. [0], grandemente ensanchado posteriormente y adelgazado anteriormente; [1], subrectangular, no sustancialmente adelgazado anteriormente o ensanchado posteriormente.
36. Ancho del opérculo. [0], delgado, con un radio de ancho-alto de 0.56 a 1.06; [1], ancho, con un radio de ancho-alto de 1.07 a 1.39.
37. Presencia de una fontanela interfrontal en los adultos. [0], ausente: frontales suturados uno a otro a lo largo de su longitud; [1], frontales separados por cerca de una mitad de su longitud o más por una fontanela.
38. Posición del dermosfenótico relativa a la órbita en los adultos. [0], margen anterior o anteroventral del dermosfenótico incluido en el margen circumorbital, aún en individuos grandes de 200 mm o más de longitud estándar; [1], dermosfenótico excluido del margen orbital en individuos grandes de 200 mm o más de longitud estándar.
39. Forma de la premaxila. [0], alargada; [1], extremadamente ancha, en forma de un triángulo redondeado.
40. Número de centros vertebrales preurales (centros preurales). [0], de 40 a 73; [1], de 75 a 82.
41. Forma del extremo posterior del posttemporal en individuos adultos. [0], alargado, con ápice o ápices redondeados; [1], alargado, pero abruptamente truncado.
42. Borde transversal ventral del gular. [0], ausente; [1], presente.
43. Forma del subinfraorbital anterior en los adultos (multiestado de carácter). [0], corto, subrectangular, más largo que ancho; [1], subrectangular, más profundo que largo; [2], largo, muy delgado, en forma de tubo; [3], posteriormente expandido y adelgazado anteriormente.
44. Número de radios caudales epaxiales procurrentes. [0], de 0 a 11; [1], de 12 a 15.
45. Presencia/ausencia de fulcra en las aletas medias. [0], presente; [1], ausente.
46. Arreglo uno a uno de los hypurales en los radios caudales. [0], cada uno de los últimos hypurales se articula con la base de varios radios caudales; [1], cada hypural normalmente presenta un solo radio caudal.

47. Número de arcos urales neurales osificados en individuos adultos. [0], normalmente cuatro o más; [1], normalmente dos o menos.
48. Número de huesos parietales. [0], parietales pareados; [1], un solo parietal medio.
49. Número de pares de huesos extraescapulares. [0], un solo par; [1], tres pares normalmente.
50. Longitud del dermopterótico relativa a la longitud del parietal. [0], dermopterótico significativamente más grande; [1], longitudes aproximadamente equivalentes.
51. Presencia/ausencia de opistótico. [0], presente; [1], ausente.
52. Presencia/ausencia de pterótico. [0], presente; [1], ausente.
53. Forma de la maxila extremadamente delgada y en forma de barra. [0], no; [1], si.
54. Número de radios branquiostegos. [0], 21 o menos; [1], 22 o más.
55. Numerosas osificaciones pareadas en forma de bloque del arco ural neural. [0], ausentes; [1], presentes.
56. Incorporación del dermoesfenótico a la bóveda craneana en los individuos adultos. [0], no unido a la bóveda craneana o incorporado al cráneo; [1], firmemente suturado a la bóveda craneana, formando parte de él.
57. Forma del hueso rostral. [0], en forma de placa o de tubo corto, sin cuernos laterales; [1], aproximadamente en forma de "V", con cuernos laterales.
58. Forma del lagrimal. [0], más largo que ancho, y más pequeño que la órbita; [1], más ancho que largo, y masivo (aproximadamente del tamaño de la órbita).
59. Extensión posterior de la maxila. [0], se extiende hasta abajo del margen posterior orbital; [1], no se extiende debajo del borde posterior del orbital.
60. Presencia/ausencia del canal de la línea lateral en la maxila. [0], ausente; [1], presente.
61. Involucramiento del sinfilético en la unión de la mandíbula. [0], no se articula con la mandíbula inferior; [1], el extremo distal se articula con el hueso articular de la mandíbula inferior.
62. Forma del margen posterior de la maxila. [0], convexamente redondeado o recto; [1], excavado (cóncavo o con una muesca posterior).
63. Borde orbital del dermoesfenótico. [0], liso, sin canal sensorio; [1], con un tubo del canal sensorio.
64. Margen posterior del gular. [0], liso; [1], profundamente festoneado con una serie de puntas afiladas y concavidades.
65. Forma de las espinas hemales. [0], en forma de espina o barra; [1], en forma de espátula en plano transverso.
66. Talla relativa del postinfraorbital más alto en los individuos adultos. [0], corto, mucho más corto que el postinfraorbital de abajo; [1], largo, aproximadamente igual en longitud.
67. Orientación de las espinas preural hemal y neural cerca del pedúnculo caudal. [0], colocadas a aproximadamente 25° a 45° de la horizontal; [1], grandemente inclinados, cerca de la horizontal.
68. Presencia/ausencia de interopérculo. [0], ausente; [1], presente.
69. Números de supramaxilas (multiestado de carácter). [0], ninguna; [1], una; [2], dos.
70. Infraorbitales en forma de lámina enrollada, debajo de la órbita. [0], ausentes; [1], con el componente latero-sensorio formando un tubo alrededor del canal sensorio y con el componente laminar extendido; [2], con el componente latero-sensorio formando un tubo alrededor del canal sensorio y con el componente laminar ausente.
71. Interopérculo pequeño y alejado de la mandíbula. [0], ausente; [1], presente.
72. Superficie de los parietales ornamentada con ganoína. [0], fuertemente ornamentada; [1], formando una capa lisa; [2], ausente.
73. Canales sensorios en la parte posterior del cráneo. [0], delgados y completamente encerrados en el hueso; [1], amplios y expuestos por grandes orificios.
74. Forma del cuadratoyugal. [0], sin muesca; [1], con muesca.
75. Unión entre el cuadrado y el cuadratoyugal. [0], no fusionados; [1], fusionados.
76. Extensión del hiomandibular. [0], no formando una pestaña en el borde anterior del preopérculo; [1], formando una pestaña en el borde anterior del preopérculo.
77. Canal sensorio mandibular. [0], encerrado en un tubo abierto por grandes poros en la porción anterior del dentario; [1], encerrado en un tubo en la parte anterior del dentario y abierto en un seno en la parte posterior; [2], en un seno abierto a lo largo del dentario.



78. Dientes maxilares. [0], en una hilera completa; [1], ausentes o reducidos.  
 79. Escamas del cuerpo. [0], completas; [1], ausentes debajo de la aleta dorsal.  
 80. Ganoína en las escamas. [0], no reducida, en ocasiones formando grandes protuberancias; [1], en una capa uniforme; [2], ausente.  
 81. Aleta dorsal. [0], no dividida; [1], dividida.  
 82. Margen posterior de la aleta dorsal anterior. [0], margen continuo; [1], emarginado.  
 83. Número de radios de la aleta caudal. [0], más de 16; [1], entre 14 y 15; [2], entre 11 y 13.  
 84. Fulcra en las aletas pectorales. [0], presente; [1], ausente.  
 85. Fulcra en las aletas pélvicas. [0], presente; [1], ausente.  
 86. Número de hileras de supraorbitales. [0], 2 hileras; [1], 1 hilera; [2], ausentes.  
 87. Extensión de la maxila en el cuadrado. [0], no alcanza al cuadrado; [1], alcanza al cuadrado.  
 88. Articulación del cuadrado y la mandíbula. [0], debajo de la mitad posterior de la órbita; [1], debajo de la mitad anterior de la órbita; [2], posterior a la órbita; [3], anterior a la órbita.  
 89. Sinfilético. [0], no ligado al preopérculo; [1], ligado al preopérculo.  
 90. Orbitoesfenoides [0], no reducido; [1], reducido.

Lista de apomorfias. Los nodos corresponden a aquellos de la Figura 6.8. Los estados de carácter que son diferentes al estado [1] se muestran entre paréntesis Los asteriscos (\*) indican caracteres ambiguos.

Nodo 2: 20\*, 56\*, 57\*, 75\*, 89\*

Nodo 3: 45, 50\*, 51\*, 52\*, 72(2)\*, 80(2)\*, 84\*, 85, 88(0)

Amiidae: 1, 2, 4\*, 46\*, 47\*, 50(0)\*

Sinamidae: 23, 46\*, 47\*, 48, 49

Picnodontiformes: 7, 8, 11, 12, 16, 18(0)\* 29, 35, 36, 59, 62(0), 68(0), 69(0), 78, 82, 86(2), 90

Nodo 4: 21, 51\*, 52\*, 53, 54, 65, 67, 72(2)\*, 80(2)\*

Caturidae: 55

Liodesmidae: 47\*

Nodo 5: 18(0)\*, 20\*, 56\*, 57\*, 63, 75\*, 82, 89\*

Ionoscopidae: 2, 26, 79, 80(2)\*

Nodo 6: 5\*, 43, 59, 60

Ophiopsidae: 1, 4(2), 58

Nodo 7: 20(0)\*, 61(0), 62(0)

Semionotiformes: 21\*, 26, 35\*, 88

Semionotidae: 20(3)\*, 25, 58

Nodo 8: 2\*, 8\*, 14, 18(0)\*, 46, 50\*, 51\*, 59\*, 69(0), 83(2), 84\*

Lepisosteidae: 10, 23, 49, 68(0), 72(2), 88(3), 89

Macrosemiidae: 5(2)+, 7, 15, 35(0)\*, 43(2), 56\*, 63, 70(2), 71, 81, 86(0)

Nodo 9: 23\*, 35\*, 57\*, 78; 80(0)

Nodo 10: 43, 70, 73, 76, 77(2), 79

Nodo 11: 16\*, 23(0)\*, 81(0)\*, 86, 88(3)

*Macrosemius*: 23\*, 72, 75, 80

*Legnonotus*: 76(0), 78(0), 83(0), 84(0), 85

Nodo 12: 25\*, 74, 79(0), 81\*, 82, 83

*Propterus*: 78(0), 80

*Histonotus*: 75, 84(0)

*Cahnusemius*: 25, 50(0)\*

*Notagogus*: 16, 50(0)\*, 56(0)\*

Género A: 77, 87

Pholidophoridae: 69(2), 72(2), 75\*, 8

APÉNDICE 6.2—Caracteres utilizados en el análisis filogenético de la familia Macrosemiidae. Modificado de la matriz presentada por Grande y Beemis (1998). Los caracteres y la polarización de caracteres del 1 al 69, están basados en Grande y Bemis (1998). Los caracteres restantes (del 70 al 90) se tomaron de otros autores como: Bartram (1977), Olsen y McCune (1984), Tintori y Renesto (1983), Lambers (1992), Gardiner *et al.* (1996); Arratia (1997); además de nuevos caracteres que se identificaron a lo largo de este estudio. Ver explicación de los caracteres en el texto (Capítulo VI, p. 105)

CARACTERES		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<b>OUTGROUPS: AMIOIDEA</b>																								
Amidae	† <i>Amiopsis prisca</i>	1	?	1	1	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	?	?	?	0	1	?		
Amidae	† <i>Amiopsis lepidota</i>	1	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		
Amidae	† <i>Amiopsis woodwardi</i>	1	?	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	P		
Amidae	† <i>Amiopsis damoni</i>	1	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	P		
Amidae	† <i>Amiopsis dolloi</i>	1	?	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	1	0		
Amidae	†† <i>Solnhofenamia elongata</i>	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
Amidae	† <i>Calamopleurus cylindricus</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1		
Amidae	† <i>Pachyamia latimaxilaris</i>	1	1	1	2	?	?	1	1	0	0	0	?	0	1	0	?	?	?	?	2	1		
Amidae	† <i>Pachyamia mexicana</i>	1	1	1	2	?	?	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1			
Amidae	† <i>Vidalamia catalunica</i>	1	?	1	2	?	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1			
Amidae	† <i>Cyclurus oligocenicus</i>	1	?	?	2	?	?	1	1	1	1	1	1	1	2	1	?	?	1	0	1	0		
Amidae	† <i>Cyclurus macrocephalus</i>	1	?	1	2	?	?	1	1	1	1	1	1	1	2	1	?	?	1	0	1	0		
Amidae	† <i>Cyclurus ignotus</i>	1	1	1	2	2	?	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0			
Amidae	† <i>Cyclurus valenciennesi</i>	1	1	1	2	2	?	?	1	1	1	1	1	1	2	1	?	?	?	0	1	0		
Amidae	† <i>Cyclurus fragosus</i>	1	1	1	2	2	?	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	0	1	0			
Amidae	† <i>Cyclurus efremovi</i>	1	1	?	2	2	?	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0			
Amidae	† <i>Cyclurus gurleyi</i>	1	1	P	2	2	?	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0			
Amidae	† <i>Cyclurus kehleri</i>	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	0		
Amidae	† <i>Amia pattersoni</i>	1	1	1	2	2	?	1	1	1	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0			
Amidae	† <i>Amia hesperia</i>	1	1	1	2	2	?	1	1	1	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0			
Amidae	† <i>Amia scutata</i>	1	?	1	2	2	?	1	1	1	1	1	1	1	3	0	0	0	0	1	0			
Amidae	<i>Amia calva</i>	1	1	P	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	3	0	0	0	0	1	0			
<b>Sinamiidae</b>																								
Sinamiidae	† <i>Sinamia zdanskyi</i>	0	0	0	P	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	?	N	0	1	0			
Sinamiidae	† <i>Ikechaoamia orientalis</i>	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	?	0	?	N	0	1	0			
Sinamiidae	† <i>Ikechaoamia meridionalis</i>	0	?	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	?	0	0	?	N	0	1	0			
<b>Caturoidea</b>																								
Caturidae	† <i>Caturus furcatus</i>	0	0	0	N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1		
Caturidae	† <i>Amblysemius pachyurus</i>	0	?	0	N	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1		
Liodesmidae	† <i>Liodesmus gracilis</i>	0	?	0	N	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	1	0	1	1			
Liodesmidae	† <i>Liodesmus sprattiformis</i>	0	?	0	N	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	1	0	1	1			
<b>Ionoscopiformes</b>																								
Ionoscopidae	† <i>Ionoscopus cyprinoides</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	P	1	0		
Ophiopsidae	† <i>Ophiopsis procera</i>	1	0	?	2	1	?	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	P	0	1	0			
Ophiopsidae	<i>Macrepistius arenatus</i>	1	0	0	2	?	?	0	1	?	0	?	0	?	?	?	?	P	?	1	0			
Oshuniidae	† <i>Oshunia brevis</i>	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	0	P	1	0			
<b>Parasemionotiformes</b>																								
Parasemionotidae	† <i>Watsonulus eugnathoides</i>	0	0	0	N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0		
Semionotidae	† <i>Semionotus elegans</i>	0	0	0	N	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	0	3	?			

	CARACTERES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
OUTGROUPS:																								
HALECOMORFOS																								
Teleostei Pholidophoridae	† <i>Eurycormus speciosus</i>	0	0	0	N	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	N	0	0	0	0	0	0	
Pholidophoridae	† <i>Pholidophorus bechei</i>	0	0	0	N	?	0	0	0	0	0	0	?	0	0	N	0	1	0	0	0	0	0	
Pholidophoridae	† <i>Pholidophorus macrocephalus</i>	0	0	0	N	0	0	0	0	0	0	?	0	0	N	N	P	0	0	0	0	0	0	
Ginglymodi: Lepisosteidae	<i>Atractosteus spatula</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	P	0	1	1	
Picnodontiformes	<i>Gyrodus</i>	0	?	?	N	N	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	N	0	0	1	?	?	
	<i>Coelodus</i>	0	?	?	N	N	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	N	0	0	1	?	?	
INGROUP: MACROSEMIIDAE	† <i>Macrosemius</i>	0	?	0	0	?	0	1	*	?	?	?	0	?	1	1	1	N	0	?	0	?	?	
	† <i>Legnonotus</i>	0	?	0	?	?	0	1	*	?	?	?	?	0	?	1	1	?	N	0	?	0	?	
	† <i>Enchelyolepis</i>	0	?	0	?	?	0	1	*	?	?	?	?	0	0	1	1	?	N	?	0	0	?	
	† <i>Propterus</i>	0	?	0	?	2	0	1	*	0	0	0	0	?	1	1	?	N	0	0	0	?	?	
	† <i>Histionotus</i>	0	?	0	?	?	0	1	*	?	?	?	?	0	?	1	1	?	N	0	?	0	?	
	† <i>Notagogus</i>	0	?	0	?	?	0	1	*	0	?	0	?	?	1	1	1	N	0	0	0	?	?	
	† <i>Macrosemiocotzus</i>	0	?	0	?	2	0	1	*	?	?	?	0	?	1	1	0	N	0	?	0	?	?	
	† <i>Cahnusemius</i>	0	?	0	?	?	0	1	*	?	?	?	0	?	1	1	0	N	0	?	0	?	?	
	†Género A	0	?	0	?	?	0	1	*	0	0	0	0	1	1	0	N	0	0	0	?	?	?	

	CARACTERES	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4		
		2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2
<b>OUTGROUPS AMIOIDEA</b>																						
	† <i>Amiopsis prisca</i>	?	P	0	?	?	?	?	0	0	0	0	?	0	?	?	0	0	?	0	0	?
	† <i>Amiopsis lepidota</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Amiopsis woodwardi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Amiopsis damoni</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Amiopsis dolloi</i>	0	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	†† <i>Solnhofenamia elongata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	P	0	0	1	0	0	0	0	0
	† <i>Calamopleurus cylindricus</i>	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Pachyamia latimaxilaris</i>	1	1	?	0	?	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
	† <i>Pachyamia mexicana</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
	† <i>Vidalamia catalunica</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0
	† <i>Cyclurus oligocenicus</i>	?	1	?	0	0	0	0	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Cyclurus macrocephalus</i>	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Cyclurus ignotus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Cyclurus valenciennesi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	?	0	0	?	0	?	0	?
	† <i>Cyclurus fragosus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0
	† <i>Cyclurus efremovi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Cyclurus gurleyi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Cyclurus kehreri</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Amia pattersoni</i>	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	† <i>Amia hesperia</i>	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?
	† <i>Amia scutata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	<i>Amia calva</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<b>Sinamidae</b>																						
	† <i>Sinamia zdanskyi</i>	1	1	0	?	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Ikechaoamia orientalis</i>	0	1	?	?	?	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	?
	† <i>Ikechaoamia meridionalis</i>	?	1	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?
<b>Caturoidea</b>																						
	† <i>Caturus furcatus</i>	0	0	0	P	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Amblysemius pachyurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Liodesmus gracilis</i>	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Liodesmus sprattiformis</i>	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Ionoscopiformes</b>																						
	† <i>Ionoscopius cyprinoides</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	P	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Ophiopsis procera</i>	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?
	† <i>Macrepistius arenatus</i>	0	0	?	0	?	0	?	?	?	?	0	0	0	P	0	0	0	0	0	0	0
	† <i>Oshunia brevis</i>	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	P	0	0	0	0	0	0	?
<b>Parasemionotiformes</b>																						
<b>Parasemionotidae</b>	† <i>Watsonulus eugnathoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Semionotidae</b>	† <i>Semionotus elegans</i>	0	0	0	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

	CARACTERES	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	
		2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2
<b>OUTGROUPS: HALECOMORFOS</b>																						
<b>Teleostei</b>	† <i>Eurycornus speciosus</i>	0	0	?	N	?	0	0	0	N	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	
	† <i>Pholidophorus bechei</i>	?	0	?	N	?	0	0	?	N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	† <i>Pholidophorus macrocephalus</i>	0	0	0	N	0	0	0	0	N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<b>Ginglymodi: Lepisosteidae</b>	<i>Atractosteus spatula</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	N	0	N	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<b>Picnodontiformes</b>	<i>Gyrodus</i>	N	0	0	N	0	0	?	1	0	0	N	0	0	1	1	0	0	N	N	N	
	<i>Coelodus</i>	N	0	0	N	0	0	?	1	?	0	N	0	0	1	1	0	0	N	N	N	
<b>INGROUP: MACROSEMIIDAE</b>	† <i>Macrosemius</i>	0	1	0	0	1	0	?	0	0	?	N	0	0	1	0	0	0	N	0	0	
	† <i>Legnonotus</i>	0	0	0	?	?	0	?	0	0	?	N	0	0	1	0	0	0	N	0	0	
	† <i>Enchelyolepis</i>	0	1	0	?	?	0	?	0	0	?	N	0	0	1	0	0	0	N	0	0	
	† <i>Propterus</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	N	0	0	1	0	0	0	N	0	0	
	† <i>Histionotus</i>	0	0	0	?	?	0	?	0	0	?	N	0	0	1	0	0	0	N	0	0	
	† <i>Notagogus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	N	0	0	0	0	0	0	N	0	0	
	† <i>Macrosemiocotzus</i>	0	1	0	0	1	0	?	0	0	?	N	0	0	1	0	0	0	N	0	0	
	† <i>Cahnusemius</i>	0	1	0	1	1	0	?	0	0	?	N	0	0	1	0	0	0	N	0	0	
	† <i>Género A</i>	0	0	0	P	1	0	0	0	0	0	N	0	0	0	0	0	0	N	0	0	

	CARACTERES	4	4	4	4	4	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6		
		3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3
<b>OUTGROUPS: AMIOIDEA</b>																						
	† <i>Amiopsis prisca</i>	?	0	1	1	1	?	0	?	?	?	0	0	0	?	?	?	0	0	1	1	?
	† <i>Amiopsis lepidota</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	?	?	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	† <i>Amiopsis woodwardi</i>	?	0	1	1	1	0	0	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	† <i>Amiopsis damoni</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	?	?	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	?
	† <i>Amiopsis dolloi</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	?	?	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	?
	†† <i>Solnhofenamia elongata</i>	2	1	1	1	1	0	0	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	† <i>Calamopleurus cylindricus</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
	† <i>Pachyamia latimaxilaris</i>	?	?	?	?	?	0	0	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	?
	† <i>Pachyamia mexicana</i>	P	1	1	1	1	0	0	0	?	?	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	?
	† <i>Vidalamia catalunica</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	?	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	† <i>Cyclurus oligocenicus</i>	?	0	1	1	1	0	0	0	?	?	0	?	0	1	1	0	?	0	?	1	?
	† <i>Cyclurus macrocephalus</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	?	?	0	0	0	1	1	0	0	?	?	1	?
	† <i>Cyclurus ignotus</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	?	?	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	† <i>Cyclurus valenciennesi</i>	?	0	1	1	1	0	0	0	?	?	0	?	0	?	?	?	0	0	?	1	?
	† <i>Cyclurus fragosus</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	?	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	† <i>Cyclurus efremovi</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	† <i>Cyclurus gurleyi</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0
	† <i>Cyclurus kehleri</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	† <i>Amia pattersoni</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	† <i>Amia hesperia</i>	0	?	1	?	?	0	0	0	?	?	0	?	?	1	1	?	?	0	1	1	0
	† <i>Amia scutata</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	<i>Amia calva</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
<b>Sinamiidae</b>																						
	† <i>Sinamia zdanskyi</i>	0	0	1	?	?	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	† <i>Ikechaoamia orientalis</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	?	?	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	?
	† <i>Ikechaoamia meridionalis</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	?	?	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
<b>Caturoidea</b>																						
	† <i>Caturus furcatus</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	
	† <i>Amblysemius pachyurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0
	† <i>Liodesmus gracilis</i>	?	0	0	0	1	0	0	0	?	?	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	<i>Liodesmus sprattiformis</i>	?	0	0	0	1	0	0	0	?	?	1	1	0	1	1	0	0	0	?	1	0
<b>Ionoscopiformes</b>																						
	† <i>Ionoscopus cyprinoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
	† <i>Ophiopsis procera</i>	1	0	0	0	?	0	0	P	?	?	0	0	0	1	1	1	1	1	?	1	1
	<i>Macrepistius arenatus</i>	1	0	0	?	?	0	0	P	0	0	0	0	?	1	?	1	1	1	1	?	1
	† <i>Oshunia brevis</i>	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1
<b>Parasemionotiformes</b>																						
<b>Parasemionotidae</b>																						
	† <i>Watsonulus eugnathoides</i>	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<b>Semionotidae</b>																						
	† <i>Semionotus elegans</i>	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

	CARACTERES	4	4	4	4	4	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6						
		3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3				
<b>OUTGROUPS: HALECOMORFOS</b>																										
<b>Teleostei</b>	† <i>Eurycormus speciosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	† <i>Pholidophorus bechei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	† <i>Pholidophorus macrocephalus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
<b>Ginglymodi: Lepisosteidae</b>	<i>Atractosteus spatula</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	*	*	0	0	0	0	0	0	N	0	0	0	0				
<b>Pycnodontiformes</b>	<i>Gyrodus</i>	?	0	1	0	?	?	0	0	1	?	?	?	0	0	0	1	?	?	1	0	1	0	?		
	<i>Coelodus</i>	?	0	1	0	?	?	0	0	1	?	?	?	0	0	0	1	?	?	1	0	1	0	?		
<b>INGROUP: MACROSEMIIDAE</b>	† <i>Macrosemius rostratus</i>	1	0	0	?	?	?	0	0	1	1	0	0	0	?	1	?	?	0	1	0	0	0	1		
	† <i>Legnonotus</i>	1	0	0	?	?	?	0	0	1	?	?	?	0	?	1	?	?	0	1	0	0	0	?		
	† <i>Enchelyolepis</i>	1	0	0	1	?	?	0	0	1	?	?	?	0	0	?	?	?	0	1	0	0	0	?		
	† <i>Propterus</i>	1	0	0	1	?	?	0	0	1	?	?	?	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	?		
	† <i>Histionotus</i>	1	0	0	?	?	?	?	0	0	1	?	?	?	?	0	?	1	?	?	0	1	0	0	1	
	† <i>Notagogus</i>	2	0	0	1	?	?	?	0	0	0	?	?	?	0	0	0	?	?	0	1	0	0	0	1	
	† <i>Macrosemiocotzus</i>	1	0	0	?	?	?	?	0	0	1	?	?	?	?	?	1	?	?	0	1	0	0	0	0	
	† <i>Cahnusemius</i>	2	0	0	?	?	?	?	0	0	0	?	?	?	?	0	?	1	?	?	0	1	0	0	0	1
	† <i>Género A</i>	2	0	0	1	?	?	?	0	0	1	?	?	?	?	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	



Continuación Apéndice 6.2

	CARACTERES	6	6	6	6	6	7	7	7	7	7	7	7	7	7	8	8	8	8	8		
		4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4
<b>OUTGROUPS: AMIOIDEA</b>																						
	† <i>Amiopsis prisca</i>	?	0	0	0	1	?	0	0	2	?	N	?	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Amiopsis lepidota</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Amiopsis woodwardi</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Amiopsis damoni</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Amiopsis dolloi</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1
	†† <i>Solnhofenamia elongata</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Calamopleurus cylindricus</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	1	0	1
	† <i>Pachyamia latimaxilaris</i>	0	0	?	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	?	1
	† <i>Pachyamia mexicana</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Vidalamia catalunica</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Cyclurus oligocenicus</i>	0	0	1	0	1	?	0	?	2	0	N	1	?	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Cyclurus macrocephalus</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	N	1	?	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Cyclurus ignotus</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	N	1	?	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Cyclurus valenciennesi</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	N	1	?	?	?	?	2	0	0	0	1
	† <i>Cyclurus fragosus</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Cyclurus efremovi</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Cyclurus gurleyi</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Cyclurus kehleri</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Amia pattersoni</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Amia hesperia</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	?	1
	† <i>Amia scutata</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	<i>Amia calva</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
<b>Sinamiidae</b>																						
	† <i>Sinamia zdanskyi</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Ikechaoamia orientalis</i>	?	0	0	0	1	?	0	?	?	?	N	?	?	?	?	?	2	0	0	1	?
	† <i>Ikechaoamia meridionalis</i>	?	0	0	0	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
<b>Caturoidea</b>																						
	† <i>Caturus furcatus</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0
	† <i>Amblysemius pachyurus</i>	?	1	0	1	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
	† <i>Liodesmus gracilis</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	?	0	2	0	0	0	?
	† <i>Liodesmus sprattiformis</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	2	0	N	1	0	0	?	0	2	0	0	0	?
<b>Ionoscopiformes</b>																						
	† <i>Ionoscopus cyprinoides</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	N	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0
	† <i>Ophiopsis procera</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	N	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
	<i>Macrepistius arenatus</i>	?	0	0	0	1	1	0	0	?	0	N	1	0	0	0	0	1	0	?	0	?
	† <i>Oshunia brevis</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	?	0	N	1	0	0	0	0	1	0	?	0	?
<b>Parasemionotiformes</b>																						
<b>Parasemionotidae</b>	† <i>Watsonulus eugnathoides</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	N	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<b>Semionotidae</b>	† <i>Semionotus elegans</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	N	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

	CARACTERES	6	6	6	6	6	7	7	7	7	7	7	7	7	8	8	8	8	8			
		4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4
<b>OUTGROUPS: HALECOMORFOS</b>																						
	† <i>Eurycormus speciosus</i>	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	1	0	1	0	?
<b>Teleostei</b>	† <i>Pholidophorus bechei</i>	0	0	0	1	1	2	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	1	0	0	0	?
	† <i>Pholidophorus macrocephalus</i>	0	1	0	1	1	2	0	0	2	0	N	1	0	0	0	0	1	0	0	0	?
<b>Ginglymodi: Lepisosteidae</b>	<i>Atractosteus spatula</i>	N	0	0	0	0	0	0	0	2	0	N	0	0	0	0	0	1	0	0	2	?
<b>Pycnodontiformes</b>	<i>Gyrodus</i>	N	0	?	0	0	0	0	0	2	0	N	1	0	0	1	0	2	0	1	0	1
	<i>Coelodus</i>	N	0	?	0	0	0	0	0	2	0	N	1	0	0	1	0	2	0	1	0	1
<b>INGROUP: MACROSEMIIDAE</b>	† <i>Macrosemius rostratus</i>	N	?	0	?	1	0	1	1	1	1	0	1	1	2	1	1	1	0	0	2	1
	† <i>Legnonotus</i>	N	?	0	?	1	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0
	† <i>Enchelyolepis</i>	N	0	0	0	1	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	2	?
	† <i>Propterus</i>	N	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	2	0	0	1	1	1	1	1
	† <i>Hisionotus</i>	N	?	0	?	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	0
	† <i>Notagogus</i>	N	0	0	0	1	0	2	1	P	0	0	0	P	0	0	0	1	1	0	2	P
	† <i>Macrosemiocotzus</i>	N	?	0	?	1	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	1	0	1	0	2	1
	† <i>Cahnusemius</i>	N	?	0	?	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1
	† <i>Género A</i>	N	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	2	P

	CARACTERES	8	8	8	8	8	9
		5	6	7	8	9	0
<b>OUTGROUPS: AMIOIDEA</b>							
	† <i>Amiopsis prisca</i>	1	?	0	?	1	?
	† <i>Amiopsis lepidota</i>	1	1	0	2	1	?
	† <i>Amiopsis woodwardi</i>	1	1	0	0	1	?
	† <i>Amiopsis damoni</i>	1	1	0	2	1	?
	† <i>Amiopsis dolloi</i>	1	1	0	2	1	?
	†† <i>Solnhofenamia elongata</i>	1	1	0	2	1	?
	† <i>Calamopleurus cylindricus</i>	1	0	1	2	1	0
	† <i>Pachyamia latimaxilaris</i>	1	1	0	2	1	?
	† <i>Pachyamia mexicana</i>	1	1	0	2	1	?
	† <i>Vidalamia catalunica</i>	1	1	0	2	1	0
	† <i>Cyclurus oligocenicus</i>	1	?	?	?	?	?
	† <i>Cyclurus macrocephalus</i>	1	?	?	?	?	?
	† <i>Cyclurus ignotus</i>	1	2	0	2	1	?
	† <i>Cyclurus valenciennesi</i>	1	2	?	?	?	?
	† <i>Cyclurus fragosus</i>	1	2	0	2	1	?
	† <i>Cyclurus efreмовi</i>	1	2	0	2	1	?
	† <i>Cyclurus gurleyi</i>	1	2	0	2	1	?
	† <i>Cyclurus kehreri</i>	1	2	0	2	1	?
	† <i>Amia pattersoni</i>	1	2	1	2	1	1
	† <i>Amia hesperia</i>	1	2	0	?	?	1
	† <i>Amia scutata</i>	1	2	0	2	1	1
	<i>Amia calva</i>	1	2	0	2	1	1
<b>Sinamiidae</b>							
	† <i>Sinamia zdanskyi</i>	1	1	0	0	1	0
	† <i>Ikechaoamia orientalis</i>	?	?	?	0	1	?
	† <i>Ikechaoamia meridionalis</i>	1	1	0	0	1	?
<b>Caturoidea</b>							
	† <i>Caturus furcatus</i>	0	0	0	2	1	0
	† <i>Amblysemius pachyurus</i>	0	1	0	2	1	?
	† <i>Liodesmus gracilis</i>	?	1	?	?	?	?
	† <i>Liodesmus sprattiformis</i>	?	?	?	?	?	?
<b>Ionoscopiformes</b>							
	† <i>Ionoscopus cyprinoides</i>	0	1	0	2	1	0
	† <i>Ophiopsis procera</i>	0	1	0	2	1	0
	<i>Macrepistius arenatus</i>	?	?	?	?	?	?
	† <i>Oshunia brevis</i>	?	?	?	?	?	?
<b>Parasemionotiformes</b>							
<b>Parasemionotidae</b>							
	† <i>Watsonulus eugnathoides</i>	0	1	0	2	0	0
<b>Semionotidae</b>							
	† <i>Semionotus elegans</i>	0	1	0	1	0	0

	CARACTERES	8	8	8	8	8	9
		5	6	7	8	9	0
<b>OUTGROUPS: HALECOMORFOS</b>							
	† <i>Eurycormus speciosus</i>	?	1	1	0	?	?
<b>Teleostei</b>	† <i>Pholidophorus bechei</i>	?	1	1	2	0	0
	† <i>Pholidophorus macrocephalus</i>	?	1	1	2	0	0
<b>Ginglymodi: Lepisosteidae</b>	<i>Atractosteus spatula</i>	?	1	0	3	1	?
<b>Pycnodontiformes</b>	<i>Gyrodus</i>	1	2	0	1	1	1
	<i>Coelodus</i>	1	2	0	0	1	1
<b>INGROUP: MACROSEMIIDAE</b>	† <i>Macrosemius rostratus</i>	0	1	0	3	?	0
	† <i>Legnonotus</i>	1	1	0	3	?	0
	† <i>Enchelyolepis</i>	?	?	?	?	?	?
	† <i>Propterus</i>	0	1	0	3	0	0
	† <i>Histionotus</i>	0	1	0	3	?	0
	† <i>Notagogus</i>	P	P	0	1	?	0
	† <i>Macrosemiocotzus</i>	0	0	0	1	?	0
	† <i>Cahnusemius</i>	0	0	0	1	?	0
	† <i>Género A</i>	0	0	1	1	0	0



