



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Descripción osteológica y relaciones filogenéticas de
ejemplares fósiles del orden Gonorynchiformes (Teleostei,
Ostariophysii) del Paleoceno (Daniano) de Chiapas,
México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

Alberto Guadarrama Pérez



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. KLEYTON MAGNO CANTALICE
SEVERIANO**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

2022



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

Guadarrama

Pérez

Alberto

55 11 37 67 69

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

31413725-4

2. Datos del tutor

Dr.

Kleyton Magno

Cantalice

Severiano

3. Datos de la presidenta

Dra.

Marisol

Montellano

Ballesteros

4. Datos de la vocal

Dra.

Claudia Patricia

Ornelas

García

5. Datos del sinodal 1

M. en C.

Gabino

de la Rosa

Cruz.

6. Datos del sinodal 2

Dr.

Jesús

Alvarado

Ortega

7. Datos del trabajo escrito.

Descripción osteológica y relaciones filogenéticas de ejemplares fósiles del orden Gonorynchiformes (Teleostei, Ostariophysii) del Paleoceno (Daniano) de Chiapas, México

113p

2022

*Do Not Go Gentle
Into That Good Night*

Dylan Thomas

No te adentres dócil en esa noche callada,
la vieja guardia ha de arder y rugir hasta el final:
rabia, rabia contra la muerte de la llama.

Aunque para el sabio esta oscuridad no es mala,
viendo que su palabra no creó electricidad,
no se adentra dócil en esa noche callada.

El bueno al despedirse le llora a la enseñada
dónde brillantes sus andanzas pudieron danzar,
y rabia, rabia contra la muerte de la llama.

El osado que al sol en vuelo aclama y da caza,
y ve, ya tarde, que de aflicción abre un caudal,
no se adentra dócil en esa noche callada.

El cauto agoniza y mira, su vista nublada,
ciega mirada que podría alegrarse y centellar,
y rabia, rabia contra la muerte de la llama.

Y ahora, padre mío, en esta hora desolada,
te ruego me maldigas, me bendigas al llorar.
No te adentres dócil en esa noche callada,
rabia, rabia contra la muerte de la llama.

Traducción de Camila Jiménez

Agradecimientos:

A la Escuela Nacional Preparatoria plantel 6 y a la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México por mi formación académica gratuita y laica, consecuentemente también por mi formación interpersonal.

Al Dr. Kleyton Cantalice por su tiempo, no solo como director de tesis, también por ser mi mentor y mi amigo.

A todos los profesores, personal y compañeros del taller de paleontología de vertebrados, en particular a la Dra. Iriliana López, Gerardo Álvarez y Biól. Bernardo Carranza por sus conocimientos, consejos, paciencia y amistad.

Al jurado de tesis, Dra. Patricia Ornelas, M. en C. Gabino de la Rosa, Dra. Marisol Montellano y Dr. Jesús Alvarado por su valioso aporte a este trabajo. A la par el Dr. Jesús y la Dra. Marisol por mi formación y la oportunidad de entrar al grupo de trabajo de Paleontología de Vertebrados del Instituto de Geología.

A los dueños/ejidatarios de las canteras: la familia Montejo, a los residentes del poblado de Belisario Domínguez, por su ayuda y por dejarme extraer los fósiles usados en este trabajo.

A Camila Jiménez del ENALLT por su traducción del poema *Do Not Go Gentle Into That Good Night* de Dylan Thomas.

A título personal:

A todos y cada uno de los profesores que me han formado, en particular a la profesora Graciela Buen Abad de mi secundaria por mostrarme por primera vez los saberes de la biología; al Dr. Rodolfo Salas, Dra(c). Cecilia Calderón, M. en C. Sinué Fonseca, Dra. Adriana Miranda, Dr. Antonio Lazcano y al Dr. Miguel Torres por cultivar las bases, los matices y, sobre todo, mi interés durante la carrera.

A Raquel Aline, por toda la paciencia y cariño durante dos de los años más cruciales de mi formación académica y personal.

A todos mis amigos y amigas, del pasado y del presente; en especial a Abril, Alexsa, Diana, Nancy, Pamela, Valeria, Mauricio, Albertos, Erasmo, Carlos, Rodrigo, Fernando, Roberto, Adán, Víctor, Eduardo, Manuel, Rodolfo, Justin. Por las memorias. Por el futuro.

A Metzneri, por su amor y apoyo incondicional, por acompañarme durante los momentos más difíciles de mi vida.

A mi familia, por su apoyo. En particular a mis abuelos: Fernando, Raquel, Agustina y Vicente, por cuidarme.

A mis hermanos Daniel y Fernando, por ser mi sangre.

A mis padres Fernando y Laura, por el amor y por permitirme conseguir el sueño que persigo desde que tengo memoria: ser paleontólogo.

Dedicada a mi padre, Fernando Guadarrama Morales.

Resumen

Las localidades División del Norte y Belisario Domínguez se encuentran al Noreste del estado de Chiapas, próximas al sitio arqueológico de Palenque, dentro de los municipios de Palenque y Salto del Agua respectivamente. Ambas localidades corresponden al primer piso del Paleoceno, el Daniano, hace aproximadamente 63 millones de años. El componente paleontológico más conspicuo es una ictiofauna, cuya diversidad reconocida hasta la fecha incluyen distintos órdenes y familias, incluyendo algunos ejemplares preliminarmente asignados al orden Gonorynchiformes en estudios anteriores. El orden Gonorynchiformes (Chanidae, Gonorynchoidei y Kneriidae) es un pequeño grupo de teleósteos del superorden Ostariophysii. A través de la comparación anatómica con el taxón actual *Chanos chanos*, otros fósiles afines y su inclusión en el análisis filogenético más actualizado disponible, se corroboró que los ejemplares de ambas localidades previamente identificados como Gonorynchiformes pertenecen a dicho orden, a la familia Chanidae y al género *Chanos*. Este hallazgo representa el primer registro fósil de la familia Chanidae en México y Norteamérica, además de ser apenas el tercero del Paleoceno en el mundo. Su afinidad con el taxón actual *Chanos chanos* es evidente puesto que las únicas diferencias yacen en una ligera variación en la altura máxima del cuerpo y una configuración distinta en las alas del mesetmoides. Dada la amplia plasticidad morfológica de *Chanos chanos*, los ejemplares aquí estudiados son referidos como *Chanos* sp. a falta de más evidencia, como la revisión y comparación con las otras especies fósiles de *Chanos*. A partir de la topología del análisis filogenético, es claro que la familia Chanidae experimentó una diversificación importante en el Albiano-Aptiano a lo largo de la ruptura del supercontinente Gondwana. En algún punto, *Chanos* colonizó el Tetis circumtropical; quizás a partir del cambio entre los componentes de la fauna cretácica y cenozoica de la familia Chanidae; cambio que por su parte podría estar asociado al evento de extinción masiva K/Pg (MEEK/P). En algún momento del Cenozoico *Chanos* colonizó el Indo-Pacífico, se extinguió en el Atlántico/Caribe y en otros cuerpos remanentes del Tetis. Finalmente, la presencia de ejemplares de *Chanos* juveniles aunado a otros aspectos paleontológicos de las localidades como, la presencia de un clado mayormente de agua dulce, otros peces juveniles y de plantas, podrían sugerir que estas se depositaron en ambientes transicionales; sin embargo, se necesita más evidencia para corroborar dicha hipótesis, pues hasta la fecha solo se sabe que las formaciones Tenejapa y Lacandón representan una plataforma carbonatada somera.

Palabras Clave: Gonorynchiformes, *Chanos*, Paleoceno, México, estasis

Abstract

The Division del Norte and Belisario Domínguez localities are in the northeast of the state of Chiapas, close to the archaeological site of Palenque, within the municipalities of Palenque and Salto del Agua, respectively. Both localities correspond to the first stage of the Paleocene, the Danian, approximately 63 million years ago. The most conspicuous paleontological component is an ichthyofauna, whose diversity recognized to date includes different orders and families, including some specimens preliminarily assigned to the order Gonorynchiformes in previous studies. The order Gonorynchiformes (Chanidae, Gonorynchoidei, and Kneriidae) is a small teleost group of the superorder Ostariophysii. Through the anatomical comparison with the extant *Chanos chanos*, other related fossils and their inclusion in the most up-to-date phylogenetic analysis available, it was confirmed that the specimens from both localities previously identified as Gonorynchiformes belong to that order, to the family Chanidae and to the genus. This finding represents the first fossil record of the Chanidae family in Mexico and North America, as well as being only the third from the Paleocene in the world. Its affinity with the extant taxon *Chanos chanos* is evident since the only differences lie in a slight variation in the maximum height of the body and a different configuration in the wings of the mesethmoid. Given the wide morphological plasticity of *Chanos chanos*, the specimens studied here are referred to as *Chanos* sp. in the absence of further evidence. From the topology of the phylogenetic analysis, the family Chanidae underwent a major diversification in the Albian-Aptian along the breakup of the Gondwana supercontinent. At some point, *Chanos* colonized circumtropical Tethys; perhaps from the change between the Cretaceous and Cenozoic faunal components of the Chanidae family; change that in turn could be associated with the mass extinction event K/Pg (MEEK/P). At some moment in the Cenozoic *Chanos* colonized the Indo-Pacific, became extinct in the Atlantic/Caribbean and other remnant bodies of the Tethys. Finally, the presence of juvenile *Chanos* specimens, together with other paleontological aspects of the localities, could suggest that they were deposited in transitional environments; however, more evidence (perhaps sedimentological) is needed to corroborate this hypothesis, since to date it is only known that the Tenejapa and Lacandón formations represent a shallow carbonate platform.

Keywords: Gonorynchiformes, *Chanos*, Paleocene, Mexico, stasis

Índice

INTRODUCCIÓN	1
1.1 Marco teórico.....	1
1.2 Área de estudio	10
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	17
2.1 Objetivo general	17
2.2 Objetivos particulares.....	17
2.3 Hipótesis	18
MATERIAL Y MÉTODOS	18
3.1 Trabajo de campo.....	18
3.2 Trabajo de laboratorio.....	19
3.3 Análisis filogenético.....	20
RESULTADOS	22
4.1 Paleontología sistemática	22
4.2 Material referido	22
4.3 Descripción.....	24
4.3.1 Características generales del cuerpo.....	24
4.3.2 Neurocráneo.....	26
4.3.3 Circumborbitales	29
4.3.4 Maxila.....	29
4.3.5 Mandíbula.....	31
4.3.6 Suspensorio.....	31
4.3.7 Serie opercular	32
4.3.8 Regiones hioideas y branquiostegales	33
4.3.9 Columna vertebral	34
4.3.10 Huesos intermusculares	35
4.3.11 Cintura pectoral	37
4.3.12 Cintura pélvica.....	38
4.3.13 Aleta dorsal.....	38
4.3.14 Aleta anal.....	40
4.3.15 Esqueleto caudal	42
4.3.16 Escamas	44
4.4 Análisis filogenético.....	45

DISCUSIÓN	51
5.1 Análisis filogenético.....	51
5.1.1 Topología.....	51
5.1.2 Mapeo de caracteres	52
5.2 Comparación de <i>Chanos</i> sp. de Chiapas y otros géneros fósiles de Chanidae	54
5.3 Comparación de <i>Chanos</i> sp. de Chiapas con otras especies fósiles de <i>Chanos</i>.....	56
5.4 Comparación de <i>Chanos</i> sp. de Chiapas con la especie actual <i>Chanos chanos</i>.....	56
5.5 Variación y plasticidad morfológica en <i>Chanos chanos</i> y la familia Chanidae.....	60
5.6 Linaje del género <i>Chanos</i> como relicto filogenético y ejemplo de estasis morfológica	63
5.7 <i>Chanos</i> sp. de Chiapas, una especie indeterminada.....	67
5.8 Interpretaciones paleoambientales	68
5.9 Biogeografía histórica y diversidad de la familia Chanidae y el orden	
Gonorynchiformes.....	70
CONCLUSIONES	75
Referencias bibliográficas	77
Anexos	91
8.1 Caracteres y estados (Ribeiro et al., 2018).....	91
8.2 Matriz de caracteres (Ribeiro et al., 2018 + <i>Chanos</i> sp.).....	99

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1.	Región anterior del esqueleto axial de dos ostariofisios.....	1
Figura 2.	Filogenia del superorden Ostariophysi.....	2
Figura 3.	Hipótesis filogenética del orden Gonorynchiformes.....	3
Figura 4.	Hipótesis filogenética sobre las relaciones de los Gonorynchiformes a partir de datos morfológicos de Poyato-Ariza et al. (2010).....	4
Figura 5.	<i>Chanos chanos</i> (Fabricius, 1775), la única especie actual de la familia Chanidae.....	5
Figura 6.	Rango estratigráfico de los géneros fósiles del orden Gonorynchiformes considerados válidos por Fara et al. (2010).....	7
Figura 7.	Árbol filogenético más parsimonioso de Ribeiro et al. (2018) sobre las relaciones filogenéticas de los miembros de la familia Chanidae.....	8
Figura 8.	Mapa de la zona de estudio.....	12
Figura 9.	Visión general de los sitios paleontológicos de la unidad Tenejapa-Lacandón.....	13
Figura 10.	Estratos laminados expuestos en Belisario Domínguez.....	14
Figura 11.	Medidas tomadas de <i>Chanos chanos</i>	19
Figura 12.	<i>Chanos</i> sp. de Chiapas, ejemplar CHA001.....	23
Figura 13.	<i>Chanos</i> sp. de Chiapas, Ejemplar CHA007.....	23
Figura 14.	<i>Chanos</i> sp. de Chiapas, sección anterior del ejemplar CHA001.....	27
Figura 15.	<i>Chanos</i> sp. de Chiapas, zona anteroventral del ejemplar CHA005 bajo luz UV	30
Figura 16.	<i>Chanos</i> sp. de Chiapas, intermusculares posteriores del ejemplar CHA003.	36
Figura 17.	<i>Chanos</i> sp. de Chiapas, aleta dorsal con conteo de radios....	39
Figura 18.	<i>Chanos</i> sp. de Chiapas, aleta anal con el conteo de radios.....	41
Figura 19.	<i>Chanos</i> sp. de Chiapas, aleta caudal del ejemplar CHA006 bajo luz UV...	43
Figura 20.	Escamas desarticuladas asociadas a <i>Chanos</i> sp. de Chiapas.....	44

Figura 21.	Único árbol filogenético más parsimonioso (CI= 0.74; RI= 0.55; 169 pasos de longitud) con las relaciones de la familia Chanidae.	45
Figura 22.	Escamas en <i>Chanos</i> sp. de Chiapas y <i>Chanos chanos</i>	57
Figura 23.	Aletas caudales de Chanidae.....	57
Figura 24.	Vista dorsal del mesetmoides en algunos Gonorynchiformes.....	58
Figura 25.	Distribución estratigráfica de todos los taxones de la familia Chanidae	71
Figura 26.	Distribución de los taxones fósiles de la familia Chanidae en un mapa actual.....	72

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1.	Medidas en milímetros y proporciones de los ejemplares de <i>Chanos</i> sp.	25
Tabla 2.	Características merísticas de <i>Chanos</i> sp.....	26
Tabla 3.	Características merísticas de <i>Chanos chanos</i> y <i>Chanos</i> sp. de Chiapas.....	59

Acrónimos institucionales

CNP – Colección Nacional de Paleontología
IGM – Instituto de Geología
INAH – Instituto Nacional de Antropología e Historia
UNAM – Universidad Nacional Autónoma de México

Abreviaturas de las estructuras osteológicas y datos merísticos

IX y X – nervios craneales	LBA – Longitud (base) de aleta anal	posteriores
aa – ángulo-articular	LBD – Longitud (base) aleta dorsal	phy – parhipural
AC – Altura de la cabeza	LC – Longitud aleta caudal	pl – costilla pleural
AMC – Altura máxima del cuerpo	let – etmoides lateral	pmx – premaxilar
APC – Altura pedúnculo caudal	LPA – Longitud preanal	pop – preopercular
boc – basioccipital	LPD – Longitud predorsa	pt – pterotico
circ – <i>circuli</i>	LPPv – Longitud prepélvica	ptt – posttemporal
cls – <i>claustrum</i>	LPsA – Longitud postanal	pu – centro preural
cl – cleitro	LPT – Longitud aleta pectoral	q – cuadrado
cm – centímetros	LPv – Longitud aleta pélvica	rad – <i>radii</i>
co – coracoides	LT – Longitud total	ret – retroarticular
d – derecho	met – mesetmoides	sa – escapula
den – dentario	mm – milímetros	sc – <i>scaphium</i>
epin – epineurales	mtg – metapterigoides	scl – supracleitro
epipl – epipleurales	mx – maxilar	SL – Longitud estándar
ep – epural	na – arco neural	sn – supraneurales
exo – exoccipital	op – opercular	so – supraorbital
fr – frontal	os – <i>os suspensorium</i>	soc – supraoccipital
HL – Longitud de la cabeza	p – página	sop – subopercular
hy – placas hipurales	pal – autopalatino	sp – especie
hym – hiomandibular	par – paraesfenoides	sph – esfenoides
iop – interopercular	p.ej. – por ejemplo	tr – <i>tripus</i>
iorb2 – infraorbital dos	p.epin – epineurales	u – centro ural
		un – uroneural

INTRODUCCIÓN

1.1 Marco teórico

El superorden Ostariophysii (Cypriniformes, Characiformes, Siluriformes, Gymnotiformes y Gonorynchiformes) es un grupo diverso de peces teleósteos compuesto por cerca de 10,000 especies, lo que representa cerca del 28% de todos los peces actuales conocidos (Nelson et al., 2016) y el 67% de la diversidad de peces de agua dulce (Nakatani et al., 2011). Los miembros del orden Gonorynchiformes se caracterizan por poseer un aparato de Weber incipiente o rudimentario que difiere de aquel observado en otros Ostariophysii, donde existe una modificación extrema en la forma de los arcos neurales y centros de las primeras vertebrales abdominales que componen el aparato (Figura 1) (Grande y Poyato-Ariza, 1999; Grande y Arratia, 2010).

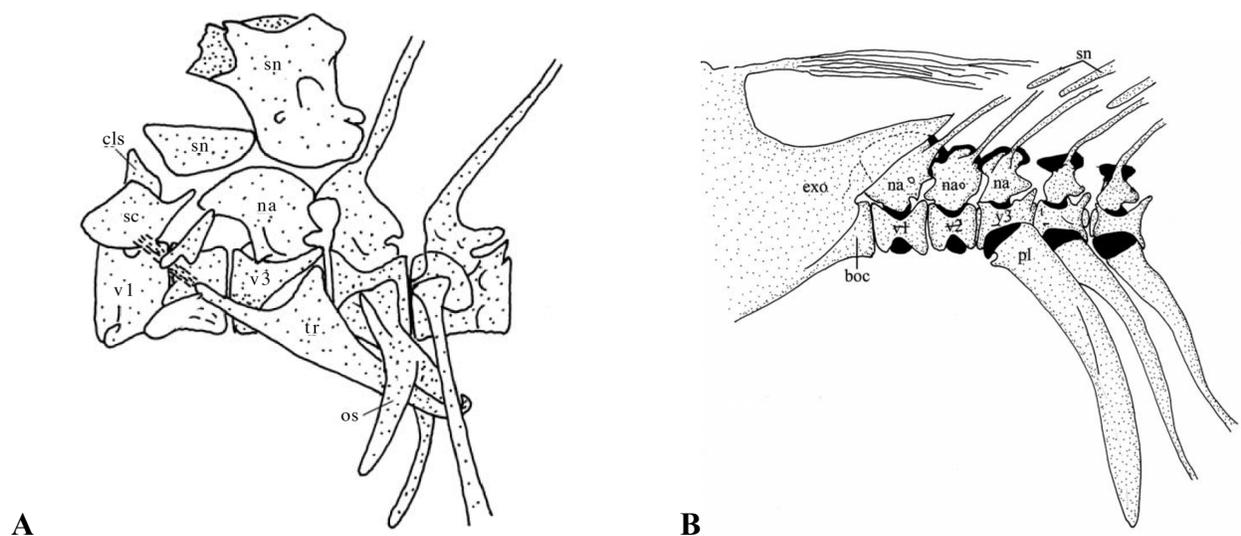


Figura 1. Región anterior del esqueleto axial de dos ostariofisios. A) Aparato de Weber del ciprínido *Opsariichthys uncirostris* (Temminck y Schlegel, 1846). B) Vértebras anteriores y su relación con el cráneo en *Chanos chanos* (Fabricius, 1775). Abreviaturas: boc, basioccipital; els, claustrum; exo, exoccipital; na, arco neural; os, *os suspensorium*; pl, costilla pleural; sc, scaphium; sn, supraneurales; tr, tripus; v1–v3, vértebras 1–3; elementos cartilagosos en negro. Tomados de Grande y Arratia (2010, figs. 2.3 y 2.4).

Aunque se conoce a la especie tipo desde mediados del siglo XVIII, las interrelaciones de los taxones que forman al orden Gonorynchiformes como lo conocemos hoy en día fueron materia de debate durante siglos (Grande y Poyato-Ariza, 1999; Poyato-Ariza et al., 2010). Históricamente, Berg (1940) y otros ictiólogos como Gosline (1960) o Jordan (1923) asignaron distintos taxa recientes y fósiles dentro del linaje Clupeomorpha. Berg (1940) erigió por primera vez el orden Gonorynchiformes, pero su hipótesis fue reafirmada hasta Greenwood et al. (1966) y Rosen y Greenwood (1970) donde se les situó como parte de la serie Anotophysi del superorden Ostariophysii, como grupo hermano de los Otophysi (también llamado Euostariophysii) (Figura 2). Estos resultados fueron fuertemente criticados hasta que Fink y Fink (1981) presentó su análisis cladístico (Patterson, 1984; Grande y Poyato-Ariza, 1999).

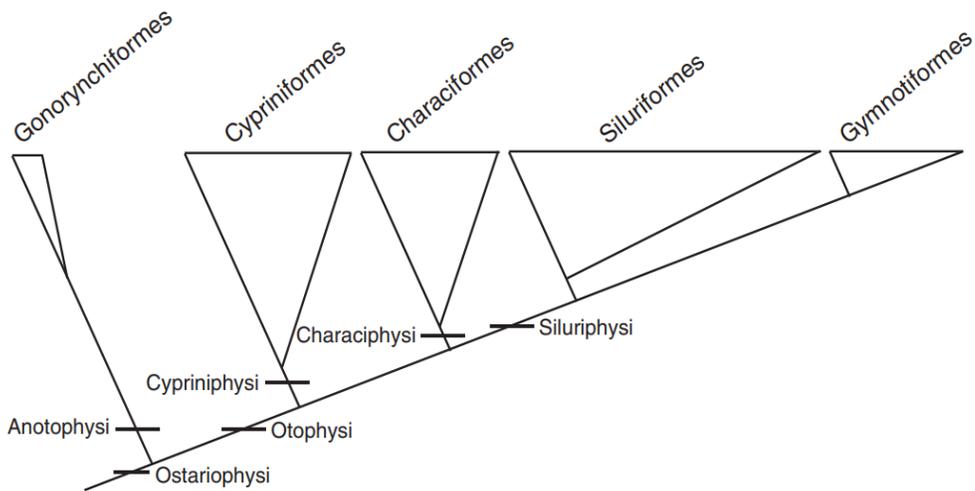


Figura 2. Filogenia del superorden Ostariophysii. Tomada de Nelson et al. (2016, p.175).

Grande y Poyato-Ariza (1999) presentaron el primer estudio cladístico de los Gonorynchiformes incluyendo tanto especies fósiles como actuales; donde se confirma la monofilia del orden y sus familias: Chanidae (subfamilias Rubiesichthyinae y Chaninae),

Gonorynchidae, Kneriidae (subfamilias Kneriinae y Phractolaeminae). Si bien la monofilia del orden y de cada familia han sido aceptadas universalmente en los trabajos de las últimas décadas, existen dos principales hipótesis donde las relaciones filogenéticas a nivel familia están en conflicto. Por un lado, los resultados basados en datos moleculares, así como los que combinan datos moleculares y morfológicos, proponen a la familia Gonorynchidae como grupo hermano del clado formado por Chanidae y Kneriidae (Figura 3) (Lavoué et al., 2005, 2012; Davis et al., 2013; Near et al., 2014). Por el contrario, los resultados generados a partir de datos morfológicos proponen a la familia Chanidae como grupo hermano del clado formado por Gonorynchidae y Kneriidae (Figura 4) (Fink y Fink, 1981; 1996; Patterson, 1984; Gayet, 1993; Grande, 1994, 1996; Grande y Poyato-Ariza, 1995, 1999; Poyato-Ariza, 1996; Johnson y Patterson, 1997; Poyato-Ariza et al., 2010; Amaral y Brito, 2012; Amaral et al., 2013; Ribeiro et al., 2018).

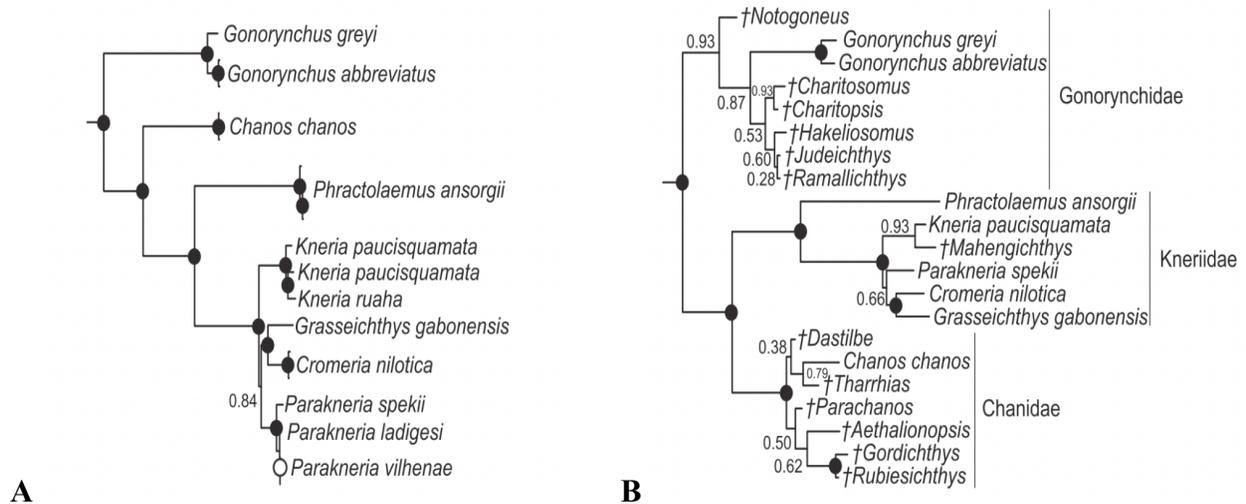


Figura 3. Hipótesis filogenética del orden Gonorynchiformes. A) A partir de datos moleculares. B) A partir de datos moleculares y morfológicos. Se muestra los valores de soporte posterior por debajo de 0.95. De Near et al. (2014, fig. 2).

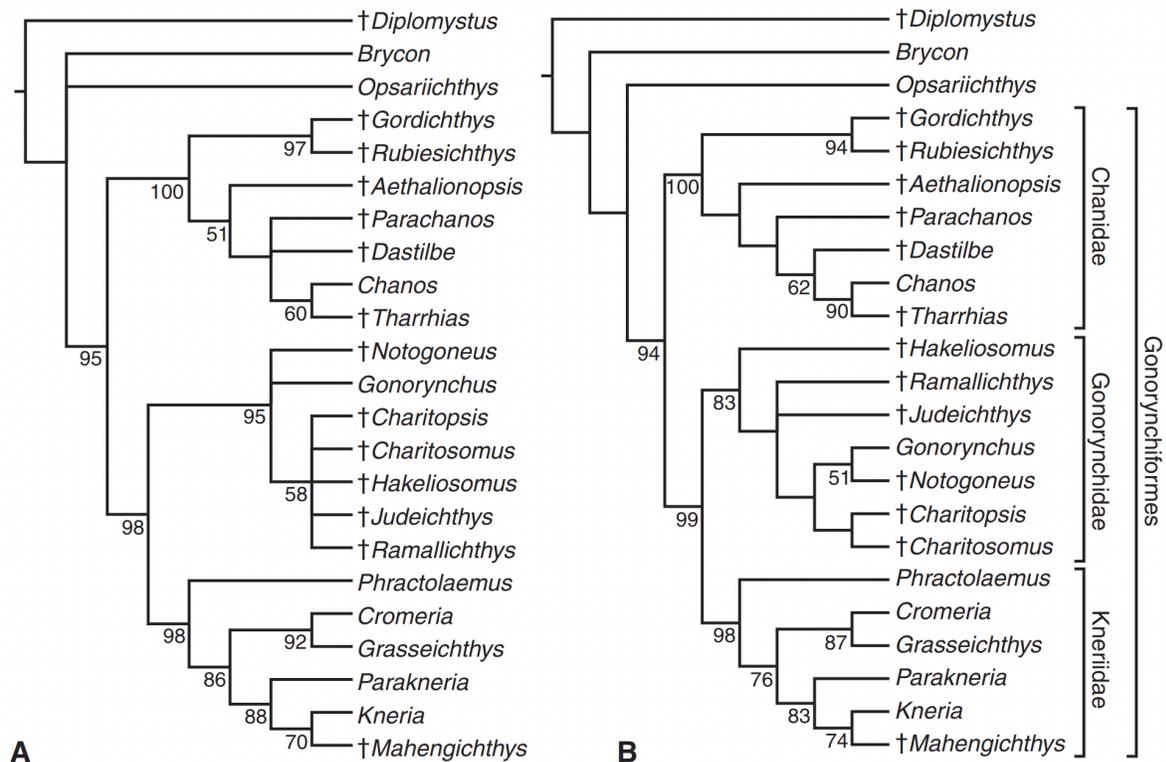


Figura 4. Hipótesis filogenética sobre las relaciones de los Gonorynchiformes a partir de datos morfológicos de Poyato-Ariza et al. (2010). A) Parsimonia (consenso estricto). B) Máxima verosimilitud. Valores de Bootstrap debajo de los nodos solo muestran valores arriba de 50. Tomado de Davis et al. (2013, fig. 17).

En la actualidad, la familia más diversa del orden es Kneriidae con aproximadamente 31 especies agrupadas en cinco géneros (*Kneria* Steindachner, 1866, *Parakneria* Poll, 1965 *Phractolaemus* Boulenger, 1921, *Grasseichthys* Géry, 1964 y *Cromeria* Boulenger, 1901) distribuidas en ambientes de agua dulce en África (Nelson et al., 2016). La familia Gonorynchidae está representada por un solo género actualmente: *Gonorynchus* Scopoli, 1777, posee cinco especies de peces marinos de agua profunda del Indo-Pacífico (Nelson et al., 2016). Por su parte, la familia Chanidae también está representada por un solo género actual: *Chanos* Lacepède, 1803 con una única especie viviente: *Chanos chanos* (Fabricius, 1775) (Figura 5). Este último es uno de

los peces marinos tropicales más importantes en la acuicultura, cuya historia puede ser rastreada hasta 500 años atrás (Quasim et al, 2019). Es un pez longevo, eurihalino (tolera desde agua dulce hasta hipersalina) y generalista que habita plataformas continentales y litorales de islas; su distribución parece coincidir con la distribución de los corales alrededor de todo el Indo-Pacífico, donde las aguas son someras, claras, tropicales/subtropicales, delimitadas por la termoclina de 20°C (Bagarinao, 1994; Adiputra et al., 2012; Freyhof et al., 2019; SriHari et al., 2019a, b).

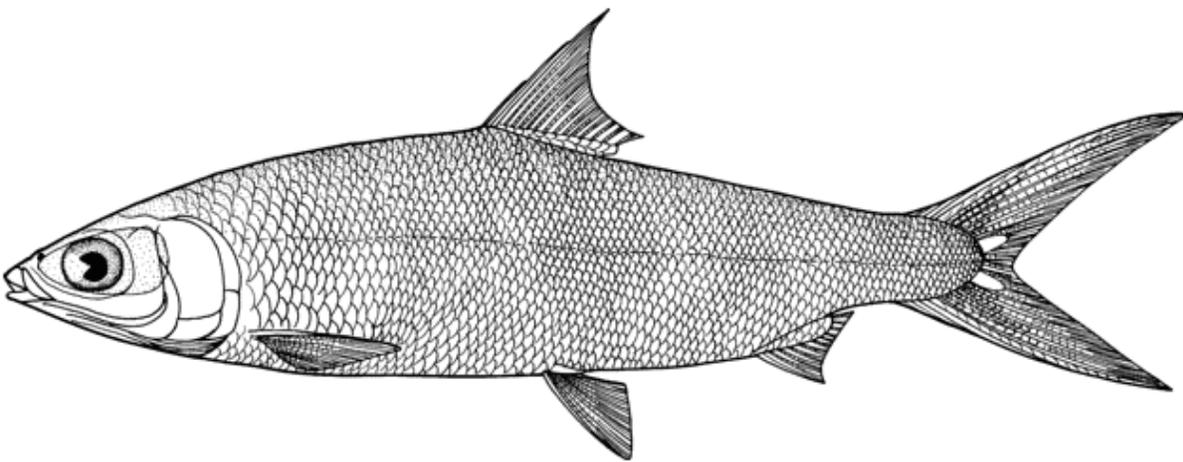


Figura 5. *Chanos chanos* (Fabricius, 1775), la única especie actual de la familia Chanidae. Dibujo modificado de Nelson et al. (2016, p. 176).

El ancestro común de los Gonorynchiformes probablemente fue marino (Nakatani et al., 2011). Estudios moleculares calibrados con fósiles sugieren que los Gonorynchiformes divergieron durante el Jurásico; en el Cretácico temprano los principales linajes del orden ya estaban bien establecidos (Davis et al., 2013; Near et al., 2014). El patrón de distribución de los fósiles del grupo es complejo y probablemente resultado de eventos de vicarianza y dispersión (Grande, 1999; Cavin, 2008); a la par, dicha distribución podría sugerir un origen Pangeano o Tetiano para el Orden Gonorynchiformes (Patterson, 1975; Grande, 1999), aunque un modelo que toma en cuenta ambas hipótesis podría ser una explicación plausible (Poyato-Ariza et al., 2010).

Dentro del orden, el origen Tetiano también ha sido sugerido para las familias Chanidae y Gonorynchidae (Jerzmańska, 1977; Gaudant, 1993; Amaral y Brito, 2012; Amaral et al., 2013).

Gran parte de la diversidad de los Gonorynchiformes reside en su registro fósil, hasta la fecha incluye cerca de 22 géneros y 37 especies fósiles que abarcan desde el Cretácico temprano hasta el Neógeno temprano (Figura 6) (Fara et al., 2010; Ribeiro et al., 2020, 2022); mismas que fueron recuperadas de alrededor de 50 sitios fosilíferos distribuidos por Europa, África, Asia, Australia, Norteamérica y Sudamérica donde se encuentran Gonorynchiformes (Fara et al., 2010; Davis et al., 2013; Ribeiro et al., 2018; Taverne et al., 2019). Este número de sitios es bajo en comparación con otros clados de ostariofisios (Fara et al., 2007). Más de la mitad de las localidades fósiles con Gonorynchiformes son cretácicas, cuatro del Paleoceno, nueve del Eoceno, 10 del Oligoceno y una del Mioceno (Fara et al., 2010; Davis et al., 2013; Taverne et al., 2019). A partir del Burdigaliense (Mioceno) no hay registro fósil de Gonorynchiformes (Figura 6). Un registro fósil tan pobre puede reflejar una diversidad reducida de los Gonorynchiformes a lo largo del tiempo geológico, o un registro fósil incompleto (Fara et al., 2007).

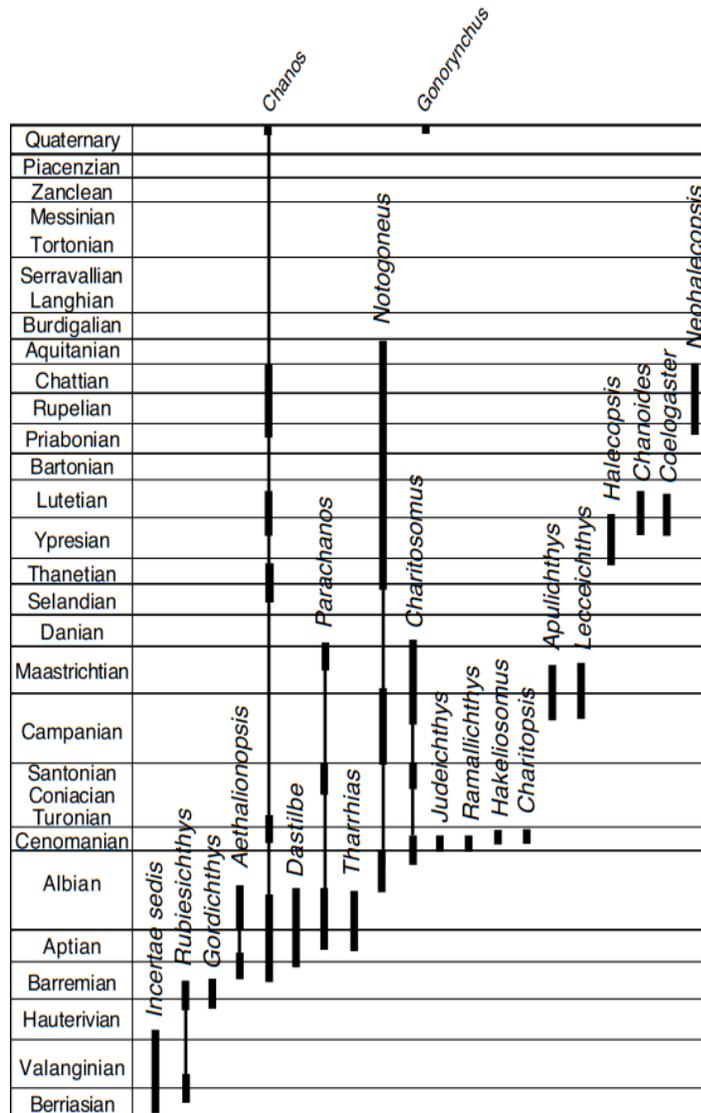


Figura 6. Rango estratigráfico de los géneros fósiles del orden Gonorynchiformes considerados válidos por Fara et al. (2010, fig. 6.6).

A pesar de ser un clado bien definido, la familia Chanidae incluye a varios fósiles cuya validez e identidad han sido cuestionadas; lo que ha resultado particularmente problemático en el desarrollo de estudios filogenéticos del grupo (p.ej. Brito y Amaral, 2008; Fara et al., 2010; Poyato-Ariza et al., 2010; Ribeiro et al., 2018, 2022). En Ribeiro et al. (2018) se encuentra la hipótesis filogenética de Chanidae más actualizada, que incluye a los taxones que ha sido posible codificar en una matriz de datos morfológicos (Figura 7).

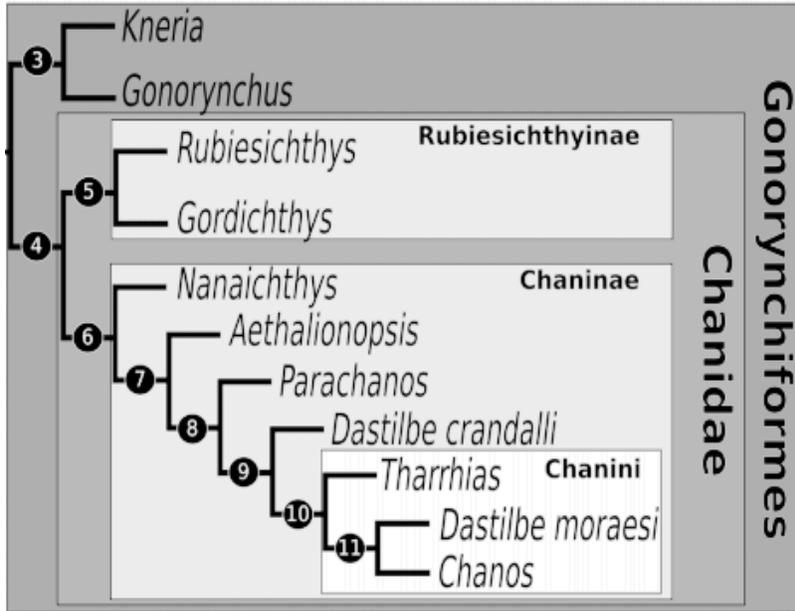


Figura 7. Árbol filogenético más parsimonioso de Ribeiro et al. (2018, fig. 4a) sobre las relaciones filogenéticas de los miembros de la familia Chanidae. *Dastilbe moraesi* ha sido recientemente reclasificado como *Francischanos moraesi* (Ribeiro et al., 2022).

Actualmente se reconocen cerca de 12 géneros y 15 especies fósiles tradicionalmente válidos incluidos en la familia Chanidae, procedentes de sitios en Sudamérica, Asia, África y Europa; algunas de estas especies son tan pobremente conocidas que no han sido incorporadas en análisis filogenéticos (Fara et al., 2010; Poyato-Ariza et al., 2010; Amaral y Brito, 2012; Taverne y Capasso, 2017; Ribeiro et al., 2018, 2020, 2022; Taverne et al., 2019). En el Cretácico de Europa han sido reportadas las especies *Aethalionopsis robustus* (Traquair, 1911): Guadant, 1966 del Barremiano-Aptiano temprano de Bélgica; *Parachanos* Arambourg y Schneegans, 1935 conocido por dos ejemplares indeterminados, uno del Cenomaniano-Maastrichtiano de Croacia y otro del Coniaciano-Santoniano) de Italia; *Prochanos rectifrons* Bassani, 1882 del Turoniano-Maastrichtiano de Croacia; *Caesus leopoldi* Costa, 1860 del Albiano de Italia; *Gordichthys conquensis* Poyato-Ariza, 1994 del Hauteriviano-Barremiano de España y *Rubiesichthys gregalis* Wenz, 1984 del Berriasiano-Valanginiano también de España (Fara et al., 2010). Esta última

especie es el registro más antiguo de la familia Chanidae y del orden Gonorynchiformes (Fara et al., 2010).

En el Cretácico de África también hay registro del género *Parachanos* con la especie *Parachanos aethiopicus* (Weiler, 1922): Arambourg y Schneegans, 1935 del Aptiano/Albiano en Gabón y Guinea Ecuatorial. En Sudamérica los registros cretácicos de la familia Chanidae están restringidos a localidades de edad aptiana-albiana en las regiones sureste y noreste de Brasil (Fara et al., 2010; Amaral y Brito, 2012; Ribeiro et al., 2022); donde figuran cuatro géneros monotípicos, *Dastilbe crandalli* Jordan, 1910; *Francischanos moraesi* (Silva-Santos 1955); *Tharrhias araripis* Jordan y Branner, 1908 y *Nanaichthys longipinnus* Amaral y Brito, 2012 (Dietze, 2007; Fara et al., 2010; Amaral y Brito, 2012; Ribeiro et al., 2018, 2022).

Durante el Cenozoico, con excepción de *Cabindachanos dartevellei* Taverne, De Putter, Florias y Smith, 2019 del Paleoceno (Daniano) de la Cuenca del Congo (África central) (Taverne et al., 2019), otros fósiles Chanidae cenozoicos pertenecen al género *Chanos*. Los taxones fósiles del género incluyen a *Chanos torosus* Danil'chenko, 1968 descubierto en depósitos del Paleoceno (Thanetiano) de Turkmenistán; *Chanos compressus* Stinton, 1977 representado solo por otolitos colectados en canteras del Eoceno (Ypresiano tardío) de Inglaterra; *Chanos forcipatus* Kner y Steindachner, 1863 del Eoceno (Lutetiano tardío-Barteniano temprano) de Italia; *Chanos brevis* (Heckel 1854) y *Chanos zignoi* Kner y Steindachner, 1863, reportados en Chiavon, Vicenza del Oligoceno (Chattiano y Rupeliano) también de Italia (Fara et al., 2010 Probablemente la mayoría hayan tenido una amplia tolerancia del rango de la salinidad (eurihalinos), a excepción de *Aethalionopsis* y *Gordichthys* que han sido recuperados de depósitos dulceacuícolas (Grande, 1999; Poyato-Ariza et al., 2010).

Hasta ahora, existen dos géneros de Gonorynchiformes reconocidos en Norteamérica, ambos miembros de la familia Gonorynchidae. Uno de estos es *Notogoneus* Cope, 1885, con nueve especies conocidas entre el Campaniano y el Mioceno, incluyendo tres de América; *N. montanensis* Grande y Grande, 1999, del Campaniano de Montana, USA; *N. osculus* Cope, 1885, de Wyoming; USA; y *N. maarvelis* Grande y Wilson, 2022, de los depósitos del Campaniano de Alberta, Canadá (Divay et al., 2020; Grande et al., 2022). El otro es *Sapperichthys chiapanensis* Amaral, Alvarado-Ortega, Brito, 2013 del Cenomaniano, procedente de los depósitos marinos explotados en la cantera El Chango, en Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México (Amaral et al., 2013). Adicionalmente, se ha reportado la presencia de un gonorynchiforme de gran tamaño y no identificado, encontrado en los estratos marinos del Albiano pertenecientes a la Formación Tlayúa, Puebla, México (Alvarado-Ortega y Núñez-Utrilla, 2008), así como otros ejemplares actualmente bajo estudio procedentes de los depósitos del Paleoceno de Palenque, Chiapas, México (Alvarado-Ortega et al., 2015, 2018; Guadarrama-Pérez et al., 2019).

1.2 Área de estudio

Los ejemplares estudiados fueron colectados en el Noreste de Chiapas, México; donde históricamente se han establecido los pueblos mayas. Durante parte del periodo precolonial los mayas ocuparon asentamientos, hoy en día zonas arqueológicas en el área; algunas de estas con fósiles asociados (Cuevas-García, 2008; Alvarado-Ortega et al., 2018). Desde finales del siglo XIX Sapper (1896) reportó peces fósiles en la zona arqueológica de Palenque. Después, Mulleried (1951) catalogó dos muestras (una de ellas de Sapper) de Palenque como posiblemente *Pycnodus* Agassiz, 1833 entre otros peces no identificados, invertebrados y foraminíferos. Investigaciones

posteriores reportaron dientes de tiburón fósiles y espinas de rayas en diferentes contextos arqueológicos del sitio de Palenque (p.ej. Ruz Lhuillier, 1958a–d, 1959; Borhegyi, 1961; Acosta, 1976; Fernández, 1991; González-Cruz, 1993; Olvera-Carrasco, 1997; López-Bravo et al., 2003; Venegas-Durán, 2005; Alvarado-Ortega et al., 2018).

Alvarado-Ortega et al. (2015, 2018) publicaron la investigación de un programa de colaboración entre el Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) y la Universidad Autónoma de México (UNAM), donde se buscaba la identificación taxonómica preliminar de los fósiles, su origen geológico y recientemente la descripción y discusión de su contexto arqueológico en los sitios Palenque, El Lacandón (20 km al oeste de Palenque) y Agua Clara (26 km al sur de Palenque). Se encontró evidencia del uso de dientes de tiburón fósiles como herramientas dadas las marcas de abrasión de origen artificial que coinciden con la mecánica de herramientas de corte; así como marcas de preparación de fósiles análogas a las aplicadas en la paleontología moderna, como la remoción de sedimento con la intención de descubrir su extensión; además de su presencia en entierros (Alvarado-Ortega et al., 2018). Se ha sugerido la influencia de los fósiles en la religiosidad maya, ya que algunos dioses se representan con dientes de tiburón, aletas y branquias o con conchas o bivalvos como orejeras (Cuevas-García y Alvarado-Ortega, 2009); además algunas actividades rituales sugieren que los fósiles podrían haber sido considerados parte de una época anterior, un tiempo mítico en el que el mundo estaba inmerso en las aguas primordiales (Cuevas-García y Alvarado-Ortega, 2012), de cierto modo y hasta cierto punto, análogo al pensamiento actual.

Alvarado-Ortega et al. (2018) concluyó que algunos de los peces fósiles de dichos sitios arqueológicos fueron recolectados de los sedimentos del Paleoceno de la zona, de donde actualmente se reconocen dos canteras que son lugar de extracción de lajas con propósitos

comerciales. Estas localidades son las referidas en este trabajo y son Belisario Domínguez y División del Norte; con número de catálogo IGM-loc. 3870 e IGM-loc. 3869 de la Colección Nacional de Paleontología (CNP) del Instituto de Geología (IG) de la UNAM. Se ubican en las coordenadas $17^{\circ} 25' 28.60''$ N y $91^{\circ} 58' 46.80''$ O para Belisario Domínguez y $17^{\circ} 16' 12.17''$ N y $97^{\circ} 40' 40.7''$ O para División del Norte (figura 8). División del Norte se encuentra en el municipio de Palenque, en las cercanías del sitio arqueológico de Palenque, el río Chacamax y del poblado de San Miguel; mientras que Belisario Domínguez se encuentra en el municipio de Salto de Agua, en la zona circundante al poblado homónimo (Figura 8).

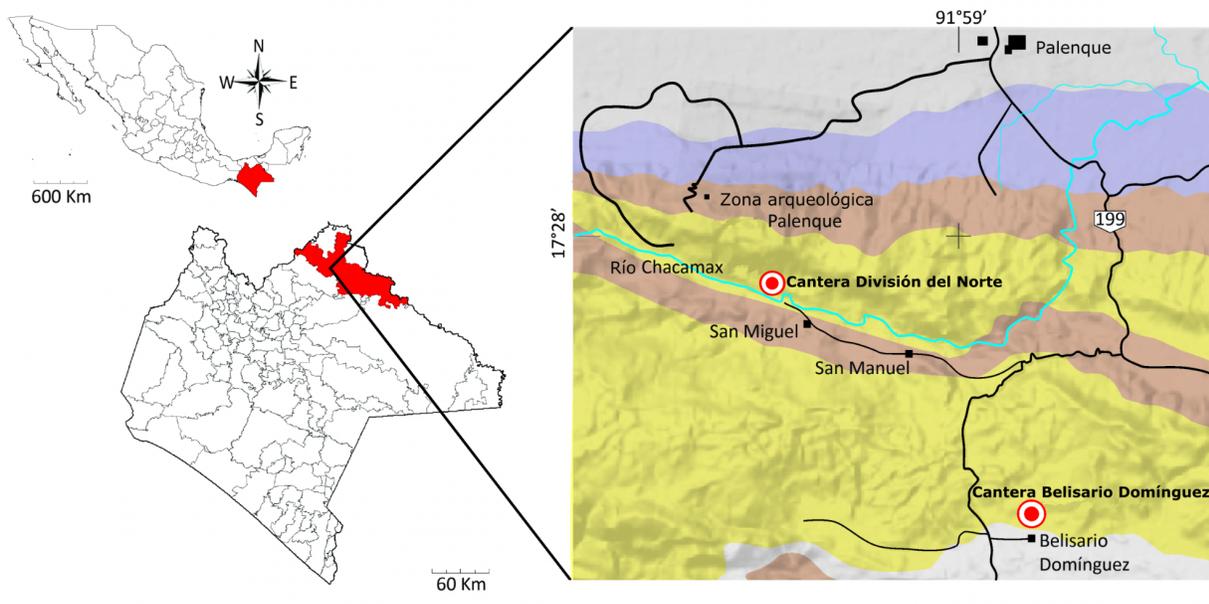


Figura 8. Mapa de la zona de estudio. En amarillo la unidad geológica Tenejapa-Lacandón (Paleoceno), en blanco Formación El bosque (Eoceno), en violeta Formación Tulijá (Mioceno), en café Formación Lomut (Eoceno), en gris sedimentos recientes.

El componente paleontológico y litológico de ambas localidades se asemejan una a la otra; las rocas se encuentran en estratos laminares paralelos que afloran en pequeñas canteras de no más de metro y medio de profundidad en Belisario Domínguez y no más de cuatro en División del

norte; en ambas localidades el estrato superior está altamente intemperizado y bajo el proceso de formación de suelo (Figura 9). Las rocas son margas, un tipo de roca sedimentaria rica en carbonatos, arcillas y limos; de color amarillo a beige (Figura 9 y 10) y están finamente laminadas en una secuencia de 5 a 15 cm de grosor (Figura 10). Los fósiles referidos en este trabajo se encuentran en la superficie de interestratificación de las margas. Estudios litológicos e isotópicos ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) hechos a partir de dientes de peces del orden Pycnodontiformes indican que ambas localidades corresponden al primer piso del Paleoceno, el Daniano, hace aproximadamente 63 millones de años (Cuevas-García y Alvarado-Ortega, 2009; Alvarado-Ortega et al., 2015).



Figura 9. Visión general de los sitios paleontológicos de la unidad Tenejapa-Lacandón. A. División del Norte. B) Belisario Domínguez. Tomadas de Alvarado-Ortega et al. (2015, figs. 2.1 y 2.2).



Figura 10. Estratos laminados expuestos en Belisario Domínguez. Tomado de Alvarado-Ortega et al. (2015, fig. 2.4).

Durante el Paleoceno, en el Centro y Norte de Chiapas se depositaron tres formaciones geológicas (Alvarado-Ortega et al., 2015; Martens y Sierra-Roja, 2021). La litología – rocas calcáreas en una matriz sedimentaria fina y estratificadas – coincide con la vista en las formaciones Tenejapa (Quezada-Muñetón, 1987) y Lacandón (Vinson, 1962, *sensu* Quezada-Muñetón, 1987). Estas formaciones son contemporáneas y lateralmente continuas, con sus límites laterales aún no definidos. De acuerdo con los mapas del Servicio Geológico Mexicano (2006a, 2006b, 2020) y Martens y Sierra-Roja (2021) las localidades podrían corresponder a cualquiera de las dos. Trabajos como el de Martínez-Amador et al. (2004, 2005), Alvarado-Ortega et al. (2015, 2018) e Islas-Tenorio et al. (2004, 2005) se refirieron a Tenejapa-Lacandón (o Lacandón-Tenejapa) como una unidad geológica. No obstante, recientemente Martens y Sierra-Roja (2021) las consideraron como formaciones independientes. De acuerdo con la litología, asociación faunística, y estructuras sedimentarias primarias (facies calcareníticas), fueron depositados en un ambiente de plataforma carbonatada (Martínez-Amador et al., 2004). Lacandón se interpreta como un ambiente somero y de baja energía en la plataforma, mientras que Tenejapa se interpreta como un ambiente de la

plataforma exterior que llega hasta la pendiente de la plataforma (Quezada-Muñetón, 1987; Martens y Sierra-Roja, 2021).

La distribución más sureña y la litología de la tercera formación, Soyalo, no coincide con División del Norte y Belisario Domínguez; las rocas de esta formación se depositaron en la pendiente de la plataforma carbonatada, un ambiente de alta energía (presencia de turbiditas) claramente distinta a Lacandón microscópicamente por su fauna y macroscópicamente por ser generalmente lutitas y limolitas de color verde-grisáceo (Meneses-Rocha, 2001; Martens y Sierra-Roja, 2021). La identificación de la formación exacta a la que pertenecen las localidades es inviable por el momento. Como lo señaló Alvarado-Ortega et al. (2015) se necesita más evidencia y estudios tanto para incluirlas en alguna de las dos formaciones Tenejapa o Lacandón, así como para resolver los límites geográficos de División del Norte y Belisario Domínguez; ya sean estas localidades independientes o parte de una sola entidad continua.

La zona de Palenque está en la provincia geológica Falla Inversa definida por Meneses-Rocha (2001); las tres formaciones del Paleoceno cubren de manera discordante los estratos cretácicos en la provincia según Alvarado-Ortega et al. (2015), aunque para Martens y Sierra-Roja (2021) por lo menos Soyalo los cubre concordantemente. Los estratos más viejos son de la Formación Sierra Madre (Aptiano-Santoniano) que subyace los estratos de la Formación La Angostura (Campaniano-Maastrichtiano) (Servicio Geológico Mexicano, 2006a, 2006b, 2020; Alvarado-Ortega y Than-Marchese, 2012; Alvarado-Ortega et al., 2015). A su vez, hay dos formaciones del Eoceno cubriendo discordantemente los estratos del Paleoceno, Formación El Bosque y Formación Lomut (Alvarado-Ortega et al., 2015).

La evolución de la región norte de Chiapas, séase de la plataforma carbonatada Lacandón y las cuencas del Golfo de México, Sepur y Tuxtla, se vio influenciada primero por la apertura del

Golfo de México durante el Jurásico y después por la colisión de la placa del Caribe y el arco de las Grandes Antillas con el margen pasivo de la placa norteamericana que comenzó en el Campaniano tardío (Martens y Sierra-Roja, 2021). La hipótesis más reciente (de Martens y Sierra-Roja, 2021), sugiere que la extensión de la plataforma carbonatada durante el Cretácico se redujo en el Paleoceno al hundirse las zonas sureñas de Chiapas; conectándose así las cuencas del Golfo, Tuxtla y Sepur.

Hasta la fecha en Belisario Domínguez y División del Norte se han reportado macrofósiles de hojas, flores, pastos marinos y lo que pareciese ser conos (Alvarado-Ortega, et al., 2015). Además, hay una gran diversidad de peces en excelente estado de preservación, según Alvarado-Ortega et al. (2015) peces fósiles colectados de los estratos profundos de ambas localidades tienen una calidad de preservación tal como la de algunos de los sitios *Konservat-Lagerstätten* del mundo. Entre los grupos identificados se pueden encontrar anguilas (orden Anguilliformes), peces trompetas (superfamilia Aulostomoidea), damiselas (familia Pomacentridae), meros (familia Serranidae), pycnodontidos (orden Pycnodontiformes) y sardinas (orden Clupeiformes) (Alvarado-Ortega, et al., 2015; Cantalice y Alvarado-Ortega, 2016; Cantalice et al., 2018). Otro de los grupos preliminarmente identificados por Alvarado-Ortega et al. (2015, 2018) en las canteras División del Norte y Belisario Domínguez están miembros del Orden Gonorynchiformes que posteriormente fueron preliminarmente asignados a la familia Chanidae en Guadarrama-Pérez et al. (2019).

Dado el contexto anterior, en el presente trabajo se establecieron los siguientes objetivos e hipótesis:

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

2.1 Objetivo general

Determinar la identidad taxonómica de los ejemplares fósiles del orden Gonorynchiformes y familia Chanidae procedentes de los depósitos del Paleoceno de las canteras División del Norte y Belisario Domínguez, Chiapas, México.

2.2 Objetivos particulares

- Seleccionar los posibles Chanidae de las canteras División del Norte y Belisario Domínguez depositados en la Colección Nacional de Paleontología;
- Preparar los ejemplares del estudio con diferentes técnicas de laboratorio para exponer sus detalles osteológicos y garantizar su preservación;
- Realizar una descripción osteológica detallada empleando términos nomenclaturales adecuados;
- Determinar la identidad taxonómica de los ejemplares a partir de su inclusión en un análisis filogenético y su comparación con otros taxones afines;
- Examinar las implicaciones de los ejemplares de estudio en la distribución, diversidad, e historia evolutiva del orden Gonorynchiformes a partir del análisis filogenético y su ubicación espaciotemporal.

2.3 Hipótesis

Hipótesis nula— Los ejemplares utilizados en esta tesis poseen rasgos distintivos de una especie previamente conocida.

Hipótesis alternativa— Los ejemplares del Paleoceno de Chiapas muestran características que los identifican como una nueva especie.

MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Trabajo de campo

Los ejemplares estudiados en esta tesis fueron recolectados en las canteras División del Norte y Belisario Domínguez entre 2008 al 2021, durante distintas expediciones organizadas por investigadores y estudiantes del Departamento de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM. Los ejemplares fueron removidos de los estratos mecánicamente con martillos geológicos, mazos geológicos, cinceles y barretas, labor en la que se contó con la valiosa ayuda de gente local. Una vez recolectados, las rocas portadoras de los fósiles fueron etiquetadas con marcador indeleble, con los datos de campo que incluyen, fecha, procedencia y colector. Posteriormente, éstos fueron envueltos, empaquetados y transportados al Laboratorio de Paleontología del IG de la UNAM, donde estos fueron cortados antes de pasar a formar parte del acervo de la Colección de Referencia Geográfica de la CNP.

3.2 Trabajo de laboratorio

Debido a su preservación excepcional, sólo CHA001, CHA003, CHA004 y CHA005 (ver material referido más adelante) fueron preparados mecánicamente con el auxilio de agujas, pinceles y *airscribe*. Posteriormente, todos ejemplares fueron endurecidos con *plexygum*. Se tomaron fotografías con una cámara digital Nikon DSLR D5500, bajo luz blanca y luz UV. Se tomaron datos morfométricos (resumidos en la Figura 11) y merísticos siguiendo a Cantalice y Alvarado-Ortega (2017) a partir de medidas tomadas con un vernier digital calibrado en milímetros y observaciones bajo un microscopio estereoscópico.

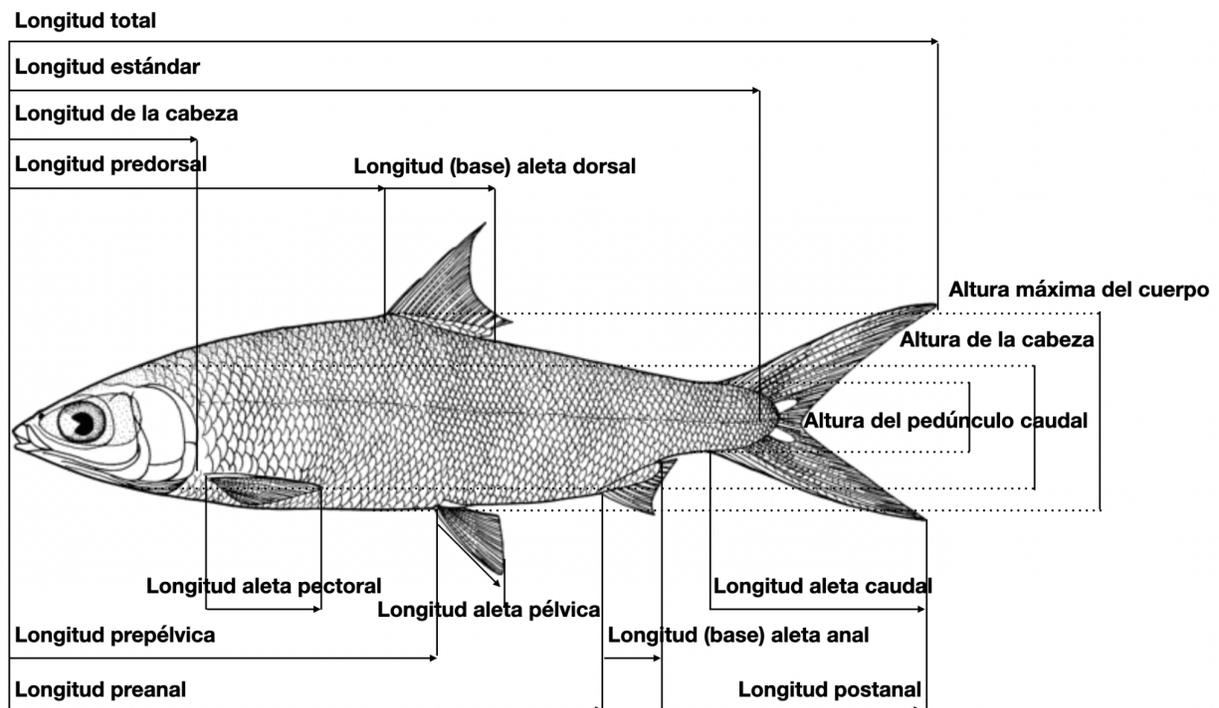


Figura 11. Medidas tomadas de *Chanos chanos*. (base) refieren a medida desde la base del primer radio hasta el último. Dibujo de *Chanos chanos* modificado de Nelson et al. (2016).

La identificación se realizó a partir de la comparación anatómica con otros taxones y su inclusión en un análisis de inferencia filogenética. La comparación con ejemplares recientes se realizó con un ejemplar diafanizado (método Taylor y van Dyke, 1985) a partir de un ejemplar reciente de *Chanos chanos* en posesión de la colección de material reciente de la CNP; durante el cierre del IG por la pandemia COVID-19, el ejemplar en solución KOH quedó desarticulado. También se usaron datos de *Chanos chanos* reportados para la especie en la literatura (p.ej. Bagarinao, 1994). El material fósil comparativo fueron ejemplares descritos en la literatura; especialmente aquellos relevantes de acuerdo con la hipótesis filogenética y a los fósiles del grupo contemporáneos a los ejemplares presentados (p.ej. Ribeiro et al., 2018; Taverne et al., 2019).

3.3 Análisis filogenético

Por último, para el análisis filogenético se utilizó la base de datos presentada por Ribeiro et al. (2018); que consta de una matriz modificada de la original en Poyato-Ariza et al. (2010) y de la siguiente iteración, Amaral y Brito (2012). La ventaja de utilizar el banco de datos propuesto por Ribeiro et al. (2018) en vez de la matriz proporcionada por Poyato-Ariza et al. (2010) es que se enfoca solo en las relaciones internas de la familia Chanidae, pues remueve la mayoría de los taxones ajenos a Chanidae, así como la exclusión de caracteres invariantes para la familia y la inclusión de algunos relevantes en la familia que fueron eliminados en análisis final de Poyato-Ariza et al. (2010). Otras modificaciones respecto a la base de datos original realizadas por Ribeiro et al. (2018) es que se redefinieron y corrigieron algunos caracteres, se corrigieron codificaciones y el carácter 35 (número del análisis presente) fue presentado como nuevo. A su vez, Ribeiro et al. (2018) incluye a *Nanaichthys* codificado originalmente por Amaral y Brito (2012) pero con revisiones reinterpretadas a partir de sus ilustraciones (ver Ribeiro et al. (2018) para detalles y

explicaciones de sus modificaciones).

La matriz de Ribeiro et al. (2018) contiene 14 especies y 108 caracteres a las que se le añadió el taxón presentado en este trabajo y su codificación. Se codificó en el software Mesquite versión 3.61 (Maddison y Maddison, 2007); los datos se usaron en el software PAUP (*Phylogenetics Analysis Using Parsimony*), versión 4.0 (Sworfford, 2002) utilizando los taxones *Diplomystus*, *Brycon*, y *Opsariichthys* de grupo externo, como previamente propuesto y explicado en Poyato-Ariza et al. (2010). Se realizó un análisis de máxima parsimonia, utilizando la búsqueda heurística con los parámetros predefinidos por el software, siguiendo a Poyato-Ariza et al. (2010); los estados fueron tratados como no ordenados siguiendo a Ribeiro et al. (2018); el árbol inicial fue construido por adición de secuencia taxón del tipo *Simple*, utilizando *Diplomystus* como el taxón de referencia. El algoritmo *Tree Bisection and Reconnection* (TBR) fue utilizado para la búsqueda del árbol más parsimonioso. La consistencia de los clados obtenidos fue verificada a partir del análisis de Bootstrap, utilizando 1000 pseudo replicaciones.

RESULTADOS

4.1 Paleontología sistemática

División TELEOSTEI Müller, 1845

Infracohorte OSTARIOPHYSI Sagemehl, 1885

Series ANOTOPHYSI Rosen & Greenwood, 1970

Orden GONORYNCHIFORMES Regan, 1909

Familia CHANIDAE Jordan, 1887

Género *CHANOS* Lacepède, 1803

Chanos sp. indeterminada

4.2 Material referido

En total, en este estudio fueron considerados 9 ejemplares numerados informalmente con el acrónimo CHA que hace referencia al género *Chanos*. **CHA001**, ejemplar incompleto y articulado que conserva 148.9 mm de su longitud, sin la parte posterior del cuerpo (Figura 12). **CHA002**, ejemplar completo con 232.6 mm de LT, exhibiendo su lado derecho, con impresiones de la parte posterior, sin la porción abdominal y la cabeza mal conservada. **CHA003**, ejemplar completo, articulado, de 86.7 mm de LS, expuesto en su lado izquierdo, con la cabeza mal conservada y sin parte del lóbulo dorsal caudal. **CHA004**, ejemplar articulado, de 80.5 mm de LS, exponiendo el lado izquierdo, sin aleta caudal. **CHA005**, ejemplar completo, con casi 86.3 mm de LS, expuesto en su lado izquierdo. **CHA006**, ejemplar completo, con el cuerpo curvado, conservado en su lado derecho y de 49.3 mm de LS. Su postura es curvada. Aleta caudal completa. **CHA007**, ejemplar articulado, completo, de 47.6 mm de LS y exponiendo su lado derecho, con impresión de la silueta

del cuerpo (Figura 13). **CHA008**, ejemplar casi completo, articulado, con 41.5 mm de LS, expuesto por su lado derecho, con su parte dorsal en contacto con un neurocráneo. **CHA009**, ejemplar semicompleto, articulado, con 57.7 mm de LS y expuesto en su lado derecho.



Figura 12. *Chanos* sp. de Chiapas, ejemplar CHA001. Una barra equivale a un centímetro.



Figura 13. *Chanos* sp. de Chiapas, Ejemplar CHA007. Una barra equivale a un centímetro.

Ocurrencia— Canteras División del Norte y Belisario Domínguez, en los alrededores de Palenque, Chiapas, México. Depósitos del Daniano (Paleoceno), de la Unidad Tenejapa-Lacandón.

4.3 Descripción

4.3.1 Características generales del cuerpo

Las tablas 1 y 2 resumen las medidas y respectivas proporciones de los nueve ejemplares estudiados. Son peces fusiformes, largos, poco profundos y con longitudes estándar (LS) que van de 41.5 a 185.1 mm. La parte más profunda se encuentra a lo largo de la región predorsal. La cabeza es un tanto oval, un tanto triangular en su perfil anterior; es más larga que ancha, con una pequeña apertura bucal terminal sin dientes. La aleta dorsal es un solo lóbulo continuo, solo cuenta de radios y está posicionada en la parte media del cuerpo. La aleta pélvica está aproximadamente opuesta a la altura de la aleta dorsal, es abdominal. Las aletas pectorales son ventrales. La aleta anal está en la parte posterior del cuerpo. La aleta caudal es grande, forcada y homocerca.

Tabla 1. Medidas en milímetros y proporciones de los ejemplares de *Chanos* sp. estudiados en esta tesis. Abreviaciones: AC, altura de la cabeza; AMC, altura máxima del cuerpo; HL, longitud de la cabeza; LBA, longitud (base) de aleta anal; LBD, longitud (base) de la aleta dorsal; LPA, longitud preanal; LC, longitud aleta caudal; APC, altura pedúnculo caudal; LPD, longitud predorsal; LPPv, longitud prepélvica; LpsA, longitud postanal; LPt, longitud aleta pectoral; LPv, longitud aleta pélvica; LT, longitud total; SL-longitud estándar; *, indica porcentajes respecto a la longitud de la cabeza, las restantes a la longitud estándar. +, muestra talla mínima.

Medidas (mm)	CHA 001	CHA 002	CHA 003	CHA 004	CHA 005	CHA 006	CHA 007	CHA 008	CHA 009
LT	146.7+	231.3	108.7	80.5+	94.8+	60.7	59.5	49.5	68.9
SL	146.7+	185.1	86.7	80.5	83.6	49.3	47.6	41.5	57.7
AMC	29.1	32.9 (17.7%)	17.9 (20.6%)	18.0 (22.4%)	18.3 (21.9%)	9.2 (18.6%)	9.3 (19.6%)	9.0 (21.7%)	9.4 (16.3%)
HL	38.7	49.5 (26.7%)	26.3 (30.3%)	20.6 (25.6%)	23.7 (28.4%)	14.1 (28.5%)	14.7 (30.9%)	12.7 (30.8%)	16.1 (27.9%)
AC	24.9	30.8 (16.7%)	16.4 (18.9%)	14.3 (17.7%)	16.9 (20.2%)	9.7 (19.6%)	9.1 (19.1%)	8.3 (20.1%)	10.4 (19.1%)
LPD	87.8	93.7 (50.6%)	49.1 (56.7%)	44.7 (55.5%)	48.1 (57.6%)	23.8 (48.3%)	24.9 (52.3%)	?	32.1 (55.6%)
LBD	20.6	23.1 (12.5%)	10.2 (11.8%)	10.6 (13.2%)	10.3 (12.3%)	4.2 (8.6%)	6.4 (13.4%)	?	7.6 (13.1%)
LPA	125.9	148.8 (80.4%)	70.7 (81.5%)	65.4 (81.2%)	70.5 (84.4%)	39.1 (79.4%)	37.8 (79.4%)	32.5 (78.2%)	?
LBA	11.5	?	6.2 (7.2%)	6.6 (8.2%)	6.24 (7.47%)	3.2 (6.6%)	3.6 (7.6%)	2.6 (6.3%)	?
LPsA	?	24.9 (13.5%)	13.0 (14.9%)	12.8 (15.8%)	13.9 (16.6%)	6.9 (14.0%)	6.0 (12.6%)	6.1 (14.8%)	?
LPt	15.6	15.2+	4.4+	4.4+	6.8 (28.6%)	4.8 (33.9%)	6.1 (41.5%)	6.0 (47.4%)	6.4 (39.9%)
LPPv	96.1	111.7 (60.3%)	52.5 (60.5%)	50.0 (62.1%)	54.6 (65.4%)	30.6 (62.1%)	28.4 (59.6%)	25.4 (61.1%)	35.5 (61.4%)
LPv*	12.9	20.08 (40.6%)	6.91 (26.3%)	6.88 (33.4%)	7.22 (30.4%)	5.06 (35.9%)	5.41 (36.7%)	4.27 (33.4%)	5.4 (33.5%)
LC*	?	54.5 (110%)	23.9 (91,0%)	?	9.8+	10.7 (76.2%)	13.2 (89.5%)	8.5+	14.2 (88.2%)
APC*	?	13.3 (26.8%)	5.9 (22.4%)	5.2 (28.6%)	5.7 (23.9%)	3.6 (25.4%)	4.1 (27.6%)	3.1 (24.5%)	4.4 (27.2%)

Tabla 2. Características merísticas de *Chanos* sp.. (+2) en conteo de vértebras refiere a la inferencia de dos vértebras cubiertas, anteriores a la primera (tercera) que porta una costilla. (+n) en costillas refiere al set posterior de costillas articuladas con una espina hemal.

	CHA 001	CHA 002	CHA 003	CHA 004	CHA 005	CHA 006	CHA 007	CHA 008	CHA 009
Centros vertebrales	37+	42	39(+2)	36+	38(+2)	38(+2)	38	39(+2)	38(+2)
Costillas pleurales	12 (+10)	13 (+9)	13 (+10)	12 (+11)	13 (+10)	9 (+?)	13 (+9)	13 (+10)	12 (+10)
Radios pectorales	10+	11+	16	?	16	15	16	16	15
Radios pélvicos	i, I, 10	I, 10	6+	5+	11	I, 10	i, I, 9	i, 8+	10
Supraneurales	13	?	13	12	12	2+	10	4+	12
Radios dorsales	ii, 12	13	iii, 14	ii, 12	ii,10	ii,11	ii, 12	?	i,11
Pterigióforos dorsales	13	?	13	13	11	11	12	?	12
Radios anales	ii, 10	i,5+	ii, 10	ii,10	ii, 11	ii,8	iii, 9	i, 10	?
Pterigióforos anales	9	9	9	9	8	9	9	9	?

4.3.2 Neurocráneo

En la mayoría de los ejemplares los huesos del neurocráneo no están bien conservados, excepto por CHA001, donde gran parte de los huesos pueden observarse (Figura 14, azul). El neurocráneo es una estructura triangular, más larga que ancha. En CHA001, los frontales se exponen dorsalmente (Figura 14), mostrando que cubren casi la totalidad el techo del cráneo. Los frontales se unen medialmente en toda su longitud, dando origen a una estructura con forma de flecha, estrecha anteriormente y expandida latero-posteriormente con una región constreñida en la región media. En estos huesos existe una depresión interfrontal notable, profunda y ovalada. En el extremo anterior del cráneo, los frontales se articulan con el mesetmoides y cada uno de sus bordes latero-ventrales se unen al respectivo etmoides lateral y supraorbital. Al nivel de la parte posterior de la depresión interfrontal, estos huesos articulan con el esfenoides y el pterotico. El borde

posterior de los frontales se une firmemente a los parietales y el supraoccipital. El cráneo tiene la condición lateroparietal; los parietales son notablemente más cortos que anchos y están divididos por un hueso supraoccipital que anteriormente se une a los frontales y posteriormente se extiende formando una conspicua cresta supraoccipital distalmente ramificada, donde se observan alrededor de 10 pequeños filamentos que se extienden hasta la tercera vertebra abdominal.

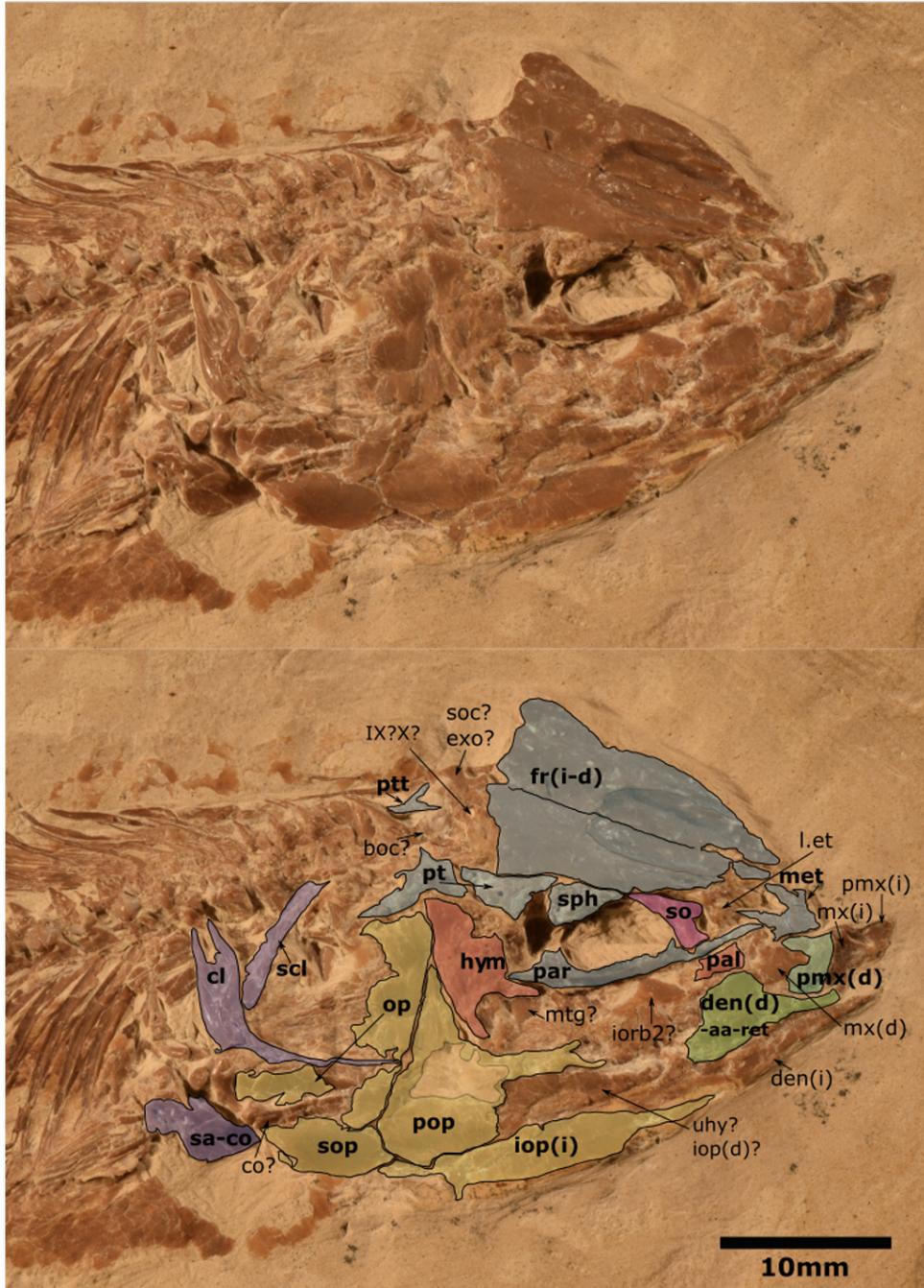


Figura 14. *Chanos* sp. de Chiapas, sección anterior del ejemplar CHA001. Fotografía con luz blanca (arriba) e interpretaciones (abajo); colores por sección; solo huesos semicompletos e inequívocamente identificados son resaltados. Abreviaciones: aa, ángulo-articular; boc, basioccipital; cl, cleitro; co, coracoides; d, derecho; den, dentario; exo, exoccipital; fr, frontal; hym, hiomandibular; i, izquierdo; iop, interopercular; iorb2, infraorbital 2; IX y X, nervios craneales; l.et, etmoides lateral; met: mesetmoides; mtg, metapterigoides; mx, maxilar; op, opercular; pal, autopalatino; par, parasfenoides; sph, esfenoides; pmx, premaxilar; pop, preopercular; pt, pterótico; ptt, posttemporal; ret, retroarticular; sa, escápula; scl, supracleitro; so, supraorbital; soc, supraoccipital; sop, subopercular; uhy, urohial.

En vista dorsal el mesetmoides es un hueso complejo (Figura 14). El borde anterior de este hueso es redondeado y además muestra dos pares de procesos. Lateroanteriormente, se extienden dos procesos de aspecto masivo que bordean el extremo anterior de la cápsula nasal y se articulan con la cabeza del palatino; posteriormente se extienden dos procesos largos y laminares que articula con el extremo anterior de los frontales. Posteroventralmente el mesetmoides se articula con el etmoides lateral, su posición denota su identidad, pero no es posible una descripción adecuada. A lo largo del borde dorsal se encuentran solapados por el extremo anterior del frontal, posteriormente en contacto con el supraorbital y anteriormente en contacto con el mesetmoides.

El paraesfenoides es un hueso impar, delgado y largo que corre recto por debajo de la órbita (Figura 14); posteriormente tiene un proceso delgado en forma de columna comprimida lateralmente con una muy ligera curvatura en su borde anterior, este proceso se encuentra anterior al hiomandibular. El paraesfenoides articula con el mesetmoides en su extremo anterior, dorsalmente con el esfenótico y posteriormente aparentemente con el proótico.

En la región postorbital se encuentra el esfenótico, es un hueso triangular con dos de sus vértices y uno de sus lados a colocados a lo largo del margen constreñido del frontal. Ventralmente entra en contacto con el proceso ascendente del paraesfenoides y posteriormente con el pterótico. El pterótico está fragmentado en CHA001, pero es posible reconocer su silueta original (Figura

14). Su porción anterior tiene una perforación conspicua; está en contacto con el extremo posterior de los frontales, anteriormente está en contacto con el esfenótico y ventralmente con el hiomandibular; su margen posterior está desarticulada a partir de su fractura, forma una muesca y posee un proceso posterolateral fuertemente construido y largo. El proótico se logra observar parcialmente en su proyección ventral, pero se ve cubierto en la porción posterior por el hueso hiomandibular y en la porción dorsal por el paraesfenoides. Por su posición y configuración general, también están presentes los huesos basioccipital, exoccipital (donde se observa un foramen de nervio craneal en CHA001, Figura 14), costillas craneales, intercalares y posiblemente el epiótico, pero nada puede decirse de sus límites dada su fusión, fragmentación o solape.

4.3.3 Circumborbitales

En general, los huesos circumborbitales están mal conservados en el material estudiado. En CHA001 (Figura 14), el supraorbital es un hueso triangular con bordes redondeados, ligeramente curvo que bordea la parte dorsoanterior de la órbita y se sobrepone al frontal. Algunos restos del infraorbital 2 y posiblemente del 1 se observan en CHA001; estos son huesos laminares, y cubren al ectopterigoides.

4.3.4 Maxila

La mandíbula superior se compone del premaxilar y maxilar, ambos carentes de dientes (Figura 15). El premaxilar tiene un borde anterior suave y curvo, es algo triangular, delgado y cóncavo-convexo (Figura 15). Este hueso presenta un proceso posteroventral corto pero conspicuo, mientras que el proceso ascendente está completamente ausente (Figura 15).

El maxilar es un hueso alargado y complejo. Su región anterior tiene forma de barra y presenta dos procesos complejos y opuestos casi del mismo tamaño, el proceso palatino se proyecta medial y dorsoanteriormente, mientras que el proceso maxilar lo hace ventralmente (Figura 15). Su expansión posteroventral es amplia, laminar y ovalada, donde cubre al dentario. Está firmemente articulado con el premaxilar, en su región más anteroventral se ve ligeramente envuelto por el proceso posteroventral del premaxilar

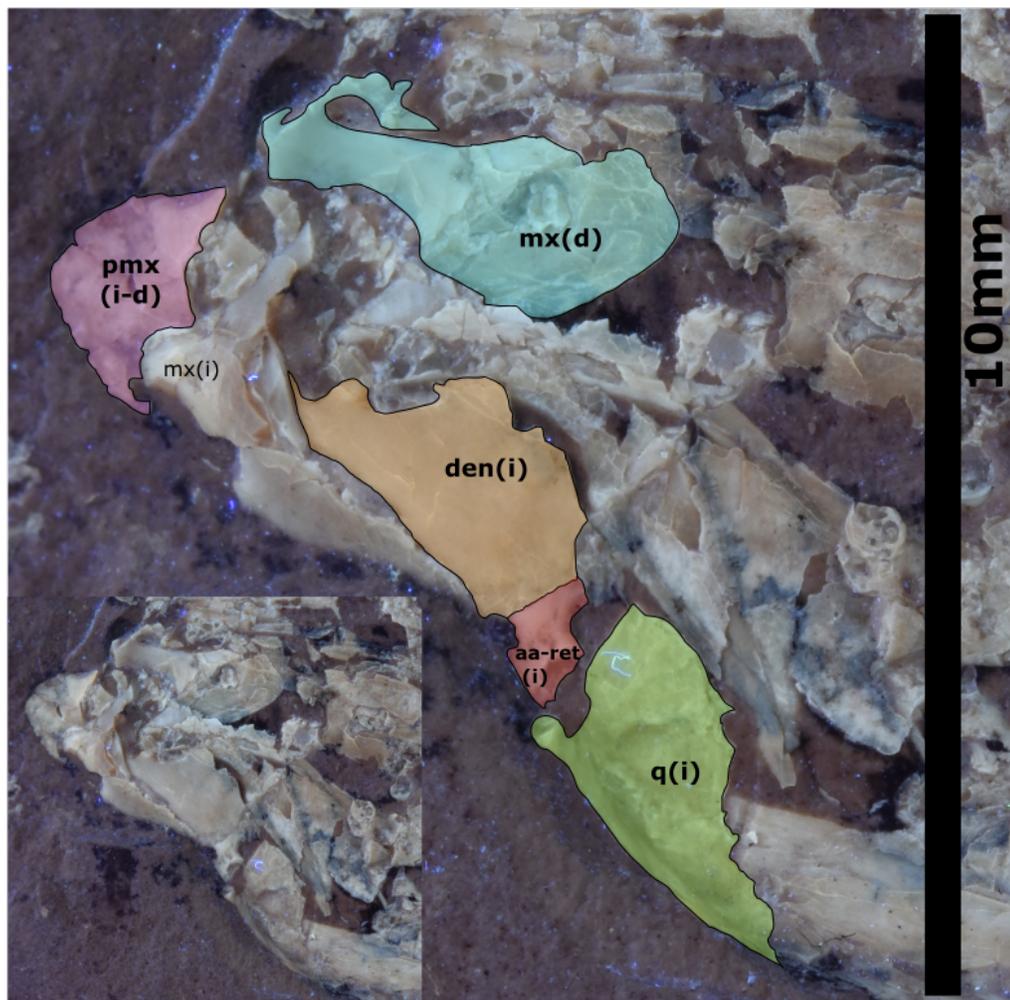


Figura 15. *Chanos* sp. de Chiapas, zona anteroventral del ejemplar CHA005 bajo luz UV. Solo huesos semicompletos e inequívocamente identificados se resaltan. Abreviaturas: aa, ánguloarticular; d, derecha; den, dentario; i, izquierda; mx, maxilar; pmx, premaxilar; q, cuadrado; ret, retroarticular.

4.3.5 Mandíbula

La mandíbula consiste del dentario, ánguloarticular y el retroarticular (Figura 15). El dentario es plano y triangular; su tercio anterior tiene forma de barra estrecha, ligeramente inclinada anteroventralmente y con una sínfisis dentaria muy poco elevada. Posteriormente se expande notablemente formando un proceso coronoides amplio y muy alto. En este hueso, el margen ventral es casi recto; el borde ascendente de su proceso coronoides es mellado mientras que su borde dorsal es recto; finalmente, el margen posterior muestra una mella poco profunda.

Los huesos angular y articular están fusionados en el ánguloarticular. La articulación en vista interior tiene forma de U, embebido en la región posteroventral del dentario a excepción de su porción posterior, en esta última porción se forma una conspicua cabeza cóncava donde se articula con el cóndilo del cuadrado (Figura 15). En vista lateral está firmemente articulado entre las dos muescas del dentario. El retroarticular es un pequeño hueso que se encuentra en el extremo posterior al ánguloarticular.

4.3.6 Suspensorio

El hiomandibular, autopalatino y cuadrado están bien conservados (Figura 14 y 15); sin embargo, otros huesos del suspensorio —ectopterigoides, metapterigoides, endopterigoides y simpléctico— están presentes pero sus formas y límites no pueden ser determinados con claridad.

El hiomandibular es un hueso más o menos plano con forma de hacha, donde se presentan dos procesos elongados y estrechos, uno anteroventral de aspecto espinoso que articula con el metapterigoides y otro ventral más ancho que tiene contacto con el preopérculo (Figura 14, rojo). El borde dorsal del hiomandibular muestra una inclinación anteroventral cercana a 45° y está dividido en cabezas articulares, poco pronunciadas y contiguas, separadas por una mella pequeña,

de las cuales la anterior es casi dos veces más amplia que la posterior. En vista interior, existe un proceso semicircular que se extiende desde su borde posterior y se articula con una foseta en el opérculo.

El cuadrado es un triangular, anteriormente es alto y progresivamente se vuelve estrecho a lo largo de un elongado proceso posteroventral (Figura 15). Tridimensionalmente el borde ventral tiene forma de clavo; en el extremo anterior de este borde una conspicua cabeza articular de aspecto esférico se proyecta anteroventralmente. El borde anterior es casi recto. El borde dorsal es sinuoso. En la mayoría de los ejemplares la articulación cuadrado-mandibular se encuentra anterior a la órbita, y se considera artefacto de la preservación en la única excepción, CHA001 (Figura 14).

El autopalatino es corto, tubular, constreñido en su parte media y más largo que ancho; se ubica debajo de la porción anterior de la órbita (Figura 14). El autopalatino tiene una cabeza articular poco desarrollada y sus bordes posterior y ventral se unen al endopterigoideo y ectopterigoideo respectivamente

4.3.7 Serie opercular

El opérculo es un hueso ovoide, grande y plano, cerca de un tercio del tamaño total de la cabeza. Su borde anterior es recto, ligeramente inclinado hacia anterior (Figura 14, amarillo); su borde posterior es curvo y se articula con el cleitro y postcleitro; su borde ventral es inclinado y articulado con el subopérculo. En su vista interior cerca del cuarto superior el opérculo presenta una conspicua foseta articular donde articula el hiomandibular, desde la foseta tres brazos se extienden distalmente en la superficie anterodorsal del hueso.

El preopérculo es un hueso plano, con forma bumerán, donde sus ramas anteroventral y posterodorsal son semejantes y forman un ángulo cercano a 90° (Figura 14, amarillo). El canal

sensorial preopercular se extiende a lo largo del borde anterior de ambos brazos. El borde ventral al canal del miembro anteroventral es laminar y expandido. Cuando visible, el subopérculo es liso y plano, su curvatura se inclina ligeramente hacia posterodorsal donde se oculta debajo del opérculo (Figura 14, amarillo).

El interopérculo es un hueso elongado, plano y liso que se hace progresivamente estrecho hacia anterior; el extremo anterior se sitúa justo detrás del retroarticular, en su extremo posterior está en contacto con el subopérculo y con el extremo anteroventral del opérculo, dorsalmente se ve en contacto con el preopérculo casi por completo (Figura 14, amarillo). No hay evidencia clara del supraoccipital, pero la región dorsal entre el opérculo y el hiomandibular presenta una muesca y que siempre se encuentra fragmentado.

4.3.8 Regiones hioideas y branquiostegales

Solo unos pocos elementos de esta región pueden identificarse debido a que se encuentran desarticulados y/o cubiertos. Los más claros son cuatro radios branquiostegales articulados con cada ceratohial. Un urohial aparentemente está presente en CHA001, es grande, alrededor de un cuarto de la longitud de la cabeza; tiene la silueta de espatuliforme característica del hueso con una cabeza anterior y un amplio cuerpo que se ensancha posteriormente (Figura 14). Se le adjudica su identidad como un urohial y no como la parte anterior del interopercular dado que la fractura de este último indica que el urohial le subyace y la superficie del urohial tiene ligeras crestas que siguen su contorno, a diferencia del interopercular liso. Hay otros elementos desarticulados, como lo son pequeños huesos semicónicos que podrían ser basibranquiales y por la silueta característica de hacha, lo que parece ser ceratohial e hipohial.

4.3.9 Columna vertebral

Se observó de 38 a 42 vértebras, incluyendo el complejo caudal de tres centros fusionados (preural 1 y urales 1 y 2). Entre 16 y 18 son abdominales y 19 a 21 caudales. Las primeras dos vértebras siempre están ocultas ya sea por el opérculo, el supraopérculo o los exooccipitales, pero en algunos ejemplares las espinas o arcos neurales son visibles. En general los centros están en un pobre estado de preservación; en CHA002 a la altura del pedúnculo caudal están las únicas vértebras en las que es visible la vista lateral del centro vertebral, estos son cilíndricos con dos fosas amplias separadas por una marcada cresta horizontal. Los primeros cinco centros son más cortos que los posteriores, sus arcos neurales son más desarrollados y están en contacto uno con el otro sin solape.

Todos los arcos neurales predorsales son autógenos y tienen un proceso anterodorsal conspicuo. Tanto las espinas neurales como hemales son delgadas, se extienden desde la parte posterior del centro y están ligeramente inclinadas posteriormente. En los ejemplares hay 12 a 13 costillas pleurales, la primera está articulada con la tercera vértebra, es la más ancha y robusta. Posteriormente el resto de las costillas son progresivamente más delgadas. Todas las costillas pleurales son ligeramente curvas y se forma un canal longitudinal, las que articulan con las vértebras abdominales se unen directamente a la parte posterior de los centros. En todos los ejemplares, las primeras 9-10 vértebras caudales portan costillas extra, delgadas como espinas y que articulan en el extremo distal de la espina hemal.

4.3.10 *Huesos intermusculares*

En los ejemplares hay entre 10 y 13 supraneurales intercalados en los espacios interneurales, son huesos en forma de barra largos y estrechos; los primeros tres son ligeramente más cortos y anchos que los posteriores, casi laminares con un ensanchamiento dorsal. Hay tres grupos de huesos intermusculares; los más anteriores suelen estar cubiertos por el opérculo, pero es visible su extensión posterior desde la región occipital, en su extremo distal se encuentran pectinados.

Los epineurales son los elementos intermusculares más conspicuos, numerosos y complejos, están presentes desde las vértebras más anteriores y la última punta distal del último epineural llega aproximadamente a la vértebra 36. Aparentemente hay dos grupos independientes de epineurales. En el primero, el cuerpo principal yace en el espacio interneural. Del cuerpo se extienden prolongaciones, una rama posterodorsal muy larga y delgada en su extremo ramificada. Otra rama se dirige anteroventralmente; en esta originalmente se extiende una bifurcación, con cada nueva rama se forma una dicotomía adicional; el patrón se puede repetir hasta tres veces. A partir del inicio de la aleta dorsal, los huesos del primer grupo de epineurales se vuelven progresivamente más pequeños y la última rama posterodorsal termina alrededor del final de la aleta dorsal. El segundo grupo de epineurales tienen la misma forma del primero, también comienzan desde la región occipital, pero están dispuestas cerca de los centros. Alrededor del final de la región predorsal comienzan a migrar progresivamente dorsalmente hasta la mitad de la espina neural. A partir de ese punto también se pierden ramas progresivamente hasta que tienen forma de chevron, con dos ramas anteroventrales largas y una rama larga que se extiende hacia la región posterodorsal, estas ramas son individuales y sin bifurcaciones (Figura 16). Esta forma permanece la misma hasta que terminan en la región del pedúnculo caudal cerca del centro vertebral 36.

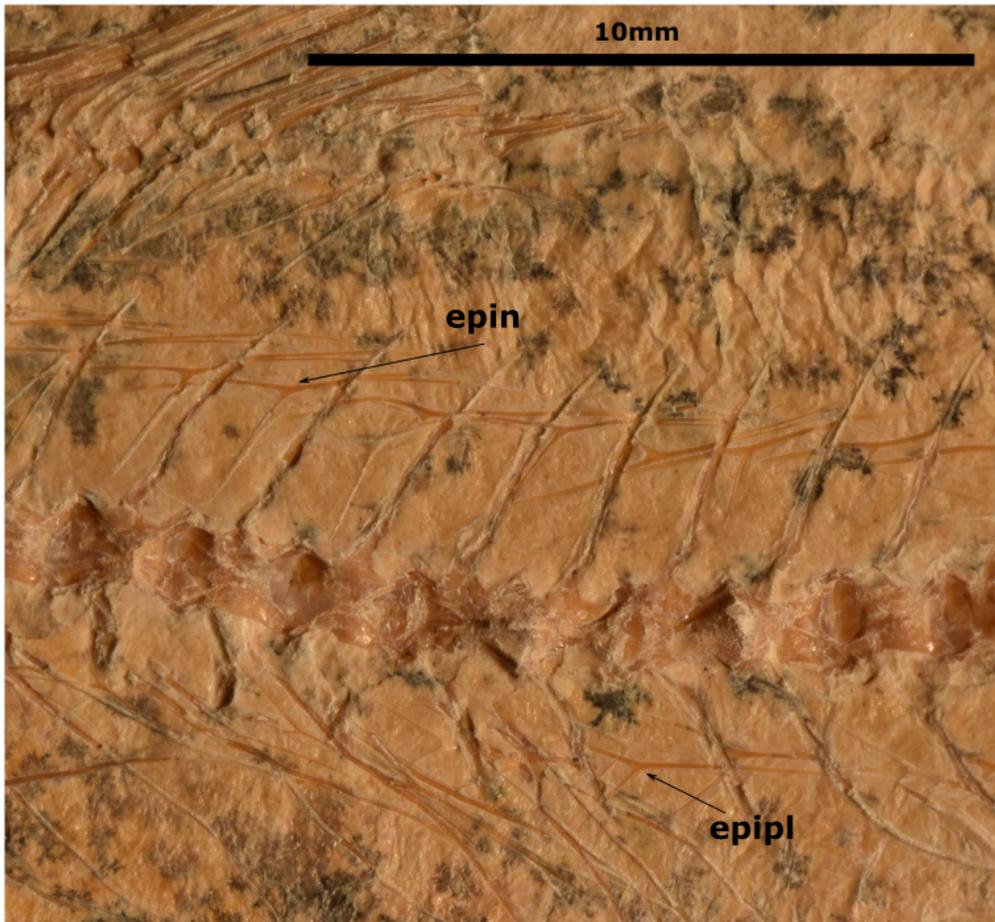


Figura 16. *Chanos* sp. de Chiapas, intermusculares posteriores del ejemplar CHA003. Abreviaturas: epin, epineurales; epipl, epipleurales.

Parece que solo hay epicentrales en la región predorsal, son muy pequeños y tienen forma de Y; presentan una rama larga anterior y una bifurcación con ramas cortas hacia posterior. Se insertan alrededor de los centros vertebrales. Los epipleurales comienzan desde la altura del final de la aleta dorsal y cuya última espina llega en su punta distal hasta aproximadamente el centro vertebral número 36. Tienen forma de Y o de chevron, con dos espinas bifurcadas hacia anterior y una única rama posterior larga (Figura 16).

4.3.11 Cintura pectoral

Los componentes de la cintura pectoral solo son parcialmente visibles y articulados en CHA001 (Figura 14). El posttemporal es un hueso en forma de Y; en CHA001 se encuentra desarticulado, yace dorsal a las primeras espinas neurales. El supracleitro es un hueso largo, delgado y ligeramente curvo; articula con el cleitro ventralmente. El cleitro se encuentra inmediatamente posterior al opérculo, es un hueso largo con una curvatura sutil pero más clara que la del supracleitro; también está más fuertemente construido que este. En su extremo dorsal tiene una conspicua bifurcación en forma de U por dos pequeños brazos distales; por su comparación con otros ejemplares, estos brazos solo es la región más fuertemente construida de donde se perdió la región delgada y laminar. El margen anteroventral del cleitro está fragmentado. No hay evidencia de postcleitro.

Aunque en el ejemplar no se encuentran articulados, hacia la parte ventral del cleitro yace el coracoides. Dicho hueso tiene una proyección anteroventral estrecha, mientras que la porción posteroventral es bulbosa, con un borde un tanto curvo. Posterodorsalmente a este yace la escápula con un conspicuo foramen escapular, aunque es imposible distinguir el límite coracoides-escápula. Por último, se distinguen radios proximales, rectangulares constreñidos medialmente. Articulan con 15 a 16 radios simples donde el quinto radio es el más largo y decrecen en longitud y diámetro hacia ambas direcciones.

4.3.12 Cintura pélvica

La aleta pélvica se encuentra en posición abdominal, opuesta a la aleta dorsal. Cada basipterigio porta un primer pequeño radio procurrente (i) seguido de un radio ancho y conspicuo (I), luego de nueve a 10 radios segmentados distalmente que tienden a ser más pequeños en orden lateromedial. En su extremo proximal estos radios muestran una cabeza articular conspicua y curva. Cada una de estas aletas está soportada por un hueso pélvico o basipterigio, cuya forma triangular es cerca de tres veces más larga que ancha, es tan larga como tres vértebras abdominales y muestra un extremo anterior muy agudo. Constan de una quilla ancha y un ala plana.

4.3.13 Aleta dorsal

La aleta dorsal es una única estructura continua que se extiende desde la vértebra 18/19 hasta la 25 dispuesta apenas anterior a la altura de las aletas pélvicas y supone en promedio 11.62% de la longitud estándar. Consiste en uno a tres primeros radios procurrentes; le siguen 10 a 14 radios segmentados y ramificados (Figura 17); el primer radio segmentado es el más largo y ancho, decreciendo en longitud en orden anteroposterior. La aleta está sostenida por 12 a 13 pterigióforos; el primero es grande y complejo, semitriangular con tres proyecciones anteroventrales; los que le siguen asemejan una cuchilla rectangular elongada y laminar, en orden anteroposterior se hacen más delgados y menos laminares. El último está dispuesto de manera horizontal; es tubular y largo como un radio, parece tener una espina doble.

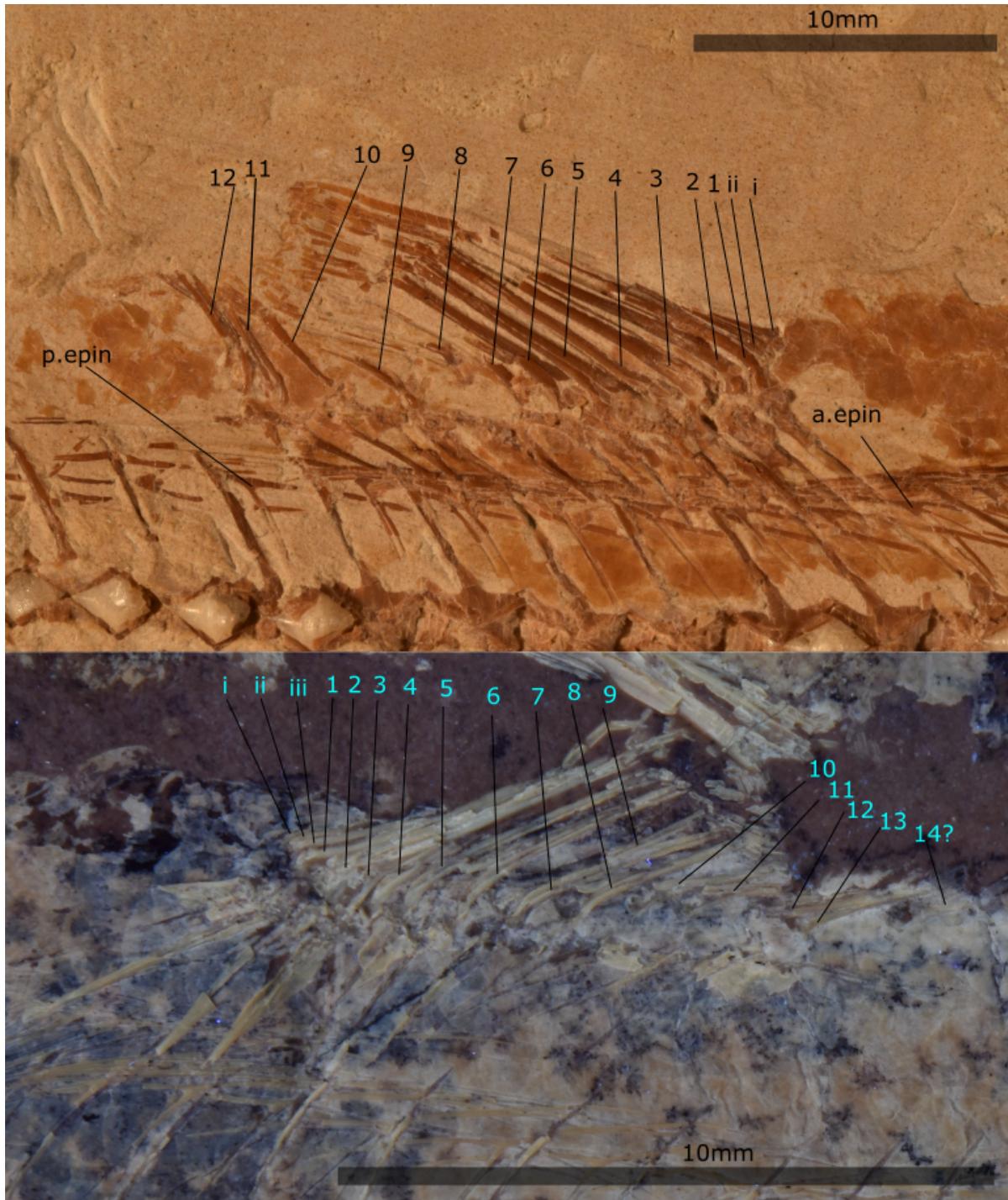


Figura 17. *Chanos* sp. de Chiapas, aleta dorsal con conteo de radios. Ejemplar CHA001, arriba. Ejemplar CHA003, abajo. Abreviaturas: a. epin, epineurales anteriores; p. epin, epineurales posteriores

4.3.14 Aleta anal

La aleta anal es relativamente corta y surge en el último quinto del cuerpo, donde la longitud preanal promedio es 80.64% de la SL, se extiende debajo de los centros vertebrales 25 a 30. Esta aleta se compone de dos a tres radios procurrentes no segmentados además de ocho a 11 radios distalmente ramificados, segmentados, de longitud decreciente en orden anteroposterior (Figura 18).

Entre los pterigióforos y los radios están visibles algunos radiales; son huesos rectangulares constreñidos en su parte media. Ocho a nueve pterigióforos en forma de clavo y longitud decreciente sostienen a la aleta anal. Los pterigióforos son tan largos que sus puntas ocupan los espacios interhemales presentes arriba. El primero de los pterigióforos es más ancho y plano. El último está separado del cuerpo principal y su posición es más horizontal, mientras que su forma es más compacta y distalmente bifurcada (Figura 18).



Figura 18. *Chanos* sp. de Chiapas, aleta anal con el conteo de radios. Ejemplar CHA001, arriba. Ejemplar CHA007, abajo. Números romanos refieren a radios pequeños no segmentados ni bifurcados.

4.3.15 Esqueleto caudal

La aleta caudal es profundamente furcada y está formada por dos lóbulos triangulares simétricos, cuya altura superior apenas y rebasa la altura máxima del cuerpo. La fórmula caudal es $ix+I+8-8+I+viii$. No es claro si existen escudos caudales. Los radios caudales están soportados por la serie hipural y la terminación de las espinas hemales que corresponden a los centros preurales y urales. En el caso de las espinas neurales, éstas son semejantes pero un poco más largas que las anteriores; las espinas hemales son más robustas y un poco más largas que las anteriores. El parahipural y la espina hemal del preural 2 son autógenos y los elementos más robustos.

El complejo caudal es una fusión del centro preural 1, ural 1, ural 2 y uroneural 1 (Figura 19). En el borde anterior del uroneural 1 (pleurostilo) yace un epural, mientras que en su borde posterior yace el uroneural 2, ambos esbeltos y autógenos. Hay seis hipurales autógenos que decrecen en longitud en orden ventrodorsal, siendo el primero el más grande, tiene una forma triangular y es autógeno; el segundo es significativamente más esbelto, rectangular y largo con un extremo articular amplio, entre este y el tercero se encuentra un diastema; el tercero es ancho y de forma triangular, mientras que los dos siguientes son delgados y rectangulares. El sexto es muy pequeño y triangular.

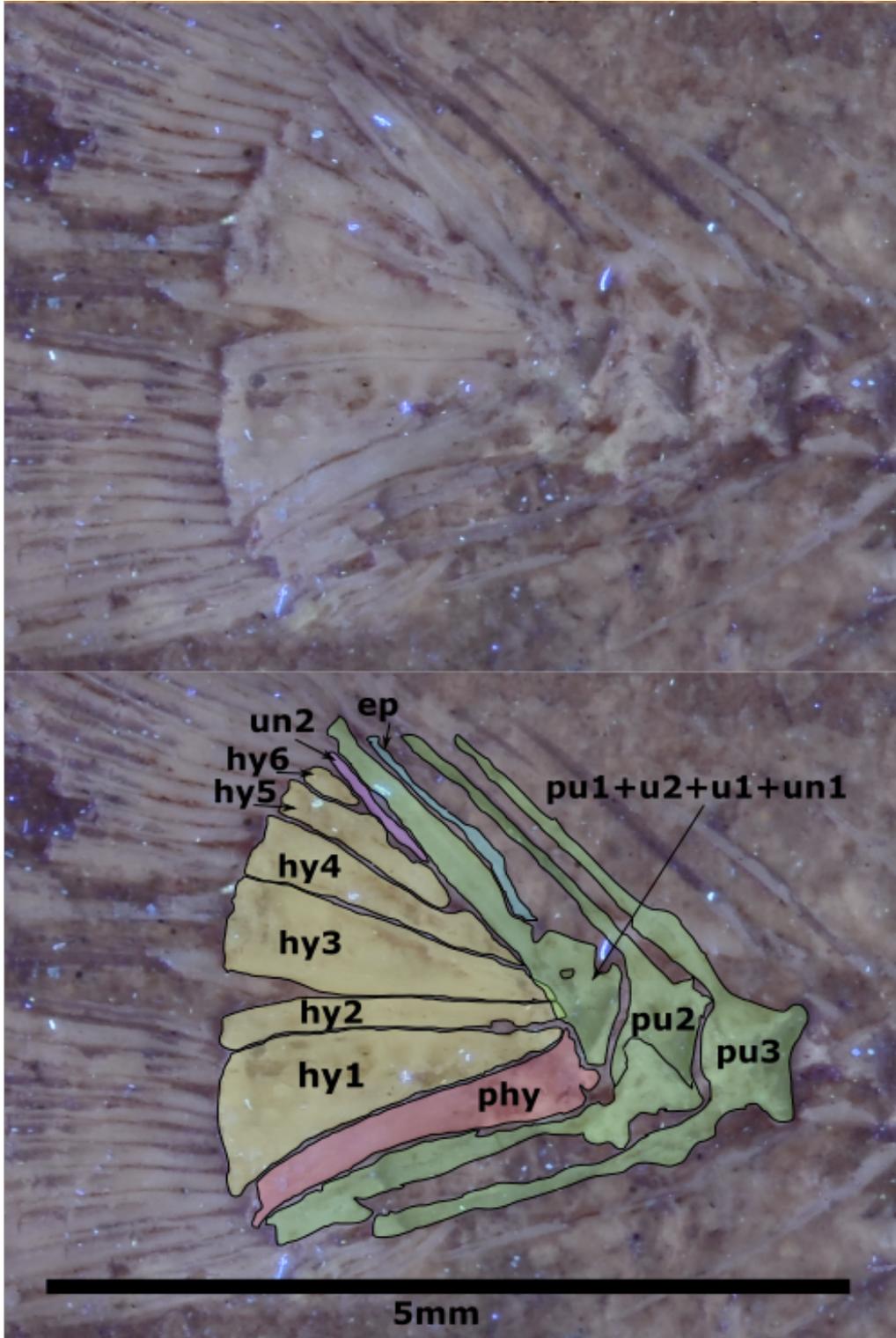


Figura 19. *Chanos* sp. de Chiapas, aleta caudal del ejemplar CHA006 bajo luz UV. Abreviaturas: ep, epural; hy, hipurales; phy, parahipural; pu, centro preural; u, centro ural; un, uroneural.

4.3.16 Escamas

Las escamas son cicloides, tienen forma de corazón con una constricción anterior que forma dos lóbulos, son apenas más largas que altas. El *focus* se encuentra más o menos al centro, de donde se extienden muchos *circuli* delgados, la parte posterior solo se encuentra presente en una escama individual asociada al ejemplar CHA004 (Figura 20), donde se encuentran muchos *radii* orientados horizontalmente.

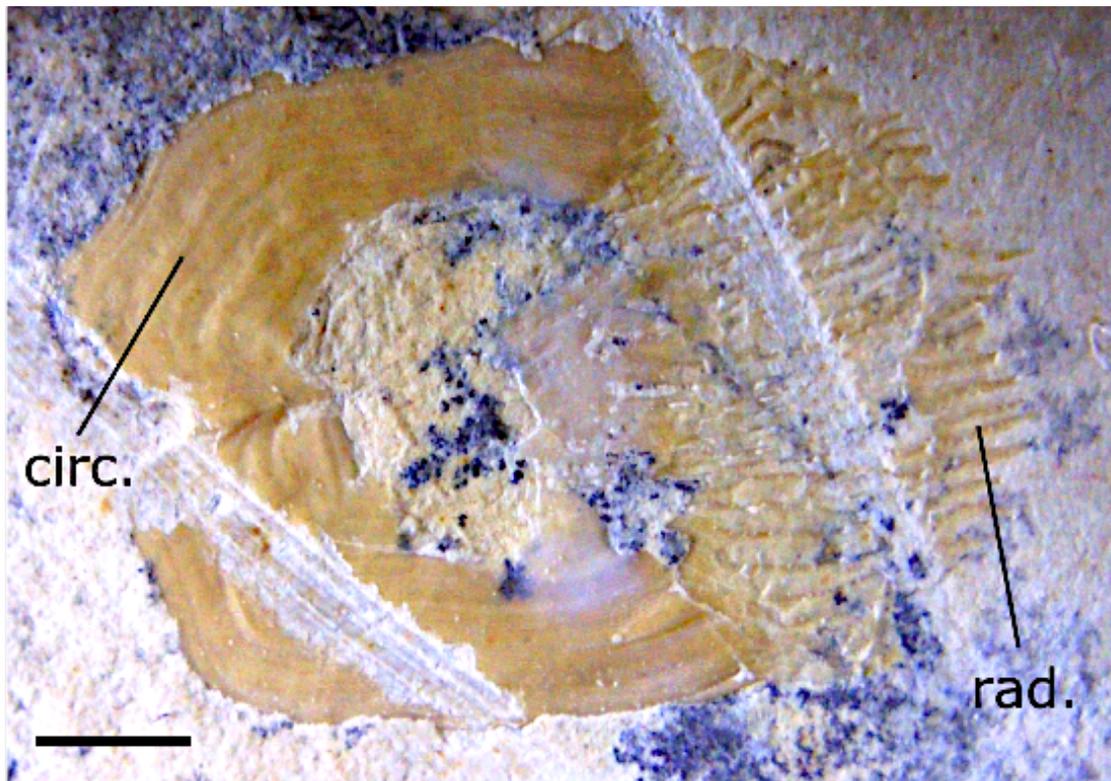


Figura 20. Escamas desarticuladas asociadas a *Chanos* sp. de Chiapas. asociada a CHA004. Abreviaturas: circ, *circuli*; rad, *radii*. Una barra equivale a 1 mm aproximadamente.

4.4 Análisis filogenético

El análisis filogenético resultó en un solo árbol más parsimonioso, con índice de consistencia (CI) de 0.7412; índice de retención (RI) de 0.7514, el índice de consistencia rescalonado (CR) de 0.5569 y una longitud de 169 pasos (Figura 21).

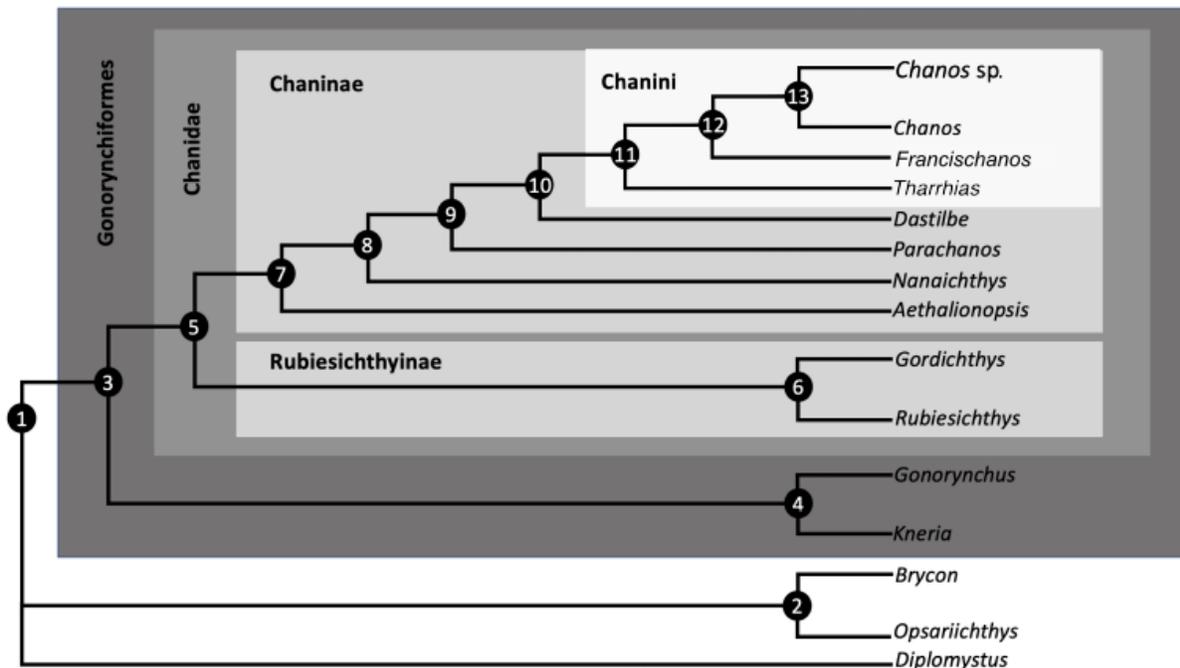


Figura 21. Único árbol filogenético más parsimonioso (CI= 0.74; RI= 0.55; 169 pasos de longitud) con las relaciones de la familia Chanidae. Nodos 3 a 13 desglosados en el texto; nodos 1, 2 y autapomorfias de los Rubiesichthyinae excluidos.

El Orden Gonorynchiformes es un grupo monofilético (nodo 3, figura 21), soportado por 11 sinapomorfias: ausencia de orbitosfenoides (C: 1, 1); pterosfenoides ligeramente reducidos, no articulados anteroventralmente pero acercándose entre sí anterodorsalmente (C: 3, 1); costillas cefálicas presentes y todas articuladas con las exoccipitales (C: 6, 1); parietales reducidos pero planos y con forma de cuchilla (C: 19, 1); proceso ascendente del premaxilar ausente (C: 28, 1); vómer extendiéndose anteriormente, más allá del nivel del margen anterior del mesetmoides (C: 45, 2); supraopercular presente como un hueso plano y relativamente grande (C: 62, 1); dientes en

el quinto ceratobranquial ausentes (C: 66, 1); arco neural de la primera vértebra en contacto con exoccipital (C: 72, 1); costilla del tercer centro vertebral más corta y ancha (C: 79, 1); huesos intermusculares pareados presentes en tres sets: epipleurales, epicentrales y epineurales (C: 80, 1); y cinco homoplasias: parietales completamente separados por el supraoccipital (condición lateroparietal) (C: 17, 2); cuatro infraorbitales (C: 20, 1); dientes ausentes en premaxilar maxilar y el dentario (C: 24, 1); morfología del proceso articular del maxilar: robusto y voluminoso (C: 29, 1); hipural dos autógeno (C: 101, 1).

El orden Gonorynchiformes se divide en dos clados. El clado que agrupa a las familias Kneriidae y Gonorynchidae (nodo 4, figura 21) está soportado también por 10 sinapomorfias: pterofenoides ampliamente reducidos y separados tanto anteroventralmente como anterodorsalmente (C: 3, 2); huesos infraorbitales (sin incluir al lacrimal) reducidos a pequeñas osificaciones tubulares (C: 21, 1); muesca entre el dentario y el anguloarticular presente (C: 36, 1); ectopterigoides reducido, articulando con la superficie ventral del autopalatino por cartílago (máximo 10%), resultando en un suspensorio articulado frágilmente (C: 42, 2); doble cabeza articular del hiomandibular, con la superficie articular anterior formando una cabeza separada de la superficie articular posterior (C: 51, 1); borde del opercular parcialmente o casi completamente conectado por piel con la cabeza (C: 57, 1); supraopercular presente como una osificación tubular (C: 62, 2); primer basibranquial no osificado en especímenes adultos (C: 67, 1); primer faringobranquial no osificado en especímenes adultos (C: 69, 1); arcos neurales anteriores en contacto lateral con arcos colindantes, sin solape (C: 75, 1) y seis homoplasias: primeras dos parahipófisis anteriores fusionadas con el centro vertebral (C: 78, 1); postcleitro ausente (C: 85, 1); centro ural (u1, u2), centro preural uno (pu1) y uroneural uno (un1) fusionados (C: 91, 1); un uroneural (independientemente de la fusión con otros elementos del esqueleto caudal) (C: 94, 2);

uroneural dos y segundo centro ural fusionados (C: 96, 2); hipural 1 y centro terminal separados por un hiato (C: 100, 1). Este clado es grupo hermano de la familia Chanidae (nodo 5, figura 20).

Hay ocho sinapomorfías que soportan a la familia Chanidae: premaxila grande, ancha, cóncavo-convexa y con un largo proceso oral (C: 27, 1); región posterior del maxilar muy agrandada, hinchada a un contorno bulboso, con borde posterior curvo (C: 33, 1); muesca en el borde anterodorsal del dentario (“muesca leptolepida”) (C: 38, 1); articulación cuadrado-mandibular anterior a la órbita y cuadrado desplazado pero no alargado (C: 48, 1); simpléctico muy largo, aproximadamente el doble de la longitud del grupo interno (C: 49, 1); proceso metapterigoideo del hiomandibular presente y anterior (C: 52, 1); opercular expandido, al menos un tercio de la longitud de la cabeza (C: 54, 1); arcos neurales 5 al 10 autógenos (por lo menos lateralmente) en adultos (C: 76, 1) y por cuatro homoplasias: ángulo formado por los miembros preoperculares aproximadamente recto (C: 58, 1); expansión preopercular distal a las aberturas terminales de las ramas del canal preopercular presente, restringido a la esquina posteroventral (C: 61, 1); extensión anterior del primer uroneural hasta el extremo anterior del segundo preural (C: 95, 1) y arco hemal en centro preural 2 autógeno (C: 103, 1).

La familia Chanidae entonces se divide en dos clados, el primero corresponde a la subfamilia Rubiesichthyinae: *Rubiesichthys* + *Gordichthys* (nodo 6, figura 21) y está soportado por cuatro sinapomorfías: borde dorsal y ventral del proceso articular maxilar muy curvo, casi formando un ángulo (C: 31, 1); dientes en el vómer o paraesfenoides presentes (C: 43, 1); proceso posterior en el borde posterior del primer supraneural presente (C: 83, 1); toda la longitud del supracleitro perforada por la línea lateral (C: 86, 1) y tres homoplasias: morfología del proceso articular maxilar delgado y puntiagudo (C: 29, 0); proceso articular maxilar muy largo, cerca de 50% de la longitud del maxilar (C: 30, 2); ángulo agudo formado por las extremidades

preoperculares (C: 58, 2). En el grupo hermano al clado anterior mencionado están *Aethalionopsis* + (*Nanaichthys* + (*Parachanos* + (*Dastilbe* + (*Tharrhias* + (*Francischanos* + (*Chanos* + *Chanos* sp.))))) y corresponde a la subfamilia Chaninae.

Chaninae (nodo 7, figura 21) muestra tres homoplasias: hueso nasal solo como una osificación tubular alrededor del canal (C: 12, 1); proceso maxilar para articulación con autopalatino presente (C: 32, 1) y cresta en la extremidad anteroventral del preopercular presente (C: 60, 1). El género *Aethalionopsis*, es el primer taxón que diverge y aparece como grupo hermano de los restantes miembros de la subfamilia Chaninae incluidos en este análisis.

Este género se diferencia en la sinapomorfía: arcos neurales autógenos (al menos lateralmente) a las vértebras posteriores a la aleta dorsal en adultos (C: 77, 1) y las homoplasias: porción parietal del canal supraorbital presente (C: 18, 1); cinco o más infraorbitales (C: 20, 0); “*fringing fulcra*” en el lóbulo dorsal de la aleta caudal presente (C: 89, 0); escudos caudales presentes (C: 90, 1); tres uroneurales (independientemente de su fusión con otros elementos del endoesqueleto caudal) (C: 94, 0) y uroneural dos separado del segundo centro ural (C: 96, 1).

El siguiente nodo (8, figura 21) es soportado únicamente por el carácter homoplásico: proceso articular del maxilar entre 30%-40% de la longitud total del maxilar (C: 30, 1). El género *Nanaichthys* no es soportado por autapomorfías y es indicado como grupo hermano de los Chaninae restantes. El grupo formado por los Chaninae restantes (nodo 9, figura 20) le soportan la sinapomorfía: cresta supraoccipital larga y agrandada, proyectándose por encima de la región occipital y la primera vértebra, formando una cuchilla pectinada vertical y posteriormente profunda (C: 7, 1) y las homoplasias: extensión lateral en forma de alas del etmoides presente (C: 11, 1) y eje del hueso subopercular en vista lateral= subhorizontal (C: 63, 1). El género *Parachanos* es un linaje divergente de los siguientes Chaninae, le soportan las homoplasias: dos vértebras más

anteriores tan largas como las posteriores (C: 70, 0) y una extensión del primer uroneural hasta el extremo anterior del tercer preural (C: 95, 2).

El grupo hermano a *Parachanos* (nodo 10, figura 21) es soportado por las homoplasias: sínfisis dentaria robusta y más alta que la parte posterior inmediata (C: 35, 1) y la expansión distal del preopercular a las aperturas terminales de las ramas del canal preopercular ausente (preopercular no agrandado) (C: 61, 0). A partir de este nodo, *Dastilbe* es grupo hermano a los taxones restantes (tribu Chanini) y se diferencia en esta hipótesis por presentar las homoplasias: proceso articular maxilar muy largo, alrededor de 50% de la longitud maxilar total (C: 30, 2) y por la ausencia del canal sensorial mandibular (C: 39, 1).

La tribu Chanini (nodo 11, figura 21) tiene como sinapomorfías: huesos exoccipitales con un borde posterior cóncavo-convexo, proyectándose por encima del basioccipital (C: 5, 1); mesetmoides grande con amplias extensiones posterolaterales que forman estructuras parecidas a las (C: 10, 2) y como homoplasias: simpléctico y cuadrado separados por cartílago (C: 50, 1); expansión preopercular distal a las aberturas terminales de las ramas del canal preopercular presente en la esquina posteroventral y parte del miembro posterodorsal (C: 61, 2) y arco neural y espina del centro preural I uno bien desarrolladas, espina alrededor de la mitad de larga que las precedentes (C: 92, 0). El género *Tharrhias* es el primero en divergir de la tribu Chanini y en esta hipótesis se diferencia por la sinapomorfía: uroneurales dispuestos en serie doble (C: 93, 1) y la homoplasia: tres uroneurales (independientemente si hay fusión con otros elementos del esqueleto caudal) (C: 94, 0).

El siguiente nodo (12, figura 21) en Chanini es compuesto por (*Francischanos* + (*Chanos* + *Chanos* sp.)) y está soportado por los caracteres: expansión posterolateral de los occipitales (C: 4, 1) como sinapomorfía y huesos intermusculares craneales en forma de cepillo (C: 9, 1);

parietales reducidos pero planos y con forma de cuchilla (C: 18, 1); postcleitro presente (C: 85, 1) y extensión anterior del primer uroneural hasta el extremo anterior del primer preural (C: 95, 0) como homoplasias. En la hipótesis, *Francischanos* diverge de los demás por las homoplasias: ausencia del supraorbital (C: 23, 1); presencia de sínfisis dentaria baja y puntiaguda (C: 35, 0); simpléctico y cuadrado articulando directamente (C: 50, 0); ángulo obtuso formado por las extremidades preoperculares (C: 58, 0); eje mayor del hueso subopercular inclinado en vista lateral (C: 63, 0) y reducción en el número de hipurales (menos de seis) (C: 98, 1).

El grupo más derivado está compuesto por el género *Chanos*. Los caracteres que soportan esta relación (nodo 13, figura 21) son: costillas cefálicas presentes y articulando con los exoccipitales y el basioccipital (C: 6, 2); parietales altamente reducidos (C: 19, 2); proceso posterocaudal del esqueleto caudal presente (C: 104, 1) como sinapomorfías. Como caracteres homoplásicos: alas (extensiones) laterales del etmoides lateral presentes (C: 11, 1); cresta en la rama anteroventral del hueso preopercular ausente (C: 60, 0); escudos caudales presentes (C: 90, 1); centros urales (u1, u2), centro preural uno (pu1) y uroneural uno (un1) fusionados (C: 91, 1); arco neural abierto y sin espina del centro preural uno (C: 92, 2); extensión anterior del primer uroneural: fusionado con el complejo de la aleta caudal (C: 95, 3); uroneural dos y segundo centro ural separados (C: 96, 1); parahipural y centro preural uno fusionados sólo en adultos grandes (C: 97, 1); hipural 1 y centro terminal separados por un hiato (C: 100, 1). Según este análisis, no hay autapomorfías que separen a *Chanos* de los ejemplares del Paleoceno del noreste de Chiapas.

DISCUSIÓN

5.1 Análisis filogenético

5.1.1 Topología

Naturalmente, la topología de este análisis coincide hasta cierto punto con la de Ribeiro et al. (2018) (Figura 5) y juntas difieren significativamente de otras hipótesis como las publicadas en Poyato-Ariza et al. (2010) y Amaral y Brito (2012). Se reitera la monofila de la subfamilia Rubiesichthyinae, que incluye a *Rubiesichthys* y *Gordichthys* (soportado por C: 29, 0; C: 30, 2; C: 31, 1; C: 43, 1; C: 58, 2; C: 83, 1 y C: 86, 1 en este estudio) por primera vez propuesta por Poyato-Ariza et al. (2010), después por Amaral y Brito (2012) y finalmente en Ribeiro et al. (2018).

Al igual que en los resultados de Ribeiro et al. (2018) y a diferencia de los resultados de Amaral y Brito (2012), *Nanaichthys* no se incluye en el clado de la subfamilia Rubiesichthyinae (nodo 6, Figura 21) sino en el clado de la subfamilia Chaninae (nodo 7, Figura 21). De acuerdo con Ribeiro et al. (2018) el hecho que *Nanaichthys* no se incluya en el clado de Rubiesichthyinae se debe a que Amaral y Brito (2012) interpretaron erróneamente o asumieron algunos caracteres sin suficiente evidencia. A pesar de ello, aquí la posición de *Nanaichthys* difiere de la propuesta en Ribeiro et al. (2018); en este análisis es *Aethalionopsis* el taxón más basal en la topología de la subfamilia Chaninae (nodo 7, Figura 20) y es grupo hermano del clado formado por *Nanaichthys* y el resto de la subfamilia Chaninae (*Aethalionopsis* + (*Nanaichthys* + (*Parachanos* + (*Dastilbe* + (*Tharrhias* + (*Francischanos* + (*Chanos* + *Chanos* sp. de Chiapas)))))). La topología de la tribu Chanini coincide con la propuesta en Ribeiro et al. (2018) (más *Chanos* sp. de Chiapas), reiterando a *Francischanos moraesii* como una especie válida (Figura 5 y 21).

Al usar los datos morfológicos de Poyato-Ariza et al. (2010) y las modificaciones de las iteraciones de Amaral y Brito (2012) y Ribeiro et al. (2018), también es la familia Chanidae el grupo hermano a los demás Gonorynchiformes; lo que difiere de las hipótesis que vienen de datos moleculares y datos moleculares/morfológicas que colocan a Gonorynchidae como grupo hermano a los demás Gonorynchiformes (p.ej. Lavoué et al., 2012; Davis et al., 2013; Near et al., 2014).

5.1.2 Mapeo de caracteres

Aunque no es posible aún determinar la identidad específica de los ejemplares estudiados en esta tesis; aquí, se reconoce que *Chanos* sp. de Chiapas como un miembro del Orden Gonorynchiformes, de la familia Chanidae, subfamilia Chaninae, Tribu Chanini y género *Chanos*. Se incluye a *Chanos* sp. de Chiapas en el Orden Gonorynchiformes por presentar los siguientes caracteres del listado de sinapomorfias: ausencia de orbitosfenoides (C: 1, 1); costillas cefálicas presentes (C: 6; 1); proceso ascendente del premaxilar ausente (C: 28, 1); dientes en el quinto ceratobranquial ausentes (C: 66, 1); costilla del tercer centro vertebral más corta y ancha (C: 79, 1); huesos intermusculares pareados presentes en tres sets: epipleurales, epicentrales y epineurales (C: 80, 1); a su vez por presentar las homoplasias: parietales completamente separados por el supraoccipital (posición lateroparietal) (C: 17, 2); dientes en premaxilar, maxilar y dentario ausentes (C: 24, 1); morfología del proceso articular del maxilar: robusto y voluminoso (C: 29, 1); hipural dos autógeno (C: 101, 1)

A su vez, la inclusión de *Chanos* sp. en la familia Chanidae está indicada por: una premaxila grande, ancha, cóncavo-convexa y con un largo proceso oral (C: 27, 1); región posterior de la maxila muy agrandada, borde bulboso y con un borde posterior curvo (C: 33, 1); muesca en el borde anterodorsal del dentario (muesca “leptolepida”) (C: 38, 1); articulación cuadrado-

mandibular anterior a la órbita y cuadrado desplazado pero no alargado (C: 48, 1); simpléctico muy largo, aproximadamente el doble de la longitud del grupo interno (C: 49, 1); proceso metapterigoideo del hiomandibular presente y anterior (C: 52, 1); opercular expandido, al menos un tercio de la longitud de la cabeza (C: 54, 1); arcos neurales 5-10 autógenos (por lo menos lateralmente) en adultos (C: 76, 1). También por las homoplasias: ángulo formado por los miembros preoperculares aproximadamente recto (C: 58, 1) y arco hemal en centro preural 2 autógeno (C: 103, 1).

También se incluye en la subfamilia Chaninae por tener las siguientes homoplasias del clado: proceso maxilar para articulación con autopalatino presente (C: 32, 1) y cresta en la extremidad anteroventral del preopercular presente (C: 60, 1). Subsecuentemente, se incluye como miembro de la tribu Chanini por las sinapomorfias: huesos exoccipitales proyectándose por encima del basioccipital (C: 5, 1); un mesetmoides grande con amplias extensiones posterolaterales que forman estructuras parecidas a alas (C: 10, 2); y las homoplasias: simpléctico y cuadrado separados a través de cartílago (C: 50, 1); expansión preopercular distal a las aberturas terminales de las ramas del canal preopercular presente en la esquina posteroventral y parte del miembro posterodorsal (C: 61, 2).

Los caracteres presentes del nodo que agrupa a *Chanos* sp. con *Chanos* en esta hipótesis filogenética son: parietales altamente reducidos (C: 19, 2); y proceso posterolateral del endoesqueleto caudal presente (C: 104, 1) como sinapomorfias; centros urales (u1, u2), centro preural uno (pu1) y uroneural uno (un1) fusionados (C: 91, 1); arco neural abierto y sin espina del centro preural uno (C: 92, 2); extensión anterior del primer uroneural: fusionado con el complejo de la aleta caudal (C: 95, 3) y uroneural dos y segundo centro ural separados (C: 96, 1); hipural 1 y centro terminal separados por un hiato (C: 100, 1) como homoplasias.

5.2 Comparación de *Chanos sp.* de Chiapas y otros géneros fósiles de Chanidae

Existen tres géneros fósiles de la familia Chanidae que no forman parte de los taxones añadidos a la matriz del análisis. *Caesus*, *Cabindachanos* y *Prochanos* son tres géneros monoespecíficos basados en uno o pocos ejemplares parciales o con un pobre estado de conservación (Bassani, 1882; Taverne y Capasso, 2017; Taverne et al., 2019).

Cabindachanos dartevellei es un taxón representado por un único ejemplar fragmentado del territorio de Cabinda (África Central), datado como del Daniano o Selandiano temprano (Paleoceno) (Taverne et al., 2019). Este fósil es especialmente importante en el presente estudio dado que es aproximadamente contemporáneo a *Chanos sp.* de Chiapas. El parecido superficial y su estrecha relación con el género *Chanos* es evidente, huesos como el parietal y el preopérculo son idénticos; presenta una cresta supraoccipital desarrollada; la aleta pectoral tiene 14 radios, una menos que el límite inferior visto en *Chanos*; según Taverne et al. (2019) es más cercano a *Chanos* que a *Tharrhias*. Sin embargo, las escamas son diferentes a las de *Chanos chanos* y *Chanos sp.* de Chiapas; a diferencia de *Cabindachanos* que aparentemente carece de subopérculo (Taverne et al., 2019), en *Chanos sp.* de Chiapas y *Chanos chanos*, este hueso está presente. Desafortunadamente, no hay registro del esqueleto caudal de *Cabindachanos dartevellei* por lo que no se sabe si presenta un complejo caudal como el género *Chanos*.

Caesus leopoldi es un Chanidae fósil que proviene de depósitos albianos (Cretácico temprano) de Pietraraja, al sur de Italia (Taverne y Capasso, 2017) y fue referido al género *Chanos* en repetidas ocasiones (p.ej. Fara et al., 2010). Recientemente, fue redescrito por Taverne y Capasso (2017) y reintegrado al género original *Caesus* de Costa, 1860. Carece de una cresta supraoccipital posterior bien desarrollada como la de *Chanos*; la configuración del esqueleto caudal de *Caesus* y de los demás Chanidae del Mesozoico con esqueleto caudal conocido (incluyendo a *Dastilbe moraesii*, grupo hermano del clado *Chanos* y *Chanos sp.* de Chiapas según

la presente hipótesis filogenética) presentan el carácter plesiomórfico de los centros PU1, U1 y U2 autógenos, espina neural corta en PU1, dos a tres epurales, UN1 autógeno e Hy1 articulando con U1. En *Chanos* sp. y *Chanos chanos* los centros PU1, U1 y U2 están fusionados junto a la espina neural de PU1 y el uroneural 1, solo hay un epural y el Hy1 es autógeno.

Prochanos rectifrons es un Chanidae del Turoniano-Maastrichtiano (Cretácico tardío) de la actual Croacia (Fara et al., 2010). Este fósil fue considerado como una posible sinonimia de *Chanos* (*Caesus*) *leopoldi* por Fara et al. (2010). Dicha sugerencia fue rechazada por Taverne y Capasso (2017) basado en las diferencias de su esqueleto caudal. Taverne y Capasso (2017) consideran que los últimos centros vertebrales (PU1, U1 y U2) de *Prochanos rectifrons* están fusionados en una única vértebra con un pleurostilo (cómo en *Chanos* y *Chanos* sp.). Sin embargo, su afirmación se basa en una ilustración de una de las muestras de Bassani (1882, pl. 13) donde es visible el esqueleto caudal. En esta ilustración la zona del último centro vertebral, los hipurales, epurales y uroneurales no es detallada, lo que genera dudas razonables sobre la afirmación de Taverne y Capasso (2017). Más conclusivamente, entre las cuatro razones por la que Bassani (1882, p. 218) decide erigir un nuevo género es que los ejemplares de *Prochanos rectifrons* difieren de *Chanos* en la cresta supraoccipital que se expande posteriormente hasta las vértebras anteriores, presente en *Chanos* y *Chanos* sp. de Chiapas; otra es que el final de la columna vertebral coincide con la de otros géneros como *Leptolepis* Agassiz, 1843 y *Tharsis* Giebel, 1848 (sin fusión) y no con la de *Chanos*. Entonces, la sinonimia con el género *Chanos* sugerida por Taverne y Capasso (2017) debe ser rechazada hasta que las muestras de Bassani (1882) sean revisadas apropiadamente. En la Figura 6, las ocurrencias del género *Chanos* durante el Cretácico se refieren a este taxón.

5.3 Comparación de *Chanos* sp. de Chiapas con otras especies fósiles de *Chanos*.

Actualmente el género *Chanos* es conocido por cinco especies fósiles y una especie viva, *Chanos chanos*. Desafortunadamente, para este trabajo no se encontraron suficientes rasgos que permitan diferenciar a *Chanos* sp. de Chiapas de las otras especies del género. Por un lado, entre estas especies, *Chanos compressus* está basado únicamente en otolitos y su comparación con *Chanos* sp. de Chiapas no es posible. Por otra parte, las especies del Eoceno y Oligoceno de Italia — *Chanos brevis*, *Chanos forcipatus* y *Chanos zignoi*— descritos por Heckel (1854) requieren de una revisión detallada para definir sus rasgos diagnósticos (Fara et al., 2010); aquí, fueron revisadas sus descripciones, pero estas carecen de información útil para emprender un ejercicio comparativo que contraste con aquellos rasgos aquí descritos en *Chanos* sp. de Chiapas. Algo similar ocurre con la especie del Thanetiano (Paleoceno) de Turkmenistán descrita por Danil’chenko (1968), *Chanos torosus*.

5.4 Comparación de *Chanos* sp. de Chiapas con la especie actual *Chanos chanos*.

La afinidad de *Chanos* sp. de Chiapas con la especie actual, *Chanos chanos*, fue claramente definida en la hipótesis filogenética aquí obtenida; aparecen como grupos hermanos en el árbol, sin embargo, en ésta no se señalan autapomorfias que les diferencien. Una comparación morfológica con *Chanos chanos* revela más evidencia de su afinidad. La forma de todos los huesos visibles e identificados en *Chanos* sp. de Chiapas son semejantes a los de *Chanos chanos* en forma, disposición y grado de desarrollo; incluso comparándolos con ejemplares de tamaño similar. Entre los huesos particularmente idénticos están el urohial, el maxilar, la cresta supraoccipital, los frontales, entre otros elementos; las escamas también presentan una clara similitud (Figura 22). Una semejanza clara evidencia de homología es el carácter apomórfico: fusión de PU1, U1, U2 y

UN1 en un complejo caudal con un Hy1 autógeno, presente en *Chanos sp.* de Chiapas y *Chanos chanos* (Figura 23), pero ausente en cualquier otro género fósil de la familia Chanidae.



Figura 22. Escamas en *Chanos sp.* de Chiapas y *Chanos chanos*. A, *Chanos sp.*. B, ejemplar diafanizado de *Chanos chanos*. C, *Chanos chanos* de Taverne et al. (2019, fig. 5). Abreviaturas: circ, *circuli*; rad, *radii*.

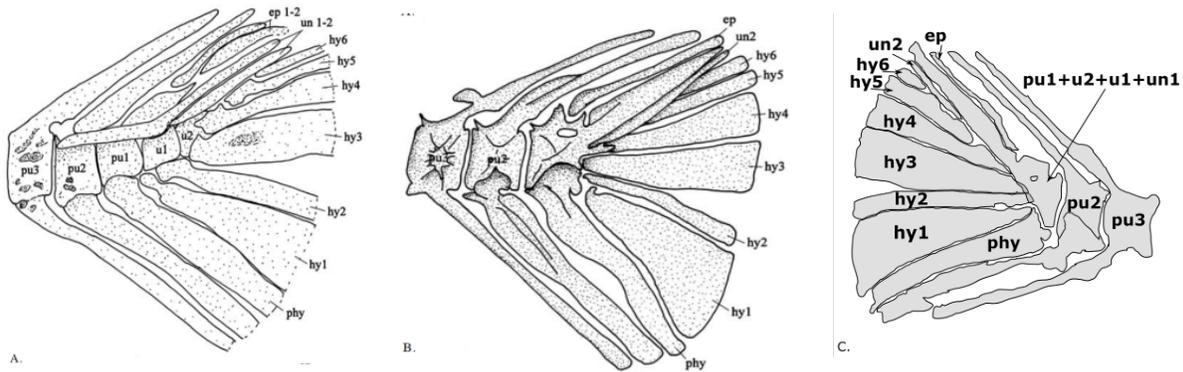


Figura 23. Aletas caudales de Chanidae. A) *Dastilbe*; B) *Chanos chanos*; C) *Chanos sp.* de Chiapas. A y B modificados de Grande y Arratia, (2010, fig. 2.10 A y B). Abreviaturas: ep, epural; hy, hipural; phy: parahipural; pu, centro preural; u, centro ural; un, uroneural.

Los parecidos son tan extensos que vuelve problemática la comparación en términos de sus diferencias. La única diferencia discernible, por ejemplo, es que si bien el mesetmoides parece más cercano a *Chanos chanos* que a *Tharrhias* (Figura 24), el ángulo de las alas es más estrecho en *Chanos sp.* de Chiapas, y su parte más anterior no tiene una hendidura como la vista en Grande y

Poyato (1999) y el ejemplar diafanizado; aunque esto último podría ser artefacto de la conservación y/o se trate del mesetmoides-vómer fusionados, el último extendiéndose más allá del margen del mesetmoides (C: 45, 2). Desafortunadamente, solo se encuentra completo y desarticulado en un ejemplar (CHA001, Figura 14); por lo que no es posible establecer si el ángulo de apertura de las alas posteriores puede ser un carácter plesiomórfico, autapomórfico, carácter variable o efecto de la preservación.

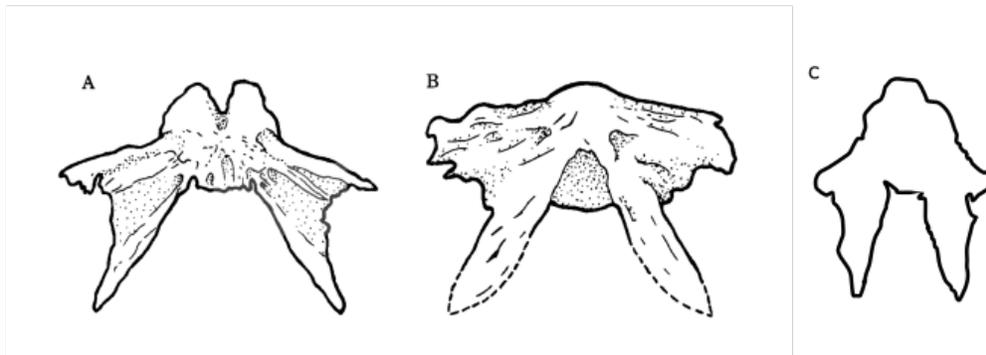


Figura 24. Vista dorsal del mesetmoides en algunos Gonorynchiformes. A) *Chanos chanos*; B) *Tharrhias*; C) *Chanos* sp. de Chiapas (CHA001). A y B modificados de Grande y Poyato (1999, fig. 6 A y B).

La comparación de datos merísticos y morfométricos de *Chanos* sp. de Chiapas con los reportados para *Chanos chanos* tampoco establece claras diferencias (Tabla 3). Esta comparación es válida pese a que todos los ejemplares de *Chanos* sp. de Chiapas son pequeños, pues de acuerdo con Villaluz y MacCrimmon (1988), las características merísticas y morfométricas en general ya están formadas en *Chanos chanos* alrededor de los 54 mm de tamaño; alrededor de la longitud de los ejemplares más pequeños de *Chanos* sp. de Chiapas (49.55 mm en el ejemplar más pequeño, CHA008). Los conteos merísticos de las aletas y medidas morfométricas de *Chanos* sp. de Chiapas coinciden o solapan los conteos y medidas de *Chanos chanos*. Solo la altura máxima del cuerpo respecto a SL presenta una variación más o menos clara; de cualquier modo, la altura del cuerpo

en *Chanos sp.* de Chiapas podría estar sesgada debido a la preservación de los ejemplares fósiles de Belisario Domínguez y División del Norte (p.ej. falta de tejidos).

Tabla 3. Características merísticas de *Chanos chanos* y *Chanos sp.* de Chiapas. Números romanos corresponden a radios no segmentados y no bifurcados. Referencias: Gunther (1868); Sunier (1922); Marshall (1964); Jordan y Evermann (1973); Day (1958); Munro (1967); Villaluz y MacCrimmon (1988); Kumagai (1981); Bagarinao (1991); Grande y Arratia (2010); Khalaf (2013); Coad (2015); Quasim et al. (2019).

Localidad	Vértebras	Radios dorsales	Radios pectorales	Radios pélvicos	Radios anales	Longitud predorsal en SL%	Longitud preanal en SL%	Longitud de la cabeza en SL%	Altura máxima del cuerpo en SL%
Filipinas	44-45	v-vi, 11-13	i, 14-17	i, 7-11	iii-iv. 6-8				
Filipinas	44	ii-iv, 10-14	i, 13-16	ii, 9-12	i-ii, 7-9				
Australia		14-16			8-10				
África		14-16		10-11	8-10				
Seychelles y Mauricio		19			9-10				
Indonesia	44-45	14-16	16-17	11-12	10-11				
India	44	13-16	16	11	9-10				
Hawaii	45	ii, 12			ii, 9				
Papúa Nueva Guinea		13-17	16-17	11-12	9-11				
Mar Rojo		17	17		10				
Irán	42-43	iv, 11-12			iii, 7-8				
Irak		13-17	15	10	8	41.09%		25.5%	26.44%
No especificado	44-51	13-17	15-17	10-11	6-8	51%	83%		
<i>Chanos sp.</i> de Chiapas	38-42	12-17 (i-iii, 10-14)	15-16	10-12 (i-I, 9-11)	10-12 (i-iii, 8-11)	48.34%-57.58%	78.21%-84.39%	25.61%-30.92%	16.33%-22.37%

5.5 Variación y plasticidad morfológica en *Chanos chanos* y la familia Chanidae.

Las desviaciones vistas entre los datos de *Chanos* sp. de Chiapas y *Chanos chanos* podrían ser explicadas por la plasticidad morfológica del último; existe una gran cantidad de estudios estadísticos a partir de datos morfométricos y/o merísticos que han demostrado variación intraespecífica y diferencias significativas suficientes para proponer poblaciones o subpoblaciones (*stocks*) de *Chanos chanos*.

Senta y Kumagai (1977) propusieron la existencia de diferentes subpoblaciones de *Chanos chanos* a partir de la variación en el número de vértebras, reportaron oscilación entre 40 y 45 centros en muestras desde la India a Tahití; aunque tanto Liao et al. (1977) (en Taiwán) como Villaluz y MacCrimmon (1988) (en Filipinas) no reportaron variación significativa en el número de vértebras. Según Villaluz y MacCrimmon (1988) esto sugiere que el número de vértebras es estable microgeográficamente, pero puede variar significativamente entre áreas separadas ampliamente. Winans (1985) encontró que estadísticamente los ejemplares de Hawái y del Pacífico Ecuatorial tienen la cabeza más grande y colas más pequeñas a comparación con las muestras de Filipinas que mostraban características de la cabeza más pequeñas y colas más grandes. Villaluz y MacCrimmon (1988) encontraron diferencias estadísticamente significativas en el conteo de radios de la aleta pélvica suficientes para separar sus muestras de Filipinas en subpoblaciones. SriHari et al. (2019a) encontró variación estadísticamente significativa en datos morfométricos para separar poblaciones de *Chanos chanos* de la India; principalmente por la variación en características morfométricas de la cabeza, de la profundidad del cuerpo y del pedúnculo caudal.

Las características merísticas y morfométricas suelen estar sujetas a modificaciones fenotípicas en respuesta a variaciones de las condiciones ambientales (como la temperatura, salinidad, comida, entre otros); en general, los peces muestran un mayor grado de variación en poblaciones que otros vertebrados y son más susceptibles a cambios inducidos por el ambiente

(Winans, 1985; Villaluz y MacCrimmon, 1988; Bagarinao, 1994; SriHari et al., 2019a). Las explicaciones particulares para las variaciones en *Chanos chanos* son amplias, para SriHari et al. (2019a), variaciones relacionadas con la profundidad del cuerpo pueden estar relacionadas con la abundancia de comida; variaciones en la cabeza podrían atribuirse a las diferencias en el tamaño de sus presas; variación en el pedúnculo caudal podría ser en respuesta a las condiciones hidrológicas, pues un pedúnculo caudal más profundo se observó en peces de aguas turbulentas.

Además de evidenciar homología, el parecido extremo visto entre *Chanos* sp. de Chiapas y *Chanos chanos* también refleja la homogeneidad de todo el linaje de la familia. Las características derivadas de la familia Chanidae aparecen consistentemente en el registro fósil desde el Cretácico temprano; incluso entre las dos subfamilias las diferencias son muy sutiles si se toma en cuenta el *bauplan* de los Chanidae (Poyato-Ariza et al., 2010).

Sobre la comparación entre los cráneos de *Tharrhias* y *Chanos*, Patterson (1975: p 167) escribió que los cráneos de ambos eran casi idénticos. Cuvier y Valenciennes (1846) describieron a *Chanos chanos* bajo 10 nombres diferentes y otros autores le describieron bajo otros 18 sinónimos; según Bagarinao (1991) esto se debe en parte a la variación geográfica. Ha sido sugerido para las especies de *Chanos* del Oligoceno y Eoceno de Italia que la única diferencia en la diagnosis —el conteo de vértebras— quizás signifique simplemente una variación geográfica de una especie (Arambourg y Schneegans, 1935).

Taverne (1981) hipotetizó que *Dastilbe elongatus* Silva-Santos, 1947 es posiblemente una población distinta de *Dastilbe crandalli*; Davis y Martill (1999), Dietze (2007), Brito y Amaral (2008) no encontraron caracteres osteológicos para separarles y como Fara et al. (2010) les consideran sinónimos. *Dastilbe batai* Gayet, 1989, del Aptiano-Albiano de Guinea Ecuatorial fue distinguido de *Dastilbe crandalli* por la posición relativa de las aletas pélvicas y un ligero desvío

de los conteos merísticos (Gayet, 1989). Tanto Poyato-Ariza (1996) como Davis y Martill (1999) no consideraron convincentes estos caracteres; los conteos solapan la variación de *Dastilbe crandalli* y la posición relativa de las aletas a la aleta dorsal no tiene un gran valor diagnóstico, por lo que es probablemente sinónimo de una especie altamente plástica, *Dastilbe crandalli* (Davis y Martill, 1999; Fara et al., 2010; Ribeiro et al., 2022). Sin embargo, esta misma similitud genérica y específica de Chanidae ha resultado en la equivocada sugerencia de sinonimia en taxones cuya revisión detallada resultó en considerarlos como taxones válidos (p.ej. Taverne y Capasso, 2017 y Ribeiro et al., 2022).

Dada la alta plasticidad de la especie actual *Chanos chanos* y la homogeneidad general de la familia Chanidae, las variaciones entre *Chanos* sp. de Chiapas y *Chanos chanos* son extremadamente superficiales y de ninguna manera contundentes. Es razonable suponer que la plasticidad que muestra el género *Chanos* es un reflejo de la considerable capacidad de adaptación (en el contexto generalista de los individuos) que le ha permitido sobrevivir prácticamente sin cambios morfológicos por tanto tiempo (Villaluz y MacCrimmon, 1988).

5.6 Linaje del género *Chanos* como relicto filogenético y ejemplo de estasis morfológica

El esqueleto del género *Chanos* ha permanecido en estasis morfológica por lo menos los últimos 63 millones de años. Estasis es definido como poco o nada de cambio morfológico neto durante la existencia del linaje de la especie (Eldredge et al., 2005). Se espera que exista variación morfológica en y entre poblaciones, pero la distribución de la variación es la misma entre muestras separadas incluso por millones de años (Jablonski, 2000; Eldredge et al., 2005); cómo es el caso del esqueleto *Chanos* sp. de Chiapas.

La selección puede actuar de manera que favorece a las poblaciones que son evolutivamente conservadoras a nivel de especie (Davis y Shaw 2001; Hoekstra et al., 2001; Eldredge et al., 2005). Para especies con amplia distribución —como *Chanos chanos* e históricamente el género *Chanos*— se espera que exhiban una tasa evolutiva más lenta que especies con distribución restringida porque la selección no será consistentemente direccional a lo largo del espacio-tiempo (Lieberman et al., 1995; Jablonski, 2000; Eldredge et al., 2005). A su vez, la mayoría de las mutaciones que sean localmente adaptativas probablemente no serán globalmente ventajosas en un ambiente amplio y heterogéneo (Ohta, 1972; Eldredge et al., 2005), como los que habita *Chanos chanos*. Algunos datos de taxones fósiles mencionados en Eldredge (2005) (p.ej. Valentine y Jablonski, 1993) han demostrado poca respuesta morfológica al cambio climático prolongado, en cambio, sus distribuciones geográficas cambiaron; como lo visto en *Chanos*, ahora ausente en el Atlántico y el Tetis.

En general, una selección heterogénea podría ser fuente de estasis, como el caso de la selección estabilizadora, que mantiene los valores promedio, y la selección dependiente de la frecuencia negativa que favorece genotipos poco frecuentes en y entre poblaciones (Liebermann y

Dudgeon, 1996; Burdon y Thrall, 1999; Eldredge et al., 2005). Selección estabilizadora ha sido hipotetizada para *Chanos chanos* (Bagarinao, 1994).

Otra fuerza evolutiva, el flujo génico, cuando se da entre las poblaciones centrales y periféricas puede impedir adaptaciones y, por lo tanto, ser fuente de estasis (Kirkpatrick y Barton, 1997; Eldredge et al., 2005). En *Chanos chanos*, los datos que provienen de diferentes fuentes moleculares han mostrado resultados distintos, incluso entre las mismas regiones geográficas. El uso de diferentes marcadores moleculares posiblemente es la razón que condujo a la detección de diferentes señales evolutivas (Santos et al., 2018). Algunas poblaciones mostraron baja diferenciación (Winans, 1980; Santos et al., 2018; SriHari et al., 2019b); mientras que algunas otras muestran diferenciación significativa a diferentes niveles (Macaranas et al., 1990; Ravago-Gotanco y Juinio-Meñez, 2004; Lee y Liu, 2010; Adiputra et al., 2012).

La panmixia (no diferenciación) observada en algunas regiones puede atribuirse a factores antropogénicos y naturales (Santos et al., 2018). Por una parte, el transporte y escape de alevines usados en la acuicultura (Santos et al., 2018; SriHari et al., 2019b). Por otra parte, muchos peces marinos pelágicos usualmente muestran bajos niveles de diferenciación genética por su potencial de dispersión en etapas tanto de huevo, como de larva y adulto (Lin et al., 2009). Aunque los patrones migratorios de *Chanos chanos* no han sido estudiados debido a que los encuentros en mar abierto son raros, su potencial de dispersión es claro y puede identificarse por su cuerpo aerodinámico y su poderosa aleta caudal, por lo que no debería descartarse un alto flujo génico (Bagarinao, 1991, 1994; Santos et al., 2018; SriHari et al., 2019b).

Otros aspectos moleculares exhibidos por las poblaciones de *Chanos chanos* no están en conflicto con las características de los taxones que exhiben estasis. Todos los estudios parecen coincidir en que *Chanos chanos* tiene una alta diversidad genética dentro de las poblaciones y baja

entre distintas poblaciones (Ravago-Gotanco y Juinio-Meñez, 2004; Adiputra et al., 2012; Santos et al., 2018; SriHari et al., 2019b), lo que puede indicar que no hay especies crípticas.

Aunque se necesita una mejor resolución de los datos en *Chanos chanos*, como lo discutido en Casane y Laurenti (2013), la baja diversidad molecular intraespecífica no implica una baja tasa de mutación; los niveles de diversidad molecular dentro de las especies, las tasas de divergencia del genoma entre especies y las tasas de divergencia morfológica se encuentran bajo diferentes restricciones y no están necesariamente correlacionadas. Los *stocks* de *Chanos chanos* identificados morfológicamente no coinciden con los identificados a partir de datos moleculares; como en otros vertebrados, hay independencia entre la evolución molecular y la morfológica (Winans, 1980; 1985; SriHari et al., 2019a, b).

Chanos también puede considerarse un relictos filogenético; un grupo alguna vez más diverso ahora mayormente extinto (Grandcolas et al., 2014). Los taxones relictos son usualmente generalistas (Grandcolas et al., 2014). El término ha sido ampliamente criticado por el mismo Grandcolas et al. (2014). Sus principales críticas se dirigen a los casos donde se necesitan soluciones *ad hoc* para conciliar información conflictiva; donde los relictos filogenéticos con un registro fósil deficiente no se tratan como grupo hermano del resto, con diferentes topologías posibles si se incluyera a taxones desconocidos; donde se infiere los caracteres como ancestrales (Rice et al., 2013) y donde posibles adaptaciones secundarias llegan a tomarse como ancestrales (Feild et al., 2002). También donde características reproductivas, del desarrollo y de la historia de vida actuales están en conflicto con lo visto en los fósiles (Royer et al., 2003).

Por ejemplo, un caso que menciona Grandcolas et al. (2014) es el del celacanto actual *Latimeria* Smith, 1939, uno de los más reconocibles “fósiles vivientes”; actualmente se sabe que los fósiles del clado son más diversos de lo que previamente se había asumido y algunos genes

muestran bajas tasas de sustitución, pero otros no (Friedman y Coates, 2006; Casane y Laurenti, 2013).

El presente caso caería en los problemas mencionados por Grandcolas et al. (2014) si se estuviese tomando a *Chanos* (y/o a los Gonorynchiformes), junto a sus características, como ancestrales o compartidas con el ancestro en común de todos los Ostariophysi. Aunque sugerido en el pasado, *Chanos* muestra claramente un mosaico de caracteres plesiomórficos de Ostariophysi y de caracteres apomórficos entre los de su mismo clado (Patterson, 1975; Poyato-Ariza et al., 2010), pues es de hecho el género más derivado de la familia Chanidae, un clado con un pequeño pero conspicuo registro fósil. También han sido tomados en cuenta los datos moleculares. A continuación (sección 5.8 y 5.9), se hacen inferencias de la historia de vida y distribución histórica, pero sin necesidad de sugerir soluciones *ad hoc* para los datos faltantes, ni la evidencia está en conflicto con lo observado en *Chanos chanos*.

Para Bagarinao (1994) es especialmente interesante que *Chanos chanos* no haya especiado dada su amplia distribución geográfica y la antigüedad de su linaje. Probablemente muchos factores contribuyen a que actualmente —y como ahora visto quizás a lo largo de la existencia del género— las poblaciones de *Chanos chanos* se mantengan como una especie; como un alto flujo génico y selección estabilizadora; su hábito migratorio cercano a la costa de adultos y larvas; alta fecundidad; gran tamaño poblacional; su bajo nivel trófico y hábitos alimentarios de amplio espectro; su alta tolerancia a los cambios ambientales (como en la salinidad); entre otras (Bagarinao, 1994).

5.7 *Chanos sp.* de Chiapas, una especie indeterminada.

Dado el contexto anterior, este registro podría representar simplemente una población particular de *Chanos chanos* del Paleoceno en Chiapas. Sin embargo, la identificación formal de *Chanos sp.* de Chiapas como *Chanos chanos* (o como una especie independiente) debería realizarse a partir de la revisión o comparación adecuada con las demás especies cenozoicas de *Chanos*; posibles nuevos hallazgos de fósiles del género; revisión de nuevos ejemplares de *Chanos sp.* recolectados de Chiapas, para completar los caracteres faltantes; además, una comparación cuantitativa sobre la significancia de la variación merística y morfométrica entre *Chanos sp.* de Chiapas y *Chanos chanos*, con más medidas morfométricas de las que fue posible comparar en el presente estudio.

También, los datos disponibles en *Chanos sp.* de Chiapas solo son osteológicos y morfométricos; otros datos anatómicos (p.ej. musculares, línea lateral) faltan y la entidad molecular de esta población que está separada ampliamente tanto temporal como geográficamente de *Chanos chanos* sobrepasa los límites epistemológicos del registro fósil del Paleoceno. Uno de los problemas de las especies pancrónicas que se usan para enfatizar la aparente estasis evolutiva mencionados por Grandcolas et al. (2014), es que algunas especies que no cambiaron, desde un punto de vista particular (más a menudo morfológico), durante un tiempo prolongado indica engañosamente que sus caracteres estacionarios (como los morfológicos) implican que todos los demás caracteres no cambian. Por lo tanto, la extensión de esta hipótesis se limita solamente a la estasis morfológica del esqueleto.

5.8 Interpretaciones paleoambientales

La estasis morfológica, a veces, también puede reflejar estasis en características de la historia de vida como reproductivas y del comportamiento (Jackson y Cheetham, 1999; Eldredge et al., 2005). Los relictos, si bien utilizados, pueden indicar caracteres que les han permitido sobrevivir extinciones (Grandcolas et al., 2014).

Chanos chanos es un pez eurihalino que habita y se reproduce en aguas litorales (a poca distancia de la costa, <30 km) claras, someras y con temperaturas de más de los 20° C; después del desove, las larvas de alrededor 10 mm de tamaño eventualmente entran a ambientes transicionales como estuarios, manglares, arroyos salobres o cualquier cuerpo rico en depósitos de comida que sirven de guardería hasta que son adultos jóvenes de unos 250-300 mm de longitud y han alcanzado el tamaño límite soportable por sus hábitats (Bagarinao, 1994; Adiputra et al., 2012; Nelson et al., 2016). Todos los ejemplares de *Chanos* sp. de Chiapas del presente estudio son pequeños (entre 49.55 y 231.3 mm); considerando su afinidad con *Chanos chanos* que llega a medir usualmente 1 metro de adulto (Nelson et al., 2016), probablemente se trate de ejemplares juveniles. Consecuentemente, esto podría sugerir que su historia de vida también estuviera ligada a litorales y los juveniles a cuerpos de agua transicionales con las mismas características.

Hay otras razones que podrían sugerir que el paleoambiente bajo el que se depositaron las rocas de División del Norte y Belisario Domínguez fue transicional. En ambas localidades la presencia de fósiles de origen vegetal es conspicua; se pueden encontrar restos de lo que parecen hojas, semillas, flores e incluso conos. Por otra parte, la paleoictiofauna identificada por Alvarado-Ortega et al. (2015) está conformada exclusivamente por ejemplares de tamaño pequeño, desde alrededor de 10 mm a 150 mm y muchos de los ejemplares fósiles de estos sitios aparentan estar conservados en diferentes e independientes eventos de mortandad en masa. Todas las anteriores son características de ambientes transicionales; vegetación en los alrededores; más susceptibles a

eventos catastróficos como la anoxia que causan mortandades masivas; y sirven de “guardería” de pequeños peces juveniles (p.ej. Boehlert y Mundy, 1988; Kraus y Secor, 2005; Vasconcelos et al., 2011; Sheaves et al., 2015). Además, Alvarado-Ortega et al. (2015) identificó ejemplares del orden Osteoglossiformes, un grupo primariamente de agua dulce con unos pocos de ambientes salobres.

Sin embargo, algunas de estas características paleontológicas de las localidades División del Norte y Belisario Domínguez podrían tener otras explicaciones; por ejemplo, aunque algunos de los peces son juveniles, algunos de los grupos identificados son peces usualmente de arrecife (Cantalice y Alvarado-Ortega, 2016; Cantalice et al., 2018) y su tamaño no necesariamente refleja individuos juveniles, también, taxones de diferentes grupos deben ser identificados apropiadamente para saber si también la historia de vida de los juveniles está asociada a ambientes transicionales; por otra parte, una identificación adecuada del material paleobotánico debe llevarse a cabo y estos restos no son necesariamente autóctonos, podrían haber llegado al lugar por corrientes de aire; por último, hasta la fecha no hay registro de que masas terrestres hayan existido cerca del sitio —pero sí que representa una plataforma carbonatada somera— (Meneses-Rocha, 2001, fig. 12e; Martens y Sierra-Roja, 2021, fig. 10). Se necesita evidencia sedimentológica, geológica y geoquímica a partir de las dos localidades para saber con certeza de que paleoambiente se trata.

5.9 Biogeografía histórica y diversidad de la familia Chanidae y el orden Gonorynchiformes

La distribución espacial y estratigráfica de los géneros y especies de la familia Chanidae se presentaron en la introducción y se resumen en la Figura 25 a partir de la hipótesis filogenética del presente estudio. Aunque hoy en día la distribución espacial de *Chanos chanos* es exclusiva a los océanos Índico y Pacífico, la biogeografía histórica de la familia parece estar relacionada con la apertura del Tetis Caribe/Mediterráneo (Amaral y Brito, 2012).

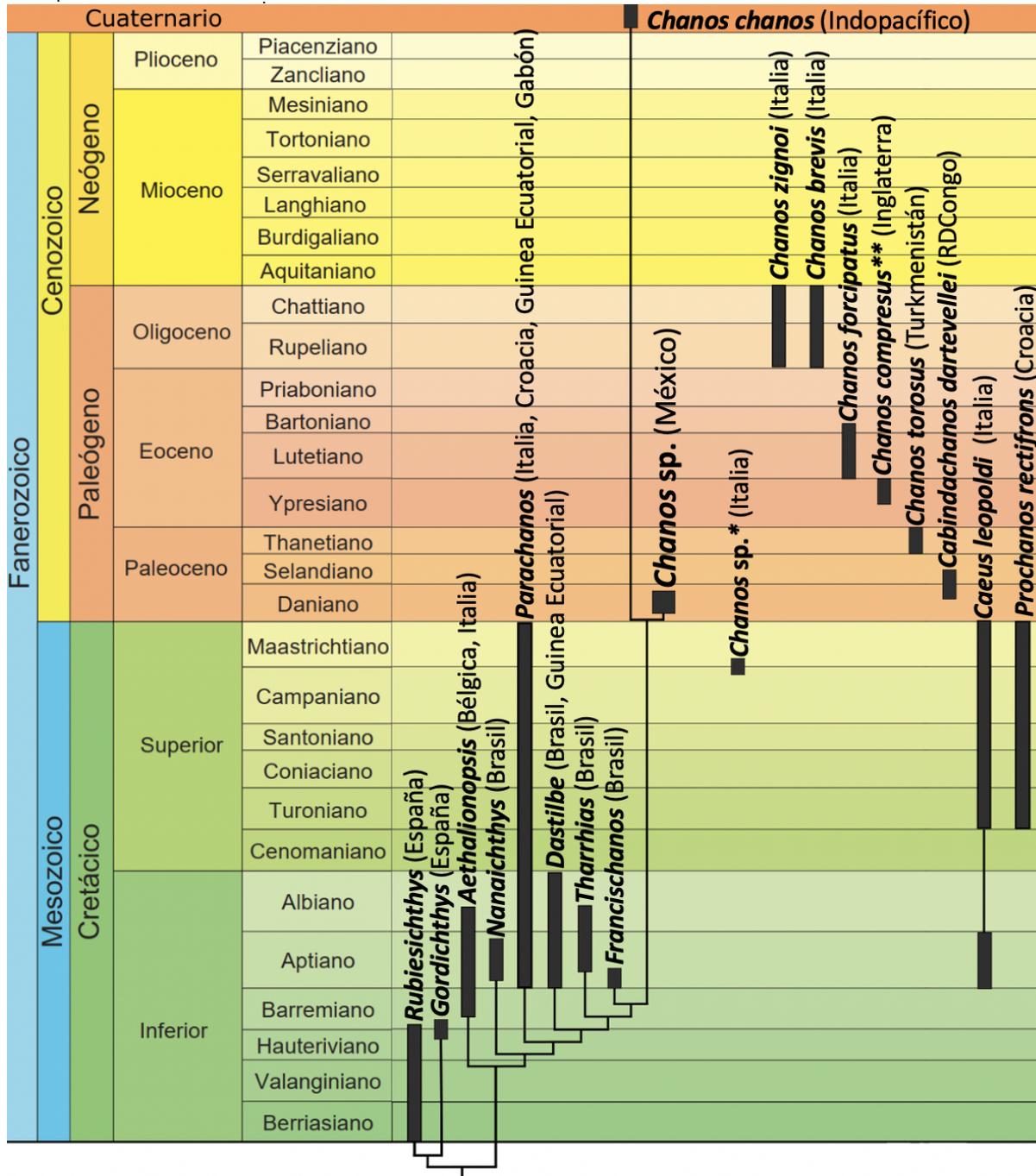


Figura 25. Distribución temporal y estratigráfica de todos los taxones de la familia Chanidae. Entre paréntesis, su lugar de origen; izquierda, árbol filogenético resultante en este estudio; derecha, especies que no han sido incluidas en ninguna inferencia filogenética basada en una matriz de caracteres, por lo que su estado taxonómico es cuestionable. **Chanos sp.* solo fue identificado por el grado de osificación, la forma de los epicentrales y de las vértebras (Taverne, 2009). ***Chanos compresus* solo fue identificado por otolitos (Stinton, 1977). Datos a partir de Taverne (2009); Fara et al. (2010); Poyato-Ariza et al. (2010); Amaral y Brito (2012); Taverne y Capasso (2017); Ribeiro et al. (2018); Taverne et al. (2019); Ribeiro et al. (2020).

La topología de esta hipótesis filogenética (*Nanaichthys* + (*Parachanos* + (*Dastilbe* + (*Tharrhias* + (*Fransischanos*)))) parece apuntar a que la diversificación/radiación vista por Fara et al. (2010) podría estar asociada a la afluencia de la fauna tetiana de Chanidae a varias cuencas sedimentarias a lo largo de la zona de ruptura del supercontinente Gondwana durante el Aptiano/Albiano (Figuras 25 y 26); una hipótesis parecida se encuentra en Amaral y Brito (2012). De acuerdo con los datos moleculares de Near et al. (2014), *Chanos* divergió durante el Cretácico temprano, por lo que aun no es claro si lo mismo podría ser dicho sobre el origen del género *Chanos*, fósiles faltantes podrían cambiar la topología e historia biogeográfica del género.



Figura 26. Distribución de los taxones fósiles de la familia Chanidae en un mapa actual. Datos a partir de la figura 23. Verde, registros del Cretácico. Naranja, registros del Cenozoico.

El flujo de la fauna tetiana a través de la zona de ruptura de Gondwana también se observa en la familia Gonorynchidae con *Charitosomus hermani* (Taverne, 1976) del Albiano-Cenomaniano del Congo. Respecto a la familia Kneriidae, durante el periodo estimado de

divergencia de la familia África y Sudamérica comenzaban a separarse (Davis et al., 2013; Near et al., 2014). Por lo tanto, el origen del linaje de la familia Kneriidae también podría estar asociada a los hábitats de la zona de ruptura de Gondwana; el grupo corona —la subfamilia Kneriinae—, divergiendo después de la completa separación entre África y Sudamérica (Davis et al., 2013).

Por otra parte, ocurrió un cambio entre la composición de la fauna mesozoica y cenozoica de la familia Chanidae (Figura 25). La diversidad a nivel género durante el Cretácico declina y da lugar a una fauna con solo dos géneros durante el Paleógeno: *Chanos* y *Cabindachanos* (género monoespecífico cuya validez y afinidad fueron discutidos en la sección 5.3). Un patrón parecido se encuentra en la familia Gonorynchidae, donde la diversidad a nivel género durante el Cretácico da lugar solo a las especies del género *Notogoneus* y del actual *Gonorynchus* durante el Cenozoico (Amaral y Brito, 2013).

Este cambio visto en el registro fósil podría estar asociado de alguna manera al evento de extinción masiva K/Pg (MEEK/P). En este escenario, la modesta diversidad histórica de Chanidae se redujo a unos linajes relictos. Estudios sugieren que el origen de la diversidad moderna de peces marinos se estableció en una serie de radiaciones durante el Cretácico tardío y el Cenozoico temprano (Near et al., 2012, 2013). A raíz del MEEK/P los clados dominantes de peces mesozoicos se extinguieron, por lo que ocurrió una reestructuración de las comunidades de peces y los ecosistemas marinos en general (Friedman, 2009; Sibert y Norris, 2015; Alfaro et al., 2018); aunque el registro fósil sugiere que la diversidad a nivel familia de los peces no se vio significativamente afectada (Patterson, 1989; Cavin, 2002; Friedman, 2009; Alvarado-Ortega et al., 2015; Alfaro et al., 2018).

Los datos disponibles están incompletos y las consecuentes hipótesis sobre la biogeografía del género aún son muy frágiles (Fara et al., 2010). Un único reporte existe para el género durante

el Cretácico: *Chanos* sp. Taverne, 2009 del Maastrichtiano de Italia; este registro solo se basa en el grado de osificación, la forma de los epicentrales y de las vértebras (Taverne, 2009). De confirmarse el reporte, posiblemente la expansión del linaje del género *Chanos* por el Tetis fue anterior al límite K/Pg. Si en realidad uno o más de los *Chanos* del Tetis se tratan de una especie independiente y distinta a *Chanos chanos*, también existió una modesta radiación a nivel especie en el Tetis (Fara et al., 2010). La otra posibilidad es que los *Chanos* del Tetis cenozoico presenten la misma distribución de variación que *Chanos chanos* y *Chanos* sp. de Chiapas, y —tal vez— la expansión del linaje a través del Tetis circumtropical (Figura 26) sucedió temprano en el Cenozoico; este reporte (México) y el de Danil'chenko (1968) (Turkmenistán) son danianos.

De cualquier modo, en algún punto del Cenozoico *Chanos* colonizó el Indo-Pacífico. se extinguió en el Atlántico y los remanentes del Tetis, pero persistió en el primero. Muchos factores probablemente llevaron a dichos cambios en la distribución de *Chanos*; del Eoceno medio al Mioceno medio muchas especies tropicales de invertebrados y peces se extinguieron en el Atlántico debido a su enfriamiento (Bagarinao, 1994). Durante el Plioceno se formó el Istmo de Panamá, que cerró el flujo entre el Pacífico y el Atlántico, además de causar cambios extensivos en la temperatura y circulación del segundo (Haug y Tiedemann, 1998).

Actualmente, no es claro como *Chanos chanos* expandió su distribución al Pacífico oriental —el litoral de la costa occidental de América desde California, EUA a Costa Rica— (Bagarinao, 1994). Con más evidencia, como estudios moleculares, hallazgos de nuevos fósiles y la revisión de las especies de *Chanos* del Tetis, se podrá generar una hipótesis sobre el origen de la distribución actual de *Chanos chanos* y proponer una ruta de expansión occidental del Caribe al Pacífico oriental, u oriental, desde el Tetis oriental al Índico.

CONCLUSIONES

La descripción anatómica de los ejemplares fósiles colectados en las localidades Belisario Domínguez y División del Norte culminó en la comparación con otros taxones de la familia y su inclusión en el análisis filogenético previamente propuesto por Ribeiro et al. (2018). Los resultados señalan la presencia de un género ya descrito en los depósitos del Paleoceno de Chiapas, *Chanos*.

Chanos sp. de Chiapas representa el único registro que ha sido posible codificar en una matriz de caracteres morfológica del género *Chanos* y consecuentemente, el registro inequívoco más antiguo. Estos resultados también documentan el primer registro de la familia Chanidae en México, a su vez el primer registro de la familia en Norteamérica, el primer registro del Cenozoico de América y completa el escaso registro del Paleoceno de Gonorynchiformes en el mundo.

El parecido con la especie actual *Chanos chanos* es notable y plantea algunas cuestiones. La descripción de *Chanos* sp. de Chiapas muestra que la variabilidad anatómica entre los miembros del género *Chanos* es extremadamente conservadora, incluso desde el Daniano; puesto que los fósiles que se presentan en este trabajo sólo difieren de la especie actual *Chanos chanos* en (aparentemente) un mesetmoides modificado y una ligera variación en la altura del cuerpo.

Con más evidencia será posible saber si en realidad las diferencias vistas en el registro fósil de *Chanos* son explicadas por la plasticidad fenotípica del actual *Chanos chanos*. El esqueleto de *Chanos* sp. de Chiapas refleja estasis morfológica y *Chanos chanos* muestra todas las características de un taxón con estasis. Son necesarios estudios que examinen los mecanismos de evolución que rigen a *Chanos*, los cuales le han permitido permanecer en estasis morfológica; sus hábitos generalistas y poco especializados son las mismas características que le hacen uno de los mejores peces de acuicultura, por lo que este y los siguientes estudios sobre estasis en *Chanos chanos* serán relevantes en dicho contexto.

Su tamaño relativo a la longitud de *Chanos chanos* revela que los ejemplares de *Chanos* sp. de Chiapas son juveniles, esto a su vez indicaría que el ambiente donde se depositaron los estratos de ambas canteras se tratase de un ambiente transicional. Evidencia a favor de esta hipótesis se encuentra en otros componentes y características paleontológicas de las localidades, como la presencia de plantas, eventos de mortandad masiva y el tamaño de todos los peces. Sin embargo, se necesita evidencia geológica, geoquímica y paleobotánica para confirmar dicha hipótesis.

Una modesta diversidad a nivel género caracterizó a la familia Chanidae durante el Cretácico; la diversificación del grupo corona (Chaninae y Chanini) coincide con la zona y el tiempo de ruptura del supercontinente Gondwana. La diversidad a nivel género de la familia Chanidae desaparece después del límite K/Pg y da lugar a la fauna cenozoica de la familia — *Chanos* y *Cabindachanos*—. Dicho cambio podría estar asociado al MEEK/P. En algún momento *Chanos* coloniza el Tetis y el Indo-Pacífico; durante algún punto del Cenozoico *Chanos* se extinguió del Atlántico y del Tetis, pero persiste hasta el día de hoy en el Indo-Pacífico; la manera en la que el género llegó a y se expandió a través de este aún es materia de debate.

Referencias bibliográficas

- ACOSTA, J.R. (1976). Exploraciones en Palenque durante 1972. *Anales del Instituto Nacional de Antropología e Historia* 7 (5), 5–42.
- ADIPUTRA, Y.T., CHUANG, J.L., GWO, J.C. (2012). Genetic diversity of Indonesia milkfish (*Chanos chanos*) using amplified fragment length polymorphism (AFLP) analysis. *African Journal of Biotechnology* 11:3055–3060.
- ALFARO, M.E., FAIRCLOTH, B.C., HARRINGTON, R.C., SORENSON, L., FRIEDMAN, M., THACKER, C.E., OLIVEROS, C.H., CERNY D., NEAR, T.J. (2018). Explosive diversification of marine fishes at the Cretaceous–Palaeogene boundary. *Nature Ecology & Evolution*, 2(4), 688-696.
- ALVARADO-ORTEGA, J. Y NÚÑEZ-UTRILLA, M.J.P. (2008). Fossil ostariophysan from Mexico – A review. – *Journal of Vertebrate Paleontology*. 28 (suppl. to 3): 44A.
- ALVARADO-ORTEGA, J., CUEVAS-GARCÍA, M., DEL PILAR MELGAREJO-DAMIÁN, M., 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), 1-22.
- ALVARADO-ORTEGA, J., CUEVAS-GARCÍA, M., CANTALICE, K.M. (2018). The fossil fishes of the archaeological site of Palenque, Chiapas, southeastern Mexico. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 17, 462-476.
- ALVARADO-ORTEGA, J. Y THAN-MARCHESE, B.A. (2012). A Cenomanian aipiochthyoid fish (Teleostei, Acantomorpha) from America, *Zoqueichthys carolinae* gen. and sp. nov. from El Chango quarry (Cintalapa Member, Sierra Madre Formation), Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29:735-748.
- AMARAL, C.R.L. Y BRITO, P.M. (2012) A New Chanidae (Ostariophysii: Gonorynchiformes) from the Cretaceous of Brazil with Affinities to Laurasian Gonorynchiforms from Spain. *PLoS ONE* 7(5): e37247. doi:10.1371/journal.pone.0037247
- AMARAL, C.R., ALVARADO-ORTEGA, J., BRITO, P.M. (2013). *Sapperichthys* gen. nov., a new gonorynchid from the Cenomanian of Chiapas, Mexico. *Mesozoic Fishes*, 305-323.
- ARAMBOURG, C. Y SCHNEEGANS D. (1935). Poissons fossiles du bassin sédimentaire du Gabon. *Annales de Paléontologie*. 24: 139–160.

- BAGARINAO, T. (1991). Biology of milkfish (*Chanos chanos* Forsskal). Aquaculture Department, Southeast Asian Fisheries Development Center.
- BAGARINAO, T. (1994). Systematics, distribution, genetics and life history of milkfish, *Chanos chanos*. Environmental Biology of Fishes, 39(1), 23-41.
- BASSANI, F. (1882). Descrizione dei Pesci fossili di Lesina. Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. 45: 195–288.
- BERG, L.S. (1940). Classification of fishes both recent and fossil. Trudy Zoologicheskogo Instituta 5: 85–517 (in Russian). Thai National Documentation Center, Bangkok. pp.1–304 (English translation of Russian original, 1965).
- BOEHLERT, G.W. Y MUNDY, B.C. (1988). Roles of behavioral and physical factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas. In American Fisheries Society Symposium (Vol. 3, No. 5, pp. 1-67).
- BORHEGYI, S.F. (1961). Shark teeth, stringray spines, and shark fishing in ancient Mexico and central America. Southwest Journal of Anthropology. 17 (3), 273–296.
- BRITO, P.M. Y AMARAL, C.R.L. (2008). An overview of the specific problems of *Dastilbe* Jordan, 1910 (Gonorynchiformes: Chanidae) from the Lower Cretaceous of western Gondwana, pp. 279–294. In: G. Arratia, H.-P. Schultze and M.V.H. Wilson [eds.]. Mesozoic Fishes 4—Homology and Phylogeny, Verlag Dr. F. Pfeil, Munich.
- BURDON, J.J. Y THRALL P. H. (1999). Spatial and temporal patterns in coevolving plant and pathogen associations. American Naturalist 153:S15–S33.
- CANTALICE, K.M. Y ALVARADO-ORTEGA, J. (2016). *Eekaulostomus cuevasae* gen. and sp. nov., an ancient armored trumpetfish (Aulostomoidea) from Danian (Paleocene) marine deposits of Belisario Domínguez, Chiapas, southeastern Mexico. Palaeontologia Electronica, 19(3), 53A.
- CANTALICE, K.M. Y ALVARADO-ORTEGA, J. (2017). *Kelemejtubus castroi*, gen. et sp. nov., an ancient percomorph (Teleostei, Actinopterygii) from the Paleocene marine deposits near Palenque, Chiapas, southeastern Mexico. Journal of Vertebrate Paleontology, 37(6), e1383265.
- 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, 137-146.

- CASANE, D. Y LAURENTI, P. (2013). Why coelacanths are not ‘living fossils’ A review of molecular and morphological data. *Bioessays*, 35(4), 332-338.
- CAVIN, L. (2002). Effects of the Cretaceous-Tertiary boundary event on bony fishes. In *Geological and biological effects of impact events* (pp. 141-158). Springer, Berlin, Heidelberg.
- CAVIN, L. (2008). Palaeobiogeography of Cretaceous bony fishes (Actinistia, Dipnoi and Actinopterygii). *Geological Society, London, Special Publications*, 295(1), 165-183.
- COAD, B.W. (2015). Review of the milkfishes of Iran (family Chanidae). *Iranian Journal of Ichthyology*, 2(2), 65-70.
- CUEVAS-GARCÍA, M. Y ALVARADO-ORTEGA, J. (2009). Estudio Arqueológico y Paleontológico de los fósiles marinos que proceden del sitio de Palenque, Chiapas. Informe de la primera temporada de campo 2008.
- CUEVAS-GARCÍA, M. Y ALVARADO-ORTEGA, J. (2012). El mar de la creación primordial: un escenario mítico y geológico en Palenque. *Arqueología Mexicana* 113, 32–37.
- CUVIER, L.B. Y VALENCIENNES, A. (1846). *Histoire Naturelle des Poissons*, 19: XXII + 544 pp. P. Bertrand, Paris.
- DANIL'CHENKO, P.G. (1968). Ryby verkhnego paleotsena Turkmenii (Upper Paleocene fishes of Turkmenia), pp. 113–156. In: Obruchev, D. V. (ed.), *Ocherki po filogenii i sistematike iskopaemykh ryb i bezcheliustnykh*. Moscow: Nauka Press.
- DAVIS, S.P. Y MARTILL, D.M. (1999). The gonorynchiform fish *Dastilbe* from the Lower Cretaceous of Brazil. *Palaeontology* 42: 715–740.
- DAVIS, M.B. Y SHAW, R.G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292:673–679.
- DAVIS, M.P., ARRATIA, G., KAISER, T.M. (2013). The first fossil shellear and its implications for the evolution and divergence of the Kneriidae (Teleostei: Gonorynchiformes). *Mesozoic fishes*, 325-362.
- DAY, F. 1958. *The Fishes of India*, Vol. 1. William Dawson and Sons, Ltd., London. 778 pp.
- DIETZE, K. (2007). Redescription of *Dastilbe crandalli* (Chanidae, Euteleostei) from the Early Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 27: 8–16.

- DIVAY, J.D., BRINKMAN, D.B., NEUMAN, A.G., (2020). Late Cretaceous Notogoneus from microvertebrate assemblages of the Dinosaur Park Formation, Campanian of southern Alberta, Canada, and insight into the ecology and evolution of early gonorynchids, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39,5, e1699801.
- ELDREDGE, N., THOMPSON, J.N., BRAKEFIELD, P.M., GAVRILETS, S., JABLONSKI, D., JACKSON, J.B., LENSKI, R.E., LIEBERMAN, M.A., MCPEEK, M.A., MILLER, W. (2005). The dynamics of evolutionary stasis. *Paleobiology*, 31(S2), 133-145.
- FARA, E., GAYET, M., TAVERNE, L. (2007). Les Gonorynchiformes fossiles: distribution et diversité. *Cybium*, 31(2), 125-132.
- FARA, E., GAYET, M., TAVERNE, L. (2010). The fossil record of Gonorynchiformes. In: Grande, T., Poyato-Ariza, F.J., Diogo, R. (Eds.), *Gonorynchiformes and Ostariophysan Relationships*. Science Publishers, Enfield, pp. 173e226.
- FEILD, T.S., BRODRIBB, T., HOLBROOK, N.M. (2002). Hardly a relict: freezing and the evolution of vesselless wood in Winteraceae. *Evolution*, 56(3), 464-478.
- FERNÁNDEZ, M.A. (1991). Las ofrendas del Templo del Sol y de la Cruz Enramada. Temporada de trabajos en la zona arqueológica de Palenque, Chiapas, del 25 de mayo al 10 de septiembre de 1942. In: García-Moll, R. (Ed.), *En Palenque 1926–1945. Antologías, Serie Arqueología*, INAH, México, pp. 239–298.
- FINK, S.V. Y FINK, W.L. (1981). Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. Zoological Journal of Linnean Society*. 72, 297–353.
- FINK, S.V. Y FINK, W.L. (1996). Interrelationships of ostariophysan fishes (Teleostei). In: Stiassny, M.L.J., Parenti, L.R., Johnson, G.D. (Eds.), *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, San Diego, pp. 209–249.
- FREYHOF, J., SPARKS, J.S., KAYMARAM, F., FEARY, D., BISHOP, J., AL-HUSAINI, M., ALMUKHTAR, M., HARTMANN, S., ALAM, S., AL-KHALAF, K. (2019). *Chanos chanos* (amended version of 2017 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T60324A151598011. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T60324A151598011.en>.
- FRIEDMAN, M. Y COATES, M.I. (2006). A newly recognized fossil coelacanth highlights the early morphological diversification of the clade. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1583), 245-250.

- FRIEDMAN, M. (2009). Ecomorphological selectivity among marine teleost fishes during the end-Cretaceous extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(13), 5218-5223.
- GAUDANT, J. (1993). The Eocene freshwater fish-fauna of Europe: from paleobiogeography to paleoclimatology. *Kaupia*, 3, 231-244.
- GAYET, M. (1989). Note préliminaire sur le matériel paléoichthyologique éocène du Rio Benito (sud de Bata, Guinée Equatoriale). *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*. 4e sér., 11, sect. C(1): 21–31.
- GAYET, M. (1993). Relations phylogénétiques des Gonorhynchiformes (Ostariophysi). *Belgian Journal of Zoology*. 123: 165–192.
- GONZÁLEZ-CRUZ, A. (1993). Trabajos Arqueológicos en Palenque. Chiapas. Informe de Campo VI Temporada, INAH, (México), pp. 8.
- GOSLINE, W.A. (1960). Contribution toward a classification of modern Isospondylous Fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*. 6(6): 325–365.
- GRANDCOLAS, P., NATTIER, R., TREWICK, S. (2014). Relict species: a relict concept? *Trends in Ecology & Evolution*, 29(12), 655-663.
- GRANDE, T. (1994). Phylogeny and paedomorphosis in an African family of freshwater fishes (Gonorhynchiformes: Kneriidae). *Fieldiana Zoology*. n.s. no.78, 1–20.
- GRANDE, T. (1996). The interrelationships of fossil and recent gonorynchid fishes with comments on two Cretaceous taxa from Israel. In: Arratia, G., Viohl, G. (Eds.), *Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, pp. 299–318.
- GRANDE, T. (1999). Distribution patterns and historical biogeography of gonorynchiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). *Mesozoic fishes*, 425-444.
- GRANDE, T. Y GRANDE, L. (2008). Redescription of the type species for the genus †*Notogoneus* (Teleostei: Gonorynchidae) based on new, well-preserved material. *Journal of Paleontology*. 82:1–31.
- GRANDE, T. Y ARRATIA, G. (2010). Morphological analysis of the gonorynchiform postcranial skeleton. In Grande, T.C., Poyato-Ariza, F.J., Diogo, R. (eds.), *Gonorhynchiformes and Ostariophysan Relationships. A Comprehensive Review*, pp. 39–71. Science Publishers, Enfield.

- GRANDE, T. Y POYATO-ARIZA, F.J. (1995). A cladistic analysis of fossil and living gonorynchiform ostariophysan fishes. *Geobios* 28 (Suppl. 2), 197–199.
- GRANDE, T. Y POYATO-ARIZA, F.J. (1999). Phylogenetic relationships of fossil and recent gonorynchiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). *Zoological Journal of Linnean Society*, 125: 197–238.
- GRANDE, T. Y POYATO-ARIZA, F.J. (2010). Reassessment and comparative morphology of the gonorynchiform head skeleton. In Grande, T.C., Poyato-Ariza, F.J., Diogo, R. (eds.), *Gonorynchiformes and Ostariophysan Relationships. A Comprehensive Review*, pp. 1-38. Science Publishers, Enfeld.
- GRANDE, T.C., WILSON, M.V., REYES, A.V., BURYAK, S.D., WOLFE, A.P., SIVER, P.A. (2022). A new, Late Cretaceous gonorynchiform fish in the genus† *Notogoneus* from drill core of crater-lake deposits in a kimberlite maar, Northwest Territories, Canada. *Cretaceous Research*, 135, 105176.
- GREENWOOD, P.H., ROSEN, D.E., WEITZMAN, S.H., & MYERS, G.S. (1966). Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*. 131(4): 339–456.
- GUADARRAMA-PÉREZ, A., CANTALICE, K.M., ALVARADO-ORETGA, J. (2019). Primer registro fósil de la familia Chanidae (Anotophysi: Gonorynchiformes) en canteras del Paleoceno en el municipio de Palenque, Chiapas [Presentación en papel]. XVI Congreso Nacional de Paleontología, Chihuahua, México. 30 de septiembre a 4 de noviembre.
- GÜNTHER, A. C. (1868). *Catalogue of the Fishes in the British Museum: VII (Vol. 7)*. order of the Trustees.
- HAUG, G., Y TIEDEMANN, R. (1998). Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature* 393, 673–676. <https://doi.org/10.1038/31447>
- HERRE, A.W. Y MENDOZA J. (1929). *Bangus* culture in the Philippine Islands. *Philippine Journal of Science*. 38:451-509.
- HOEKSTRA, H.E., HOEKSTRA, J.M., BERRIGAN, D., VIGNIERI, S.N., HOANG, A., HILL, C.E., BEERLI, P., KINGSOLVER, J.G. (2001). Strength and tempo of directional selection in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(16), 9157-9160.

- ISLAS-TENORIO, J.J., RAMÍREZ-GARCÍA, M.G., MORENO-RUIZ, J.P., GÓMEZ-ÁVILEZ, J. (2004). Carta Geológica-Minera, Villahermosa, E15-8, Escala 1:250,000, Estados de Tabasco, Chiapas y Oaxaca. Informe 272004ISTJ0001. Consejo de Recursos Minerales, 77 pp.
https://mapserver.sgm.gob.mx/InformesTecnicos/CartografiaWeb/T272004ISTJ0001_01.PDF
- ISLAS-TENORIO, J.J., SÁENZ-PITA, M.R., CUREÑO-SURIANO, R. (2005). Carta Geológico-Minera Tenosique E15-9, escala 1:250,000, Estados de Chiapas, Tabasco y Campeche. Informe 072005ISTJ0001. Consejo de Recursos Minerales, 58 pp.
https://mapserver.sgm.gob.mx/InformesTecnicos/CartografiaWeb/T072005ISTJ0001_01.PDF
- JABLONSKI, D. (2000). Micro- and macroevolution scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology. In D. H. Erwin and Wing S. L., eds. Deep time: Paleobiology's perspective. *Paleobiology* 26 (Suppl. to No. 4):15–52.
- JACKSON, J.B.C. Y CHEETHAM, A.H. (1999). Tempo and mode of speciation in the sea. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 72–77.
- JERZMAŃSKA, A. (1977). Süßwasserfische des älteren Tertiärs von Europa.
- JOHNSON, G.D. Y PATTERSON, C. (1997). The gill-arches of gonorynchiform fishes. *South African Journal of Science*. 93, 594–600.
- JORDAN, D.S. (1923). A classification of fishes, including families and genera as far as known. Stanford University publications. University series. Biological sciences. 3(2): 77–243.
- JORDAN, D.S. Y EVERMANN, B.W. (1973). The Shore Fishes of Hawaii. Charles E. Turtle Co., Inc., Tokyo. 392 pp. An abridgement of: Jordan, D.S. and B.W. Evermann. 1905. The Aquatic Resources of the Hawaiian Islands. Part I, The Shore Fishes. Bulletin of the United States Fish Commission. 23.
- KHALAF, M.A. (2005). Five additional records of fishes in the Gulf of Aqaba, including *Mola mola* (Forskål, 1775), new for the Red Sea. *Zoology in the Middle East*, 34(1), 45-52.
- KIRKPATRICK, M. Y BARTON, N.H. (1997). Evolution of a species' range. *American Naturalist* 150:1–23

- KNER, R. Y STEINDACHNER F. (1863). Neue Beiträge zur Kenntnis der Fossilen Fische österreichs. Denkschr. K. Akad. Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften cl. 21: 17–36.
- KRAUS, R.T. Y SECOR, D.H. (2005). Application of the nursery-role hypothesis to an estuarine fish. *Marine Ecology Progress Series*, 291, 301-305.
- KUMAGAI, S. (1981). Ecology of milkfish with emphasis on reproductive periodicity. Terminal report to the SEAFDEC Aquaculture Department and the Japan International Cooperation Agency.
- LAVOUÉ, S., MIYA, M., INOUE, J.G., SAITOH, K., ISHIGURO, N.B., NISHIDA, M. (2005). Molecular systematics of the gonorynchiform fishes (Teleostei) based on whole mitogenome sequences: implications for higher-level relationships within the Otocephala. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 37, 165–177.
- LAVOUÉ, S., MIYA, M., MORITZ, T., NISHIDA, M. (2012). A molecular timescale for the evolution of the African freshwater fish family Kneriidae (Teleostei: Gonorynchiformes). *Ichthyological Research*. 59, 104–112.
- LEE, C.S. Y LIU, C.F. (2010). Milkfish (family: Chanidae). In: Jobling M, Carter C, editors. *Finfish Aquaculture Diversification*. Oxfordshire (UK): CAB International; p. 200–215.
- LIAO, I., YAN, H.Y., SU, M.S. (1977). On morphology and its related problems of the milkfish fry from the coast of Tungkuang, Taiwan. *Journal of the Fisheries Society of Taiwan* 6, 73-83.
- LIEBERMAN, B.S., BRETT, C.E., & ELDREDGE N. (1995). A study of stasis and change in two species lineages from the Middle Devonian of New York State. *Paleobiology* 21:15–27.
- LIEBERMAN, B.S. Y DUDGEON S. (1996). An evaluation of stabilizing selection as a mechanism for stasis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 127:229–238.
- LIN, L. S., YING, Y. P., HAN, Z. Q., XIAO, Y. S., GAO, T. X. (2009). AFLP analysis on genetic diversity and population structure of small yellow croaker *Larimichthys polyactis*. *African Journal of Biotechnology*, 8(12).
- LÓPEZ-BRAVO, R., LÓPEZ-MEJÍA, J., VENEGAS-DURÁN, B. (2003). Entre el Motiepá y el Picota: la primera temporada del Proyecto Crecimiento Urbano de la antigua ciudad de Palenque. *Lakamha* 2 (9), 10–15.

- MACARANAS, J. M., PANTE, M., JOSEFA, R., BENITEZ, L. V. (1990). Heterogeneity in Philippine milkfish populations. In *The Second Asian Fisheries Forum. Proceedings of the Second Asian Fisheries Forum, 17-22 April 1989, Tokyo, Japan* (pp. 477-481). Asian Fisheries Society.
- MADDISON, W. Y MADDISON, D. (2007). Mesquite 2. A Modular System for Evolutionary Analysis. Available online at: <http://www.mesquiteproject.org>.
- MARTENS, U.C. Y SIERRA-ROJAS, M.I. (2021). Late Cretaceous–Paleocene transition from calcareous platform to basinal deposition in western Chiapas, Mexico: Opening of the Chiapanecan embayment. in Marten, U.C., Molina-Garza, R.S., eds., *Southern and Central Mexico: Basement Framework, Tectonic Evolution, and Provenance of Mesozoic-Cenozoic Basins: Geological Society of America Special Paper 546*, p.1-XXX.
- MARTÍNEZ-AMADOR, H., ROSENDO-BRITO, B., FITZ-BRAVO, C., TINAJERA-FUENTES, E., BELTRÁN-CASTILLO, H.D. (2004). Carta Geológico-Minera Tuxtla Gutiérrez E15-11, escala 1:250,000. Estados de Chiapas y Oaxaca. Informe 072004MAAH0001. Consejo de Recursos Minerales, 106 pp. https://mapserver.sgm.gob.mx/InformesTecnicos/CartografiaWeb/T072004MAAH0001_01.pdf
- MARTÍNEZ-AMADOR H., CARDOSO-VÁZQUEZ, E.A., RAMÍREZ-TELLO, E. (2005). Carta Geológico-Minera Las Margaritas clave E15-12, D15-13, escala 1:250,000, Estado de Chiapas. Informe 072005MAAH0001. Consejo de Recursos Minerales, 99 pp. https://www.sgm.gob.mx/publicaciones_sgm/Informe_b.jsp?wparam=1&clav=072005MAAH0001
- MENESES-ROCHA, J.J. (2001). Tectonic evolution of the Ixtapa Graben, an example of Strike-Slip Basin of Southeastern Mexico: implications for Regional Petroleum Systems, p.183-216. In Bortolini, C., Buffer, R.T., and Cantú-Chapa, A.C. (eds.), *The western Gulf of Mexico Basin, Tectonics, sedimentary basins, and petroleum systems. Memoir 75*, American Association of Petroleum Geologist. Tulsa, Oklahoma.
- MORRONE, J. J. (2013). *Sistemática: fundamentos, métodos, aplicaciones*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- MULLERIED, F.K.G. (1951). Algunos fósiles marinos del Terciario inferior y medio de Palenque, Chiapas. In: *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural XII*. 1-4. pp. 209–227.

- MUNRO, I.S. R. (1967). *The Fishes of New Guinea*. Department of Agriculture, Port Moresby. 650 pp. plus 82 plates.
- NAKATANI, M., MIYA, M., MABUCHI, K., SAITOH, K., NISHIDA, M. (2011). Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaeon origin and Mesozoic radiation. *BMC Evolutionary Biology*. 11, 177.
- NEAR, T.J., EYTAN, R.I., DORNBURG, A., KUHN, K.L., MOORE, J.A., DAVIS, M.P., WAINWRIGHT, P.C., FRIEDMAN, M., SMITH, W.L. (2012). Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(34), 13698-13703.
- NEAR, T.J., DORNBURG, A., EYTAN, R.I., KECK, B.P., SMITH, W.L., KUHN, K.L., MOORE, J.A., PRICE, S.A., BURBRINK, F.T., FRIEDMAN, M., WAINWRIGHT, P.C. (2013). Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes. *Proceedings of the national Academy of sciences*, 110(31), 12738-12743.
- NEAR, T.J., DORNBURG, A., & FRIEDMAN, M. (2014). Phylogenetic relationships and timing of diversification in gonorynchiform fishes inferred using nuclear gene DNA sequences (Teleostei: Ostariophysi). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 80, 297-307.
- NELSON, J.S., GRANDE, T.C., WILSON, M.V. (2016). *Fishes of the World*. John Wiley & Sons. 174-179.
- OHTA, T. (1972). Population size and rate of evolution. *Journal of Molecular Evolution* 1:305–314.
- OLVERA-CARRASCO, M.T. (1997). In: Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. (Eds.), *La arqueoictiofauna de Palenque, Chiapas, México. Homenaje al professor Ticul Álvarez*, Colección Científica, INAH, México, pp. 253–278 (Coords.).
- PATTERSON, C. (1975). The distribution of Mesozoic freshwater fishes. *Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle (Paris)*, 88, 155-174.
- PATTERSON, C. (1984). Family Chanidae and other teleostean fishes as living fossils. In: Eldredge, N., Stanley, S.M. (Eds.), *Living Fossils*. Springer-Verlag, New York, pp. 132–139.
- PATTERSON, C. Y SMITH, A.B. (1989). Periodicity in extinction: the role of systematics. *Ecology*, 70(4), 802-811.

- POYATO-ARIZA, F.J. (1996a). The phylogenetic relationships of *Rubiesichthys gregalis* and *Gordichthys conguensis* (Ostariophysi, Chanidae), from the early Cretaceous of Spain. In: Arratia, G., Viohl, G. (Eds.), *Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, pp. 329–348.
- POYATO-ARIZA, F.J., GRANDE, T., DIOGO, R. (2010). Gonorynchiform Interrelationships: Historic Overview, Analysis, and Revised Systematics of the Group: In Grande, T.C., Poyato-Ariza, F.J., Diogo, R. (eds.), *Gonorynchiformes and Ostariophysan Relationships. A Comprehensive Review*, pp. 227–322. Science Publishers, Enfeld.
- QASIM, A.M., MUTLAK, F.M., AL-FAISAL, A.J., JAWAD, L.A.J. (2019). Reports on the presence of the milkfish *Chanos chanos* (Forsskål, 1775) (Gonorynchiformes: Chanidae) in the Shatt al-Arab River, Basrah and in the marine waters of Iraq, with notes on its tolerance to freshwater. In *Anales de Biología* (No. 41, pp. 83-87). Servicio de Publicaciones de la Universidad de Murcia.
- QUEZADA-MUÑETÓN, 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* 39 (1), 1–98.
- RAVAGO-GOTANCO, R. G., Y JUINIO-MENEZ, M. A. (2004). Population genetic structure of the milkfish, *Chanos chanos*, based on PCR-RFLP analysis of the mitochondrial control region. *Marine Biology*, 145(4), 789-801.
- RIBEIRO, A.C., POYATO-ARIZA, F.J., BOCKMANN, F.A., CARVALHO, M.R.D. (2018). Phylogenetic relationships of Chanidae (Teleostei: Gonorynchiformes) as impacted by *Dastilbe moraesi*, from the Sanfranciscana basin, Early Cretaceous of Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 16(3).
- RIBEIRO, A.C., POYATO-ARIZA, F.J., VAREJÃO, F.G., BOCKMANN, F.A. (2020). The branchial skeleton in Aptian chanid fishes (Gonorynchiformes) from the Araripe Basin (Brazil): autecology and paleoecological implications. *Cretaceous Research*, 104454.).
- RIBEIRO, A.C., BOCKMANN, F.A., Y POYATO-ARIZA, F.J. (2022). *Francischanos*, a replacement genus for *Dastilbe moraesi* Silva-Santos, 1955, from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous of the Sanfranciscana basin, Brazil (Ostariophysi: Gonorynchiformes). *Cretaceous Research*, 105212.

- RICE, D.W., ALVERSON, A.J., RICHARDSON, A.O., YOUNG, G.J., SANCHEZ-PUERTA, M.V., MUNZINGER, J., BARRY, K., BOORE, J.L., ZHANG, Y., DEPAMPHILIS, C.W., KNOX, E.B., PALMER, J.D. (2013). Horizontal transfer of entire genomes via mitochondrial fusion in the angiosperm *Amborella*. *Science*, 342(6165), 1468-1473.
- ROSEN, D.E. Y GREENWOOD, P.H. (1970). Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan fishes. *American Museum Novitates* 2428: 1–25.
- ROYER, D.L., HICKEY, L.J., WING, S.L. (2003). Ecological conservatism in the “living fossil” Ginkgo. *Paleobiology*, 29(1), 84-104.
- RUZ-LHUILIER, A. (1958a). Exploraciones arqueológicas en Palenque: 1953. *Anales del INAH* 10 (39), 69–116.
- RUZ-LHUILIER, A. (1958b). Exploraciones arqueológicas en Palenque: 1954. *Anales del INAH* 10 (39), 117–184.
- RUZ-LHUILIER, A. (1958c). Exploraciones arqueológicas en Palenque: 1955. *Anales del INAH* 10 (39), 185–240.
- RUZ-LHUILIER, A. (1958d). Exploraciones arqueológicas en Palenque: 1956. *Anales del INAH* 10 (39), 241–299.
- RUZ-LHUILIER, A. (1959). Guía oficial de Palenque. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, pp. 70.
- SANTOS, B. S., BASIAO, Z. U., QUILANG, J. P. (2018). Genetic diversity and patterns of demographic expansion in natural populations of milkfish, *Chanos chanos* (Forsskål, 1775), in the Philippines. *Mitochondrial DNA. Part A, DNA Mapping, Sequencing, and Analysis*, 30(2), 312-324.
- SAPPER, K. (1896). Sobre la geografía física y la geología de la península de Yucatán: Instituto Geológico de México, Boletín. 3 (57 p).
- SENTA, T. & KUMAGAI, S. (1977). Variation in the vertebral number of the milkfish *Chanos chanos*, collected from various localities. *Bulletin-Faculty of Fisheries Nagasaki University*, (43), 35-40.
- SERVICIO GEOLÓGICO MEXICANO (SGM) (2006a). Carta Geológico-Minera Villahermosa E15-8, escala 1:150000, 1 mapa. Secretaría de Economía, México.
- SERVICIO GEOLÓGICO MEXICANO (SGM) (2006b). Carta Geológico-Minera Tenosique E15-9, escala 1:150000, 1 mapa. Secretaría de Economía, México.

- SERVICIO GEOLÓGICO MEXICANO (SGM) (2020). Léxico Estratigráfico de México. Servicio Geológico de México, Secretaría de Economía, México. Disponible en https://www.sgm.gob.mx/Lexico_Es/, acceso: Septiembre, 2020.
- SHEAVES, M., BAKER, R., NAGELKERKEN, I., CONNOLLY, R.M. (2015). True value of estuarine and coastal nurseries for fish: incorporating complexity and dynamics. *Estuaries and Coasts*, 38(2), 401-414.
- SIBERT, E.C. Y NORRIS, R.D. (2015). New Age of Fishes initiated by the Cretaceous–Paleogene mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(28), 8537-8542.
- SMITH, J. L. B. (1949). *The Sea Fishes of Southern Africa*: 232, Central News Agency Ltd. S. Africa.
- SRIHARI, M., BHUTIA, R.N., KATHIRVELPANDIAN, A., SHARMA, R., RAMTEKE, K.K., SREEKANTH, G. B., ABIDI, Z.J. (2019a). Differentiation in morphometric traits of *Chanos chanos* stocks along the Indian coast. *Indian Journal of Geo Marine Sciences*, 48(02), 233-238.
- SRIHARI, M., ABIDI, Z.J., AYYATHURAI, K. (2019b). Lack of genetic differentiation in milkfish, *Chanos chanos* (Forsskål, 1775), revealed by mitochondrial ATPase 6/8 genes. *Mitochondrial DNA Part A*, 30(3), 511-516.
- STINTON, F.C. (1977). Fish otolith from the English Eocene, II. *Palaeontogr. Soc. (Monogr.)* 57–126.
- SUNIER, A.L.J. (1922). Contribution to the knowledge of the natural history of the marine fishponds of Batavia. *Treubia* 2:157-400.
- TAVERNE, L. (1981). Ostéologie et position systématique d'*Aethalionopsis robustus* (Pisces, Teleostei) du Crétacé inférieur de Bernissart (Belgique) et considération sur les affinités des Gonorynchiformes. *Academie Royale de Belgique. Bulletin de la Classe des Sciences*, 5e sér. 68: 958–982.
- TAVERNE, L. (2009). Les poissons crétacés de Nardí. 31°. *Chanos* sp. (Teleostei, Ostariophysii, Gonorynchiformes, Chanidae). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 33. *Geologia Paleontologia Preistoria*: 53-58.
- TAVERNE, L. Y CAPASSO, L. (2017). Osteology and relationships of *Caesus* (“*Chanos*”) *leopoldi* (Teleostei, Gonorynchiformes, Chanidae) from the marine Albian (Early

- Cretaceous) of Pietraraja (Campania, southern Italy). Bollettino dem Museo Civico di Storia Naturale di Verona, Geologia Paleontologia Preistoria, 41, 3-20.
- TAVERNE, L., DE PUTTER, T., FLORIAS, M.E.E.S., SMITH, T. (2019). *Cabindachanos dartevellei* gen. and sp. nov., a new chanid fish (Ostariophysii, Gonorynchiformes) from the marine Paleocene of Cabinda (Central Africa). Geologica Belgica. Vol. 22.
- TAYLOR, W.R. Y VAN DYKE, G.C. (1985). Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. Cybium 9: 107–109. Barbosa & Costa Trichomycterus potschi.
- TIMM, J., Y KOCHZIUS, M. (2008). Geological history and oceanography of the Indo-Malay Archipelago shape the genetic population structure in the false clown anemonefish (*Amphiprion ocellaris*). Molecular Ecology, 17(18), 3999-4014.
- VALENTINE, J.W. Y JABLONSKI, D. (1993). Fossil communities: compositional variation at many time scales. Pp. 341–349 in R. E. Ricklefs and D. Schluter, eds. Species diversity in ecological communities. University of Chicago Press, Chicago.
- VASCONCELOS, R.P., REIS-SANTOS, P., COSTA, M.J., CABRAL, H.N. (2011). Connectivity between estuaries and marine environment: Integrating metrics to assess estuarine nursery function. Ecological Indicators, 11(5), 1123-1133.
- VENEGAS-DURÁN, B.J. (2005). En busca de los orígenes de Palenque: Investigaciones recientes del proyecto Crecimiento Urbano de la Antigua ciudad de Palenque (PCU). Mayab. 18. pp. 57–67.
- VINSON, G.L. (1962). Upper cretaceous and tertiary stratigraphy of Guatemala. Bulletin - American Association of Petroleum Geologists. 62, 425–456.
- VILLALUZ, A.C. Y MACCRIMMON, H.R. (1988). Meristic variations in milkfish *Chanos chanos* from Philippine waters. Marine Biology, 97(1), 145-150.
- WINANS, G.A. (1980). Geographic variation in the milkfish *Chanos chanos*. I. Biochemical evidence. Evolution 34, 558-574.
- WINANS, G.A. (1985). Geographic variation in the milkfish *Chanos chanos* II. Multivariate morphological evidence. Copeia, 890-898.

Anexos

8.1 Caracteres y estados (Ribeiro et al., 2018)

Endocráneo

1. Orbitosfenoides: presente [0], ausente [1].
2. Basisfenoides: presente [0], ausente [1]
3. Pterosfenoides: bien desarrollados y articulados entre sí [0], ligeramente reducidos, no articulados anteroventralmente, pero acercándose entre sí anterodorsalmente [1], muy reducidos y ampliamente separados tanto anteroventralmente como anterodorsalmente [2].
4. Expansión posterolateral del exoccipital: ausente [0], presente [1].
5. Exoccipitales: posteriormente lisos sin proyección por encima del basioccipital [0], con un borde posterior cóncavo-convexo y una proyección por encima del basioccipital [1]. Obs: no se puede comprobar que el borde es cóncavo-convexo, pero sí se proyecta por encima del basioccipital =1.
6. Costillas cefálicas: ausentes [0], presentes y todas articuladas con las exoccipitales [1], presentes y articuladas tanto con los exoccipitales como con el basioccipital [2]. Obs: presentes, pero no es claro donde articulan=[?].
7. Cresta supraoccipital: pequeña, corta en vista lateral [0]; larga y grande, se proyecta por encima de la región occipital y la primera vértebra, formando una hoja profundamente pectinada posteriormente [1].
8. Foramen magnum: rodeado dorsalmente por exoccipitales [0]; agrandado y delimitado dorsalmente por supraoccipital [1].
9. Huesos intermusculares craneales en forma de cepillo (*sensu* Patterson, Johnson, 1995): ausente [0], presente [1].

Región etmoidal y techo del cráneo

10. Mesetmoides: ancho y corto [0]; largo y delgado, con extensiones laterales alargadas anteriores [1]; grande, con amplias expansiones posterolaterales similares a alas [2].
11. Alas (extensiones) de los etmoides laterales: ausentes [0]; presentes [1].

12. Hueso nasal: pequeño pero plano [0]; sólo una osificación tubular alrededor del canal [1].
13. Frontales: anchos por la mayor parte de su longitud, estrechándose anteriormente para formar un borde anterior triangular [0]; alargados y angostos excepto en la región postorbital [1]; anchos, anteriormente acortados, borde anterior aproximadamente recto [2].
14. Fontanela interfrontal: ausente [0]; presente [1].
15. Huesos frontales: pareados en adultos [0]; co-osificados, sin sutura mediana [1].
16. Foramen para el nervio olfativo en los huesos frontales: ausente [0]; presente [1].
17. Posición relativa de los parietales: medioparietal (en pleno contacto entre sí a lo largo de su línea media) [0]; mesoparietal (*sensu* Poyato-Ariza, 1994); parcialmente separados por el supraoccipital posteriormente, y parcialmente en contacto entre sí anteriormente) [1]; lateroparietal (completamente separados entre sí por el supraoccipital) [2].
18. Porción parietal del canal supraorbital: ausente [0]; presente [1].
19. Parietales: grandes [0]; reducidos pero planos y con forma de cuchilla [1]; muy reducidos [2]; ausentes como osificaciones independientes [3].

Región orbital

20. Número de infraorbitales: cinco o más [0]; cuatro [1]; tres o menos [2].
21. Huesos infraorbitales (sin incluir el lacrimal): bien desarrollados [0]; reducidos a pequeñas osificaciones tubulares [1].
22. Lacrimal: plano y de longitud comparable a los infraorbitales posteriores [0]; plano, largo y grande, con la quilla cerca del borde inferior [1].
23. Supraorbital: presente [0]; ausente [1].

Mandíbula superior

24. Dientes en premaxilar, maxilar y dentario: presentes [0]; ausente [1].
25. Premaxilar: formado por un elemento sólido [0]; premaxilar que consta de dos elementos distintos, con un elemento no óseo más corto que se encuentra ventral a una porción ósea mucho más grande, que a su vez se articula con el maxilar [1].
26. “Dientes gingivales” premaxilares: ausentes [0]; presentes [1].
27. Premaxilar: pequeño, plano y aproximadamente triangular [0]; grande, muy ancho, cóncavo-

convexo, con proceso oral largo [1]; estrecho y alargado, su longitud es más de la mitad de la longitud del maxilar [2]. Obs: cóncavo-convexo, proceso oral descrito como corto, pero largo relativo a otros Gonorynchiformes=1.

28. Proceso ascendente del premaxilar: presente [0]; ausente [1].

29. Morfología del proceso articular del maxilar: delgado y puntiagudo [0]; robusto y voluminoso [1]; plano e hipertrofiado, más alto que el cuerpo principal del hueso [2].

30. Longitud del proceso articular del maxilar: corto, menos del 30% de la longitud total del maxilar [0]; largo, 30%-40% de la longitud maxilar total [1]; muy largo, alrededor del 50% de la longitud maxilar total [2].

31. Borde dorsal y ventral del proceso articular del maxilar: recto o ligeramente curvo [0]; muy curvo, casi describiendo un ángulo [1].

32. Proceso maxilar para articulación con autopalatino: ausente [0]; presente [1]. Obs: visible solo en ejemplar CHA003=1.

33. Región posterior del maxilar: ligera y progresivamente expandida para formar una lámina delgada, con borde posterior aproximadamente recto [0]; muy agrandada, hinchado a un contorno bulboso, con borde posterior curvo [1].

34. Supramaxilar (e): presente [0]; ausente [1].

Mandíbula inferior

35. Sínfisis: baja, puntiaguda [0]; más alta que la parte inmediatamente posterior del dentario, robusto [1].

36. Muesca entre el dentario y el ángulo-articular: ausente [0]; presente [1].

37. Articulación entre dentario y ángulo-articular: fuerte, dentario no en forma de V en la parte posterior [0]; suelto, con un dentario posterior en forma de V [1].

38. Muesca en el borde anterodorsal del dentario (muesca “leptolepida”): ausente [0]; presente [1].

39. Canal sensorial mandibular: presente [0]; ausente [1].

Suspensorio

40. Dermopalatino: presente [0], ausente [1].

41. Parche de unos 20 dientes cónicos en endopterigoides y basibranquial 2: ausente [0]; presente

[1].

42. Ectopterigoides: bien desarrollado, superposición del ectopterigoides con la superficie ventral del autopalatino por lo menos el 50% [0]; reducido, articulado con la superficie ventral del autopalatino en un máximo del 10% a través del cartílago, lo que resulta en un suspensorio articulado de forma laxa [1].

43. Dientes en vómer y paraesfenoides: ausentes [0]; presentes [1].

44. Porción anterior del vómer: horizontal [0]; inclinado anteroventralmente, casi vertical [1]; dorsalmente curvo [2].

45. Relación espacial entre el vómer y el mesetmoides en la parte anterior: el vómer y el mesetmoides terminan aproximadamente en el mismo nivel anterior [0]; mesetmoides que se extiende anteriormente más allá del nivel del margen anterior del vómer [1]; vómer que se extiende anteriormente más allá del nivel del margen anterior del mesetmoides [2]. Obs: por la comparación con otros mesetmoides posiblemente el vómer se extiende anteriormente más allá de este. Pero no es posible saber si es la forma del mesetmoides o del mesetmoides fusionado con el vómer=[?].

46. Metapterigoides: grande, ancho y en contacto con cartílago cuadrado y simpléctico [0]; reducido a una varilla delgada [1].

47. Cuadrado: con margen posterior liso [0]; alargado proceso posterior bifurcado [1].

48. Articulación cuadrado-mandibular: debajo o posterior a la órbita, sin elongación o desplazamiento del cuadrado [0]; anterior a la órbita, cuadrado desplazado, pero no alargado [1]. Obs: CHA001 presenta la articulación posterior a la órbita, pero en todos los demás ejemplares anterior=1.

49. Simpléctico: de forma alargada pero relativamente corta [0]; muy larga, aproximadamente el doble de la longitud del grupo interno [1].

50. Simpléctico y cuadrado: articulados directamente entre sí [0]; separados a través del cartílago [1].

51. Cabeza articular del hueso hiomandibular: doble, con ambas superficies articulares colocadas en el borde dorsal del cuerpo principal del hueso [0]; doble, con la superficie articular anterior formando una cabeza separada de la superficie articular posterior [1].

52. Proceso metapterigoides del hueso hiomandibular: ausente [0], presente, anterior [1]; presente, ventral [2].

53. Interhial osificado: presente [0]; ausente como una osificación independiente [1].

Serie opercular

54. Tamaño del hueso opercular: normal, alrededor de un cuarto de la longitud de la cabeza [0]; expandido, al menos un tercio de la longitud de la cabeza [1].

55. Forma del hueso opercular en vista lateral: redondeado/ovalado [0]; triangular [1].

56. Aparato opercular en la superficie externa del opérculo: ausente [0]; presente [1].

57. Borde del opercular: libre del costado de la cabeza [0]; parcialmente o casi completamente conectado al lado de la cabeza por piel [1].

58. Ángulo formado por los miembros preoperculares: obtuso [0]; aproximadamente recto [1]; agudo [2].

59. Miembro posterodorsal del hueso preopercular: bien desarrollado [0]; reducido, correlacionado con la expansión de la extremidad anteroventral que se encuentra con el miembro posterodorsal a lo largo de la línea media ventral [1].

60. Cresta en la rama anteroventral del hueso preopercular: ausente [0]; presente [1].

61. Expansión preopercular distal a las aberturas terminales de las ramas del canal preopercular: ausencia, hueso preopercular no agrandado [0]; presente, restringido a la esquina posteroventral [1]; presente en el ángulo posteroventral y parte del miembro posterodorsal [2].

62. Hueso supraopercular: ausente [0]; presente como un hueso relativamente grande y plano [1]; presente como osificación tubular [2]. Obs: aunque existe la muesca donde estaría, el supraopercular no se encuentra, por lo menos no pulverizado=[?].

63. Eje mayor del hueso subopercular en vista lateral: inclinado [0]; subhorizontal [1].

64. Hendiduras suboperculares: ausentes [0]; presentes [1].

65. Proceso ascendente posterodorsal del hueso interopercular: ausente [0]; presente [1].

Arcos branquiales

66. Dientes en el quinto ceratobranquial: presentes [0]; ausente [1].

67. Primer basibranquial en especímenes adultos: osificado [0]; no osificado [1].

68. Quinto basibranquial en especímenes adultos: cartilaginoso [0]; osificado [1].

69. Primer faringobranquial en especímenes adultos: osificado [0]; no osificado [1].

Vértebras

70. Dos vértebras más anteriores: tan largas como las posteriores [0]; más cortos que los posteriores [1].

71. Arco neural autógeno anterior a la primera vértebra: presente [0]; ausente [1].

72. Arco neural de la primera vértebra y exoccipital: separado [0]; en contacto [1]. Obs: por cómo se observa la región muy probablemente 1, pero no es claro=[?].

73. Arco neural de la primera vértebra y supraoccipital: separado [0]; en contacto [1].

74. Espina sobre el arco neural de la primera vértebra: presente, bien desarrollada [0]; presente pero reducido [1].

75. Arcos neurales anteriores: sin contacto con los arcos adyacentes [0]; contacto lateral con los arcos contiguos, sin superposición [1]. Obs: descritos como grandes y en contacto con arcos sin superposición. Pero el estado 1 se refiere al extremo visto en p.ej. *Kneria*. Se necesita una revisión de *Chanos chanos*, preliminarmente= [?].

76. Arcos neurales 5–10 en adultos: fusionados con el centro [0]; autógenos, al menos lateralmente [1].

77. Arcos neurales de las vértebras posteriores a la aleta dorsal en adultos: fusionados con el centro [0]; autógenos, al menos lateralmente [1].

78. Las dos primeras parapófisis anteriores: autógenas [0]; fusionadas al centro [1].

79. Costilla en tercer centro vertebral: similar en tamaño y forma a las posteriores [0]; ensanchada y acortada [1]; modificado en aparato weberiano [2].

Huesos intermusculares

80. Huesos intermusculares pareados que constan de tres series: epipleurales, epicentrales y epineurales: ausentes (falta al menos una serie completa) [0]; presente (tres series) [1].

81. Huesos epicentrales anteriores (primeros seis): sin modificar, sin diferencias de tamaño con los demás [0]; muy modificadas, mucho más grandes que las posteriores [1].
82. Forma de los supraneurales anteriores 1 y 2: estrechos y separados [0]; grandes y en contacto [1].
83. Proceso posterior del primer supraneural: ausente [0]; presente [1].
84. Número de supraneurales: varios supraneurales en una larga serie [0]; dos o menos supraneurales [1].

Cinturas y aletas

85. Postcleitro: presente [0]; ausente [1].
86. Línea lateral y supracleitro: supracleitro perforado a través de la región dorsal [0]; supracleitro perforado en toda su longitud [1]; la línea lateral no perfora el supracleitro [2].
87. Lóbulo carnoso de aletas pares: ausente [0]; presente [1].
88. Morfología de la aleta caudal: larga, bifurcada posteriormente [0]; más alta que larga, ligeramente curva posteriormente [1].
89. *Fringing fulcra* en el lóbulo dorsal de la aleta caudal: presente [0]; ausente [1].
90. Escudos caudales: ausentes [0]; presente [1].

Endoesqueleto caudal

91. Centro ural (u1, u2), centro preural uno (pu1) y uroneural uno (un1): autógenos [0]; fusionados [1].
92. Arco neural y espina del centro preural uno: ambos bien desarrollados, espina aproximadamente la mitad de larga que las precedentes [0]; arco completo y cerrado, espina rudimentaria [1]; arco abierto, sin espina [2].
93. Uroneurales (independientemente del número): dispuestos en una serie lineal [0]; dispuestos en una serie doble [1].

94. Número total de uroneurales independientemente de su fusión con otros elementos del endoesqueleto caudal: tres [0]; dos [1]; uno [2].
95. Extensión anterior del primer uroneural: hasta el extremo anterior del primer centro preural [0]; al extremo anterior del segundo centro preural [1]; al extremo anterior del tercer centro preural [2]; uroneural fusionado con complejo caudal [3].
96. Uroneural dos y segundo centro ural: en contacto [0]; separados [1]; uroneural 2 ausente como osificación autógena [2].
97. Parhipural y centro preural 1: independientes en adultos [0]; fusionados solo en adultos grandes [1]; fusionados desde etapas ontogenéticas tempranas [2]. Obs: autógenos, pero en contacto, sin embargo, todos los ejemplares son juveniles=[?].
98. Reducción del número de hipurales: seis [0]; menos de seis [1].
99. Hipurales 1 y 2: autógenos [0]; parcialmente fusionados entre sí [1].
100. Hipural 1 y centro terminal: articulado [0]; separados por un hiato [1]; fusionado [2]. Obs: hiato muy pequeño=1.
101. Hipural 2 y centro: fusionados [0]; autógeno [1]. Obs: hipural solapa al centro, pero no están fusionados=1.
102. Hipural 5 y segundo centro ural: separados [0]; articulados [1].
103. Arco hemal en centro preural 2: fusionado con el centro [0]; autógeno [1].
104. Proceso posterolateral del endoesqueleto caudal: ausente [0]; presente [1].

Escamas y línea lateral

105. Tipo de escamas: cicloides [0]; ctenoides modificadas [1].
106. Línea lateral: no se extiende hasta el margen posterior de los hipurales [0]; extendiéndose al margen posterior de los hipurales [1].

8.2 Matriz de caracteres (Ribeiro et al., 2018 + *Chanos* sp.)

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	106
<i>Diplomystus</i>	0000?00000	0000000000	00?0000000	0000000000	0000000000	00?0000000	00000????0	0000000000	0000000001	000000?000000000
<i>Brycon</i>	0100000000	0101002000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000001	1001000120	0100000010	1101312001000000
<i>Opsariichthys</i>	0100000000	0100000000	0001000000	0001000001	0000000000	0000000000	0000000001	1001000120	0100000010	1101310000001000
<i>Aethalionopsis</i>	??????0?0	?0000?2110	00010?1?10	0111000?0?	00???00110	0?100?101	11000?????	?????110??	0??0??0001	0100?1000010100?
<i>Chanos</i>	1111121002	0100002021	0001001111	0111100101	0000200111	0101000100	2110010001	1101010011	0000100011	1201311001101100
<i>Dastilbe</i>	11100?10?0	?00000201?	00010?1112	0111100101	00???00110	01?100?101	01100????1	1?01010011	0000000010	0101100000101000
<i>Gonorynchus</i>	1120010010	0110112012	1211110112	0001011011	1200110000	1000101000	0200011011	1101100111	0100101010	1102322112000011
<i>Gordichthys</i>	11?0??0?0	?00000101?	00010?1102	1011000101	001?000110	01?100?200	11000????1	??1010?1?	0010010110	0101100000111000
<i>Kneria</i>	1120010101	1000002031	1001000120	0101110011	0201200000	1200011000	0200111111	1111100111	1001100010	1102320001100000
<i>Parachanos</i>	????????0	?10000201?	00010?1111	0111000?0?	00???00110	01?100?101	11100?????	1????10?1?	0??000001?	01012000001010??
<i>Rubiesichthys</i>	11?0??0?0	?00000201?	00010?1102	1011000101	00???00110	01?100?200	11000????1	1??1010?1?	00100?0010	0101100000101000
<i>Tharrhias</i>	11101?1002	?100002011	00010?1111	0111100101	0000200111	01?100?101	211001???1	1101010011	0000000010	0010100000101000
<i>Nanaichthys</i>	??????0?0?	0?00002???	?0010?1111	0111000?01	0?0?000110	01?100?001	1?000?????	?????10?11	00?0?00010	?101?00001?100?
<i>Francischanos</i>	1121111??2	11000?211?	?11001111	0111000?0?	000?000110	01?100?001	2100???????	?????????11	?0001?0010	000100010010100?
<i>Chanos sp.</i>	11????1?12	0?00002???	0?01001111	0111100101	000?000111	01?100?10?	2?1?01????	1?01?10?11	?0001?001?	120131?0011011??

