



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Determinación taxonómica de un pez fósil del orden
Holocentriformes (Teleostei, Acanthopterygii) del Cretácico
Superior de Chiapas, México.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

Bernardo Carranza Becerra



DIRECTOR DE TESIS:

DR. KLEYTON MAGNO CANTALICE SEVERIANO

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX.

2020



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

- 1) **Datos del alumno:**
Bernardo
Carranza
Becerra
5532627503
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
312246055

- 2) **Datos del Tutor:**
Dr.
Kleyton Magno
Cantalice
Severiano

- 3) **Datos de sinodal 1**
Dra.
Marisol
Montellano
Ballesteros

- 4) **Datos de sinodal 2**
M. en C.
Héctor Salvador
Espinosa
Pérez

- 5) **Datos de sinodal 3**
M. en C.
David
Salinas
Torres

- 6) **Datos del sinodal 4**
Bio.
Jesús Alberto
Díaz
Cruz

- 7) **Datos del trabajo escrito:**
Determinación taxonómica de un pez del orden Holocentriformes (Teleostei,
Acanthopterygii) del Cretácico Superior de Chiapas.
#82 PP
2020

Este trabajo se realizó en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, campus principal de la Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Ciudad de México, bajo la asesoría del Dr. Kleyton Magno Cantalice Severiano y con el apoyo del Programa de Apoyo a la Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), a través del proyecto “Estudio de peces y reptiles del Mesozoico y Cenozoico de México” con clave IN110920.

“Para llegar no hay que correr

Tan solo hay que seguir andando”

Los Caligaris

AGRADECIMIENTOS:

A la UNAM, por acogerme en sus aulas desde el bachillerato. Respecto a la Facultad de Ciencias al Dr. Jesús Alvarado Ortega, Dra. Marisol Montellano, Dra. Iriliana López Caballero, Dr. Damián Ruiz Ramoni, M. en C. René Hernández Rivera y a mi asesor Dr. Kleyton Magno Cantalice Severiano, quienes fueron mis maestros del Taller de Paleontología de Vertebrados. Del Instituto de Geología a Gerardo Álvarez Reyes, por la formación proporcionada en materia de preparación de ejemplares e invaluable apoyo en campo, a la M. en C. Violeta Amparo Romero Mayen técnica académica de la Colección Nacional de Paleontología, al Proyecto PAPIIT “Estudio de peces y reptiles del Mesozoico y Cenozoico de México”, por el que fui becado para la realización de esta tesis, externos al Instituto de Geología: al M. en C. Héctor Salvador Espinosa Pérez, Curador de la Colección Nacional de Peces, Instituto de Biología, quien me facilitó el acceso a ejemplares recientes, al Dr. Giorgio Carnevale, del Departamento de Ciencias de la Tierra, en la Universidad de Torino, Italia, por su invaluable ayuda al proporcionar bibliografía de difícil acceso.

A TÍTULO PERSONAL:

A mis abuelos Manuel Carranza, Josefina Gallardo, en paz descansen, que apoyaron a mis padres, a mis abuelos Amparo Tello y Manuel Becerra, en paz descansen, que siempre me apoyaron para estudiar Biología.

A mis padres que me han apoyado en cada decisión que he tomado y han cuidado de mi hasta la fecha, a mis hermanos que no sé qué sería de mi vida sin ellos, muy aburrida supongo.

A mis amigos: Toño, que conozco desde la primaria, Oscar, Sandra, Andrea, Gabriel, Luis, Hugo que los conozco desde el CCH, de la licenciatura, aunque a Hugo lo conozco desde antes, Itandehui, Ana, Sofia, Jessica, Jeymi Valdez y Jeimy Pantoja, Priscilla Chablé, Miriam, Erica, Giovana Tapia, en particular a Sandra Esparza que me ayudó con genética cuando no entendía y muchos otros que no alcanzan las hojas, por los buenos momentos hasta la fecha y muchos más.

A mis amigos y colegas del taller Paco, Ricardo Alejandro A., Ricardo, Alberto, Metzneri, Paulina, Omar, Lalo, en particular a Braulio y Carlos que me acompañaron a Chiapas de campo.

A mis profesores: muchos de la primaria, secundaria y bachillerato, en particular a la maestra Picasso de Biología 2 y 3 del CCH Oriente. De la Licenciatura a Daniel León y Edith Ponce por la experiencia adquirida en el Herbario y en el laboratorio del Taller de Procariontes y el apoyo con una beca. Jorge Escutia con el que aprendí mucho de lo que no es la academia; a los profesores, Piña, Nicté, Yussim Guarneros, Fernando Aceves y Rita Fonseca, quienes me enseñaron el gusto por las Ciencias de la Tierra. A mis profesores del

Taller de Paleontología de Vertebrados, Damián Ruiz, Marisol Montellano, Irliana López, en particular a Jesús Alvarado y Kleyton Cantalice, por la paciencia y enseñarme lo que sé de Paleontología.

Por fin agradezco a Pedro Aguilar Moreno, dueño de la cantera, de la cual fue extraído el fósil.

ÍNDICE.

| | | |
|----------------|---|-----------|
| 1. | RESUMEN | 9 |
| 2. | INTRODUCCIÓN | 11 |
| 2.1. | MARCO TEÓRICO | 11 |
| 2.2. | MARCO GEOLÓGICO | 19 |
| 3. | OBJETIVO | 25 |
| 4. | HIPÓTESIS | 25 |
| 5. | MATERIAL Y MÉTODOS | 26 |
| 5.1. | MATERIALES EXAMINADOS EN LITERATURA | 29 |
| 6. | RESULTADOS | 31 |
| 6.1. | SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA | 31 |
| 6.2. | DESCRIPCIÓN ANATÓMICA | 32 |
| 6.2.1. | NEUROCRÁNEO | 34 |
| 6.2.2. | HUESOS SUBORBITALES | 37 |
| 6.2.3. | HUESOS HIO-PALATINOS | 37 |
| 6.2.4. | MAXILA | 39 |
| 6.2.5. | MANDÍBULA | 40 |
| 6.2.6. | HUESOS OPERCULARES | 41 |
| 6.2.7. | ARCO HIOIDEO Y RADIOS BRANQUIOSTEGOS | 42 |
| 6.2.8. | COLUMNA VERTEBRAL | 42 |
| 6.2.9. | CINTURA Y ALETA PECTORAL | 44 |
| 6.2.10. | CINTURA Y ALETA PÉLVICA | 46 |
| 6.2.11. | ALETAS NO PAREADAS | 46 |

| | | |
|---------|---|----|
| 6.2.12. | ESQUELETO CAUDAL | 47 |
| 6.3. | NOTAS TAXOMÓNICAS | 51 |
| 7. | DISCUSIÓN | 55 |
| 7.1. | POSICIÓN SISTEMÁTICA | 55 |
| 7.1.1. | EL EJEMPLAR TZM 01 DENTRO DEL ORDEN HOLOCENTRIFORMES (<i>SENSU</i> PATTERSON, 1993). | 55 |
| 7.1.2. | COMPARACIÓN CON OTROS FÓSILES DEL ORDEN HOLOCENTRIFORMES | 56 |
| 7.2. | POSICIÓN GEOGRÁFICA Y TEMPORAL | 59 |
| 8. | CONCLUSIONES | 64 |
| 9. | LITERATURA CITADA | 65 |
| 10. | APÉNDICES | 71 |
| 10.1. | Apéndice 1 | 71 |
| 10.2. | Apéndice 2 | 74 |

1. RESUMEN

La cantera Tzimol en el poblado de Ochuhjob, municipio de Tzimol, región sur de Chiapas, pertenece a la formación Angostura, del Cretácico Superior. Esta formación contiene fósiles de invertebrados marinos y cuenta con una gran cantidad de peces fósiles que hasta el momento no han sido formalmente identificados. El objetivo de este trabajo es identificar un ejemplar bien preservado a partir de la descripción anatómica y el mapeo de caracteres en un árbol previamente obtenido. Este ejemplar fue reconocido como miembro de *Acanthopterygii* por la presencia de: unión de tipo cadena entre los pterigióforos de la aleta dorsal, contacto entre cinturas pélvica y escapular a nivel de coracoides, ausencia de supramaxilar, inserción del primer pterigióforo dorsal entre las espinas neurales 2 y 4, espinas verdaderas en aletas, dorsal, anal y pélvica. También fue reconocido como Holocentriforme debido a la presencia de 4 espinas y 10 radios en la aleta anal, 19 radios principales en la aleta caudal y 27 vértebras, sin embargo, una clasificación más fina no se ha alcanzado, debido a la conservación del ejemplar. Este es el segundo reporte de un miembro de este orden en el Cretácico Superior de México, el más sureño de América del Norte y el más cercano temporalmente al límite K/Pg. El ejemplar TZM 01 ayuda a llenar el hiato temporal en la historia evolutiva del grupo y señala la importancia de las localidades fosilíferas de México para la comprensión del origen y diversificación de *Acanthopterygii*.

Palabras clave: Holocentriforme, Chiapas, Cretácico Superior, Formación Ocozocuautila-Angostura.

ABSTRACT

The Tzimol quarry in the Ochuhob town, Tzimol municipality, southeast region of Chiapas, belongs to the upper Cretaceous Angostura formation. This formation contains marine invertebrate fossils and a great number of fossil fishes, that have not been properly identified yet. The objective of this work is to identify a very well-preserved specimen, through the anatomical description and character mapping in a previously obtained phylogenetic tree. This specimen was recognized as a member of Acanthopterygii by the presence of chainlike union between dorsal fin pterygiophores, contact between pelvic and scapular girdle at coracoid level, absence of supramaxilla, first pterygiophore insertion among 2 and 4 neural spines, truly fin spines in dorsal, anal and pelvic fins. Also was recognized as Holocentriformes due to the presence of 4 spines and 10 rays in the anal fin, 19 principal rays in the caudal fin, and 27 vertebrae; however, a more accurate classification was not reached yet due to the specimen's conservation state. This is the second report of a member of this order in the upper Cretaceous of Mexico, the most south of North America, and the nearest in time to the K/Pg limit. The specimen TZM 01 helps to fill the temporal hiatus in the evolutionary history of the group and indicates the value of Mexican fossils localities for the knowledge of the origin and diversification of Acanthopterygians.

Keywords: Holocentriformes, Chiapas, Upper Cretaceous, Ocozocautla-Angostura Formation.

2. INTRODUCCIÓN

2.1. MARCO TEÓRICO

Los peces son el grupo más grande y antiguo de vertebrados (Nelson et al., 2016), aparece en el registro fósil desde el Cámbrico y actualmente representan alrededor de la mitad de los vertebrados (30,000 especies aproximadamente) (Nelson et al., 2016). Se dividen en 2 grandes grupos, peces cartilagosos y peces óseos, estos últimos reciben el nombre de Osteichthyes que se caracterizan por tener al menos una parte del esqueleto con hueso, el cráneo con suturas y algunos con pulmones. Dentro de este grupo también se incluyen a los tetrápodos.

La subsección Acanthomorpha son osteíctios, que tienen como principal característica (aunque no la única) la presencia de espinas verdaderas en las aletas anal, dorsal y pélvica, las cuales surgen de la fusión de dos radios dérmicos no segmentados (Helfman et al., 2009). Las demás características que diagnostican a un acantomorfo son: la ausencia del ligamento palato-maxilar, ligamento palato-vomeriano dividido, borde dorsal del posttemporal firmemente unido al epioccipital, procesos pélvicos medianos osificados, infracarinales anteriores y medianos separados, cartílago rostral mediano unido firmemente al proceso ascendente del premaxilar mediante ligamentos rostro-premaxilares, superficie anterior del primer centro vertebral articulado con los cóndilos exoccipitales y cartílagos caudales medianos ausentes (Wiley y Johnson, 2010; Davesne et al., 2016; Nelson et al., 2016). Se reconocen cuatro super órdenes de acantomorfos: Lamprpterygii, Polymixiipterygii, Paracanthopterygii y Acanthopterygii (Betancur-R et al., 2017).

La monofilia de los cuatro grandes linajes es consistente, tanto con datos morfológicos como con datos moleculares, sin embargo, las relaciones internas de los órdenes no son claras (Figura 1) (Davesne et al., 2016; Nelson et al., 2016). En ambas clasificaciones, Lamprpterygii es el clado que divergió más temprano y se encuentra estrechamente relacionado con el clado compuesto por Polymixipterygii más Paracanthopterygii y Acanthopterygii. Dentro de Acanthopterygii ocurrieron varias innovaciones como los dientes faríngeos, la premaxila protrusible y las zigapófisis en las vértebras, estas últimas facilitan un mejor anclaje de los músculos, lo que permite un movimiento sinusoidal en todo el cuerpo o una rápida oscilación de la aleta caudal, acompañada de una fuerte modificación del esqueleto caudal (Helfman et al., 2009).

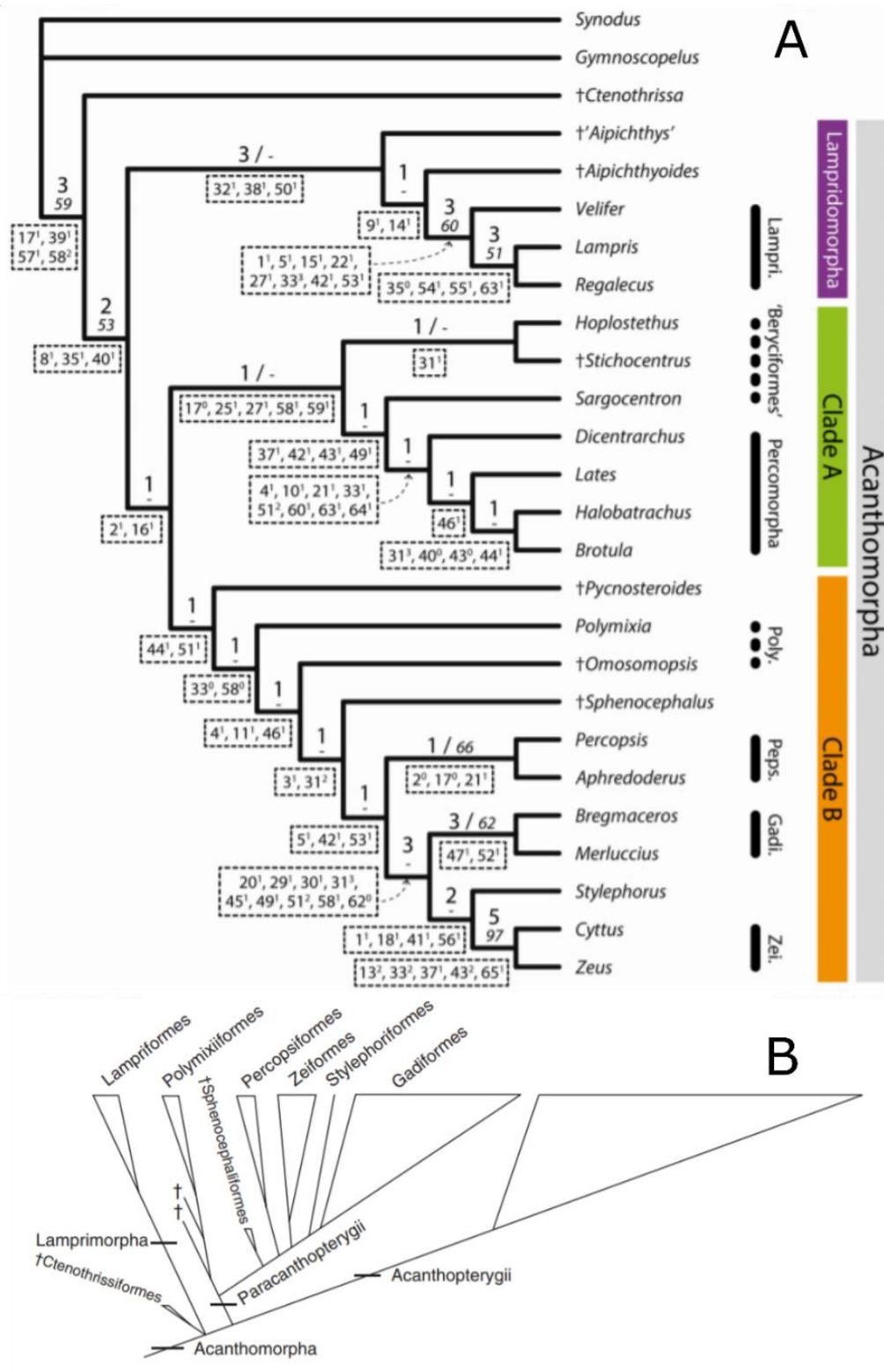


Figura 1: Cladograma exhibiendo las diferentes hipótesis de relaciones internas de los acantomorfos: (A) Davesne et al. (2016); (B) Nelson et al. (2016).

Acanthopterygii es reconocido como grupo natural con el rango de división (Betancur-R et al., 2017) por presentar una espina en la aleta pélvica, la reducción de radios pélvicos en número o en tamaño y la presencia de proceso anteromedial del hueso pélvico (Johnson y Patterson, 1993). El grupo cuenta con 3 subdivisiones, de las cuales la subdivisión Berycimorphaceae cuenta con 2 órdenes: Beryciformes y Trachichthyiformes. La subdivisión Holocentrimorphaceae cuenta solo con el orden Holocentriformes; mientras la subdivisión Percomorphaceae es la más numerosa y diversa pues cuenta con nueve series y más de 17,000 especies (Betancur-R et al., 2017). Los Holocentriformes, de acuerdo con Betancur-R et al. (2017), están relacionados con la subdivisión Percomorphaceae (Davesne et al., 2016), sin embargo, en la clasificación de Nelson et al. (2016) está ubicado dentro de la serie Berycida (Figura 2).

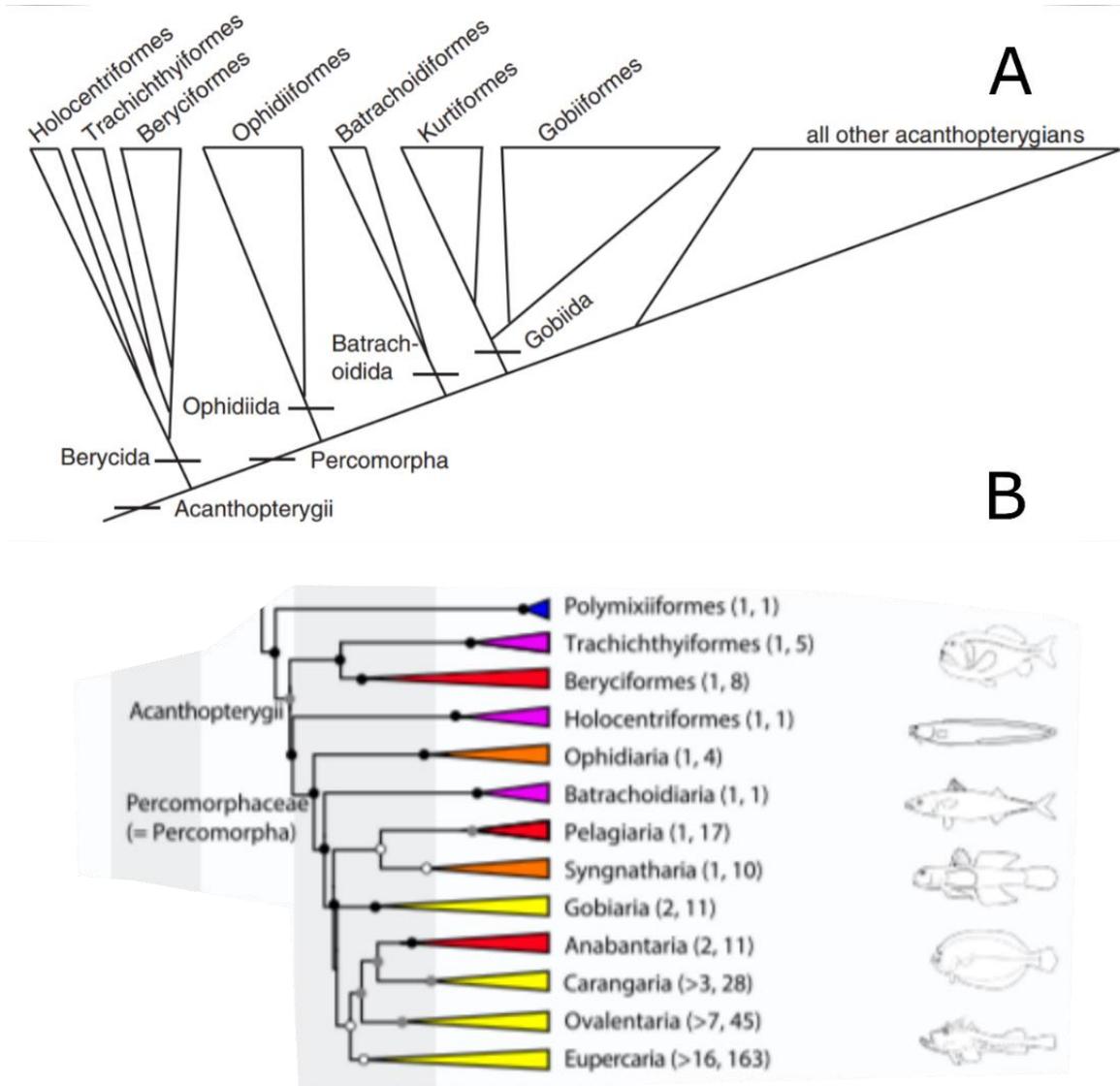


Figura 2: Cladograma de las distintas propuestas de clasificación de los Acanthopterygii: (A) Nelson et al. (2016); (B) Betancourt-R et al. (2017).

Independientemente de la posición del grupo, actualmente el orden Holocentriformes cuenta con una familia, dos subfamilias (Myripristinae y Holocentrinae) y 83 especies. El orden es identificado por tener la aleta pélvica compuesta de una espina y cinco a ocho rayos suaves, la aleta dorsal con 10 a 13 espinas, siete a 16 radios suaves y la aleta caudal forcada, con 18 a 19 radios principales y 26 o 27 vértebras (Nelson et al., 2016). La subfamilia

Holocentrinae se define por tener la espina del opérculo alargada, el proceso ascendente del premaxilar mayor que el proceso alveolar y la longitud de la espina más grande de la aleta anal igual o mayor que la más grande de la aleta dorsal (Figura 3A), mientras la subfamilia Myripristinae se define por carecer de la espina alargada del opérculo, la longitud de la espina anal más grande menor que la longitud de la mayor espina dorsal (Figura 3B) y tener una plataforma alveolar dentada sobresaliendo de la parte lateral del dentario (Dornburg et al., 2012; Nelson et al., 2016).

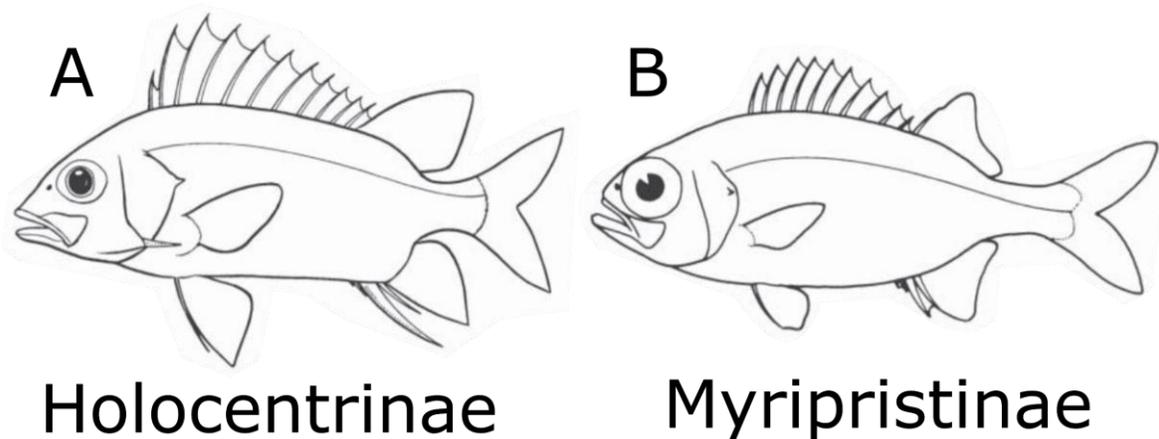


Figura 3: Dibujo esquemático de ejemplares de las subfamilias Holocentrinae (A) y Myripristinae (B). Modificado de Nelson et al. (2016).

Anteriormente los holocéntridos habían sido considerados como miembros de la familia Berycidae (Patterson, 1964; Patterson, 1967; Patterson, 1968; Nelson, 2006), sin embargo, actualmente son considerados de un orden diferente y constituyen un grupo monofilético, corroborado mediante caracteres moleculares, utilizando ADN mitocondrial de la subunidad 1 de la citocromo oxidasa y mediante el uso de los caracteres morfológicos: 1) cresta transversal dorsal del supraoccipital, 2) proceso pélvico posterior expandido en una

placa, 3) proceso con forma de anzuelo en el radio pélvico exterior, 4) penúltima espina anal alargada y 5) expansión de las espinas neurales y hemales de las vértebras PU4 y PU5 (Dornburg et al., 2012; Nelson et al., 2016; Betancur-R et al., 2017). De los cuales los caracteres 1, 2 y 3 no están presentes en los ejemplares del Cretácico, el carácter 5, está pobremente expresado en *Caproberyx* (Dixon, 1850) y presente en los fósiles del Cenozoico (Patterson, 1993).

En la actualidad estos peces se distribuyen en los trópicos, alrededor de todo el planeta, para el caso de México hay reportes en el Atlántico y Pacífico (Figura 4). La mayoría son nocturnos, comúnmente no nadan más abajo de 100 metros de profundidad y los adultos acostumbran nadar cerca del fondo. Además, tienen gran importancia en investigación de ecología de corales y evolución de visión nocturna, entre otros campos, aunque cuentan con escaso valor comercial (Dornburg et al., 2016; Nelson et al., 2016; Froese y Pauly, 2019). Los holocéntridos son los principales depredadores de crustáceos bentónicos nocturnos y es común encontrar varias especies de ellos en un mismo sitio. De las seis especies estudiadas por Gladfelter y Johnson (1983), tres habitan aguas mexicanas: *Holocentrus rufus* (Walbaum, 1792), *H. adscensionis* (Osbeck, 1765), *H. poco* (Woods, 1965).

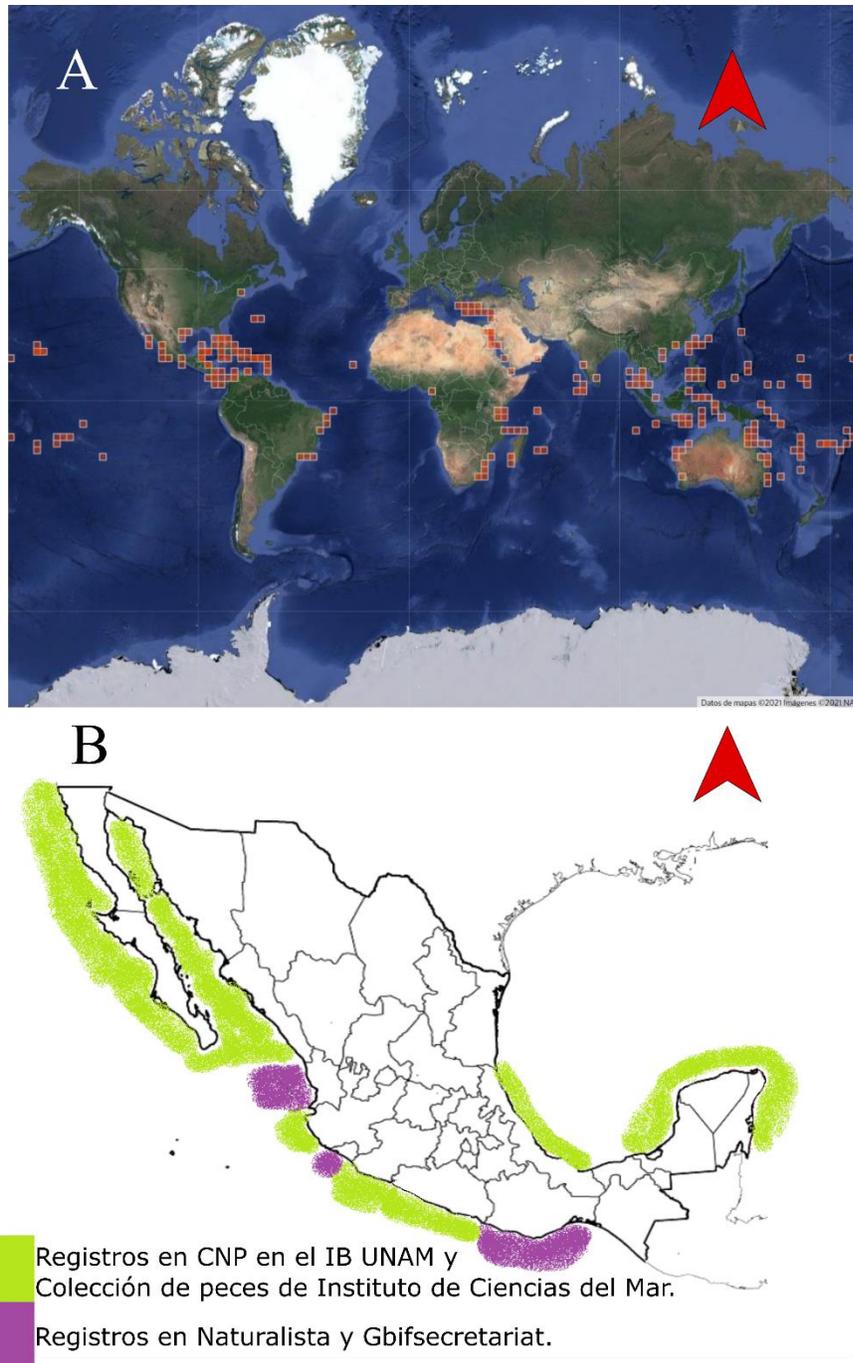


Figura 4. Distribución mundial de Holocentridae de acuerdo con Naturalista (2020), bajo el filtro de “categoría investigación” (A), distribución nacional de Holocentridae (B).

El registro más antiguo del orden Holocentriformes data del Cenomaniano (Cretácico Superior) en el Líbano (Patterson, 1967) y el norte de México (Giersch, 2014). Aun en el Cretácico, en el Turoniano los Holocentriformes están distribuidos en Reino Unido (Patterson, 1964) y el sur de Brasil (Gallo-Da-Silva et al., 1999). En edades más jóvenes, hay reportes para el Eoceno de Italia (Sorbini, 1975; Sorbini y Tirapelle, 1975, Sorbini, 1984) y el Oligoceno del sur de USA (Dunkle y Olsen, 1959), además de un reporte en el Cuaternario de las islas Marshall (Weisler, 2001), en el Neógeno de Venezuela (Orangel y Dione, 2004) y Plioceno de Jamaica (Stringer, 1998). En el presente trabajo se describe un miembro del orden Holocentriformes para el Campaniano de Chiapas; el cual representa el reporte más reciente del orden para el Cretácico Superior, el más sureño de América del Norte y el más cercano temporalmente al límite K/Pg.

2.2. MARCO GEOLÓGICO

En América del Norte en el Cretácico Superior un océano interior dividía el subcontinente en dos: en el oeste la tierra emergida (Laramidia) es parte de lo que hoy conforman algunos estados costeros del Pacífico (durante este periodo aún no existía la península de Baja California); en el lado este estaba emergida Apalachia, que incluye parte de los estados sureños de los Estados Unidos y parte del Noreste de México (Page, 1996).

En la Sierra de Chiapas, se encuentran rocas carbonatadas desde el Jurásico tardío hasta el Paleógeno, las cuales fueron deformadas durante el Mioceno tardío, formando pliegues orientados NW-SE. En el Jurásico Superior hasta el Cretácico Superior, se extendieron amplias plataformas someras en las que se depositaron calizas y lutitas (Padilla

y Sánchez, 2007). En la porción central y este de la Sierra de Chiapas se encuentran dos formaciones: la Formación Sierra Madre, que comprende las edades del Aptiano al Santoniano y la Formación Ocozocuatla-Angostura, que comprende las edades Campaniano-Maastrichtiano. En la porción NW y SE subyace una secuencia de brechas calcáreas intercaladas por margas y calizas (Quezada-Muñetón, 1987; Cros et al., 1998; Martínez-Amador et al., 2004). La Formación Ocozocuatla-Angostura comprende del Campaniano superior al Maastrichtiano y está ampliamente distribuida por la porción central y oriental de Chiapas. Esta formación está compuesta de cuatro cuerpos: el cuerpo inferior conformado por *grainstone* y *packstone*, en parte dolomitizados; el segundo es un *packstone* con microfósiles e intraclastos; el tercero una secuencia de *packstone*, *grainstone*, *mudstone* y *wackestone*, y el cuarto, el cuerpo más superior conformado por *grainstone* y *packstone*, también contiene microfósiles (Quezada-Muñetón, 1987).

Durante el Mesozoico en la zona central de Chiapas se tiene registro de rocas sedimentarias que datan del Jurásico medio hasta el Maastrichtiano (Martínez-Amador et al., 2004). La formación más antigua es la Formación Todos los Santos, subyace a la Formación San Ricardo, la cual abarca desde el piso más superior del Jurásico medio hasta el Cretácico Inferior (Aptiano), donde aflora concordantemente con la Formación Sierra Madre. El límite superior de la Formación Ocozocuatla-Angostura se encuentra debajo de las formaciones Cenozoicas Tenejapa-Lacandón y Soyaló, datadas del Paleoceno (Martínez-Amador et al., 2004) (Figura 5). La Formación Ocozocuatla-Angostura aflora en los municipios de Ocozocuatla y Tuxtla Gutiérrez (Figura 6). Esta unidad consta de dos miembros: la de Ocozocuatla es considerada el miembro inferior, compuesto por arenisca y conglomerados;

mientras en Tuxtla Gutiérrez es considerado el miembro superior, este está compuesto por calizas y lutitas (Martínez-Amador et al., 2004).

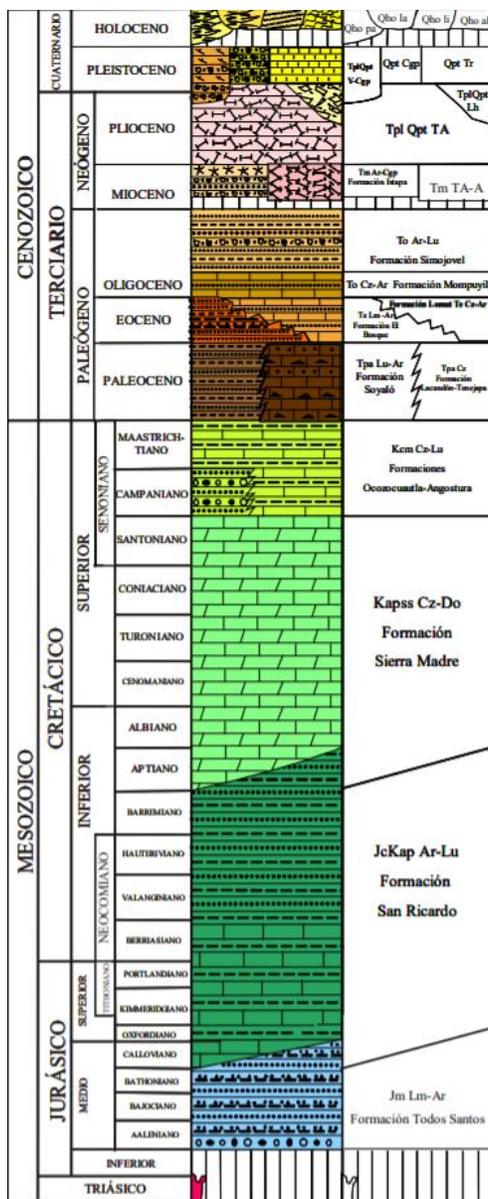


Figura 5. Columna estratigráfica de la región central de Chiapas, tomado de Martínez-Amador et al., 2004.

El estado de Chiapas es muy rico en fósiles, a lo largo de su territorio se cuentan con aproximadamente 183 sitios de colecta y alrededor de 13000 fósiles (García-Barrera et al.,

2011). En la Formación Ocozocoautla-Angostura se han reportado rudistas *Antillocaprina trilobata* (García-Barrera y Avendaño, 1998), *Caenosarcollites oddensis* (Sephenson, 1938), *C. scholaris* Brinkman, 2013, *Eosarcollites radiatus* (Brinkman, 2013), *Titanosarcollites* Trechman, 1924, *Plagioptychus* (Matheron, 1842), *Mitrocaprina* (Bohem, 1895), *Biradiolites cardenasensis* (Böse, 1905), *Bournonia cancellata* (Whitfield, 1897), *Chiapasella radiolitiformis* (Trechman, 1924), *Thyrastylon adhaerensis* (Whitfield, 1897), foraminíferos, anélidos y algas (*Lithophyllum berriozabalense* (Poignant, 1985), *L. subguabariense* (Poignant, 1985) y *aff. Neogyroporella servaisi* (Michaus, 1988) (García-Barrera et al., 2014; Pons et al, 2015; Alvarado-Ortega et al., 2020). En cuanto a los peces, la localidad de Tzimol es la única de la Formación Ocozocoautla-Angostura donde se han reportado.

La cantera Tzimol está ubicada en el municipio de Tzimol, en las inmediaciones del poblado Ochuxhob, se encuentra a 23km al oeste de Comitán, en las coordenadas N16°13'09.5" W 92°15'5.9", a 1435 msnm. En el poblado de Tzimol, muchos de los vecinos de la comunidad tienen como negocio familiar minas de caliza a pequeña escala, debido a que no es necesaria maquinaria motorizada para extraer la roca. Aflora una columna estratigráfica de 15m de espesor. Los estratos son laminares de entre 10 y 20cm de espesor y están orientados horizontalmente. Estos son de caliza tipo marga de color amarillento, con textura fina, sin clastos macroscópicos y con una fina capa de arcilla entre ellos (Figura 6).

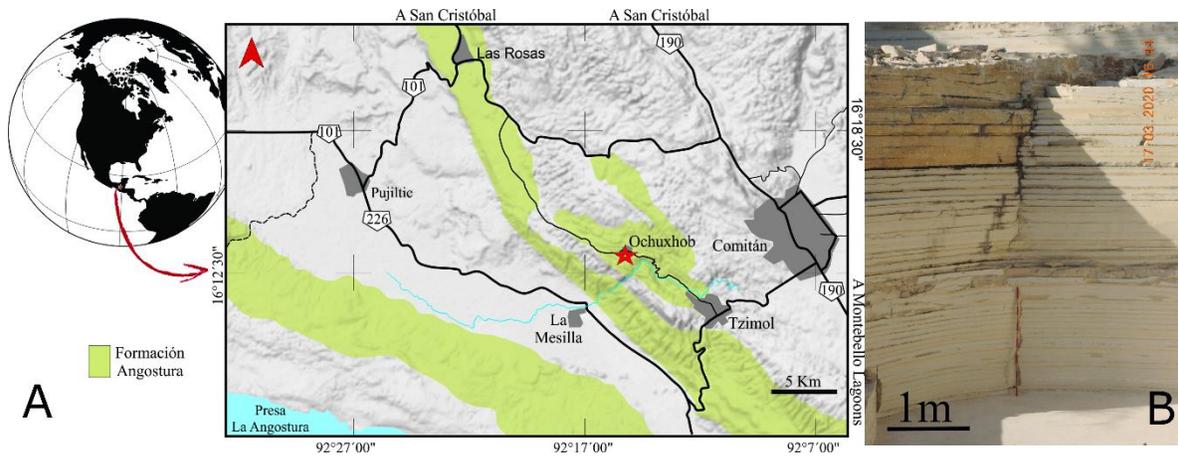


Figura 6. (A) Mapa de la localidad modificado de Alvarado-Ortega et al. (2020); (B) fotografía de una parte de la columna de estratos sedimentarios de la localidad.

Esta localidad es considerada un *Lagerstätten*, pues se encuentran fósiles en abundancia y en muy buen estado de conservación (Alvarado-Ortega et al., 2020). En este lugar se han encontrado moluscos de los cuales se cuenta con un rudista y algunos gasterópodos, además de crustáceos (Ostrácodos), plantas indeterminadas y amplia diversidad de peces. Los peces incluyen a representantes de los órdenes: Aulopiformes (familias Enchodontidae y Dercetidae), Albuliformes, Ichthyodectiformes, Crossognatiformes y Pachycormiformes (Alvarado-Ortega et al., 2020) (Figura 7). Sin embargo, muchos ejemplares todavía necesitan ser determinados, como es el caso de TZM 01, objeto de estudio en el presente trabajo.

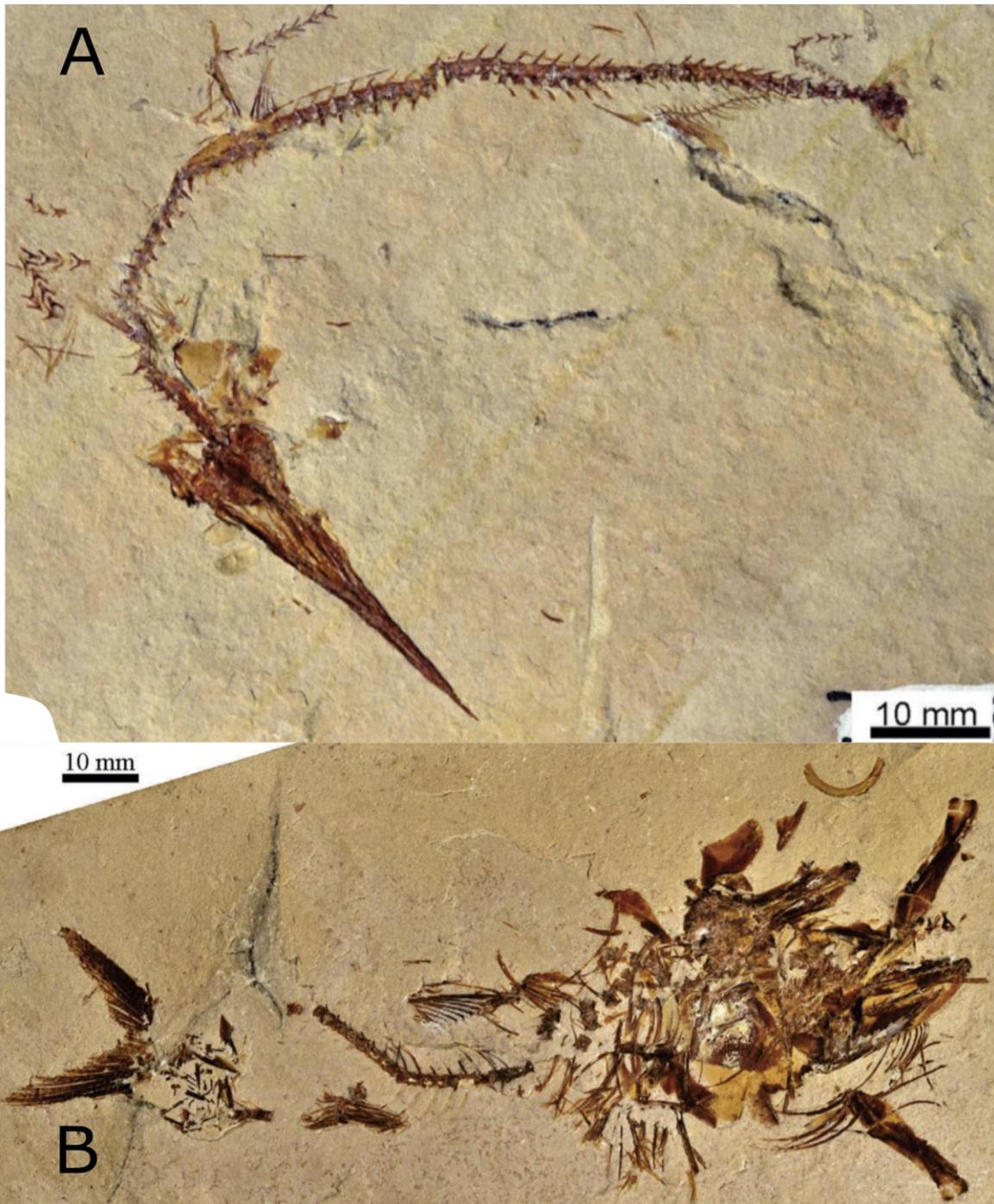


Figura 7. Ejemplo de la diversidad de peces colectados en la Cantera Tzimol. (A) *Apuliadercetis* sp., IGM 11403 (B) *Enchodus* sp. IGM 11404. Modificado de Alvarado-Ortega et al. (2020).

3. OBJETIVO

3.1. Objetivo general

- Determinar la identidad taxonómica de TZM 01, recolectado en la cantera del Cretácico Superior, Tzitol.

3.2. Objetivos específicos

- Realizar una descripción osteológica detallada del ejemplar;
- Identificar los rasgos anatómicos diagnósticos que permitan determinar que el ejemplar TZM 01 pertenece al orden Holocentriformes;
- Contrastar los rasgos anatómicos conservados en TZM 01 con aquellos utilizados en la hipótesis filogenética de los Acanthopterygii publicada por Davesne et al. (2016), con la intención de determinar la jerarquía y el clado al que pertenece TZM 01;
- Discutir las implicaciones del descubrimiento de un Holocentriforme en el Cretácico Superior de México.

4. HIPÓTESIS

H0: El ejemplar TZM 01, reúne caracteres osteológicos suficientes para ubicarlo como miembro del orden Holocentriformes.

Ha: El ejemplar TZM 01, no reúne características suficientes para asignarlo a ningún orden dentro de Acanthopterygii, por lo tanto, se asigna como *incertae sedis*.

5. MATERIAL Y MÉTODOS

El único ejemplar analizado preserva solo el lado derecho, con la silueta del cuerpo completa casi en su totalidad; sin embargo, algunas estructuras están preservadas solo como impresiones, como los rayos de la aleta anal y algunas vértebras. La parte anterior de la aleta dorsal está ausente y algunos huesos de la cabeza están fragmentados o destruidos como en la región ótica del neurocráneo (Figura 8).

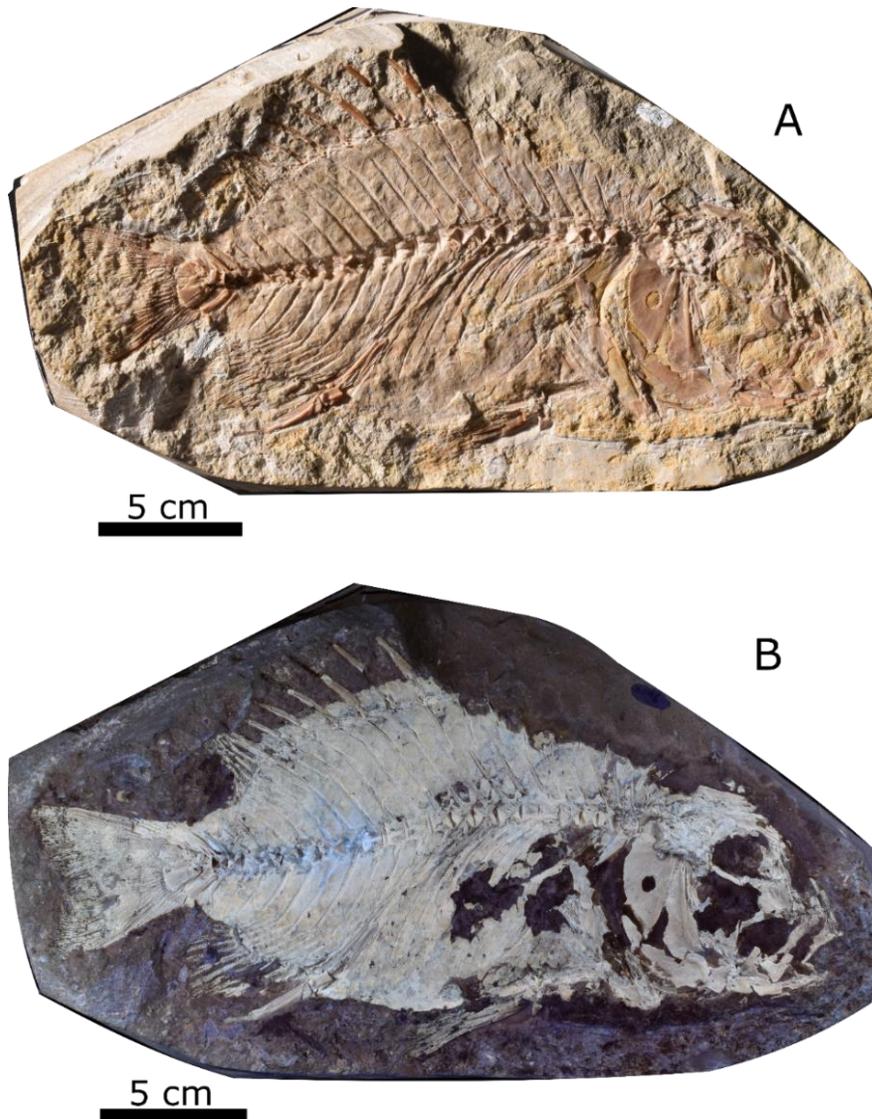


Figura 8: Ejemplar TZM 01, (A) bajo luz blanca, (B) bajo luz ultravioleta.

Para observar estructuras cubiertas por sedimento se realizó limpieza mecánica con agujas y pinceles. Las estructuras óseas fueron observadas con microscopio estereoscópico, siguiendo la nomenclatura de Patterson (1964). Se realizaron 17 mediciones y seis conteos (Figura 9) para la verificación de los caracteres morfométricos y merísticos, se utilizó un vernier electrónico siguiendo el método de Alvarado-Ortega et al. (2013). Para las ilustraciones fueron tomadas fotografías bajo luz blanca y luz ultravioleta (254nm) (Figura 8), en iluminación rasante y cenital, con una cámara fotográfica Nikon D5500 con soporte fijo y procesadas con software de diseño gráfico Inkscape v.0.92.4.

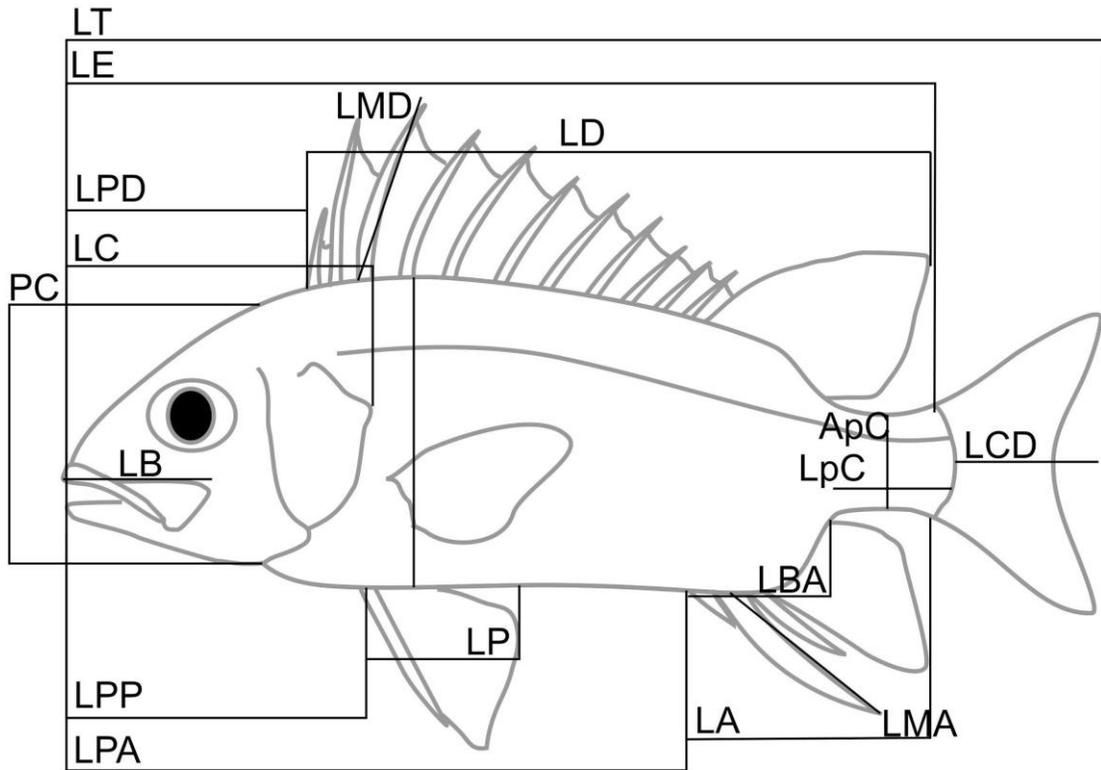


Figura 9: Mediciones realizadas en el ejemplar TZM 01. Abreviaciones: **ApC**, alto del pedúnculo caudal; **LA**, longitud de la aleta anal; **LB**, longitud de la boca; **LBA**, longitud de la base de la aleta anal; **LC**, longitud de la cabeza; **LCD**, longitud de la aleta caudal; **LD**, longitud de la aleta dorsal; **LE**, longitud estándar, **LMA**, longitud mayor radio de la aleta anal; **LMD**, longitud de mayor radio de la aleta dorsal; **LP**, longitud de la aleta pélvica; **LPA**, longitud pre-anal; **LpC**, longitud del pedúnculo caudal; **LPD**, longitud pre-dorsal; **LPP**, longitud pre-pélvica, **LT**, longitud total; **PC**, profundidad de la cabeza.

Para la determinación taxonómica, se realizaron comparaciones anatómicas con otros acantomorfos fósiles descritos en literatura especializada (e.g. Patterson 1964, 1967, 1968, 1993). Para corroborar la ubicación sistemática del ejemplar se utilizó un árbol que evidencia las interrelaciones de los acantomorfos, obtenido de la matriz de Davesne et al. (2016), compuesta por 26 taxones y 66 caracteres morfológicos, se reconstruyó el árbol utilizando PAUP 4.0a y Mesquite 3.6, los caracteres incluidos en dicha matriz fueron reconocidos en el ejemplar TZM 01 y ubicados en el árbol filogenético.

5.1. MATERIALES EXAMINADOS EN LITERATURA:

- *Trachichthyoides ornatus* Woodward, 1902, (Patterson, 1964), Gran Bretaña, English Chalk.
- *Holocentrites ovalis* Conrad, 1941, (Dunkle y Olsen, 1959), Caliza Marianna, Florida, USA.
- *Caproberyx superbus* Dixon, 1850, (Patterson, 1964), Gran Bretaña, English Chalk.
- *Caproberyx pharsus* Patterson, 1967, (Patterson, 1967), Líbano, Hajula.
- *Strichocentrus liratus* Patterson, 1967, (Patterson, 1967), Líbano, Hajula.

- *Eoholocentrum macrocephalum* Sorbini y Tirapelle, 1975, (Sorbini y Tirapelle, 1975), Monte Bolca, Italia.
- *Teniocentrum pattersoni* Sorbini, 1975, (Sorbini, 1975), Monte Bolca, Italia.
- *Berybolencis leptacanthus* Sorbini, 1984, (Sorbini, 1984), Monte Bolca, Italia.
- *Pelotius hesselae* Gallo-Da-Silva y De Figuereido, 1999, (Gallo-Da-Silva et al., 1999), Cuenca de Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil.
- *Paracentrus lebanonensis* Forey, Yi, Patterson, Davis, 2010, (Forey et al., 2010), Líbano, Hajula.
- Holocentrido no determinado, (Giersch, 2014), Muzquiz, Coahuila, México.

6. RESULTADOS

6.1. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Superclase ACTINOPTERYGII Klein, 1885

Infraclase TELEOSTEI Müller, 1845

**Subsección ACANTHOMORPHATA sensu Betancur-R et al., 2017
(=ACANTHOMORPHA Rosen, 1973)**

División ACANTHOPTERYGII Rosen, 1973

Subdivisión HOLOCENTRIMORPHACEAE Betancur-R et al., 2017

**Orden HOLOCENTRIFORMES sensu Nelson 2016. (=HOLOCENTROIDEI sensu
Patterson, 1993)**

Familia: HOLOCENTRIDAE

Subfamilia: INCERTAE SEDIS

gen. et sp. no determinado.

Ejemplar referido. TZM 01, es un individuo casi completo que expone el lado derecho. La región ótica está sumamente dañada, no es posible distinguir ninguna estructura, muchas vértebras costillas, espinas neurales y hemales están conservadas solo como impresión, en cuanto a las aletas, la aleta pélvica no se conservó, la aleta pectoral está sumamente fragmentada y la aleta dorsal está parcialmente conservada (Figura 8).

Localidad tipo y horizonte. Se encuentra en las coordenadas N16°13'09.5" W92°15'5.9", a 1435msnm, a 23km al oeste de Comitán de Domínguez (Figura 6), pertenece a la Formación Ocozocoautla-Angostura que data del Campaniano-Maastrichtiano (Alvarado-Ortega et al., 2020)

6.2. Descripción anatómica

El ejemplar posee cuerpo comprimido lateralmente, alcanza 236mm de longitud total, 224mm de longitud estándar y 95.43mm de alto (Tabla 1). El punto más alto del ejemplar se encuentra en la parte media del cuerpo y representa 46.77% de la longitud estándar. La cabeza es más alta que larga; su longitud alcanza 35.67% de la longitud estándar, mientras el punto más alto ocupa 28.94% de la longitud estándar. La boca es grande y con posición terminal, alcanza 28.70% de la longitud de la cabeza. La aleta dorsal mide 129.49mm 57.8% de la longitud estándar, se ubica desde la segunda vértebra hasta cerca del pedúnculo caudal. La aleta anal está ubicada en el tercio posterior del cuerpo; su base mide 49.27% de la longitud de la cabeza, mientras el mayor radio representa 32.35% de la longitud de la cabeza. La aleta pélvica es torácica, está situada debajo de la aleta pectoral y mide 11.75mm, 5.04 % de la longitud estándar. La aleta caudal es del tipo homocerca y mide 45.69mm de longitud 56% de la longitud de la cabeza, el pedúnculo caudal mide 25.20mm 32.40% de la longitud de la cabeza. Los radios de la aleta caudal no están fusionados con los radios de las aletas dorsal y anal.

Tabla 1: Mediciones del ejemplar TZM 01. El porcentaje de las mediciones con relación al largo estándar (LE) o largo de la cabeza (LC) están entre paréntesis.

| MEDIDAS | TZM 01 |
|--|----------------------|
| Longitud total | 236mm |
| Longitud estándar | 224mm |
| Longitud de la cabeza | 77.77mm (34.71%LE) |
| Altura de la cabeza | 64.84mm (28.94%LE) |
| Longitud de la boca | 22.30mm (28.67% LC) |
| Longitud aleta dorsal | 129.49mm (57.80% LE) |
| Longitud predorsal | * |
| Longitud aleta anal | 37.31mm (16.65% LE) |
| Base de aleta anal | 38.32mm (17.10% LE) |
| Longitud de radio mayor de aleta anal | 25.16mm (11.23% LE) |
| Longitud preanal | 154.48mm (68.96% LE) |
| Longitud aleta pélvica | 11.75mm (5.24% LE) |
| Longitud prepélvica | 86.86mm (38.77% LE) |
| Altura máxima del cuerpo | 95.43mm (42.60% LE) |
| Longitud aleta caudal | 45.69mm (20.39% LE) |
| Altura del pedúnculo caudal. | 30.28mm (13.51% LE) |
| Longitud del pedúnculo caudal | 25.20mm (11.25% LE) |

6.2.1. Neurocráneo

A pesar de ser posible observar la silueta completa del neurocráneo, los huesos están muy fragmentados, no es posible conocer la forma ni las articulaciones (Figura 10). Se cuenta con los siguientes huesos: supraoccipital, frontal, etmoides, etmoides lateral, paraesfenoides, basiesfenoides y basioccipital. El **supraoccipital (soc)** preserva sólo parte de la cresta supraoccipital; esta es alargada y poco profunda, con el borde superior recto y liso, mientras que el borde inferior es accidentado. Por la preservación es posible observar que el frontal no participa en la formación de la cresta supraoccipital y que el hueso supraoccipital separa los exoccipitales, parietales y parcialmente los frontales. No hay señales del espino occipital. Los **frontales (fr)** se conservan parcialmente en ambos los lados. En el lado izquierdo solo la porción medial-posterior es visible, mientras en el lado derecho se puede ver el hueso casi en su forma completa. Anteriormente, el frontal es angosto y parcialmente recubre la porción dorsal del etmoides lateral; en este lugar se encuentra un pasaje cilíndrico en el cual pasa el canal supraorbital. Posteriormente el frontal es expandido y parece estar articulado con el supraoccipital y el esfenótico.

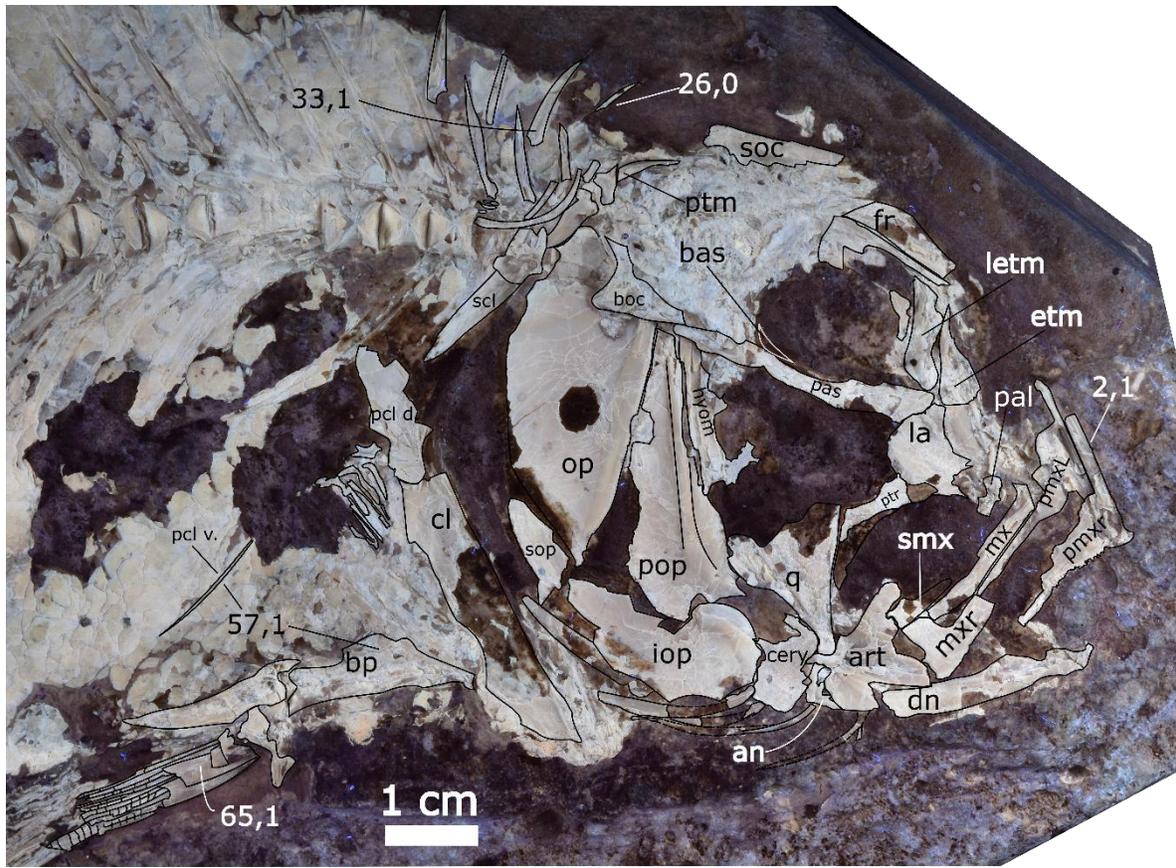


Figura 10. Vista lateral bajo luz UV, donde se aprecia **neurocráneo**: (**soc**) supraoccipital, (**fr**) frontales, (**etm**) etmoides, (**letem**) etmoides lateral, (**pas**) paresfenoides, (**bas**) basiesfenoides, (**boc**) basioccipital. **Huesos suborbitales**: (**la**) lacrimal. **Huesos hiopalatinos**: (**hyom**) hiomandibular, (**q**) cuadrado, (**sy**) simplético, (**ptr**) pterigoides, (**pal**) palatino. **Maxila**: (**pmxl**) premaxilar izquierdo, (**pmxr**) premaxilar derecho, (**mx**) maxilar, (**smx**) supramaxilar. **Mandíbula**: (**dn**) dentario, (**art**) articular, (**an**) angular. **Huesos operculares**: (**pop**) preopérculo, (**op**) opérculo, (**sop**) subopérculo, (**iop**) interopérculo. **Arco hioideo y radios branquiostegos**: (**cery**) ceratohial. **Cintura y aleta pectoral**: (**ptm**) posttemporal, (**scl**) supracleitro, (**cl**) cleitro, (**pcl d**) postcleitro dorsal, (**pcl v**) postcleitro ventral. **Cintura y aleta pélvica**: (**bp**) basipterigio.

El **etmoides (etm)** es angosto y anguloso en la parte dorsal y ancho y redondeado en la parte ventral inferior, asemejándose a una gota. Posteriormente se articula en la parte posterior y superior al lateral etmoides, en la parte postero-ventral, se articula con el lacrimal. El **etmoides lateral (letm)** tiene forma de reloj de arena, con una constricción central y las extremidades ligeramente expandidas. Anteriormente, este hueso está fuertemente articulado con el etmoides y dorsalmente es parcialmente recubierto por la porción anterior del frontal. En la región ventral el etmoides lateral tiene una perforación y parece estar articulado con el paraesfenoides y el vómer.

El **paraesfenoides (pas)** es un hueso afilado, ubicado en la porción ventro-medial de la órbita. Su extremo anterior y la articulación con el vómer comúnmente encontrada en los teleosteos no es observable pues hay diversos fragmentos de huesos recubriendo esa región. La región dorsal es ligeramente curvada, mientras la región ventral es recta y no posee dientes. Posteriormente, el paraesfenoides traspasa la órbita, alcanzando la porción anterior del basioccipital. El **basiessfenoides (bas)** también se encuentra parcialmente preservado; la porción anterior se ha conservado como impresión, tiene forma de media luna y está articulada ventralmente con el paraesfenoides, posteriormente, algunos fragmentos del basiesfenoides son visibles formando la porción postero-ventral de la órbita. El **basioccipital (boc)** está ubicado en la porción postero-ventral del neurocráneo y, a pesar de no estar en buen estado de preservación, se percibe que es un hueso en forma de triángulo rectángulo, con su extremo anterior afilado y en contacto con el extremo posterior del paraesfenoides, la porción posterior es alargada y el extremo posterior presenta una concavidad, donde el basioccipital conecta el neurocráneo al esqueleto apendicular.

6.2.2 *Huesos suborbitales*

En la región suborbital se conserva solo el **lacrima** (**la**), se encuentra en razonable estado de preservación y desplazado a la región posterior. Es relativamente grande, ligeramente cóncavo y tiene una forma semicircular en la región dorsal, mientras ventralmente presenta el borde redondeado. Debido a la preservación no es posible determinar la presencia de espinas o serraciones en la porción ventral del lacrima (Figura 10).

6.2.3 *Huesos hio-palatinos*

Muchos huesos hio-palatinos están perdidos; en el ejemplar se conservan los huesos hiomandibular, cuadrado, simplético, ectopterigoides, y el palatino (Figura 10). El **hiomandibular** (**hyom**) está preservado en el del lado izquierdo, por eso las estructuras presentes en la porción dorsal de este hueso no se pueden observar. La porción ventral, sin embargo, es aproximadamente recta, con una ligera concavidad mediana. Posteriormente, el hiomandibular toca la región dorsal del preopérculo. El **cuadrado** (**q**) tiene forma triangular, con la región ventral relativamente elongada y el proceso ventral bien desarrollado. Anteriormente el cuadro articula con el articular y con la porción ventral del ectopterigoides. En la región posterior está próximo al preopérculo; en las proximidades de esta región se puede observar una pequeña concavidad donde se inserta el simplético. El brazo ventral del cuadrado está extremadamente fragmentado. El **simplético** (**sy**) es afilado y, además de estar anteriormente insertado en el cuadrado, está en contacto posteriormente con el preopercular. El **pterigoides** (**ptr**) tiene forma de *boomerang*, con sus extremidades relativamente afiladas

en comparación con la porción medial. Anteriormente, el ectopterigoides se articula con el palatino; mientras que posterior-medialmente se articula con el cuadrado. En el **palatino (pal)**, a pesar de estar bastante fragmentado y rotado, se percibe la presencia de alveolos donde estarían insertados los dientes (Figura 11). Por la preservación del material, la forma y tipos de articulación del palatino con el ectopterigoides no puede ser determinada.

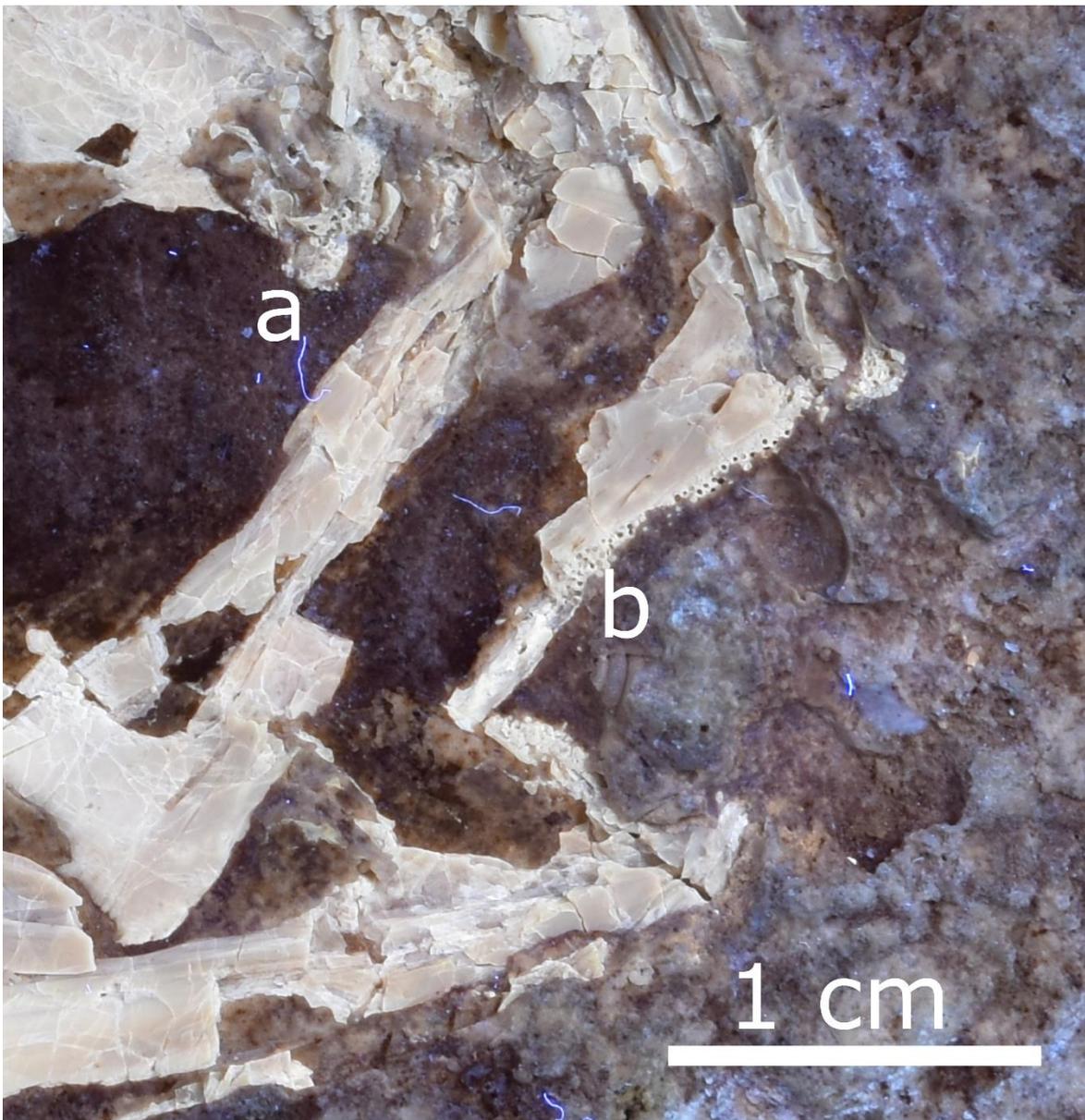


Figura 11: Alveolos en el palatino (a), alveolos en el premaxilar (b).

6.2.4 Maxila

En la maxila se preservan los huesos premaxilares, maxilares y un supramaxilar (Figura 10). El **premaxilar** conserva parcialmente el lado izquierdo (**pmxl**) y derecho (**pmxr**). Este hueso tiene forma de “L”, donde anteriormente presenta el proceso ascendente del premaxilar largo, recto, angosto y sin atenuación; el alto del proceso ascendente del premaxilar es más corto que el proceso alveolar. Posterior al proceso ascendente, el premaxilar está fragmentado, pero se puede verificar que el proceso articular es alto y relativamente delgado. El proceso posterior está ubicado en la porción medio-dorsal del premaxilar, no es tan desarrollado y no presenta muesca. Se aprecian alveolos al largo del borde inferior del proceso alveolar, en los cuales se insertan los dientes (figura 11). El extremo distal del premaxilar no está preservado, sin embargo, es posible observar que la región posterior es afilada y está parcialmente recubierta por el maxilar.

El **maxilar (mx)** está parcialmente preservado; las estructuras anteriores están fragmentadas, parte de la región ventral y posterior están ausentes. En la porción anterior es posible observar dos procesos que están articulados con el proceso articular del premaxilar. Se encuentra una constricción posterior a los procesos del maxilar, la cual es seguida de una expansión con forma triangular en la región posterior del hueso. El extremo distal del maxilar es casi recto y presenta pequeñas estrías. No hay señales de dientes, ni tampoco de ornamentaciones. El **supramaxilar (smx)** conserva solo la parte posterior, sin embargo, de la parte anterior se puede observar la silueta. Este hueso tiene forma triangular, anteriormente redondeada, donde se articula con el maxilar.

6.2.5 *Mandíbula*

En esta región se conserva el dentario, articular y angular (Figura 10). El **dentario (dn)** tiene forma triangular con una profunda concavidad separando los extremos distales del hueso. El extremo distal dorsal (el proceso coronoides) está ligeramente aplanado y parcialmente insertado debajo del maxilar, el extremo distal ventral es largo y está articulado con la porción ventral del articular. Por la preservación del material no se puede determinar si el canal mandibular es abierto o cerrado, sin embargo, se verifica que este recorre toda la extensión ventral del dentario y se abre cerca de la articulación con el hueso articular.

El **articular (art)** tiene forma compleja; su porción media está proyectada hacia adelante y posiblemente estaba insertada en el dentario, como se encuentra comúnmente en acantomorfos. Ventralmente, el articular es más corto y está en contacto con la rama ventral del dentario, la región dorsal también presenta una proyección orientada diagonalmente hacia la región anterior de la cabeza. La porción posterior del articular es más robusta y con una concavidad dorsal, donde se articula con el cuadrado; mientras en la región postero-dorsal el articular está articulado con el angular. El **angular (an)** es un pequeño hueso en forma de “L” con los bordes poco definidos, La parte inferior está apuntando hacia la porción anterior del pez, mientras que la porción posterior está en ángulo recto con respecto de la anterior.

6.2.6 Huesos operculares

El aparato opercular está parcialmente conservado. En esta región, se conservan; el preopérculo, opérculo, subopérculo e interopérculo (Figura 10). El **preopérculo (pop)** es un hueso curvado, de ángulo obtuso. Su rama ventral no está completa, sin embargo, por la impresión se aprecia que esta región articula con el cuadrado y el interopérculo. La región medial del preopérculo es expandida y circular; no hay señales de espinas o estrías en esta región. La rama dorsal del preopérculo es más larga que la ventral y presenta una concavidad inferior. El extremo de la rama dorsal del preopérculo se encuentra entre el hiomandibular y el opérculo. El canal preopercular está bien desarrollado y parece estar cerrado en su totalidad. El **opérculo (op)** es laminar y semicircular, presentando diversas estrías en el borde posterior. La espina opercular, comúnmente presente en los acanthopterygii, no es observable; sin embargo, la ranura en la región dorsal indica la presencia de esta estructura en el animal en vida. La porción anterior del opérculo está parcialmente cubierta por el neurocráneo, sin embargo, se verifica que es más robusta y toca el preopérculo. El **subopérculo (sop)** está mal preservado, sin embargo, se puede observar que es un hueso laminar, ligeramente curvado e insertado debajo del opérculo. El **interopérculo (iop)** está muy mal conservado, sin embargo, se observan estrías cerca de su borde ventral. La porción anterior está parcialmente recubierta por el preopérculo y posteriormente articula con el subopérculo.

6.2.7 Arco hioideo y radios branquiostegos

Del arco hioideo solo se conserva la región posterior del **ceratohial (cery)**, está posiblemente desplazado y recubre parcialmente el dentario, articular, interopérculo, y 6 radios branquiostegos. Los radios branquiostegos están extremadamente fragmentados y desplazados de su posición original. Son laminares y curvados hacia la región dorsal. Debido a la preservación no se puede determinar si hay diferencias en el tamaño de los radios anteriores en relación con los posteriores, los últimos radios recubren parcialmente la región ventral del cleitro (Figura 10).

6.2.8 Columna vertebral

La columna vertebral cuenta con 27 vértebras, de las cuales 13 son abdominales y 14 caudales (Tabla 2). Todas las vértebras, con excepción de las últimas 3 caudales, están incompletas, la mayoría de las vértebras solo conservan parte del centrum vertebral, fragmentos de espina neural o impresiones (Figura 12). En los tres primeros elementos vertebrales solo se preservan las espinas neurales; por lo tanto, no es posible definir si esas espinas son autógenas o fusionadas al respectivo centro vertebral. Las parapófisis están presentes solo en las dos últimas vértebras abdominales, al menos nueve pares de costillas están preservadas, desde la cuarta hasta la última vértebra abdominal. Las primeras costillas son cortas, robustas y curvadas hacia la porción ventral; mientras las posteriores son más largas, delgadas y están dorsalmente curvadas, con excepción de las últimas costillas, las cuales están conectadas a la parapófisis. Las costillas se articulan directamente con el centro vertebral.

Tabla 2: Conteos de vértebras, espinas y radios

| CONTEOS | TZM 01 |
|----------------|-----------------|
| Vértebras | 27(13+14) |
| Aleta dorsal | XV+8 |
| Aleta pectoral | * |
| Aleta pélvica | I*+6* |
| Aleta anal | IV+10 |
| Aleta caudal | vii+I+9-8+I+vii |

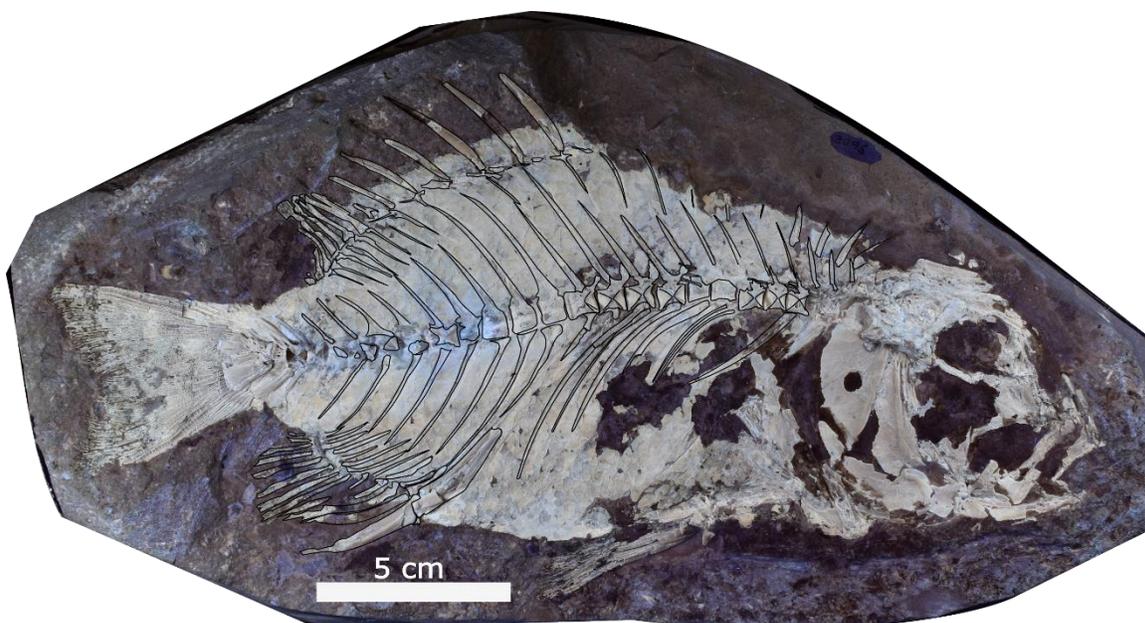


Figura 12. Vista lateral bajo luz UV, donde se aprecia columna vertebral, aleta dorsal y aleta anal.

La región caudal de la columna vertebral, así como la abdominal y los centros vertebrales está muy mal preservada; sin embargo, por las impresiones del esqueleto se puede ver que las espinas neurales son más largas y también se verifica la presencia de espinas hemales. La espina hemal de la primera vértebra de la región caudal es corta, por la preservación del material, no se puede definir si esa estructura está insertada o solamente en contacto con el primer pterigióforo de la aleta anal. Los huesos intermusculares preservados son los epineurales. Los epineurales son delgados y largos, se articulan en la región dorsal del primero hasta el noveno centrum vertebral. Ellos están ligeramente curvados hacia la región dorsal, con excepción de los dos primeros que están curvados hacia la región ventral.

6.2.9 Cintura y aleta pectoral

Ningún hueso de la cintura y de la aleta pectoral está completo, sin embargo, es posible reconocer los huesos posttemporal, cleitro, supracleitro, dos postcleitro y algunos radios de la aleta pectoral (Figura 10). El **posttemporal (pmt)** preservado es el izquierdo, la rama dorsal es larga; sin embargo, no es posible determinar con cuál hueso articula. La rama ventral no es visible, pues se encuentran diversos fragmentos de hueso no identificados del neurocráneo cubriendo el posttemporal. La porción posterior tiene la forma triangular, el extremo posterior está cubierto por el supracleitro y no es posible determinar si el borde posterior del posttemporal es liso o presenta alguna ornamentación. El **supracleitro (scl)** preservado es el izquierdo, es posible apreciar el extremo distal, el cual cubre parcialmente la porción ventral del posttemporal. Es un hueso con forma similar a un cilindro, con la región medial recubierta por fragmentos de huesos (i.e. posible centro vertebral) y ventralmente

incompleto. Debido a la posición del supracleitro se percibe que este hueso está desplazado del cleitro. Próximo al extremo ventral hay un fragmento de hueso de bordes redondeados, posiblemente forma parte del supracleitro derecho.

El **cleitro (cl)** se conserva como impresión mayormente; solo fragmentos de la porción medial y ventral están preservados. Sin embargo, es posible observar que la rama dorsal se inicia en la mitad del supracleitro y presenta una curvatura pronunciada en la región media, teniendo forma de *boomerang*. En la rama ventral del cleitro hay una cresta medial que separa las porciones anterior y posterior. La región anterior es más corta y está parcialmente cubierta por el subopérculo y el opérculo. La región posterior de la rama ventral de cleitro es extendida; dorsalmente está cubierta por el postcleitro dorsal y ventralmente está en contacto con el basipterigio y posiblemente con el coracoides. El **postcleitro dorsal (pcl d.)** presenta los bordes ventral y dorsal redondeados, el borde ventral es más desarrollado. Anteriormente, este hueso es ligeramente cóncavo y articula con el cleitro; mientras el borde posterior presenta una profunda concavidad. La superficie medial está repleta de ranuras, estas se originan en la porción antero-medial y radían para diferentes direcciones. El **postcleitro ventral (pcl v.)** está parcialmente preservado y sólo se observa la porción medial ventral del hueso, es afilada, con forma de espina y termina posterior al basipterigio.

6.2.10 Cintura y aleta pélvica

El único hueso que compone la cintura pélvica es el **basipterigio (bp)**, se encuentra extremadamente fragmentado. Sin embargo, es posible observar que la porción anterior de este hueso es expandida y se articula con el cleitro y posiblemente con el coracoides. El proceso posterior también es observable cerca del extremo distal del hueso, pero se encuentra desplazado para la región ventral. La aleta pélvica se compone por una espina fragmentada y al menos 6 radios segmentados y bifurcados (Figura 10).

6.2.11 Aletas no pareadas

La porción anterior de aleta dorsal está ausente (Figura 10), sin embargo, la porción ventral de los supraneurales y de los pterigióforos anteriores indican la presencia de 2 supraneurales, al menos 15 espinas en la aleta dorsal y 13 pterigióforos. El primer supraneural es afilado y curvado hacia adelante, el segundo toca la segunda espina neural de la segunda vértebra. El primer pterigióforo presenta una expansión lateral y parece ser más grande que los posteriores, no es posible determinar si el primer pterigióforo soporta una o más espinas, la fórmula predorsal es /0/0/1(?)/1/ 1. El extremo anterior de las seis espinas posteriores preservadas no es visible, pero se puede determinar que hay una ligera reducción de las espinas posteriores, la situación es igual para los radios dorsales.

La aleta anal se encuentra en el tercio posterior del pez y está compuesta por 4 espinas, 10 radios y 12 pterigióforos. Los dos primeros pterigióforos son considerablemente más grande que los posteriores. Cada pterigióforo posterior a los dos primeros soportan una espina

o radio. La primera espina de la aleta anal es extremadamente reducida y es acompañada por la espina más grande. Las dos espinas posteriores son menores que la segunda y tienen aproximadamente el mismo tamaño. La porción de radios de la aleta anal es relativamente corta; con los radios disminuyendo progresivamente en dirección a la región posterior.

6.2.12 Esqueleto caudal

La aleta caudal, es homocerca, cóncava, no está fusionada con la aleta dorsal ni con la anal. Se presenta el total de 19 radios principales, siendo los más externos segmentados y no bifurcados y los 17 medianos segmentados y bifurcados (Figura 13). En cada lóbulo de aleta caudal hay siete radios procurrentes; de los cuales los tres más próximos a los radios principales también son segmentados. La fórmula caudal es $vii+I+9-8+I+vii$.

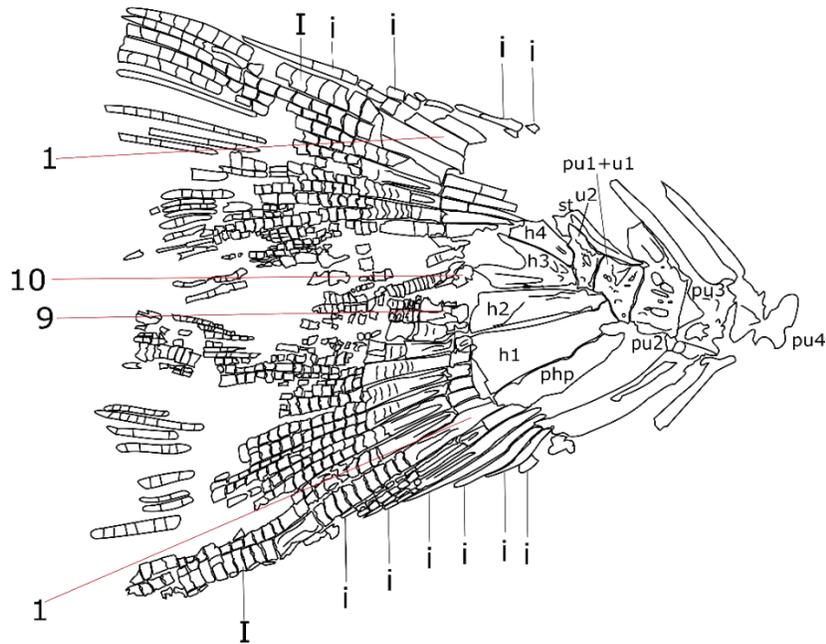


Figura 13. Fotografía y dibujo esquemático de la aleta caudal de TZM 01 en vista lateral bajo luz blanca, se aprecian los rayos y el esqueleto caudal. Abreviaciones: (**pu4**) preural 4, (**pu3**) preural 3, (**pu2**) preural 2, (**pu1+u1**) complejo caudal, (**php**) parhipural, (**h1**) hipural 1, (**h2**) hipural 2, (**h3**) hipural 3, (**h4**) hipural 4, (**st**) estegural, (**i**) rayos procurrentes, (**I**) rayos principales.

El esqueleto caudal presenta el formato general encontrado en otros holocentriformes del Mesozoico [Holocentroidei, sensu Patterson (1993)], con las placas hipurales y el **centro ural 2 (u2)** autógenos, el **centro ural 1 fusionado con el centro preural 1 (u1+pu1)**, la espina neural del **centro preural 2 (pu2)** reducida y las espinas hemales del **centro pre ural 2 y 3 (pu3)** autógenas. Solo la espina hemal de Pu3 participa de la formación del esqueleto caudal; esta estructura es robusta, presenta su extremo dorsal aproximadamente triangular y en contacto con el centro de Pu3. En la porción medial, la espina hemal es ligeramente curvada y presenta una ranura cerca de la porción posterior. El extremo distal de la espina hemal de Pu3 no está completamente preservado, sin embargo, se observa que está en contacto con los primeros radios procurrentes del lóbulo ventral. El centro preural 2 presenta la espina neural reducida, diferente de las demás espinas neurales, esta es aproximadamente triangular y espatulada, la espina hemal no está preservada, excepto por su extremo dorsal, el cual permite verificar que esta estructura no está fusionada al centrum vertebral.

El complejo caudal se forma por la fusión del centro ural1 más el centro preural 1, es el elemento más grande del esqueleto caudal, está dispuesto en diagonal, con la región anterior ligeramente más alta que la posterior. La porción ventral del complejo caudal está en contacto con el parhipural y las placas hipurales 1 y 2; mientras dorsalmente está en contacto con el estegural. El centro ural 2 es el más pequeño centrum vertebral y está dispuesto diagonalmente. La región ventral es extremadamente corta y no está en contacto con ningún elemento del esqueleto caudal; mientras la región dorsal posterior es ligeramente alargado y afilado, articula con el estegural y otro elemento que podría ser parte del **uroneural 2 (un2)**.

En total se observan el **parhipural (php)** y 4 placas hipurales en el esqueleto caudal, sin embargo, por la disposición de los huesos es evidente la presencia de al menos cinco placas hipurales. Además del hipural 5, los epurales, la porción posterior del estegural y el posible uroneural 2 no están preservados. La primera placa hipural es la más desarrollada, su extremo anterior es plano y está en contacto con Pu1+u1. El **hipural 1 (h1)** tiene una constricción acompañada por una expansión en formato triangular. El borde posterior del hipural 1 está expandido y soporta cinco radios de la aleta caudal, en conjunto con el hipural 1, la placa **hipural 2 (h2)** compone el lóbulo ventral del esqueleto caudal. Esta estructura es muy similar al h1, sin embargo, es reducida y presenta la constricción anterior bien pronunciada, posteriormente el hipural 2 soporta 2 radios principales de aleta caudal, debido a la preservación del material no es posible determinar si las placas hipurales 2 y 3 están en contacto o si hay un hiato posterior entre estos dos elementos.

Las placas **hipurales 3 y 4 (h3 y h4)** y posiblemente la 5 están anteriormente en contacto con el centro ural 2. Las placas hipurales 3 y 4 son también triangulares y espatuladas. Ambas soportan al menos 3 radios, estos alcanzan hasta la porción medial de las placas hipurales correspondientes. La placa hipural 5 no está conservada, sin embargo, el punto de inserción en u2 es muy evidente. No posible determinar con seguridad la presencia de la placa hipural 6.

6.3 NOTAS TAXONÓMICAS

A partir de la búsqueda en las características que define los distintos grupos de acantomorfos propuestos por Davesne et al., (2016), TZM 01 es considerado un miembro de la subsección Acantomorphata por presentar los caracteres: presencia de espinas de aleta dorsal **35,1**, y espinas de aleta anal **40,1** (Figuras 12, 14 y 15).

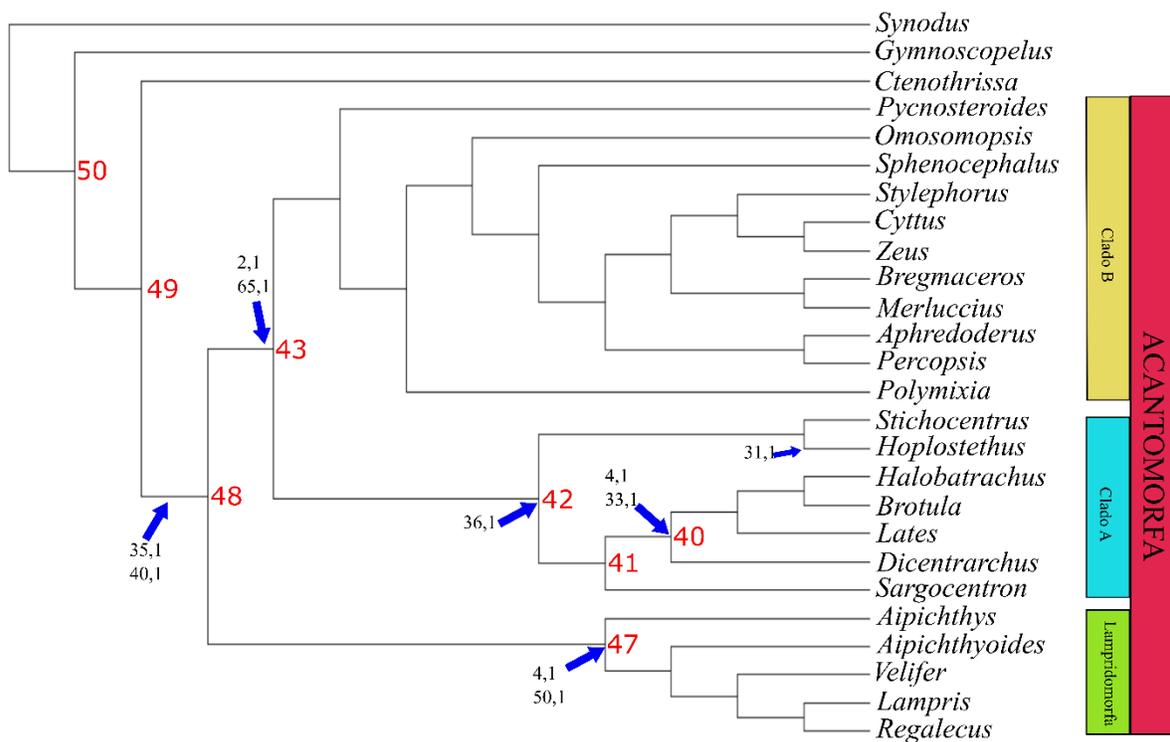


Figura 14. Árbol retomado de (Davesne et al., 2016). Los caracteres encontrados en TZM 01, están ubicados en sus respectivos nodos.

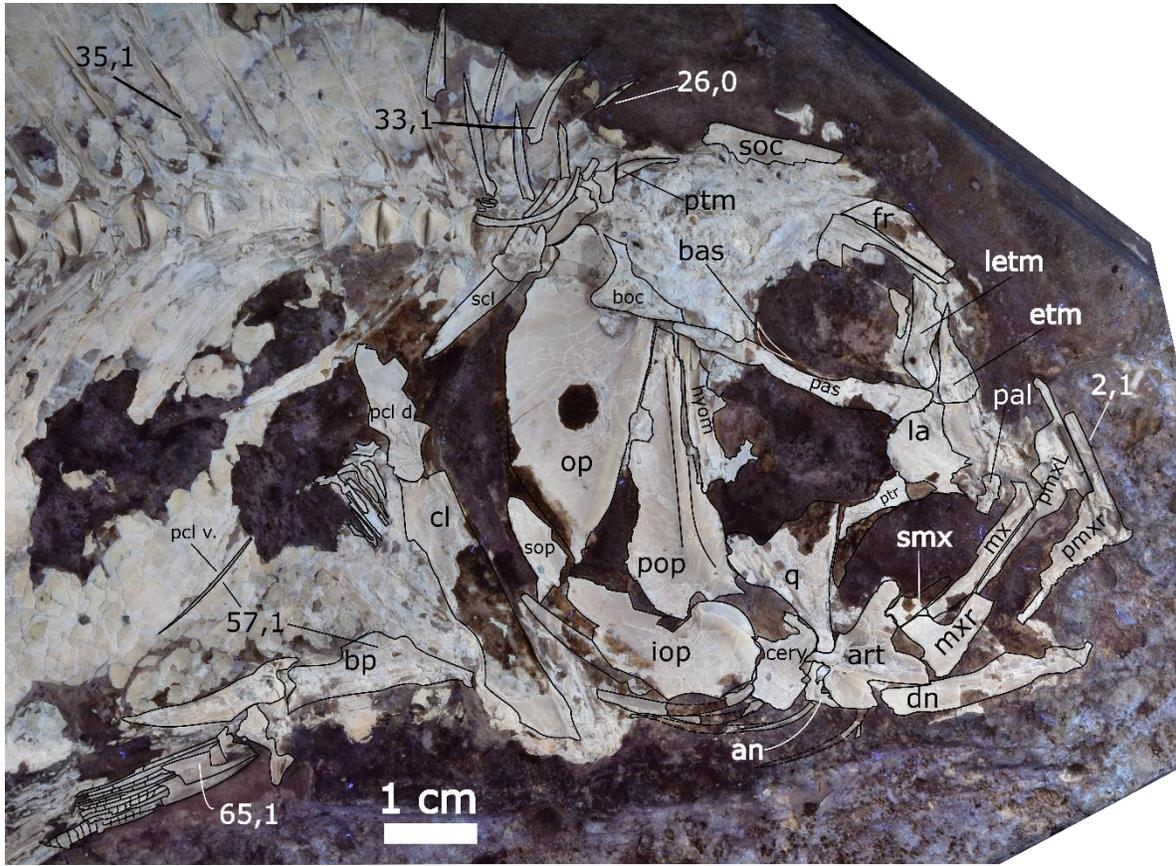


Figura 15. Vista lateral de la cabeza de TSM 01 donde se observan los caracteres: **(2-1)** proceso postmaxilar de la premaxila presente, **(26-0)** epineurales insertados en las espinas neurales, **(33-1)** inserción del primer pterigióforo entre las espinas neurales 2 y 4, **(35,1)** espinas de aleta dorsal presente, **(40,1)** espinas de la aleta anal presentes, **(57-1)** extremo anterior a la cintura pélvica anterior al postcleitro distal, **(65-1)** espinas de la aleta pélvica presentes.

Algunas de las características morfológicas encontradas en TSM 01, están distribuidas en Lapridimorpha y en el clado A más el clado B separadamente. Con Lapridimorpha, el ejemplar comparte el supramaxilar anterior ausente **4,1** y el solapamiento de los radios en el esqueleto caudal **50,1** (Figura 16); mientras que comparte

con el clado A más clado B el proceso postmaxilar de la premaxila presente **2,1** y la espina de la aleta pélvica presente **65,1**. Sin embargo, TZM 01 es excluido de Lapridimorfa por no presentar una importante apomorfía del grupo: los supraneurales anteriores a la primera espina neural (Davesne et al., 2016). En TZM 01, así como en miembros de clado A más clado B, al menos uno de los supraneurales están insertados posteriormente a la primera espina neural (figura 15).

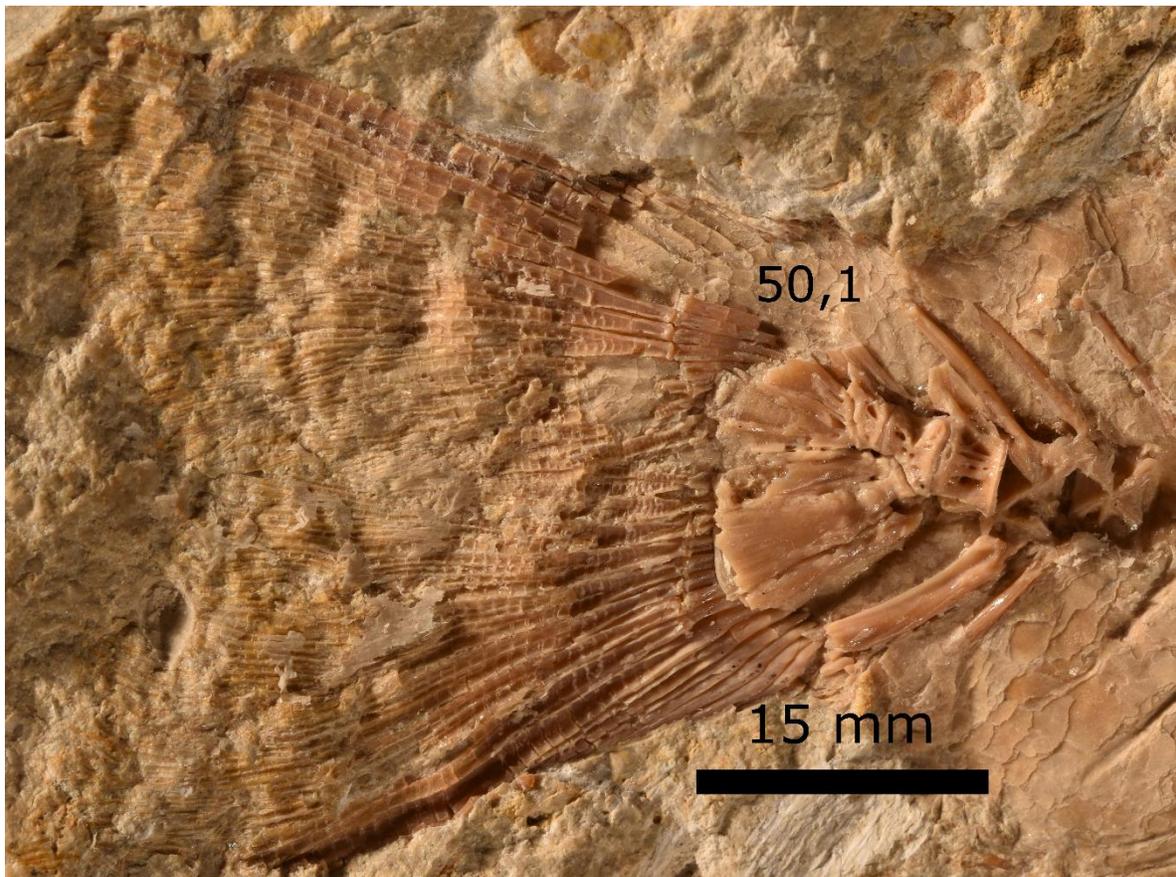


Figura 16. Caracter 50,1, sobreposición de los radios caudales al esqueleto caudal.

Los demás acantomorfos están en el grupo formado por el clado A más B. La inclusión de TzM 01 en este grupo es soportada por la presencia del proceso postmaxilar en el premaxilar **(2,1)** y la presencia de la espina pélvica **(65,1)**. El ejemplar TzM 01 es fácilmente separado del clado B, por presentar la espina neural del centro preural 2 reducida **(44,0)** y 19 radios principales en la aleta caudal **(51,0)** (Figuras 14 y 15). Además, la inclusión dentro del clado A es soportada por la unión tipo cadena de las espinas de la aleta dorsal **(36,1)**.

El clado A está dividido en dos subclados: uno compuesto por *Sargocentron* (orden Holocentriformes) como grupo hermano de los Percomorfos y el otro compuesto por el género fósil *Stichocentrus* relacionado con el género *Hoplostethus* (Cuvier, 1929; orden Trachichthyiformes). TzM 01 presenta estados de carácter distribuidos separadamente en estos subgrupos (Figura 14), lo que no permite una asignación taxonómica precisa tomando en cuenta solo los caracteres presentes en el árbol filogenético propuestos por Davesne et al., (2016). Sin embargo, TzM 01 es excluido de los percomorfos por la presencia del centro ural 2 (Figura 13), el mayor número de espinas en la aleta anal (Wiley y Johnson, 2010; Nelson et al, 2016) y de los Trachichthyiformes por el mayor número de espinas en la aleta dorsal, característica que se comparte con los Holocentriformes, (Nelson et al, 2016). Por ello se considera a TzM 01 miembro de este orden.

7 DISCUSIÓN

7.1 POSICIÓN SISTEMÁTICA.

7.1.1 El ejemplar TZM 01 dentro del orden Holocentriformes (*sensu* Patterson, 1993).

El orden Holocentriformes cuenta con una familia, dos subfamilias (Myripristinae y Holocentrinae) con 12 y 10 géneros vivientes respectivamente y 87 especies (Froese y Pauly, 2020). El orden actualmente es diagnosticado por tener la combinación de la aleta pélvica con una espina y de cinco a ocho rayos suaves, la aleta dorsal con 10 a 13 espinas y siete a 16 radios suaves y la aleta caudal de tipo forcada, con 18 a 19 radios principales (Nelson et al., 2016). En el árbol construido por Davesne et al. (2016), no fue posible llegar con certeza a una clasificación más fina que Acanthopterygii (Clado A); sin embargo, por la comparación anatómica TZM 01 es considerado un miembro de holocentriformes como se mencionó anteriormente.

Dentro del orden Holocentriformes, la subfamilia Holocentrinae se define por tener la espina del opérculo alargada, el proceso ascendente del premaxilar mayor que el proceso alveolar y la longitud de la espina más grande de la aleta anal igual o mayor que la más grande de la aleta dorsal (Figura 3 A), mientras la subfamilia Myripristinae se define por carecer de la espina alargada del opérculo, la longitud de la espina anal más grande menor que la longitud de la mayor espina dorsal (Figura 3 B) y tener una plataforma alveolar dentada sobresaliendo de la parte lateral del dentario (Dornburg et al., 2012; Nelson et al., 2016). El ejemplar TZM 01 no se puede asignar a ninguna subfamilia pues las características

diagnósticas no están preservadas en el material, siendo TZM 01 por lo tanto considerado como un miembro *incertae sedis* de la familia Holocentridae.

7.1.2 Comparación con otros fósiles del orden Holocentriformes.

El registro fósil de los Holocentriformes empieza en el Cenomaniano, con ejemplares distribuidos en el norte de México y en el Líbano (Patterson, 1967; Patterson, 1968; Forey et al., 2010; Giersch, 2014) (figura 17). TZM 01 difiere del ejemplar del norte de México, por presentar más del doble de espinas en la aleta dorsal. Con los ejemplares del Líbano (i.e. *Caproberyx pharsus*, *Paracentrus lebanonesis* y *Stichocentrus liratus*), TZM 01 difiere por el número mayor de radios en las aletas dorsal y anal. Además, difiere de *P. lebanonensis* por presentar un número mayor de vértebras y de *S. liratus* por la composición del complejo caudal (tabla 3). A pesar de que *C. pharsus* no está completamente preservado, esta especie difiere en el borde posterior del opérculo que es aserrado, mientras que en TZM 01 es liso; el premaxilar es de menor tamaño que en TZM 01 y el lacrimal presenta el borde ventral aserrado y de forma diferente en *C. pharsus*.

Tabla 3: Conteos comparativos con holocéntridos fósiles.

| Taxón | Complejo caudal | Hipurales | Espinas de la aleta dorsal | Vértebras totales | Espinas de la aleta pélvica | Espinas de la aleta anal |
|--------------------------------------|-----------------|------------------|----------------------------|-------------------|-----------------------------|--------------------------|
| TZM 01 | pu1+u1 | Autógenos | 15 | 27 | 1* | 4 |
| <i>Holocentrites ovalis</i> | * | * | 10+ | 26 | * | * |
| <i>Eoholocentrum macrocephalum</i> | Pu1+u1+st | Autógenos | 11 | 25 | 1 | 4 |
| <i>Tenuicentrum pattersoni</i> | Pu1+u1+st | Autógenos | 13 | 29 | 1 | 4 |
| <i>Berybolcensis leptacanthus</i> | Pu1+u1+u2+st | Autógenos | 15 | 31 | 1 | 4 |
| <i>Pelotius hesselae</i> | Pu1+u1 | Autógenos | 10 | 25 | 1 | 4 |
| <i>Caproberyx superbis</i> | Pu1+u1 | Fusionados h3+h4 | 7 | 26 | 1 | 4 |
| Giersch, 2014, no determinado | Pu1+u1 | Autógenos | 7 | 27 | 1 | 3-4 |
| <i>Stichocentrus liratus</i> | Pu1+u1+u2+st | Autógenos | 9 | 25 | 1 | 5 |
| <i>Caproberyx pharsus</i> | * | * | 6+ | * | 1 robusta | * |
| <i>Paracentrus lebanonensis</i> | Pu1+u1 | Autógenos | 12 | 24 | 1 delgada | 6 |

En el Turoniano, se cuenta con dos especies (*Pelotius hesselae*, *Caproberyx superbus*) distribuidas en Brasil y Reino Unido (Patterson, 1964, 1968; Gallo-Da-Silva et al., 1999). Con *P. hesselae* y *C. superbus* el ejemplar comparte el mismo número de espinas en la aleta anal y la misma configuración del complejo caudal (Tabla 3); sin embargo, difieren en el número de espinas de la aleta dorsal y el número de vértebras, teniendo menos en ambos casos. Además, difiere de *C. superbus* pues TZM 01 cuenta con los hipurales autógenos. Por último (Patterson; 1964, 1968) (Tabla 3).

Para el caso de los ejemplares del Cenozoico se reconocen tres especies para el Eoceno de Italia (i.e. *Eolocentrum macrocephalum*, *Berybolencis leptacanthus* y *Tenuicentrum pattersoni*) y una para el Oligoceno en los Estados Unidos (*Holocentrites ovalis*). En el caso de los ejemplares de Italia, TZM 01 comparte el número de espinas en la aleta anal y la condición autógena de los hipurales; sin embargo, difiere en la configuración del complejo caudal y el número de vértebras (Tabla 3). La especie *Berybolencis leptacanthus* es el único Holocentriforme que comparte el número de espinas en la aleta dorsal (15) con TZM 01, aunque difiere en la forma del lacrimal, la ornamentación del preopérculo liso y el proceso ascendente de la premaxila más desarrollado (Sorbini, 1984) (Tabla, 3). En el caso del ejemplar de Estados Unidos, *Holocentrites ovalis*, que se encuentra sumamente fragmentado, se cuenta con 26 vértebras y al menos 10 espinas de la aleta dorsal. Esta especie difiere de TZM 01, por presentar preopérculo angosto y estar sumamente aserrado y con abundantes ornamentaciones.

7.2 Posición geográfica y temporal

El registro más antiguo de holocéntricos es del Cenomaniano, en el Cretácico Superior, de estos se cuenta con dos localidades en Hajula, Líbano y Coahuila, México (Giersh, 2014; *C. pharsus*, *S. liratus* y *P. lebanonensis*), en el Turoniano se conoce a *P. hesselae* del sur de Brasil y *C. superbus* de Reino Unido; el género *Caproberyx* cuenta con dos especies *C. pharsus* y *C. superbus*. Durante el Cenozoico el registro más antiguo proviene del Eoceno de Italia en Monte Bolca (*E. macrocephalum*, *T. pattersoni* y *B. leptacanthus*), posteriormente se conoce a *Holocentrites ovalis*, de los Estados Unidos (Figura 17). Durante el Neógeno se describieron géneros actuales en Las Antillas y Venezuela y durante el Cuaternario se encontraron restos de familia Holocentridae en las Islas Marshall como parte de asentamientos humanos (Lyne, 1998; Marshal I. W. 2001; Orangel y Dione, 2004).

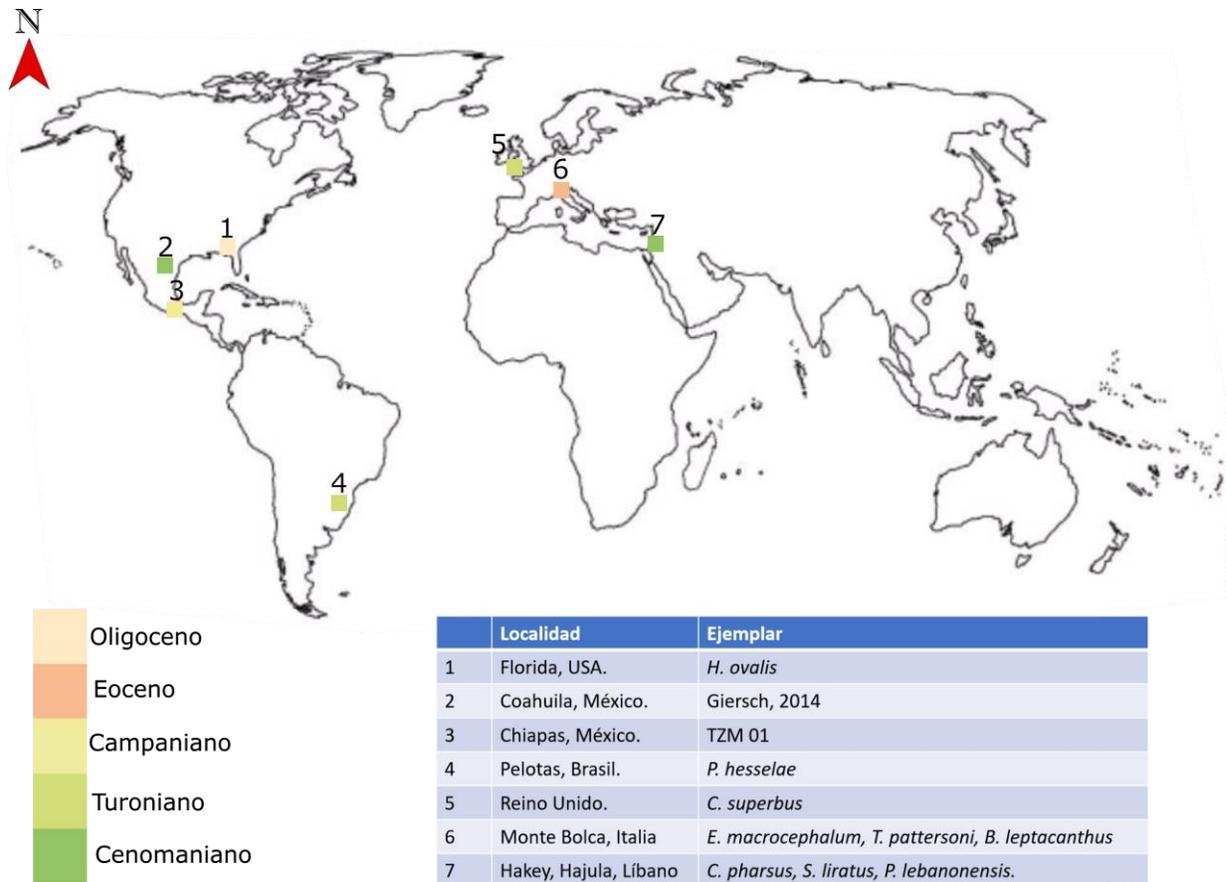


Figura 17. Ubicación de algunos holocéntridos fósiles en el mundo.

Para los Holocentriiformes existe un hiato de registro, que abarca el Cretácico Superior y Paleógeno, más precisamente desde el Turoniano hasta el Eoceno. El ejemplar TZM 01, encontrado en la cantera de Tzimol que data del límite Campaniano-Maastrichtiano (Alvarado-Ortega et al., 2020), de aproximadamente 72 millones de años, aporta información para completar el registro en este periodo de tiempo (Figura 18).

| | | | | |
|-----------|-------------|-----------|--|---|
| Cenozoico | Cuaternario | | Marshall I. Weisler, 2001 | |
| | Neógeno | | <i>Myripristis</i> sp. (Orangel y Dione 2004). <i>Holocentrus</i> sp. (Lyne 1998) | |
| | Paleógeno | Oligoceno | <i>Holocentrites ovalis</i> | |
| | | Eoceno | <i>E. macrocephalum</i> <i>T. pattersoni</i> <i>B. leptacanthus</i> | |
| | | Paleoceno | Sin registro | |
| Mesozoico | Cretácico | Superior | Maastrichtiano | Sin registro |
| | | | Campaniano | TZM 01 |
| | | | Santoniano | |
| | | | Conaciano | Sin registro |
| | | | Turoniano | <i>C. superbus</i> <i>Pelotius hesselae</i> |
| | | | Cenomaniano | Giersch, 2014 <i>C. pharsus</i> <i>S. liratus</i> <i>P. lebanonensis</i> |
| | | Inferior | Sin registro | |

Figura 18: Ubicación temporal de los ejemplares de holocéntridos registrados.

El ejemplar TZM 01 se encuentra en latitudes intertropicales, como se han encontrado los demás holocéntridos, desde el norte en Inglaterra (donde en el Cretácico fue tropical) hasta en el sur de Brasil, al igual que los demás encontrados en el norte de México, Líbano y

Florida. El ejemplar TZM 01, es el registro más sureño de América del Norte en el Cretácico Superior (Figura 19).

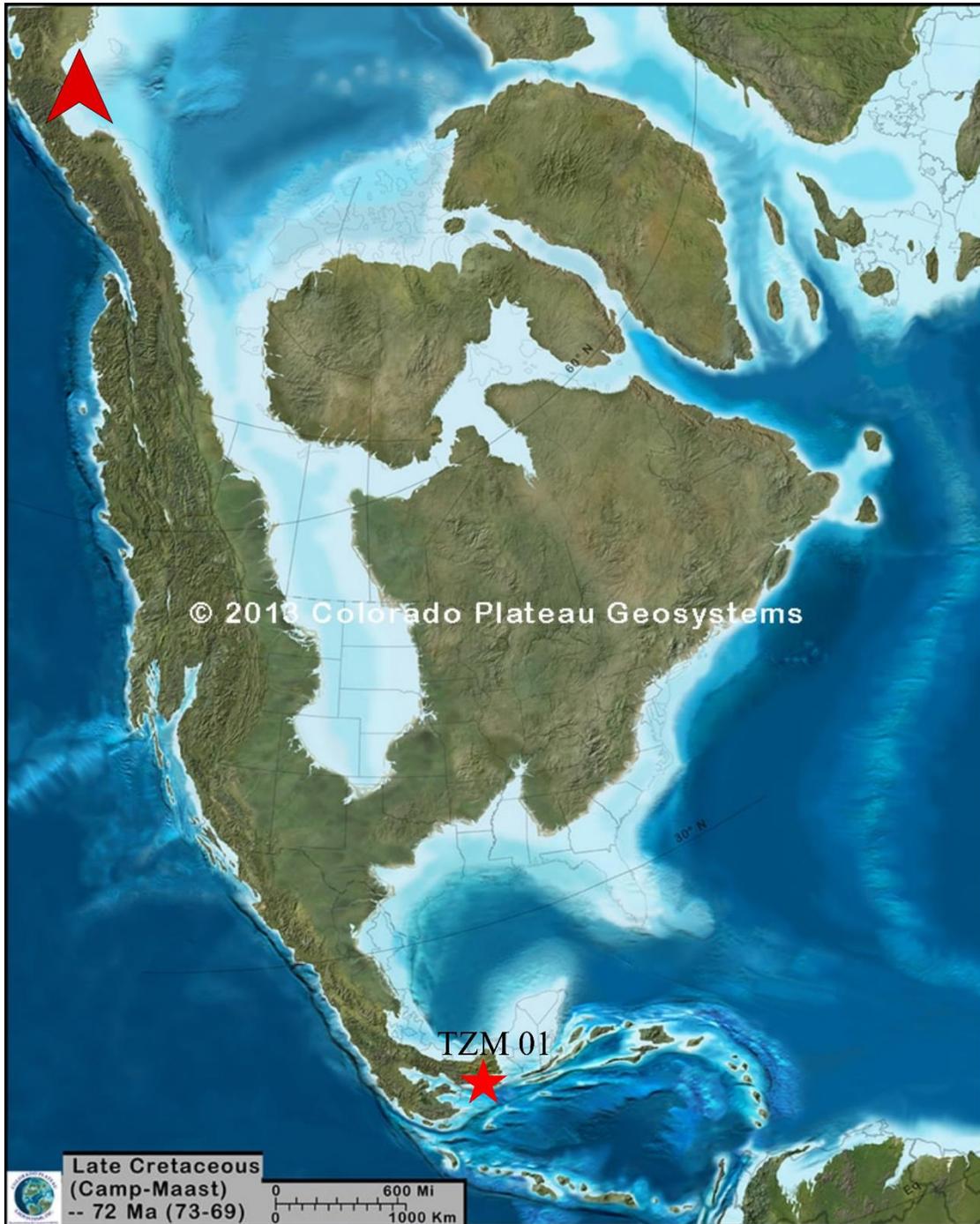


Figura 19: Mapa con el ejemplar TZM 01 señalado, tomado de Colorado Plateau Geosystems 2013, consultado 12 de marzo de 2021 (<https://deeptimemaps.com/north-america/>).

La presencia de TZM 01 durante el Cretácico de Chiapas es evidencia de que el grupo ha estado presente en México desde el Cretácico Superior y gracias a la pertenencia al orden Holocentriformes se puede inferir que posiblemente fue carnívoro, como lo son las especies estudiadas por Gladfelter (1983), de las cuales 3 habitan aguas mexicanas: *Holocentrus rufus* (Walbaum, 1792), *H. adscensionis* (Osbeck, 1765), *H. poco* (Woods, 1965).

El evento de extinción K/Pg fue devastador para la mayor parte de la vida en la tierra, pero en el caso de los peces no lo fue tanto, hubo una sobrevivencia del 83% en el caso de los condricios y del 93% en los osteíctios (MacLeod et al., 1997). Las localidades de Chiapas del Paleoceno (Palenque) y del Cretácico Superior (El Chango y Tzimol) son importantes porque contienen fósiles de los mismos grupos de peces. Acanthopterygii está presente en la localidad cenomaniana, El Chango (*Pepemkay maya*); en la localidad del campaniana-maastrichtiana, Tzimol (TZM 01) y en el Paleoceno de Palenque está presente *Paleoserranus lakamhae*. Mientras que los Pycnodontiformes están presentes en Palenque y Tzimol (Alvarado Ortega et al., 2013; Alvarado Ortega et al., 2015; Cantalice et al., 2018; Alvarado Ortega et al., 2020). La presencia de nuevos taxones de Acanthopterygii en las localidades de El Chango, Palenque y Tzimol, coincide con lo propuesto por Wei-Jen et al., (2014) quienes señalan que la diversificación de Acanthopterygii se dio durante el Cretácico Superior y el Paleógeno.

8 CONCLUSIONES

Se reconoce a TZM 01 como miembro de Acanthopterygii por la presencia de: unión de tipo cadena entre los pterigióforos de la aleta dorsal, contacto entre cinturas pélvica y escapular a nivel de coracoides, ausencia de supramaxilar, inserción del primer pterigióforo dorsal entre las espinas neurales 2 y 4, espinas verdaderas en aletas, dorsal, anal y pélvica. Está dentro del orden Holocentriformes por tener 27 vértebras, 15 espinas en la aleta dorsal, 4 espinas en aleta anal y 19 radios principales, una clasificación más fina no fue posible debido al estado de conservación del ejemplar.

La presencia de este ejemplar en una localidad campaniana-maastrichtiana (Cretácico Superior) permite llenar un hiato de información sobre la historia de lo Holocentriformes; además a la fecha el ejemplar TZM 01 de la localidad de Tzimol representa el registro más austral del hemisferio norte de este orden.

Destaca la importancia de los fósiles de Tzimol y otras canteras de Chiapas del Cretácico Superior y Paleoceno, pues es posible encontrar fósiles de taxones no conocidos de Acanthopterygii de un periodo importante de la historia del grupo, pues fue cuando diversificaron.

9 LITERATURA CITADA

- Alvarado-Ortega J., Than-Marchese, B. A. 2013. The First Record of a North American Cenomanian Trachichthyidae fish (Acanthomorpha, Acanthopterygii), *Pepemkay maya*, gen. et sp. nov., from El Chango Quarry (Sierra Madre Formation), Chiapas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(1): 48-57.
- Alvarado-Ortega J., Cuevas-García M., Melgarejo-Damián M. P., Cantalice K. M., Alaniz-Galvan A., Solano-Templos G., Than-Marchese B. A. 2015. Paleocene fishes from Palenque, Chiapas, southeastern Mexico. *Palaeontologia Electronica* 18(2)(39)(A): 1-22.
- Alvarado-Ortega J., Cantalice K. M., Martínez-Melo A., García-Barrera P., Than-Marchese B. A., Díaz-Cruz J. A., Barrientos-Lara J. I. 2020. Tzimol, a Campanian marine paleontological site of the Angostura Formation near Comitán, Chiapas, southeastern Mexico. *Cretaceous Research* 107: 1-16.
- Betancur-R R., Wiley E. O., Arratia G., Acero A., Bailly N., Miya M., Lecointre G., y Orti G. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. *BMC Evolutionary Biology* 17: 1-40.
- Brinkman D. B., Newbrey M. G., Neuman A. G., Eaton J. G. 2013. Freshwater Osteichthyes from the Cenomanian to late Campanian of Grand Staircase-Escalante National Monument, Utah. In: *At the Top of the Grand Staircase: the Late Cretaceous of*

- Southern Utah*. Titus A.L., Loewen M.A. (Eds). 195-236 pp. Indiana University Press. Bloomington.
- Cantalice K. M., Alvarado-Ortega J., Alaniz-Galvan A. 2018. *Paleoserranus lakamhae* gen. et sp. nov., a Paleocene seabass (Perciformes: Serranidae) from Palenque, Chiapas, southeastern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* 83(2018): 137-146.
- Cros P., Michaud F., Forcade E., Flury J. 1998. Sedimentological evolution of Cretaceous carbonate platform of Chiapas (Mexico). *Journal of Sudamerican Earth Science* 2(4): 311-332.
- Davesne D., Gallut C., Barriel V., Janvier P., Lecointre G., Otero O. 2016. The phylogenetic intrarelationships of spiny-rayed fishes (Acanthomorpha, Teleostei, Actinopterygii): Fossil taxa increase of morphology with molecular data. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 4: 1-20.
- Dornburg A., Moore J. A., Webster R., Warren D. L., Brandley M. C., Iglesias Teresa L., Wainwright P. C., Near T. J. 2012. Molecular Phylogenetics of squirrelfishes and soldierfishes (Teleostei: Beryciformes: Holocentridae): Reconciling more than 100 years of taxonomic confusion. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65:727-738.
- Dunkle D. H., Olsen S. J. 1959. Description of a Beryciform fish from the Oligocene of Florida. *Florida Geological Survey* 2:1-20.
- Forey P. L., Yi L., Patterson C., Daves C. E. 2010. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *Journal of Systematic Palaeontology* 1(4):227-330.

- Frey E., Mulder E. W. A., Stinessbeck W., Rivera-Sylva H. E., Padilla-Gutierrez J. M., González-González A. H. 2017. A new polycotyloid plesiosaur with extensive soft tissue preservation from the early Late Cretaceous of northeast Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 69 (1): 87-134.
- Froese, R., Pauly, D. 2020. Fish Base. World Wide Web Electronic Publication. Suecia.
<https://www.fishbase.se/summary/FamilySummary.php?id=243&lang=english>
(Consultado el 14 de febrero de 2020)
- Gallo-Da-Silva V., De Figueiredo F. 1999. *Pelotius hesselae* gen. et sp. nov. (Teleostei: Holocentridae) from the cretaceous of Pelotas Basin Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(2): 263-270.
- García-Barrera P., Vega F. J., Carbot-Chanona G., Coutiño M. A. 2011. El Registro Fósil en Chiapas: 250 millones de años de biodiversidad. En: *Chiapas: Estudios sobre su riqueza biológica*. 35-53. México. Fernando Álvarez Noguera (Ed). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Helfman G. S., Colet B. B., Facey D. E., Bowen B. W. 2009. The diversity of fishes biology, evolution and ecology. 2a. ed. Wiley-Blackwell. USA.
- Giersch S. 2014. Die Knochenfische der Oberkreidezeit in Nordostmexiko: Beschreibung, Systematik, Vergesellschaftung, Paläobiogeographie und Paläoökologie. Tesis Doctoral. Ruprecht Karls Universität Heidelberg Alemania. 204 pp.
- Gladfelter W. B., Johnson S. W. 1983. Feeding niche separation in a guild of tropical reef fishes (Holocentridae). *Ecological Society of America* 64(3): 552-563.

- Johnson G. D., Patterson C. 1993. Percomorph phylogeny: a survey of Acanthomorphs and new proposal. *Bulletin of Marine Science* 52(1): 554-626.
- Martínez-Amador, H., Rosendo-Brito, B., Fitz-Bravo C., 2004. Carta Geológico-Minera Tuxtla Gutiérrez E15-11 escala 1:250,000. Informe Técnico. Consejo de Recursos Minerales, Pachuca, Hidalgo, México, p. 106.
- MacLeod, N., Rawson, P.F., Forey, P.L., Banner, F.T., Boudagher-Fadel, M.K., Bown, P.R., Burnett, J.A., Chambers, P., Culver, S., Evans, S.E., Jeffery, C., Kaminski, M.A., Lord, A.R., Milner, A.C., Milner, A.R., Morris, N., Owen, E., Rosen, B.R., Smith, A.B., Taylor, P.D., Urquhart, E., and Young, J.R. 1997. The Cretaceous–Tertiary biotic transition. *Journal of the Geological Society*, 154:265-292
- Naturalista, CONABIO. 2020. Holocentridae.
https://www.naturalista.mx/observations?place_id=any&taxon_id=49628
 (Consultado el 28 de febrero de 2020).
- Nelson J. S. 2006. Fishes of the world. John Wiley & Sons Ink. USA. 303 pp.
- Nelson J. S., Grande Terry C., Wilson Mark V. H. 2016. Fishes of the World. John Wiley & Sons Ink. USA. 305 pp.
- Orangel A., Dione R. 2004. Giant-toothed White Sharks and Wide-toothed Mako (Lamnidae) from the Venezuela Neogene: Their role in the Caribbean, shallow-water fish assemblage. *Caribbean Journal of Science* 40(3): 368-382

- Padilla y Sánchez R. J. 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* LIX (1): 19-42.
- Page K. N. 1996. Mesozoic Ammonoids in space and time. En: *Ammonoid paleobiology*. Landmann. H., Tanabe, K. (Eds). 755-794. Plenum. USA.
- Patterson C. 1964. A Review of Mesozoic Acanthopterygian Fishes, With special reference to those of the English Chalk. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 247: 213-482.
- Patterson C. 1967. New Cretaceous Berycoid fishes from the Lebanon. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 14(3): 67-109.
- Patterson C. 1968. The caudal skeleton in Mesozoic Acanthopterygian fishes. *Bulletin of British Museum (Natural History)* 17(2): 47-102.
- Patterson C. 1993. An overview of the early fossil record of Acanthomorphs. *Bulletin of Marine Science* 52(1): 29-59.
- Pons J. M., Vicens E., Martínez R., García-Barrera P., Nieto I. E., Oviedo A., Avendaño-Gil M. J. 2015. The Campanian-Maastrichtian rudist bivalves succession in the Chiapas Central Depression, Mexico. *Cretaceous Research* 60: 210-220.
- Quezada-Muñeton J. M. 1987. El Cretácico Medio-Superior y el límite Cretácico Superior-Terciario Inferior en la Sierra de Chiapas. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros* XXXIX (1):3-98.

- Sorbini L. 1975. Gli Holocentridae di M. Bolca, II, *Teniucentrum pattersoni* (nov. gen., nov. sp.). Nuovi dati a favore dell' Origine monofiletica dei Beryciformi (Pisces). *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca* 2: 455-472.
- Sorbini L, Tirapelle R. 1975. Gli Holocentridae di M. Bolca, I: *Eoholocentrum* (nov. gen), *Eoholocentrum macrocephalum* (de Blainville) (Pisces, Actinopterygii). *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca* 2: 206-228.
- Sorbini L. 1984. Les Holocentridae du Monte Bolca. III: *Berybolencis leptacanthus* (Agassiz). *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca* 4: 19-35.
- Weisler M. I. 2001. Life on the edge: prehistoric settlement and economy on Utrök Atoll, northern Marshall Islands. *Archaeology in Oceania* 36:109-133.
- Wei-Jen C., Santini F., Carnevale G., Jhen-Nien C., Shu-Hui L., Lavoúe S., Mayden R. L. 2014. New insights on early evolution of spiny-rayed fishes (Teleostei: Acanthomorpha). *Frontiers in Marine Science* 1(53): 1-17.
- Wiley E. O., Johnson G. D. 2010. A teleost classification based on monophyletic groups. Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts. En: *Origin and interrelationships of Teleost*. Nelson J. S., Schultze H. P. (Eds).123-182. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.

10 APÉNDICES.

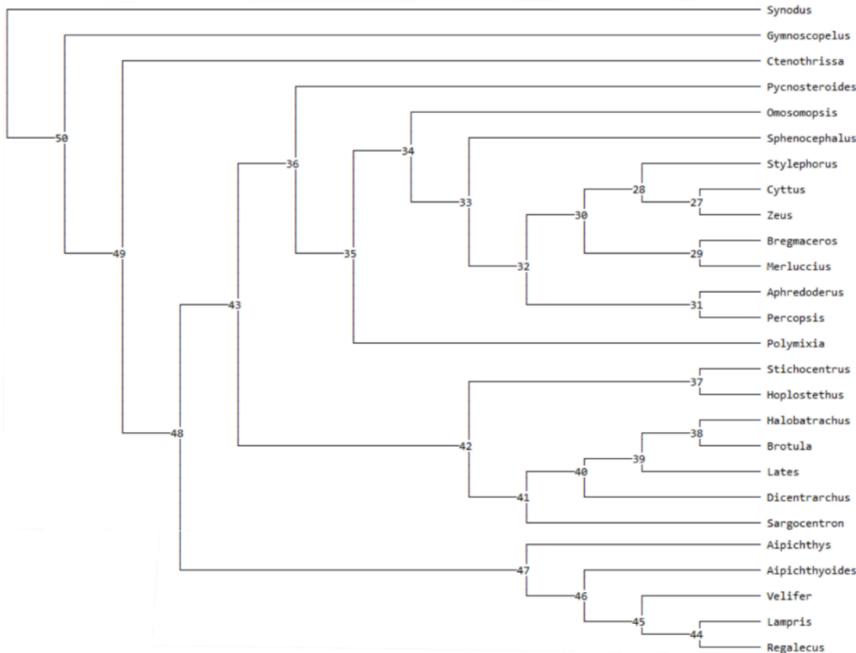
10.1 Apéndice 1: Caracteres en el ejemplar según Davesne et al. (2016).

1. Proceso ascendente del premaxilar: presente (1).
2. Proceso postmaxilar de la premaxila: presente (1).
3. Margen posterior del proceso postmaxilar: recto (0).
4. Supramaxila anterior: ausente (1).
5. Supramaxila posterior: presente (0).
6. Supraorbital: no se sabe.
7. Lacrimal: Presente (0).
8. Etmoide lateral en contacto directo con el vómer: presente (?).
9. Mesetmoide: anterior al etmoide lateral (0).
10. Orbitoesfenoides: no se sabe.
11. Basiesfenoides: ausente (1).
12. Intercalar: no se sabe.
13. Epioccipital: Firmemente unido a la extremidad dorsal del posttemporal (1).
14. Frontal: no forma parte de la cresta sagital (0).
15. Bóveda o cuna frontal: no se sabe.
16. Espina occipitalis: no se sabe.
17. Articulación Cranio-hiomandibular: no se sabe.
18. Metaptergoide: en contacto con el cuadrado (0).
19. Proceso anterior de Palatino: no se sabe.
20. Dientes en el Palatino: presente.
21. Ceratohial anterior y posterior: No se sabe.

22. Articulación entre el Ceratohial anterior y el hipohial ventral: no se sabe.
23. Branquistegales anteriores: Subigual en largo a los posteriores (0).
24. Fusión mediana de espinas neurales: Todas las espinas neurales fusionadas medianamente, no pareadas (1).
25. Inserción posterior del ligamento de Baudelot: no se sabe.
26. Inserción de los epineurales: todos en arcos neurales o espinas (0).
27. Epipleurales: ausentes (1).
28. Centrum de la primera vértebra: no se sabe.
29. Primera espina neural: no se sabe.
30. Centrum de la segunda vértebra: no se sabe.
31. Número de supraneurales osificados: dos (1).
32. Posición de supraneurales: Al menos uno posterior a la primera espina neural (0).
33. Inserción del primer pterigióforo: entre las espinas neurales 2 y 4 (1).
34. Extremo distal del primer pterigióforo dorsal: no se sabe.
35. Espinas de la aleta dorsal: presentes (1).
36. “union de cadena” de la articulación de las espinas de la aleta dorsal: (1).
37. Primera espina de la aleta dorsal: subdividida con una parte anterior espinosa (2).
38. Primer rayo de la espina dorsal alargado y no ramificado: no se sabe.
39. Aleta adiposa: no se sabe.
40. Espinas en la aleta anal: presentes (1).
41. Radios suaves en las aletas no pares: alguno bifurcado distalmente (0).
42. Centrum de la segunda vertebra ural e hipurales superiores: autógeno (0).
43. Centrum de la segunda vertebra y primer centrum ural: autógeno (0).
44. Espina neural de la segunda vertebra preural: Larga y parecida a espina (1).

45. Primer uroneural: autógeno (0).
46. Número de epurales: no se sabe.
47. Hueso "Y": No se sabe.
48. Parhypural: articulado o fusionado al primer centro pleural (0).
49. Número de hypurales discretos: seis (0).
50. Sobrelapamiento del esqueleto caudal por los rayos de la aleta caudal (1).
51. Número de rayos principales en la aleta caudal: 19 ó más (0).
52. Foramen escapular: no se sabe.
53. Postcleitra: dos o más huesos separados (0).
54. Inserción de aleta pectoral: vertical u oblicua (0).
55. Número de radios pectorales autógenos: no se sabe.
56. Rayos suaves de la aleta pectoral: no se sabe.
57. Extremo anterior de la cintura pélvica: anterior al poscleitrum distal (1).
58. Contacto entre cinturas pélvica y escapular: contacto a nivel del coracoides (2).
59. Proceso pélvico antero-mediano: no se sabe.
60. Ala pélvica dorsal externa: no se sabe.
61. Alas internas del hueso pélvico: no se sabe.
62. Proceso mediano de huesos pélvicos: no se sabe.
63. Radios pélvicos autógenos: no se sabe.
64. Número de rayos suaves de aleta pélvica: no se sabe.
65. Espinas de la aleta pélvica: presente (1).
66. Base de la espina de la aleta pélvica: asimétrico (?).

10.2 Apéndice 2: Mapeo de caracteres.



Cladograma de Davesne et al. (2016) con los nodos numerados.

- Definición de grupo externo (*Synodus*).
 - Supraorbital presente 6,0.
 - Fusión media de espinas dorsales, al menos una pareada 24,0.
 - Presencia de 2 epurales 46,1.
 - Menos de 6 hipurales 49,1.
- Nodo 50 a *Gymnoscopelus*.
 - Supramaxilar anterior presente 4,1.
 - Orbitoesfenoides ausente 10,1.
 - Centro de segunda vértebra ural e hipurales superiores fusionados 42,1.
 - Centrum de segunda vértebra ural y centrum de primera vertebra ural fusionados 43,1.
 - Sobrelapamiento del esqueleto caudal por los rayos de la aleta extenso 50,1.

- Nodo 50 a 49.
 - Epioccipital firmemente unido al borde dorsal del posttemporal 13,1.
 - Articulación craneo-hiomanibular con una sola cabeza 17,1.
 - Primer centrum vertebral articulando con cóndilo exoccipitales 28,1.
 - Inserción del primer pterigioforo orsal, entre las espinas neurales 2 y 4, 33,1.
 - Aleta adiposa ausente 39,1.
 - Extremo anterior de la cintura pélvica, anterior al postcleitrum distal 57,1.
 - Contacto entre cinturas pélvica y pectoral a nivel de cleitrum 58,2.
 - Alas internas del hueso pélvico unidas medialmente 61,1
- Nodo 49 a *Ctenothrisa*.
 - Supraorbital presente 6,0.
- Nodo 49 a 48
 - Antorbital ausente 7,1
 - Lateral etmoides, no en contacto con el vómer 8,1.
 - Primer pterigióforo dorsal entre espinas 1 y 2, 33,2.
 - Espinas de aleta dorsal presentes 35, 1.
 - Espinas de aleta anal presentes 40,1.
- Node 48 a 43
 - Proceso postmaxilar presente 2,1.
 - Espina occipitalis presente 16,1.
 - Inserción de epurales al menos uno debajo de arcos neurales 26,1.
 - Procesos medianos de huesos pélvicos sobrelapados medianamente 62,1.
 - Espina pélvica presente 65,1.
- Nodo 43 a 36

- Espina neural de segunda vértebra preural 44,1.
- Rayos en aleta caudal 19 ó más 51,1.
- Alas internas de hueso pélvico separadas 61, 0.
- Nodo 36 a Pycnosteroides
 - 2 supraneurales osificados 31,1.
 - Sobrelapamiento del esqueleto caudal por rayos de aleta caudal extenso 50,1.
- Nodo 36 a 35
 - Branquiostegales anteriores de menor tamaño que los posteriores 23,1.
 - Inserción del primer pterigióforo dorsal posterior a la cuarta espina neural 33,0.
 - Contacto entre cintura escapular y pélvica ausente 58,0.
 - Espinas de aleta pélvica ausentes 65,0.
- Nodo 35 a 34
 - Supramaxila anterior ausente 4,1.
 - Etmoides lateral presente 8,0.
 - Basiesfenoides ausentes 11,1.
 - Intercalar grande y con el foramen del nervio craneal IX 12,1.
 - 2 epurales presente 46,1.
- Nodo 34 a *Omosomopsis*
 - Inserción del primer pterigióforo dorsal entre las espinas neurales 2 y 4, 33,1.
 - Hueso “Y” presente 47,1.
 - Menos de 6 hipurales 49,1.
- Nodo 34 a 33
 - Margen posterior del postmaxilar con una muesca 3,1.

- Orbitoesfenoides presente 10,1.
- Branquistegales anteriores similares en tamaño a branquiostegos posteriores 23,0.
- Inserción de los epineurales al menos una parte sobre las costillas 26,2.
- Epipleurales ausentes 27,1.
- 1 supraneural osificado 31,2.
- Nodo 33 a *Sphenocephalus*.
 - Antorbital presente 7,0.
 - Aleta adiposa ausente 39,0.
 - Espina de aleta pélvica presente 65,1.
- Nodo 33 a 32.
 - Supramaxila posterior ausente 5,1.
 - Centrum de segunda vértebra ural e hipurales superiores fusionados 42,1.
 - Parhypural truncado proximalmente por la pérdida del arco hemal y separado del primer centrum pre ural, 48,1.
 - El postcleitrum es de 1 solo hueso 53,1.
- Nodo 32 a 30
 - Dientes palatinos ausentes 20,1.
 - Primera espina neural dorsalmente asociada o suturada al neurocráneo 29,1.
 - Segundo centrum vertebral abreviado en tamaño 30,1.
 - Ningún supraneural osificado 31,3.
 - Espinas de aleta dorsal ausentes 35,0.
 - Espinas de aleta anal ausentes 40,0.
 - Primer uroneural fusionado al último centrum ural 45,1.

- Menos de 6 hipurales 49,1.
- 17 ó menos rayos principales en aleta caudal 51,2.
- Contacto de cinturas pélvica y escapular a nivel de cleitrum 58,1.
- Proceso medio de huesos pélvicos no se sobrelapan 62,0.
- Radios pélvicos autógenos presentes 63,1.
- Nodo 30 a 28
 - Proceso ascendente del premaxilar del mismo tamaño que el proceso alveolar 1,1.
 - Intercalar pequeño y no contiene al foramen del nervio craneal IX 12,0.
 - Metapterigoides pequeño y no en contacto con el cuadrado 18,1.
 - Rayos suaves de aletas no pareadas, todos si ramificar 41,1.
 - Rayos suaves de aleta pectoral no ramificados 5,1.
 - Alas internas de hueso pélvico unidas medialmente 61,1.
- Nodo 28 a *Stylephorus*
 - Proceso postmaxilar de prmaxila ausente 2,0.
 - Mesetmoides mediano o posterior al lateral etmoides 9,1.
 - Extremo distal del primer pterigióforo dorsal orientado anteriormente 34,1.
 - Alargado y no bifurcado el primer rayo suave de la aleta dorsal 38,1.
 - No cuenta con hipurales 46,3.
 - Inserción de la aleta pectoral horizontal 54,1.
 - 5 o menos rayos suaves de la aleta pélvica 64,1.
- Nodo 28 a 27.
 - Epioccipital fusionado al posttemporal 13,2.
 - Inserción del primer pterigióforo dorsal entre las espinas dorsales 2 y 4, 33,2.

- Espinas de aleta dorsal presentes 35,1.
- Primer espina de aleta dorsal ausente 37,1.
- Espinas de aleta anal presente 40,1.
- Segundo centrum ural y primer ural fusionados 43,1.
- Espinas de aleta pélvica presentes 65,1.
- Nodo 27 a *Cyttus*
 - Basiesfenoides presente 11,0.
 - Solo un supraneural osificado 31,2.
- Node 27 a *Zeus*
 - Inserción proximal del ligamento de Baudelot en el exoccipital 25,2.
 - Presencia de 1 epural 46,2.
 - Hueso Y presente 47,1.
- Nodo 30 a 29
 - Etmoides lateral en contacto con el vómer 8,1.
 - Inserción del primer pterigióforo dorsal entre las espinas 2 y 4 33,1.
 - Hueso Y presente 47,1.
 - Foramen escapular entre escapula y coracoides 52,1.
- Nodo 29 a *Bregmaceros*
 - Extremo distal del primer pterigióforo dorsal orientado anteriormente 34,1.
 - Primer rayo sube de aleta dorsal elongado y no ramificado presente 38,1.
 - Presencia de r rayos autógenos en aleta pectoral 55,1.
- Nodo 29 a *Merluccius*
 - Ceratohiales posteriores y anteriores suturados 21,1.
- Nodo 32 a 31

- Proceso postmaxilar de premaxila ausente 2,0.
- Articulación cráneo hiomandibular de 2 cabezas 17,0.
- Ceratohiales posteriores y anteriores suturados 21,1.
- Nodo 31 a *Percopsis*
 - Antorbital presente 7,0.
 - Aleta adiposa presente 39,0.
 - Parhipural articulado o fusionado al primer centrum preural 48,0.
 - Borde anterior de cintura pélvica posterior al postcleitrum distal 57,0.
- Nodo 35 a *Polymixia*
 - Antorbital presente 7,0.
 - Articulación cráneo hiomandibular de 2 cabezas 17,0.
- Nodo 43 a 42
 - Antorbital presente 7,0.
 - Articulación cráneo hiomandibular de 2 cabezas 17,0.
 - Inserción proximal del ligamento de Baudelot en el basioccipital 25,1.
 - Inserción de los epineurales al menos al menos alguno sobre las costillas 26,2.
 - Epipleurales ausentes 27,1.
 - Articulación tipo cadena en las espinas de aleta dorsal presente 36,1.
 - Contacto entre la cintura pélvica y cintura escapular a nivel de cleitrum 58,1.
 - Proceso anteromedial de huesos pélvicos presentes 59,1.
 - Base de la espina de la aleta pélvica asimétrica 66,1.
- Nodo 42 a 37
 - Margen posterior del proceso postmaxilar de la premaxila 3,1.
 - Presencia de 2 supraneurales osificados 31,1.

- Nodo 37 a *Stichocentrus*
 - No firmemente unido al borde dorsal del posttemporal 13,0.
- Nodo 37 a *Hoplostethus*
 - Inserción del primer pterigióforo dorsal entre espina neurales 2 y 4 33,1.
- Nodo 42 a 41
 - Primera espina de aleta dorsal ausente 37,1.
 - Centrum de segunda vértebra ural e hipurales superiores fusionados 42,1.
 - Centrum de segunda vértebra ural y primera ural fusionados 43,1.
 - Menos de 6 hipurales discretos 49,1.
 - Proceso mediano de huesos pélvicos no sobrelapados 62,0.
- Nodo 41 a 40
 - Supramaxila anterior presente 4,1.
 - Antorbital ausente 7,1.
 - Orbitoesfenoides ausente 10,1.
 - Ceratohiales anteriores y posteriores suturados 21,1.
 - Inserción del primer pterigióforo dorsal entre las espinas 2 y 4, 33,1.
 - Menos de 17 rayos principales en aleta caudal 51,2.
 - Ala pélvica dorsal externa del mismo tamaño que la interna 60,1.
 - Radios pélvicos autógenos 63,1.
 - 5 o menos radios suaves en la aleta pélvica 64,1.
- Nodo 40 a 39
 - Presencia de 2 epurales 46,1.
- Nodo 39 a 38
 - Ningún supraneural osificado 31,3.

- Espinas de aleta anal ausentes 40,0.
- Centrum de segunda vértebra ural y primera ural autógenos 43,0.
- Espina neural de segunda vértebra preural alargada y con forma de espina 44,1.
- Alas internas del hueso pélvico separadas 61,0.
- Nodo 38 a *Halobatrachus*
 - Proceso ascendente del premaxilar del mismo tamaño que el proceso alveolar 1,1.
 - Supramaxila posterior ausente 5,1.
 - Basiesfenoides ausente 11,1.
 - Primera espina neural dorsalmente asociada con el neurocráneo 29,1.
 - Postcleitrum de 1 solo hueso 53,1.
- Nodo 38 a *Brotula*
 - Margen posterior del proceso postmaxilar de la premaxila ensanchado 3,1.
 - Centrum de segunda vértebra abreviado en longitud 30,1.
 - Espinas de aleta dorsal ausentes 35,0.
 - Primera espina de aleta dorsal continua con la aleta dorsal 37,0.
 - Parhipural truncado proximalmente por la pérdida del arco hemal y separado del primer centrum ural 48,1.
 - Contacto entre cintura pélvica y pectoral, la cintura pectoral es anterior a la pélvica 58,3.
- Nodo 41 a *Sargocentron*
 - Primer uroneural fusionado con el centrum terminal 45,1.
- Nodo 48 a 47

- Supramaxila anterior ausente 4,1.
- Todos los supraneurales anteriores a la primera espina neural 32,1.
- Primer rayo no ramificado de aleta dorsal presente 38,1.
- Sobrelapamiento del esqueleto caudal por los rayos de la aleta caudal extenso 50,1.
- Nodo 47 a 46
 - Mesetmoides medio o posterior al lateral etmoides 9,1.
 - Frontal forma parte de la cresta sagital 14,1.
 - Proceso anterior del palatino ausente 19,1.
 - Dientes palatinos ausente 20,1.
 - Presencia de 2 epurales 46,1.
 - Menos de 6 hipurales discretos 49,1.
- Nodo 46 a *Aipichthyoides*
 - Supramaxila anterior presente 4,0.
- Nodo 46 a 45
 - Proceso ascendente del premaxilar de igual tamaño al proceso alveolar 1,1.
 - Supramaxila posterior ausente 5,1.
 - Boveda frontal presente 15,1.
 - Articulación entre ceratohyal e hipohyal ventral condilar 22,1.
 - Epipleurales ausentes 27,1.
 - Presencia de 2 supraneurales osificados 31,1.
 - Inserción del primer pterigióforo dorsal anterior a la primera espina dorsal 33,3

- Centrum de segunda vértebra ural e hipurales superiore fusionados 42,1.
- Postcleitrum de un solo hueso 53,1.
- Nodo 45 a *Velifer*
 - Inserción proximal del ligamento de Baudelot Ente la primera vértebra abdominal y exoccipital 25,3.
 - Presencia de 3 epurales 46,0.
 - Presencia de 6 hipurales discretos 49,0.
- Nodo 45 a 44
 - Inserción de epineurales al menos uno en las costillas 26,2.
 - Solo un supraneural osificado 31,2.
 - Espinas de aleta dorsal ausentes 35,0.
 - Espinas de aleta anal ausentes 40,0.
 - Inserción de aleta pectoral horizontal 54,1.
 - Presencia de 3 radios pectorales autógenos 55,1.
 - Radios pélvicos autógenos ausentes 63,1.
- Nodo 44 a *Regalecus*
 - Centrum de segunda vértebra abreviado en largo 30,1.
 - Ningún supraneural osificado 31,3.
 - Extremo distal del primer pterigióforo dorsal orientado anteriormente 34,1.
 - Ningún rayo suave bifurcado 41,1.
 - Ningún epural 46,3.
 - 17 ó menos rayos principales de aleta caudal 51,2.
 - Presencia de 5 o menos rayos suaves de aleta pélvica 64,1.